



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

ESFUERZO REPRODUCTOR EN
KINOSTÉRNIDOS. LA
VARIACIÓN TEMPORAL DEL
AMBIENTE COMO PROMOTOR
DE SU EVOLUCIÓN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

RODRIGO MACIP RÍOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. GUSTAVO CASAS
ANDREU

COMITÉ TUTOR: DR. FERNANDO ÁLVAREZ
NOGUERA, DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de agosto de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno MACIP RÍOS RODRIGO con número de cuenta 504008704 con la tesis titulada: "Esfuerzo reproductor en Kinostérnidos. La variación temporal del ambiente como promotor de su evolución", realizada bajo la dirección del DR. GUSTAVO CASAS ANDREU:

Presidente:	DR. FERNÁNDO ÁLVAREZ NOGUERA
Vocal:	DR. JOSÉ JAIME ZÚNIGA VEGA
Vocal:	DR. MARTÍN GARCÍA VARELA
Vocal:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Secretario:	DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Suplente:	DR. HÉCTOR GADSDEN ESPARZA
Suplente:	DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 27 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Muñoz Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

INDICE

Agradecimientos	v
Resumen	vii
Abstract	viii
Prologo	ix
I. Capítulo I. Introducción general. Historia de vida en tortugas	1
1.1. Teoría General de Historias de Vida	1
1.2. Las Tortugas. Organismo Longevos con Historias de Vida Complejas	5
1.3. Principales Estrategias de Historias de Vida en Tortugas	7
1.3.1. Métodos	8
1.3.2. Resultados y Discusión	9
II. Capítulo II. Esfuerzo reproductor en kinostérnidos. Una aproximación filogenética	17
2.1. Introducción	17
2.2. Antecedentes	19
2.2.1. La Familia Kinosternidae	19
2.2.2. El Esfuerzo Reproductor y su Evolución	20
2.2.3. Historias de Vida en Kinostérnidos	21
2.3. Objetivos	23
2.3.1. Objetivo General	23
2.3.2. Objetivos Específicos	23
2.4. Hipótesis	24
2.5. Área de Estudio	25
2.6. Material y Métodos	28
2.6.1. Obtención de Datos y Cálculo del Esfuerzo Reproductor	28
2.6.2. Datos Climáticos y Estimación de la Variación Temporal del Ambiente	29
2.6.3. Trabajo de Laboratorio y Estimación de la Hipótesis Filogenética	32
2.6.4. Análisis de Datos	34
2.6.4.1. Análisis Estadísticos Convencionales	34

2.6.4.2. Método Filogenético Comparado	35
2.7. Resultados	37
2.7.1. Hipótesis Filogenética	37
2.7.2. Correlaciones Entre Rasgos de Historia de Vida y Variación Temporal del Ambiente. Análisis Estadísticos Convencionales	40
2.7.3. Correlaciones Entre Rasgos de Historia de Vida y Variación Temporal del Ambiente. Métodos Comparados	44
2.8. Discusión	49
2.8.1. Características Generales de los Rasgos de Historia de Vida en los Kinostérnidos	49
2.8.2. Historias de Vida y Variación Temporal del Ambiente	50
2.8.3. Correlaciones Entre Rasgos de Historia de Vida	52
2.8.4. Interpretación General de las Estrategias de Historia de Vida en la Familia Kinosternidae	54
2.9. Conclusiones	56
III. Capítulo III. Variación reproductora de <i>Kinosternon integrum</i> en la cuenca del Río Balsas	57
IV. Capítulo IV. Dieta y esfuerzo reproductor en la familia Kinosternidae. Un enfoque inter- e intra-específico.	81
4.1. Introducción	81
4.2. Antecedentes	83
4.2.4. Preferencias Alimentarias en Tortugas	83
4.2.5. Evolución de las Preferencias Alimentarias	84
4.2.6. Hábitos Alimentarios en Kinostérnidos	85
4.3. Objetivos	87
4.3.1. Objetivo general	87
4.3.2. Objetivos específicos	87
4.4. Hipótesis	88
4.5. Material y Métodos	89
4.5.1. Aproximación Inter-específica	89
4.5.1.1. Obtención de Datos	89
4.5.1.2. Análisis Estadísticos	91

4.5.2. Aproximación Intra-específica	92
4.5.2.1. Obtención de Datos	92
4.5.2.2. Análisis Estadísticos	92
4.6. Resultados	94
4.6.1. Aproximación Inter-específica	94
4.6.2. Aproximación Intra-específica	96
4.6.2.1. Descripción de la Dieta	96
4.7. Discusión	101
4.7.1. Aproximación Inter-específica	101
4.7.2. Aproximación Intra-específica	103
4.8. Conclusiones	106
V. Literatura citada	107
VI. Anexos	128
Anexo 1. Datos de Historia de Vida y Localidad del Orden Testudines	128
Anexo 2. Individuos Colectados y Depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, UNAM	133
Anexo 3. Área de estudio del Capítulo III.	136
Anexo 4. Climogramas de Tonicico, Tejupilco, Nuevo Urecho y Playa Azul.	137
Anexo 5. Publicaciones Derivadas de Ésta Investigación	138

Agradecimientos

Es mi deseo agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) por todos los apoyos recibidos durante mis estudios de posgrado en la Universidad Nacional Autónoma de México; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de doctorado, y al proyecto DGAPA-PAPIIT (IN227407) por el cual fue posible solventar los gastos de esta investigación.

De manera especial quiero agradecer a mi tutor el Dr. Gustavo Casas Andreu por su apoyo durante todos mis estudios de posgrado. El siempre ha fungido como un excelente asesor y amigo. Los Doctores Fernando Álvarez Noguera y Eduardo Morales Guillaumin estuvieron al tanto del desarrollo y culminación de este trabajo. De ellos siempre recibí contribuciones sinceras y comprometidas en mi desarrollo académico.

Los Doctores Héctor Gadsden Esparza, Martín García Varela, Jaime Zúñiga Vega y Andrés García Aguayo hicieron pertinentes comentarios para mejorar la calidad de ésta tesis. Agradezco su dedicación y prontitud en la lectura de este documento.

Muchas personas contribuyeron al mejoramiento y maduración de las ideas que aquí se presentan, por lo tanto considero pertinente agradecer al Dr. Martín García Varela por su apoyo en las técnicas moleculares y análisis filogenéticos, la M. en C. Laura Márquez por introducirme en las técnicas de biología molecular, el Dr. Darrel Frost por haberme recibido amablemente en el *American Museum of Natural History* y revisar los resultados del capítulo II, Los Doctores Xavier Chiappa Carrara, Jaime Zúñiga Vega, Juan Núñez Farfán, y Javier Alcocer Durand hicieron importantes contribuciones a éste trabajo durante el examen de candidatura. Finalmente el Dr. John Iverson quien pacientemente revisó y criticó mis manuscritos en inglés, lo que significó una de las partes más rudas del entrenamiento.

Este trabajo no hubiera sido posible sin la generosidad de las personas que compartieron datos conmigo. El Ingeniero Alejandro González Serratos del Servicio Meteorológico Nacional (CONAGUA) siempre facilitó de manera pronta los datos climáticos de México; el Biol. Otto Aquino Cruz y el M. en C. Gustavo Aguirre León del Instituto de Ecología A. C. compartieron localidades de colecta en Veracruz, lo mismo que Martha

Harfush del Centro Mexicano de la Tortuga en Oaxaca; el Dr. Brian Horne del *San Diego Zoo Institute for Conservation Research* y el M. en C. Marco Antonio López Luna de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco compartieron datos sin publicar sobre kinostérnidos de Veracruz.

Una parte fundamental de este trabajo se llevo a cabo gracias a la invaluable ayuda de mis compañeros de campo Gabriel Barrios Quiroz, Pablo Brauer Robleda y Víctor H. Sustaita Rodríguez, quienes realizaron una intensa labor de colecta, lo que permitió obtener la mayoría de los datos inéditos que se presentan en este trabajo. De ellos guardo gratos recuerdos de esos tres veranos recorriendo el centro de México.

Durante el trabajo de campo Don Lucas (El Bordonal, Playa Azul), Don Aurelio padre e hijo (La Puerta de Santiago, Tonatico) y Don Tomás (Las Moras, Tejupilco) permitieron coleccionar tortugas en sus predios. De igual modo el Biol. Mario Barrios fue un eficiente enlace en la localidad de Nuevo Urecho. También me gustaría agradecer las facilidades brindadas por le H. Ayuntamiento de Nuevo Urecho, Michoacán y sus funcionarios.

Mi estadía en el laboratorio Herpetología I fue sumamente placentera gracias la presencia de mis compañeros Víctor H. Sustaita, Gabriel Barrios, Pablo Brauer, Angelica Lizarraga y Lintzy Vaylon. Si bien, la largas platicas de medio día no tuvieron una incidencia directa en esta tesis, si les agradezco el soportar que llenara el laboratorio de tortugas por semanas y no se quejaron demasiado.

Durante mis estudios de posgrado compartí el tiempo con nuevos y viejos amigos. Mi más sincero agradecimiento por las charlas, fiestas, comidas y demás a: Saúl López, Tania Hernández, Pablo Brauer, Jaime Zúñiga, Alejandro Botello y Norberto Martínez del Instituto de Biología; así como a Edmundo Navarro, Carlos Chávez y Sergio Román, con quienes compartí casa, pasatiempos, mudanzas, bodas y mucha diversión.

Finalmente me gustaría agradecer a mi familia por apoyarme en todos los proyectos que se me ocurren. A mi esposa Violeta Patiño Conde, mis padres Ricardo Macip Bazán y María de los Ángeles Ríos Cassou, mis hermanos (carnales y políticos) Ricardo F. Macip, Nube Estrada, Marigela Macip, Pedro Ríos Cassou, Erik Becerra y mi sobrina Maia Becerra. Reconozco que gran parte del mérito de este trabajo les corresponde.

Resumen

El esfuerzo reproductor se entiende como la cantidad de energía que invierten los organismos en la reproducción. Se ha propuesto que la evolución del esfuerzo reproductor está determinada por la variación temporal del ambiente, sin embargo, la evidencia sobre esta hipótesis ha sido insuficiente. En este trabajo se utilizaron a los kinostérnidos como grupo modelo para probar el efecto de la variación temporal del ambiente en la evolución del esfuerzo reproductor. Para ello se evaluó el tamaño del cuerpo, tamaño de la nidada, masa relativa de la nidada (esfuerzo reproductor) y las características merísticas del huevo como rasgos de historia de vida desde aproximaciones filogenéticas y no filogenéticas. En los kinostérnidos se confirmó que el tamaño del cuerpo explica la mayor parte de la variación en los rasgos de historia de vida, sin embargo, el esfuerzo reproductor únicamente presentó una relación con la variación temporal del ambiente, estimada en este trabajo como la variación histórica de precipitación y temperatura de las localidades donde se obtuvieron datos. También se encontró variación entre especies de zonas templadas (con mayor esfuerzo reproductor) y tropicales (con menor esfuerzo reproductor). Se usó a *Kinosternon integrum* como modelo de estudio en un análisis intra-específico y así determinar la presencia de variación en el tamaño de la nidada, tamaño del cuerpo, tamaño del huevo y esfuerzo reproductor. Se compararon cuatro poblaciones en cuerpos de agua lóticos-permanentes (2) y lénticos estacionales (2). Se encontró variación en el tamaño del cuerpo, que determina nidadas más grandes pero huevos de talla similar. El esfuerzo reproductor también varió, aunque esta variación fue atribuida a la disponibilidad de agua, con un mayor esfuerzo reproductor en ambientes estacionales que permanentes. Se probó si el tipo de dieta en los kinostérnidos y particularmente en *K. integrum* tiene un efecto en los rasgos de historia de vida antes descritos y analizados. La dieta (herbívoro, carnívoro u omnívoro) no presentó un efecto aparente en el análisis inter-específico, sin embargo, si se encontró una relación entre el tipo de dieta y el tamaño corporal entre poblaciones. Las carnívoras alcanzan una mayor talla corporal y producen nidadas más grandes. Se concluye que en los kinostérnidos el tamaño de la nidada se explica básicamente por la alometría positiva, y que el esfuerzo reproductor está determinado en parte por la variación temporal del ambiente, ya sea ésta la historia climática o bien la disponibilidad de agua.

Abstract

The reproductive effort was defined as the amount of energy disposed by organisms to reproduction. It has been proposed that the evolution of reproductive effort is related with temporal environmental variation; however the empiric evidence to support this hypothesis has been scarce. In this work, kinosternid turtles were used as a model system to test the effect of temporal environmental variation on reproductive effort evolution. Body size, clutch size, relative clutch mass (as an estimation of reproductive effort), egg length, egg width, and egg mass were used as life-history traits in a non-phylogenetic and phylogenetic approaches to evaluate the effect of temporal environmental variation on reproductive effort evolution. Body size explains most of the variation founded in clutch size in kinosternids, nevertheless the relative clutch mass shows an inverse correlation to temporal environmental variation (estimated from the historic variation of rain and temperature at the localities from the data were collected). Kinosternids also show variation between temperate species (with higher reproductive effort) vs. tropical species (lesser reproductive effort). *Kinosternon integrum* were used as a model system to test variation between life-history traits in an intra-specific approach. Comparisons between permanent-lotic vs. seasonal-lentic were done; and, variation on body size and relative clutch size were found. This variation was attributed to water availability, with higher reproductive effort in seasonal than in permanent habitats. Finally, the effect of diet type on life-history traits previously surveyed was tested in *K. integrum* and among kinosternids. Herbivorous, carnivorous and omnivorous diets did not show any effect in life-history traits in the inter-specific approach; however the four populations of *K. integrum* showed an association between diet types and body size, being larger the carnivorous than the omnivorous populations. Also, carnivorous populations lay more eggs, but with similar egg size, and no apparent variation in relative clutch mass. In conclusion, reproductive effort is related in part by temporal environmental variation, climatic or water availability in the habitats when turtles inhabit.

PRÓLOGO

Los kinostérnidos se han diversificado de manera importante en México (Pritchard y Trebbau, 1984). Dentro del país existen cuando menos cuatro zonas de endemismo de este grupo de tortugas. Dos en el norte, una en la costa del Pacífico y una en la cuenca del golfo de México (Ippi y Flores, 2001); sin embargo, estudios más detallados podrían establecer otra zona en el centro del país, específicamente en el Eje Neovolcánico Transversal, en donde se concentran al menos dos especies (*Kinosternon hirtipes* y *K. integrum*), con las subespecies de *K. hirtipes*, y probablemente dos variantes morfológicas y/o moleculares de *K. integrum* (Sustaita-Rodríguez et al., en preparación). Por lo tanto, es México el país más diverso en kinostérnidos en toda América (Ernst et al., 1994; Liner y Casas-Andreu, 2008), pero desafortunadamente, es también la región en donde menos se ha estudiado este grupo de tortugas; por lo que el estudio intensivo de estas zonas podría revelar la presencia de más especies.

Históricamente, el estudio de los kinostérnidos se ha enfocado en especies de Norte América, principalmente en los Estados Unidos de América (Frazer 1991; Gibbons 1983; Hulse 1974; Iverson, 1991a), con algunas aportaciones anecdóticas sobre las especies de América Central y América del Sur (Donoso-Barros, 1965; Legler, 1966). La información sobre kinostérnidos mexicanos básicamente ha sido generada por John B. Iverson y sus colaboradores (Berry et al., 1997; Iverson, 1986; 1988; 1999; Iverson et al., 1991). Esta tesis pretende sintetizar el estudio de la evolución de historias de vida en kinostérnidos, así como entender algunas características ecológicas importantes como la alimentación y la interacción de la variación temporal del ambiente con la ecología reproductora.

Basado en lo anterior, se planteó una tesis estructurada en cuatro capítulos. El primero, es la introducción general en donde establece el marco teórico sobre la evolución de historias de vida en tortugas, con un breve análisis sobre géneros representativos de tortugas en zonas templadas y tropicales. Éste capítulo tiene como intención explorar las características principales de la historia de vida en tortugas y su variación entre grupos, así como establecer los patrones básicos entre los rasgos de historia de vida en este grupo de reptiles. El segundo capítulo plantea una aproximación inter-específica sobre la variación en el esfuerzo reproductor, tamaño de nidada y talla corporal en la familia Kinosternidae. En ese capítulo se aborda el tema desde un punto de vista filogenético, poniendo a prueba la hipótesis sobre la evolución del esfuerzo

reproductor por la variación temporal del ambiente, el cual es un tema central en la teoría de historias de vida, propuesto hace cuatro décadas por Gart Murphy (1968), pero con poca evidencia empírica incorporada al marco teórico. El tercer capítulo presenta el análisis de la variación intra-poblacional en el esfuerzo reproductor en *Kinosternon integrum* en la cuenca de río Balsas. El objetivo de este capítulo es verificar si los patrones generales a nivel de familia, se conservan también entre poblaciones de una misma especie, más aun, cuando la especie en estudio es la tortuga dulceacuícola más ampliamente distribuida en México, en donde apenas se ha descrito su ecología reproductiva básica y se ha reportado poca variación geográfica en su historia de vida (Iverson, 1999; Macip-Ríos et al., 2009). El cuarto y último capítulo presenta un análisis de la alimentación y el esfuerzo reproductor tanto en la familia Kinosternidae, como en *Kinosternon integrum* en la cuenca del río Balsas, lo cual explora el potencial efecto potencial de la dieta en la inversión reproductora de esta familia de tortugas.

Cada capítulo cuenta con una introducción, metodología, sección de resultados, discusión y conclusiones. El segundo capítulo se presenta en un formato distinto, ya que se elaboró de acuerdo al formato de artículo enviado (en revisión) de la revista *Journal of Herpetology*. Al final de la tesis se presenta una sección de literatura citada y una serie de anexos con datos complementarios, así como una publicación derivada de este proyecto de investigación. No se incluye una sección de discusión general, pues cada capítulo hace referencia al anterior y en cada caso los resultados se discuten de manera amplia, permitiendo al lector entender de manera profunda y particular el problema abordado, así como las interpretaciones e inferencias realizadas por el autor.

Ciudad de México, 2010

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL. HISTORIAS DE VIDA EN TORTUGAS

1.1. Teoría General de Historias de Vida

La historia de vida de un organismo se entiende como las características de crecimiento, diferenciación, supervivencia y especialmente de reproducción a lo largo de su ciclo de vida (Begon *et al.*, 1996; Stearns, 1992, Roff, 2002). La historia de vida de los organismos es el reflejo de las condiciones ambientales en donde habitan, pues ésta representa una respuesta hacia las condiciones selectivas del ambiente (Caswell, 1983), aunque también influyen la historia evolutiva y las restricciones fisiológicas (Stearns, 2000). Las estrategias de historias de vida están determinadas por la combinación de diferentes tácticas (*sensu* Stearns). Una táctica es un grupo de rasgos co-adaptados y designados por selección natural para resolver problemas ecológicos (Stearns, 1976).

En un ambiente determinado, una población tiene que asignar la energía adquirida (recursos energéticos) en tres aspectos o dimensiones fundamentales para asegurar su permanencia en el sistema ecológico: a) la supervivencia (el mantenimiento somático, desarrollo de estructuras de defensa, alimentación, entre otras), b) el crecimiento y c) la reproducción o de forma más precisa el esfuerzo reproductor. Este último aspecto es fundamental, pues está íntimamente relacionado con la adecuación (Stearns, 1992). Las tres dimensiones básicas de la historia de vida de los organismos pueden englobarse en lo que se conoce como el triángulo demográfico (Silvertown *et al.*, 1993; Rodríguez-Romero, 2004; Zúñiga-Vega, 2005), un mapa bidimensional con tres ejes: fecundidad, crecimiento y supervivencia, o bien en la teoría del continuo rápido-lento (Promislow y Harvey, 1990; Reznick *et al.*, 1996; 2002) y las estrategias *r* y *K* (Pianka 2000).

Stearns (1976, 1977 y 1992) revisó la teoría y los datos publicados sobre el estudio de las estrategias de historia de vida y su evolución, desde las estrategias determinísticas *r* y *K*, hasta las *bet-hedging* (-desde ahora- Enium y Fleming, 2004) o “apostar a lo seguro” de tipo estocástico. Más de 20 años después de su primera revisión Stearns (2000) puntualiza que el estudio de la evolución de historias de vida ha cambiado de manera importante. No obstante, las interrogantes principales como los mecanismos que generan el cambio de los *trade-offs* (desde ahora) o disyuntivas, así

como el efecto de las restricciones filogenéticas o de desarrollo en la variación de historia de vida necesitan más investigación.

Entre las principales aproximaciones teóricas que se han realizado para entender la evolución de las historias de vida, los modelos determinísticos (r y K) basados en la densa dependencia (MacArthur y Wilson, 1967) han generado predicciones que han sido corroboradas con datos empíricos para algunas especies (Pianka, 1970; Gadgil y Solbrig, 1972; Nichols et al., 1976). Sin embargo, las predicciones de los modelos determinísticos han sido cuestionadas (Roff, 2002) y los modelos estocásticos, basados en la predecibilidad del ambiente han tomado más fuerza, haciendo predicciones aun más precisas sobre las estrategias de historia de vida. En la Tabla 1.1 se contrastan tanto los supuestos como las predicciones de los modelos determinísticos y estocásticos. Es importante recalcar y tener claro que aunque las predicciones son similares, los supuestos tienen un origen distinto.

Los modelos estocásticos son mas realistas (Stearns, 2000) y en términos de la definición de historias de vida, permiten entender mejor la relación entre historia de vida y ambiente, así como las respuestas por medio de tácticas para solucionar los problemas del abanico ambiental disponible para las poblaciones. En términos adaptacionistas estrictos; los modelos estocásticos ayudan entender la evolución de estrategias de historia de vida hacia una selección favorable de la variación en las crías y no como propiedades emergentes de condiciones demográficas de las poblaciones (Roff, 2002).

Tabla 1.1 Comparación de los modelos determinísticos y estocásticos *sensu* Stearns (1977).

Modelo	Supuestos	Predicciones
<u>Determinístico</u>		
Selección <i>r</i>	-Crecimiento poblacional exponencial -Distribución estable de edades -Colonizaciones repetidas o fluctuaciones en la densidad poblacional	-Madurez temprana -Muchos y pequeños descendientes -Esfuerzo reproductor elevado. -Vida corta
Selección <i>K</i>	-Ambiente estable -Población cercana al equilibrio -Crecimiento poblacional logístico -Competencia importante	-Madurez tardía -Pocos y grandes descendientes -Esfuerzo reproductor reducido -Larga vida
<u>Estocástico</u>		
	-Ambiente fluctuante -Población cercana al equilibrio	
	a)La mortalidad de los jóvenes es variable, la de los adultos no	-Madurez tardía -Esfuerzo reproductor reducido -Pocos descendientes
	b)La mortalidad adulta es variable, la de los jóvenes no	-Madurez temprana -Esfuerzo reproductor elevado -Muchos descendientes

Otra aproximación es la de Charnov (2002), quien plantea también la idea de un “cubo de historias de vida”, el cual está formado por variables adimensionales. Esta forma de percibir los costos de la reproducción, supervivencia y crecimiento requiere entender cómo la condición de los organismos y el ambiente tienen influencia en la inversión de los diferentes componentes de la reproducción presente y futura (Yurewicz y Wilbur, 2004), es decir, cómo se determina el esfuerzo reproductor.

La evolución de historias de vida, además de ser conceptualizada en modelos tanto estocásticos como determinísticos, necesita ser entendida en relación del reparto de la energía disponible en el crecimiento, la supervivencia y la reproducción. Esto es conocido como el paradigma central de la teoría de historias de vida (Stearns, 1992) y es

importante enmarcarlo en el estudio de los *trade-offs* y los mecanismos que los generan, así como el peso de la historia evolutiva de los linajes y su efecto en las restricciones de la inversión de energía (Stearns, 1989). Se han reportado algunos *trade-offs* básicos y comunes a muchos organismos, entre ellos, el de reproducción vs. supervivencia; número vs. calidad de descendientes y crecimiento vs. reproducción.

Varios sistemas de estudio se han utilizado para hacer inferencias sobre la evolución de historias de vida. Los sistemas clásicos con *Drosophila* (Gasser et al., 2000; Prasad y Joshi, 2003), lagartijas (Shine, 2005), aves (Lack, 1947; Cody, 1966; Wilbur et al., 1974) y peces (Reznick et al., 1996; 2002). También se han realizado trabajos con grupos de vertebrados con tiempos generacionales largos como los mamíferos (Charnov, 1993), pero en menor medida. En el caso de reptiles arcaicos como tortugas, cocodrilos o rinocerofalidos los esfuerzos de investigación han sido más reducidos. En las tortugas, es donde existe más información disponible sobre rasgos de historia de vida en comparación con los otros dos grupos de reptiles (Wilbur y Morin, 1988). Esta sección de la tesis se enfoca en organizar y articular la información empírica existente sobre las tortugas con respecto a los modelos de estocásticos de evolución de historias de vida, sin embargo también es necesario repasar algunos datos sobre los demás grupos de reptiles.

La clase Reptilia está formada por cuatro ordenes básicos, Crocodylia, Testudines, Squamata y Rhincocephalia (Pough et al., 2001). Dentro de estos grupos principales de reptiles se encuentra una amplia gama de estrategias de historia de vida, la cual se divide desde el tipo de paridad (oviparidad y viviparidad), las especies encasilladas en estrategias *r*, *K* (Pianka, 1970), o bien consideradas como *bet-hedgers* (Pianka, 2000). Algunas de las estrategias generales de la historia de vida de los reptiles presentan una concordancia con la historia evolutiva del grupo y su antigüedad. Los reptiles arcaicos como los cocodrilos, tortugas o incluso el *Sphenodon* presentan características de historia similares, mientras las serpientes y lagartijas tienen la mayor diversidad en las estrategias de historia de vida (Dunham et al., 1988; Clobert et al., 1998).

Dentro de los reptiles, las lagartijas y las serpientes son los grupos que más diversidad presentan en estrategias de historia de vida. La estrategia que mejor se ajusta en el caso de las lagartijas puede ser la del continuo rápido-lento, la cual fue probada con éxito por Zúñiga-Vega (2005), encontrando especies con estilo de vida rápido como con una gran inversión en reproducción y una vida corta, hasta especies en el extremo

lento, longevas y con un esfuerzo reproductor bajo; este tipo de estrategia de vida evoluciona cuando mayores presiones de selección (mortalidad) actúan sobre los adultos (Charnov, 1990, 1991). Dentro de las lagartijas existen especies con estilo de vida rápido, siendo prácticamente semélparas como *Sceloporus bicantalis* (Rodríguez-Romero, 2004); mientras que algunas otras como los varanos y helodermátidos presentan historias de vida más del tipo lento, ya que la mayor presión de selección ocurre sobre los individuos jóvenes, con una mortalidad más baja en los adultos.

Las tortugas son un grupo interesante para evaluar las predicciones de los modelos, ya que representan interrogantes importantes sobre algunos aspectos de la teoría de historia de vida como la nula evidencia de envejecimiento en el grupo, la fecundidad relacionada de manera positiva con el crecimiento y una longevidad inusual para su talla corporal (Gibbons, 1987; Gibbons y Semlitsch, 1982).

1.2. Las Tortugas. Organismos Longevos con Historias de Vida Complejas

Las tortugas presentan algunas características determinantes en su historia de vida. La primera de ellas es la concha o caparazón. Esta estructura determina la ecología de las tortugas, ya que, limita al grupo a cierto tipo de hábitat y restringe sus formas de vida a sólo tres básicas: marinas, terrestres y de agua dulce, además, es una limitante espacial importante en el aspecto reproductivo, ya que delimita el espacio disponible para producción de huevos. El tipo de paridad de las tortugas es ovíparo (Pough et al., 2001), este también determina las estrategias de historia de vida del grupo, pues algunos rasgos como la construcción del nido se conservan en todo el grupo, sin embargo, plantea una gama importante de tácticas para resolver el *trade-off* entre cantidad y calidad de la descendencia (Stearns, 1992; Roff, 2002).

La complejidad de las historias de vida de las tortugas está también enmarcada en un modo de vida arcaico y muy exitoso. Los fósiles más antiguos datan del Pérmico, para establecerse en el Triásico como un grupo persistente en las faunas mesozoicas (Gaffney, 1975; Shaffer et al., 1997; Fujita et al., 2004). El *bauplan* (Gould y Lewontin, 1979) o plan corporal de las tortugas quedó fijado como uno de los más exitosos en la historia de los reptiles, sobreviviendo incluso a cambios fundamentales en la estructura de la diversidad biológica en la tierra hacia finales del cretácico (Pritchard, 1979; Iverson et al., 2007). La variación en las estrategias de historia de vida de las tortugas se fijó a lo largo todo este periodo, siendo las fuerzas evolutivas las que dieron forma a

algunas características fundamentales como la longevidad, característica que comparte con los otros dos grupos de reptiles vivientes pero con un origen antiguo, como los cocodrilos y el *Sphenodon* (Pough et al. 2001).

La longevidad en las tortugas es un tópico que ha generado mucho interés en la investigación sobre historias de vida de reptiles (Congdon y Gibbons, 1990). Numerosos datos anecdóticos se han recopilado sobre la longevidad de las tortugas, con reportes de individuos que viven más de un siglo en cautiverio (Gibbons y Semlitsch, 1982; Wilbur y Morin, 1988). Sin embargo, esta información es poco fidedigna cuando se trata de estimar la longevidad en la naturaleza, ya que las condiciones de cautiverio no implican en la mayoría de los casos el desgaste de energía en conseguir alimento y eventos reproductivos repetidos. De hecho los datos de poblaciones silvestres muestran menor longevidad, aunque no dejan de ser importantes, pues los datos promedio rondan los 20 ó 30 años en especies de talla pequeña ó mediana (Gibbons, 1987), lo cual solo se reporta para algunos grupos de mamíferos, peces, cocodrilos y rincocefálicos.

Lo más interesante al respecto de la longevidad de las tortugas es que existe muy poca evidencia de senilidad (Gibbons, 1987). La disminución en la fecundidad es un aspecto que se considera como indicador de la senilidad, no obstante no existe evidencia en la disminución de fecundidad en este grupo de reptiles. Las tortugas se siguen reproduciendo a edades muy avanzadas y en muchos casos presentan un aumento en la fecundidad conforme aumenta el tamaño del cuerpo (Wilbur y Morin, 1988). Para Gibbons (1987) la longevidad de las tortugas puede ser explicada en parte por el registro humano de esta, lo cual explica las cifras record. No obstante, otros factores (de la historia de vida) como la madurez sexual tardía, el ser ectotermos, las bajas tasas metabólicas, así como la incertidumbre de los eventos reproductores son las causas de una larga vida. Otro aspecto como la concha (estructura protectora muy fuerte en los adultos) también es un causal importante de la longevidad. La evidencia empírica tanto de registros en cautiverio, como de poblaciones naturales convierte a las tortugas en los animales más longevos en la tierra (Gibbons y Semlitsch, 1982; Gibbons, 1987).

Un factor determinante en la historia de vida de las tortugas y de otros reptiles que hay que enfatizar es el que son ectotermos, característica generalizada en el grupo y que afecta de manera substancial las historias de vida en los reptiles (Pough et al. 2001; Angilletta y Sears, 2004). Shine (2005) revisó las consecuencias de la ectotermia en la evolución de las historias de vida en reptiles, encontrando que las bajas tasas metabólicas, el menor gasto de energía, así como el control de la temperatura por medio

del comportamiento influyen de manera importante en los principales rasgos como la supervivencia, crecimiento y reproducción. Los grupos actuales de reptiles comparten algunos rasgos generales en la historia de vida no por un origen común, sino más bien por ser todos ectotermos; por ejemplo, las nidadas (o camadas) grandes con descendientes pequeños y precisa selección de sitios de anidación para maximizar la incubación y adecuación de los neonatos, así como una relación importante entre la inversión reproductora (*reproductive output*) y el régimen térmico, son características de la historia de vida que se fijaron pronto en la historia evolutiva de los reptiles, del cual las tortugas no son la excepción.

Las tortugas, a diferencia de otros grupos como las lagartijas y las serpientes son estrictamente ovíparos (Pough, et al, 2001), presentan un proceso de anidación similar, en donde los huevos son enterrados en un nido excavado en tierra o en las primeras capas de la hojarasca, con un cuidado parental nulo (Ernst y Barbour, 1989), con excepción de algunas observaciones hechas en *Kinosternon flavescens*, la cual puede llegar a enterrarse junto a sus huevos y orinar sobre el nido para hidratarlo cuando está demasiado seco (Iverson, 1990). Estas características generales para todo el grupo simplifican la aproximación a sus diferentes estrategias de historia de vida, ya que eliminan el efecto del tipo de paridad y permiten una estimación más fiel del esfuerzo reproductor, el cual se vuelve más difuso cuando existe un cuidado parental elaborado o una retención del huevo variable, lo cual complica la medición de la cantidad de energía invertida en la reproducción.

1.3. Principales Estrategias de Historias de Vida de en Tortugas

La revisión de las estrategias de historia de vida de las tortugas se aborda desde los supuestos básicos generalizados a todo el grupo. Esto permite una interpretación más sólida con el menor número de aspectos especulativos y anecdóticos. Por lo anterior es imperativo aquí mencionar los supuestos básicos: 1) todas las tortugas son ovíparas, 2) en general no hay cuidado parental de ningún tipo (no obstante, ver Iverson, 1990), 3) la supervivencia de los sub-reproductores es más baja que la de los reproductores, de acuerdo con los cálculos de Iverson (1991b) quien describió una curva tipo III, en donde los organismos jóvenes y pre-reproductores presentan los valores más bajos de supervivencia, mientras que los adultos muestran los valores más altos.

Con el fin no sólo de relatar una revisión de las estrategias de historia de vida en tortugas, sino, más bien, un análisis exploratorio de los patrones básicos y su ubicación en el marco teórico propuesto por Stearns (1992), se plantea un análisis exploratorio de los rasgos generales de historias de vida en el orden Testudines. Las características de historia de vida a considerar para esta revisión son las siguientes: tamaño de nidada, masa relativa de la nidada (MRN, estimador del esfuerzo reproductor) y características morfológicas de los huevos (largo, ancho y peso). Debido a que una gran cantidad de datos y variables sobre historia de vida en tortugas es fragmentaria, o están, ausentes como la talla o edad mínima a la primera reproducción, las temporadas de anidación o ciclos reproductores, sólo se incluyeron los datos disponibles, y la interpretación de estos datos fue utilizada como complemento de la interpretación cuantitativa. Es importante mencionar que algunos datos importantes en las historias de vida como el dimorfismo sexual, el crecimiento, y la senectud no están considerados, ya que el fin último es explorar de manera precisa las estrategias de historia de vida desde una perspectiva reproductora ante un determinado ambiente. Otra característica importante que no se aborda es la comparación entre grupos “ecológicos” como dulceacuícola, terrestre y marino, pues ya han sido considerados en estudios previos como el del Wilbur y Morin (1988).

1.3.1. Métodos

Para poder llevar a cabo el análisis se recopilaron datos de 10 familias, 32 géneros y 59 especies y subespecies de tortugas (Anexo 1), mismos que representan el 66% de las familias, el 30.76% de los géneros (Iverson et al., 2007) y un 12.68 % de las especies y subespecies existentes reconocidas hasta la fecha (Bickhan et al., 2007). Con estas especies se construyó un cladograma de géneros, utilizando las filogenias publicadas por Iverson et al., (2007) respetando las jerarquías de las familias y géneros de cada familia y asumiendo un largo de rama igual a 1 para todos los grupos (Figura 1.1). Las relaciones alométricas se establecieron por medio la regresión lineal simple de los datos transformados (\log_{10}) de los rasgos de historia de vida y de la talla para determinar su pendiente (Charnov, 1993). Los datos se analizaron por una aproximación filogenética comparada (Garland et al., 2005). Para ello se utilizaron contrastes filogenéticamente independientes, autocorrelación filogenética y ANOVAs filogenéticas (Felsenstein, 1985; Garland, et al., 1993; Martins, 1996), con los paquetes

de computo Compare (Martins, 2004), Mesquite (Madison y Madison, 2009) y PDAP (Garland et al., 1993; Garland et al, 2002).

Los contrastes permitieron realizar las regresiones entre latitud, talla y los rasgos de historia de vida (tamaño de nidada, masa relativa de la nidada, largo del huevo, ancho del huevo y peso del huevo) promedio por género sin el efecto de la filogenia. Los contrastes filogenéticamente independientes permiten establecer correlaciones de rasgos de historia de vida con variables ambientales (Harvey y Pagel, 1991; Frazier et al., 2006; Felsenstein, 2008), mientras que la autocorrelación filogenética permite establecer el efecto de la inercia filogenética de cada rasgo. Los ANOVA filogenéticos permitieron comparar a la latitud en tres variables ordinales, organizadas de la siguiente manera: tropical (de 0° a 24°) intermedia (24° a 34°) y templada (>34°). Para ello fue necesario transformar (Log_{10}) los datos para alcanzar los supuestos paramétricos. Para el procedimiento de los ANOVA filogenéticos se realizaron 1000 simulaciones Montecarlo para generar una distribución nula de F, de la cual se calculó el 95 percentil para compararlo con la F empírica de un ANOVA convencional (Garland et al., 1993). No se utilizaron límites superiores o inferiores en ninguna de las variables y el modelo de evolución utilizado fue Browniano de especiación múltiple (largos de ramas iguales a 1). Se calcularon ANOVAs simples de las variables que no presentaron relación con el tamaño del cuerpo, como el largo del huevo. En el caso de las variables que presentaron una relación con el tamaño del cuerpo se calcularon los residuos entre la variable dependiente y el tamaño del cuerpo, los cuales fueron usados en el análisis.

1.3.2. Resultados y discusión

Las relaciones alométricas muestran los valores esperados (Harvey y Pagel, 1991) con una pendiente menor a 1, esto indica que los valores de MRN, largo, ancho y peso del huevo son más pequeños que lo esperado en relación con el tamaño del cuerpo. Únicamente el tamaño de la nidada presentó una pendiente mayor que 1 (alometría positiva) (Tabla 1.2). Esto indica que las especies, subespecies y/o poblaciones grandes tienen tamaños de nidada superiores a los esperados para su tamaño corporal, es decir, el aumento de talla tiene una repercusión importante en la cantidad de huevos que ponen, elevando la fecundidad de manera importante con el aumento en crecimiento.

El tamaño del cuerpo es una característica que refleja de manera importante las presiones selectivas del ambiente (Iverson, 1992), ya que la talla de los organismos

puede estar dada por disponibilidad del alimento y por el *trade-off* entre crecimiento vs. reproducción (Stearns, 1992). Pocos géneros y grupos de tortugas han evolucionado hacia un aumento de talla corporales (Ernst y Barbour, 1988). En algunos grupos como Testudinidae el aislamiento (*Geochelone* en las Islas Galápagos), mientras que en otros como las tortugas marinas es el ambiente (espacio) (*Caretta* y *Chelonia*) el que permite tallas corporales muy grandes y por lo tanto nidadas más grandes. Este patrón es común en tortugas, donde la nidada y el tamaño del cuerpo tienen una relación directa (Gibbons et al., 1978; Gibbons et al., 1982; Booth, 1998; Greaves y Litzgus, 2009).

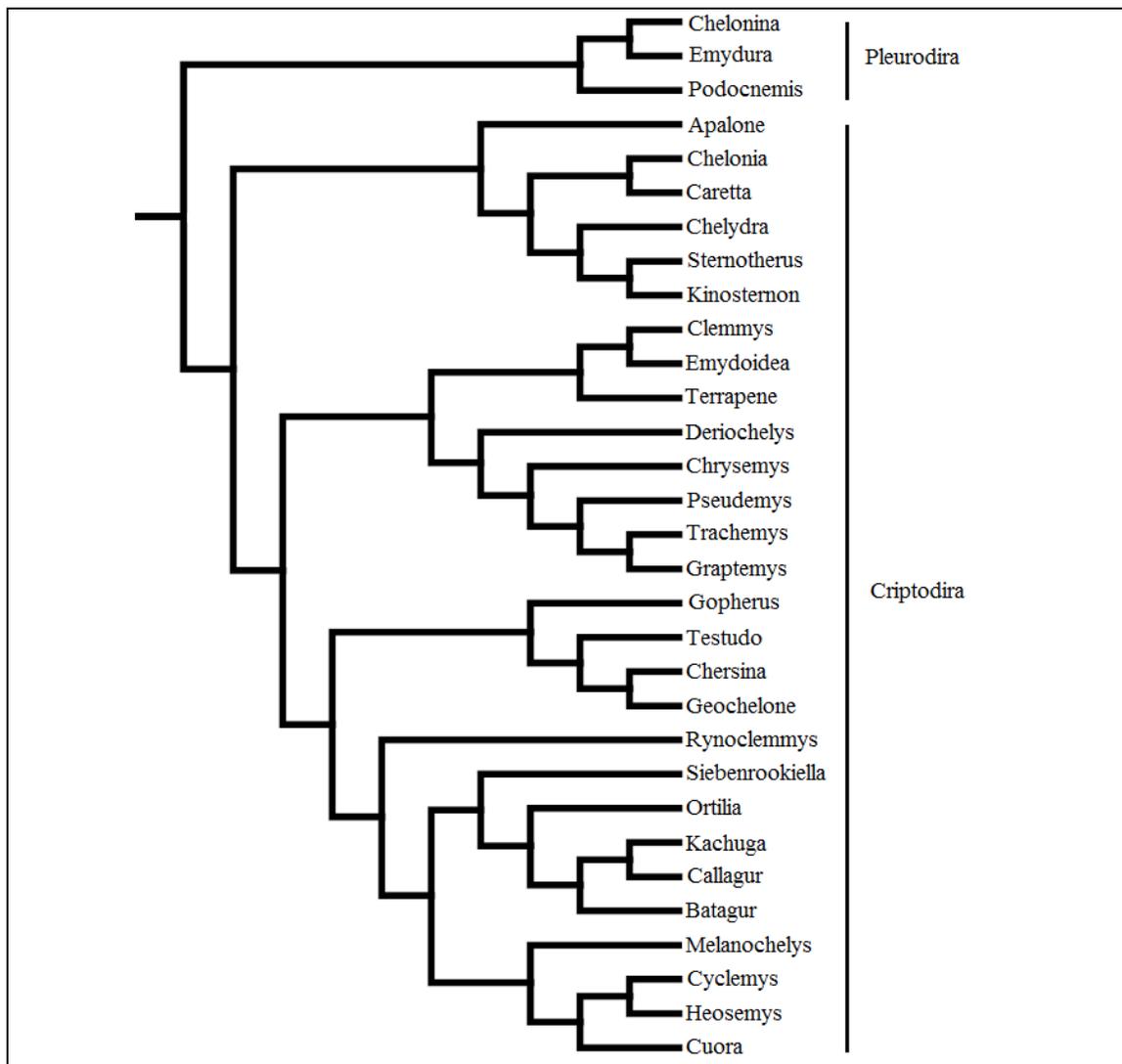


Figura 1.1 Cladograma de géneros de tortugas utilizado en el análisis. Tomado y modificado de Iverson et al., (2007).

Con respecto a los factores ambientales (en este caso representados por la latitud), los resultados indican que con excepción del tamaño de la nidada (determinada por el tamaño del cuerpo), la latitud tiene un efecto en el tamaño del cuerpo, la masa relativa de la nidada y las características merísticas del huevo. (Tabla 1.2). Los tamaños de nidada preponderantes entre los géneros (*Chrysemys*, *Pseudemys*, *Apalone*, *Callagur*, *Coura*, *Cyclemys*, *Heosemys*, *Kachuga*, *Orlitia*, *Clemmys*, *Emydoidea*, *Graptemys*, *Geochelone*, *Testudo*, *Sternotherus* y *Kinosternon*) se encuentran entre 1 y 12, mientras que los más grandes están distribuidos en los géneros representantes de especies grandes como *Podocnemys* o las tortugas marinas (*Caretta* y *Chelonia*); esto concuerda con los análisis de la relaciones alométricas, en donde la talla es un factor importante en el tamaño de la nidada.

La teoría general de historias de vida predice que las características netamente reproductoras como las características del huevo (tamaño y peso) y la MRN tienen una alta influencia del ambiente (Stearns, 1992; Roff, 2002). En la Tabla 1.2 es posible observar cómo presentan una relación positiva con la latitud. Sin embargo, al explorar la variación en estos rasgos de historia de vida por medio de ANOVAS filogenéticas, se encontró que únicamente el largo ($F_{2,23\text{empírica}}=18.82$; $F_{\text{filogenética}}=5.88$, $P<0.05$) y ancho del huevo ($F_{2,23\text{empírica}}=10.96$; $F_{\text{filogenética}}=6.99$, $P<0.05$) presentaron variación en la categorización zonal previamente establecida. El tamaño de la nidada, la MRN, el tamaño del cuerpo y la masa del huevo no presentaron variación entre las zonas cuando se consideró a la filogenia. Este resultado contrasta con el análisis de varianza convencional, en el que si se presentó variación en todas las variables excepto con la masa del huevo (Tabla 1.2). Es importante mencionar que en el caso de la MRN, ésta presenta valores promedio más altos en los Pleurodiros, mientras que en el grupo de los Criptodiros presentan una tendencia a la disminución del esfuerzo reproductor. Paradójicamente, las especies más grandes como las tortugas marinas presentan los valores más bajos (*Caretta*=3.97, *Chelonia*=4.2), junto con los testudínidos (*Geochelone*=2.4), los que presentan tallas corporales grandes. En términos generales, los valores reducidos de la MRN (esfuerzo reproductor) en las tortugas indican una posible estrategia *bet-hedging* (Cunnington y Brooks, 1996; Rollinson y Brooks, 2007), o bien el efecto de la baja mortalidad en los adultos (Promislow y Harvey, 1990), lo cual es probable en tortugas (Iverson 1991b).

El tamaño del cuerpo, el largo del huevo, y el ancho del huevo disminuyen hacia las latitudes norteñas, mientras que el tamaño de la nidada y la masa relativa de la

nidada disminuyen hacia los trópicos, tal como lo habían sugerido Iverson et al., (1991), aunque no había sido probado. En general, esto implica un aumento en las características merísticas de los huevos hacia los trópicos, donde las nidadas son más pequeñas, con un menor esfuerzo reproductor, lo cual describe el *trade-off* entre número vs. tamaño de huevo en una distribución latitudinal (Stearns, 1992). Sin embargo, la evidencia únicamente apoya la variación en el tamaño y no en el peso del huevo; lo cual es concordante con los resultados previamente reportados por Iverson (1992).

Tabla 1.2. Relación entre los rasgos de historia de vida en 59 especies de tortugas (Anexo 1) con la talla y la latitud. Tro.=tropical, Int.=intermedia, Tem.=templada.

Rasgos	Con la latitud			Con la talla		
	r ²	P	Media	Pendiente (β)	r ²	P
Largo de carapacho (mm)	0.14	<0.0001	266.79	-	-	-
Tamaño de la nidada	0.0013	0.71	15.95	1.18	0.41	<0.0001
MRN.	0.27	<0.0001	7.78	0.38	-0.20	<0.0001
Largo del huevo (mm)	0.55	<0.0001	36.50	0.15	0.04	0.10
Ancho del huevo (mm)	0.47	<0.0001	26.07	0.46	0.58	<0.0001
Peso del huevo (g)	0.30	<0.0001	14.73	0.90	0.54	<0.0001
Latitud	Tro.	Int.	Tem.	F _{empírica} /F _{filogené} tica	P _{ANOVA} empírica	P _{ANOVA} filogenética
Largo de carapacho (mm)	65.30 A	51.91 AB	47.69 B	F _{2,43} =3.76 / 6.99	0.031	>0.05
Tamaño de la nidada	17.00 A	14.81 AB	11.37 B	F _{2,43} =5.02 / 7.71	0.011	>0.5
MRN	6.24 B	7.09 B	9.41 A	F _{2,43} =3.54 / 7.30	0.038	<0.05
Largo del huevo (mm)	53.67 A	31.52 B	29.20 B	F _{2,23} =18.82 / 5.88	<0.0001	<0.05
Ancho del huevo (mm)	32.89 A	24.16 B	22.81 B	F _{2,23} =10.96 / 6.99	<0.0005	<0.05
Peso del huevo (g)	46.61	14.13	10.76	F _{2,26} =0.52 / 6.18	0.59	>0.05

La variación de las historias de vida y el efecto de la historia evolutiva se analizó por medio de la autocorrelación filogenética para cada una de las variables. El porcentaje de variación explicado por la historia evolutiva se determinó por los valores de ρ , los que oscilan entre -1 y 1 , siendo los valores cercanos a 0 sin efecto de la filogenia; los cercanos a -1 representan los taxones más cercanos filogenéticamente, pero más distintos en términos de rasgos de historia de vida; y valores cercanos a 1 representan un efecto importante de la filogenia en los rasgos de historia de vida. La talla no presentó influencia de la historia evolutiva. No obstante el tamaño de la nidada sí presentó importante influencia y el esfuerzo reproductor mostró una baja influencia. El mayor efecto se presentó en el largo, ancho y peso del huevo (Tabla 1.3). Es importante recordar que en los datos a nivel de especies/subespecies/poblaciones los rasgos están también influenciados por las relaciones alométricas y por la latitud, por lo cual fue necesario llevar a cabo un análisis conjunto, que, intuitivamente permitiera esclarecer si la variación en los rasgos de historia de vida está determinada por diversos factores y en distinta medida (intensidad o importancia) y a distinto nivel taxonómico, por lo cual, los datos de especies y poblaciones englobados en el nivel de género, junto con la variación explicada por la historia evolutiva en un modelo de regresión lineal múltiple (Zar, 1999), el cual genera una idea general del efecto de cada uno de los factores en la variación de historia de vida.

En el de modelo de regresión lineal múltiple los predictores utilizados sobre cada variable dependiente (rasgos) fueron el tamaño del cuerpo (x_i ; por las relaciones alométricas antes detectadas), la latitud como estimador de los factores ambientales locales (x_j) y la variación asociada a la filogenia obtenida por la autocorrelación (x_k). Por lo tanto el modelo sólo es útil con los rasgos donde la t es significativa en la autocorrelación (tamaño de la nidada, largo, ancho y peso del huevo). Con excepción del largo del huevo, en donde la filogenia tiene aproximadamente un 50 % de efecto en la variación, la alometría fue el factor que más varianza explica por arriba de la filogenia y del ambiente. La MRN fue el rasgo menos explicado por los tres factores utilizados, mientras que el ancho del huevo fue el mejor explicado, seguido por el tamaño de la nidada y el peso del huevo (Tabla 1.4).

Tabla 1.3. Valores de Rho (ρ) y t de la autocorrelación filogenética de cinco rasgos de historia de vida en 31 géneros de tortugas (Anexo 1).

Rasgo	ρ	t	g. l.	P
Largo de carapacho (mm)	-0.01	0.53	29	>0.05
Tamaño de la nidada	0.61	4.14	29	<0.05
MRN	0.24	1.33	29	>0.05
Largo del huevo (mm)	0.67	4.86	29	<0.05
Ancho del huevo (mm)	0.55	3.54	29	<0.05
Peso del huevo (g)	0.43	2.57	29	<0.05

La historia evolutiva del grupo tiene un efecto importante en algunos rasgos de la historia de vida, no obstante, el efecto de la alometría explica cuando menos la mitad de la variación en todos los rasgos, con excepción de la MRN. Las relaciones alométricas son lógicas en cuanto a la biomecánica en términos de tamaño, número y peso (Charnov, 1993). La MRN por otra parte, es una estimación que pondera el peso sobre el número (Cuellar, 1984), es decir, es posible tener individuos con la misma MRN, pero diferente número de huevos y con pesos de huevo distintos. Estos resultados confirman las tendencias previamente encontradas en vertebrados ectotérmicos, donde la talla del cuerpo tiene un efecto importante en la variación de los rasgos reproductores de la historia de vida (Ballinger, 1983; Bronikowski y Arnold, 1999).

Tabla 1.4. Fragmentación de la varianza (modelo lineal múltiple) para los cinco rasgos de historia de vida en los componentes filogenético, alométrico y ambiental (latitud) en 31 géneros de tortugas (Anexo 1).

Rasgo	% Filogenia (x_i)	% Alometría (x_j)	% Ambiente (x_k)	r^2	P
Tamaño de la nidada	19	52	4	0.75	<0.0001
MRN	6	11	<1	0.17	0.16
Largo del huevo (mm)	50	<1	17	0.68	0.0008
Ancho del huevo (mm)	7	57	20	0.84	<0.0001
Peso del huevo (g)	16	56	3	0.75	<0.0001

El análisis de los rasgos de historias de vida por medio de los contrastes independientes, arrojó un resultado contradictorio con la estadística convencional. Únicamente la latitud vs. la talla, y la talla vs. el tamaño de la nidada presentaron una relación significativa (Tabla 1.5). La MRN no presentó relación con ninguno de los otros rasgos. Lo anterior indica que una vez corregido el efecto de la filogenia, la MRN es independiente de la latitud, del tamaño del cuerpo y del tamaño de la nidada.

Tabla 1.5. Valores de r^2 (regresión hacia el origen) de los contrastes independientes entre tres rasgos de historia de vida y la latitud en 31 géneros de tortugas (Anexo 1).

	r^2	P
Latitud vs. Largo de Carapacho	-0.25	0.0038
Latitud vs. Tamaño de Nidada	-0.024	0.19
Latitud vs. MRN	0.019	0.23
Largo del Carapacho vs. Tamaño de nidada	0.33	0.003
Largo del Carapacho vs. MRN	-0.065	0.08
Tamaño de Nidada vs. MRN	-0.015	0.25

Con los datos analizados es posible determinar las siguientes estrategias de historia de vida en las tortugas: 1) la alometría tiene un papel importante en el tamaño de la nidada, los organismos más grandes (y posiblemente más viejos) ponen más huevos que los pequeños. 2) Los factores ambientales (como el clima –inferido por la latitud-) tienen un efecto en la historia de vida. Los organismos de latitudes más norteñas tienen tamaños de nidada y MRN más altas que los de latitudes más bajas. 3) La historia evolutiva tiene su mayor efecto en las características del huevo y en el tamaño de la nidada, aunque hay que mencionar que éstas están influenciadas por el tamaño de cuerpo y éste no presenta inercia filogenética.

Las historias de vida de las tortugas pueden ser *grosso modo* variaciones de la estrategia “apostar a lo seguro” o *Bet-hedging* (Cunnington y Brooks, 1996; Rollinson y Brooks, 2007) o ser una respuesta la mortalidad de los adultos (Promislow y Harvey, 1990). Esto implica cambios en el tamaño del huevo y variaciones en la inversión reproductora, las cuales están asociadas hacia las zonas más sureñas, en donde posiblemente existe una mayor variación temporal del ambiente (ver Capítulo II), la cual tendría incidencia en la sobrevivencia de las etapas juveniles (Murphy, 1968). Los rasgos más plásticos como el tamaño de la nidada o la MRN están determinados por

factores ambientales (variables en el tiempo). Las características del huevo están determinadas por la filogenia, pues implican restricciones estructurales como la apertura pélvica (Congdon y Gibbons, 1987), o bien, el tamaño del huevo fijado por selección natural con muy poca variabilidad (Wilbur y Morin, 1988). Lo anterior indica que el aumento de la fecundidad se da por un incremento en el tamaño del cuerpo y por el aumento de cuando menos un huevo más en la nidada, en lugar de producir huevos más grandes (Macip-Ríos et al., 2009).

Las historias de vida de las tortugas son muy diversas entre los grandes grupos y géneros, aunque coincidentes en lo que respecta a un esfuerzo reproductor bajo (8%) en comparación con otros grupos de reptiles como lagartijas (33%) y serpientes (-57%); Shine y Schwarzkopf, 1992). El tamaño del cuerpo es variable en la mayoría de los grupos y tamaño del huevo fijado por selección natural, o bien con una gran influencia filogenética. La historia de vida de las tortugas presenta sutilezas entre grupos y géneros, pero no deja de estar regida por un marco teórico general, en donde la demografía, las presiones selectivas, la historia evolutiva, junto con el *bauplan* (Gould y Lewontin, 1979) determinan las respuestas hacia el ambiente.

CAPÍTULO II. ESFUERZO REPRODUCTOR EN LOS KINOSTÉRNIDOS. UNA APROXIMACIÓN FILOGENÉTICA

2.1. Introducción

La evolución de los rasgos de historia de vida es un aspecto fundamental en la ecología evolutiva (Roff, 2002). Identificar los procesos que determinan la evolución de un rasgo adaptativo es un tema recurrente en las investigaciones ecológicas (Stearns, 1977; 1992). Por ejemplo, la evolución del esfuerzo reproductor es un tema que abordó Murphy (1968) hace casi cuatro décadas, no obstante existe poca evidencia empírica (Roff, 2002) al respecto. La idea central de Murphy señala que “si la variación temporal del ambiente tiene una influencia importante en la supervivencia de los organismos pre-reproductores (crías, jóvenes y subadultos), las poblaciones tendrán un esfuerzo reproductor bajo, una larga vida reproductora y una madurez sexual tardía”. Por lo tanto, mientras más variable sea el ambiente temporalmente, menor será la inversión en reproducción, lo cual se compensa con una mayor longevidad (inversión de energía en supervivencia) y un crecimiento más acelerado (para evadir la edad o talla crítica provocada por la variación temporal del ambiente).

La variación temporal del ambiente que menciona Murphy (1968) se entiende como las condiciones ecológicas que afectan directamente a los organismos. Estas condiciones pueden ser el clima (en sus componentes térmicos y de precipitación), la disponibilidad de recursos (alimento, refugio, hábitat) y las interacciones con otras especies (depredación y competencia). Es importante considerar que el supuesto básico de la hipótesis de Murphy es que la variación es temporal y no espacial (Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Goodman, 1979); es por lo tanto, la condición *sine qua non* de la hipótesis sobre la evolución del esfuerzo reproductor.

La hipótesis de Murphy (1968) sobre la evolución del decremento en el esfuerzo reproductor por causa de la variación temporal del ambiente ha sido ampliamente confrontada (Roff, 2002). Cooch y Ricklefs (1994) utilizaron simulaciones en computadora sobre historias de vida en aves y argumentaron que la disminución en el esfuerzo reproductor no es significativamente importante. Roff (1981), en un trabajo empírico, también argumenta que la disminución del esfuerzo reproductor por la variación temporal del ambiente es un fenómeno poco significativo; sin embargo, tanto

Schaffer (1974a) como Mann y Mills (1979 en Roff, 2002) aportan evidencia teórica y empírica a favor de la hipótesis de Murphy. La mayoría de los sistemas utilizados en los trabajos antes mencionados están basados en especies de vida corta (peces), o bien con comportamientos complejos de reproducción (lo que lleva a una estimación poco precisa del esfuerzo reproductor), por lo que los sistemas de estudio son poco adecuados para el análisis del fenómeno (Bennett y Owens, 2002). Longhurst (2002) revisó la hipótesis de Murphy con datos de variación en el reclutamiento y longevidad, demostrando empíricamente que mientras más variable es el reclutamiento, hay más muertes o extracciones de individuos inmaduros que produce un aumento en la longevidad.

Por lo anterior el interés principal en este capítulo del estudio es poner a prueba la hipótesis de Murphy sobre la evolución del esfuerzo reproductor. Para ello se propone un método de estudio con características *ad hoc*: a) un grupo de organismos en donde sea sencillo estimar el esfuerzo reproductor, b) que presenten las características propuestas por Murphy (alta mortalidad en jóvenes, esfuerzo reproductor reducido y alta longevidad en adultos), c) contar con la hipótesis evolutiva del grupo y d) contar con un indicador de la variación temporal del ambiente (por ejemplo el clima). Todas las características propuestas anteriormente son cumplidas por el grupo de los kinostérnidos, tortugas acuáticas continentales que habitan desde el sur de Canadá, hasta al norte de Argentina (Ernst y Barbour, 1988). Este linaje de tortugas representa un sistema de estudio adecuado para poner a prueba los supuestos de la hipótesis y tener una idea más clara sobre la controversia existente sobre la hipótesis de Murphy y la evolución del esfuerzo reproductor.

2.2. Antecedentes

2.2.1. La Familia Kinosternidae

La familia Kinosternidae comprende un grupo de tortugas de talla mediana, dulceacuícolas y exclusivas del Nuevo Mundo. Están distribuidas desde el Canadá hasta América del Sur (Argentina). Su centro de diversificación se encuentra en México, en donde existen cuando menos tres zonas de endemismo (Ernst y Barbour, 1988; Ernst et al., 1994; Ippi y Flores, 2001). La familia está formada por cuatro géneros: *Staurotypus*, *Claudius*, *Sternotherus* (algunas veces sinonimizado con *Kinosternon*, Ernst y Barbour, 1988) y *Kinosternon*. Hasta la fecha se han reconocido 25 especies en toda la familia, dos pertenecientes a *Staurotypus*, una a *Claudius*, cuatro a *Sternotherus* y 18 a *Kinosternon*; de estos últimos se han descrito también varias subespecies: seis para *K. hirtipes*, dos para *K. leucostomum*, cuatro para *K. scorpioides*, dos para *K. sonoriense*, tres para *K. subrubrum* y dos para *S. minor* (Ernst y Barbour, 1988; Ernst et al., 1994; Bickham et al., 2007).

Dentro de los estudios filogenéticos más relevantes sobre los kinostérnidos, los trabajos de Iverson (1991c; 1998) mostraron evidencia importante sobre algunas relaciones del grupo. Estos estudios también determinaron la monofilia del género *Sternotherus* y la no sinonimia con *Kinosternon*. No obstante, estos estudios muestran falta de resolución hacia algunos grupos como el grupo *scorpioides*, en donde no se incluyeron algunas especies importantes como *K. oaxacae* y *K. creaseri* y los problemas de resolución y muestreo en el clado de Centroamérica y norte de América del Sur con *K. angustipons* y las subespecies de *K. scorpioides*. Estos análisis también incluyen algunas hipótesis *a priori* que no se cumplen en los resultados, como la posición de *K. herrerae* en la base del género, o que las especies *K. alamosae*, *K. chimalhuaca* y *K. oaxacae* son derivadas de *K. integrum*.

Serb et al. (2001) utilizaron datos moleculares para resolver el estatus de las subespecies de *Kinosternon flavescens* (*K. f. flavescens*, *K. f. arizonense*, *K. f. durangoense* y *K. f. spooneri*), resolviendo que de este complejo se desprenden cuando menos tres especies: *K. flavescens* de las planicies centrales de E. U., *K. durangoense* del la cuenca del Río Nazas en el desierto Chihuahuense y *K. arizonense* del desierto de Sonora-Arizona. Más recientemente, Iverson et al., (2007) en un intento por realizar

“super árbol” de las tortugas en general presentaron resultados preliminares de la filogenia de los kinostérnidos. Esta hipótesis mantiene la misma incertidumbre sobre el grupo *scorpioides* pues incluye a tres especies del Altiplano Mexicano, norte de México y Golfo de México como *K. sonoriense*, *K. hirtipes* y *K. herrerae*, esta última especie no se ubicó en la base del grupo como lo esperaba Iverson (1998); otras relaciones entre *K. alamosae*, *K. chimalhuaca* y *K. oaxacae* con *K. integrum* tampoco son claras.

2.2.2. El esfuerzo reproductor y su evolución

El esfuerzo reproductor es la proporción de energía disponible que un organismo utiliza para producir la descendencia (por evento reproductor; Henen, 2002) y es considerado como uno de los aspectos más importantes de la historia de vida de los organismos (Rodríguez-Romero, 2002; Zúñiga-Vega, 2005). Está determinado por factores como la variación temporal del ambiente, la alimentación y el papel de la especie en la pirámide trófica (Wilbur *et al.*, 1974). Es importante no confundir el esfuerzo reproductor con el *output* o inversión reproductora el cual se considera como la proporción total de energía invertida en la reproducción (Rollinson y Brooks, 2007).

Williams (1966) predijo que el esfuerzo reproductor tendría que disminuir con la duración media de la vida del adulto entre comparaciones de especies, las especies más longevas presentarán un menor esfuerzo reproductor a diferencia de las menos longevas. El razonamiento se basa en el principio del *trade-off* entre energía utilizada para crecimiento (y mantenimiento del soma) y utilizada para reproducción. Las predicciones de Williams generaron una serie de publicaciones sobre la evolución del esfuerzo reproductor y los costos en otros rasgos de la historia de vida como la supervivencia y la reproducción futura (Gadgil y Bossert, 1970; Goodman, 1974; 1979, Schaffer, 1974b; Andersson, 1978). Más recientemente, Charnov (2005) utilizando una aproximación alométrica, refino la hipótesis de Williams (1966) sugiriendo que el esfuerzo reproductor debe ser inversamente proporcional a la longevidad promedio.

Tanto las observaciones de Williams (1966), como de Murphy (1968) y Charnov (2005) indican que el esfuerzo reproductor ha evolucionado en un continuo de magnitudes, desde uno alto, el cual compromete la supervivencia de los individuos (semélparos), hasta uno bajo, el cual permite que los organismos tengan una vida con varios eventos reproductores (iteróparos; Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1992; Roff, 2002). Además de las predicciones hechas sobre el esfuerzo reproductor, es importante

señalar que éste también puede estar relacionado con otros rasgos de la historia de vida de los organismos como el tamaño de la descendencia (Caley et al., 2001), o bien con otros rasgos como el tamaño de la nidada, tamaño del cuerpo (Macip-Ríos et al., en prep), y los costos en reproducción (Goodman, 1974) o supervivencia futura (Shine y Schwarzkopf, 1992).

2.2.3. Historias de vida en kinostérnidos

Los cocodrilos, las tortugas y los rincocefálicos presentan en su mayoría estrategias de historia de vida del tipo *bet-hedging*, aunque algunas especies de cocodrilos que habitan en zonas más estables presentan casos especiales de una estrategia lenta. Por lo general este tipo de reptiles muestran vidas largas, un esfuerzo reproductor reducido (salvo algunos cocodrilos) y un crecimiento lento, muy similar al de las tortugas (Dendy, 1989). Las tortugas marinas presentan una forma alterada de *bet-hedging*, o más bien, solucionan de diferente manera el *trade-off* entre la cantidad y la calidad de los descendientes, apostando por mayor cantidad pero, igualmente con un esfuerzo reproductor reducido (Wilbur y Morin, 1988). Los Rincocefálicos son muy similares a las tortugas, pues presentan un bajo esfuerzo reproductor y una larga vida reproductora, ponen nidadas pequeñas y habitan en ambientes poco predecibles con una presión muy alta en los primeros estadios de desarrollo embrionario, los cuales a su vez son muy largos (Dunham et al., 1988). Sin embargo, en todos estos grupos aun es necesario poner a prueba el efecto de la variación temporal del ambiente y la tasa de mortalidad en jóvenes.

Los kinostérnidos como otras tortugas de agua dulce se consideran como *bet-hedgers* (Wilbur y Morin, 1988; Janzen *et al.*, 2000). Algunos trabajos (Tabla 2.1) han descrito diferentes rasgos de la historia de vida de los kinostérnidos, la mayoría de ellos de manera anecdótica o en estudios enfocados a describir los rasgos de historia de vida generales de una o varias especies, sin embargo, sólo algunos han interpretado los patrones generales del linaje. De manera general se puede considerar que los kinostérnidos ponen de 1 a 4 nidadas al año, con un tamaño promedio alrededor de los 4 huevos por nidada (Iverson, 1989; 1991a; Iverson et al., 1991), aunque las especies de mayor talla como *Staurotypus triporcatus* pueden poner alrededor de 10 huevos (Vogt, 1997a). El dimorfismo sexual es generalizado en este grupo, sesgado generalmente hacia machos más grandes en talla del cuerpo y cabeza en comparación con las hembras

(Wilbur y Morin, 1988). La anidación siempre es en tierra y no hay reportes de cuidado parental dentro del grupo (no obstante, ver Iverson, 1990).

Se ha mencionado de manera general (como linaje), que en los kinostérnidos es posible encontrar una relación negativa entre el tamaño del cuerpo y el esfuerzo reproductor (masa relativa de la nidada), y un aumento del esfuerzo reproductor con la latitud (Iverson et al., 1991; Macip-Ríos et al., 2009), también se ha sugerido que como grupo ecológico (tortugas dulceacuícolas), los kinostérnidos presentan características específicas en su historia de vida, tales como bajo esfuerzo reproductor, huevos grandes y nidadas pequeñas (Wilbur y Morin, 1988). Aunque cabe mencionar que las tortugas dulceacuícolas presentan una mayor variación en las estrategias de historias de vida (Moll y Moll, 2004); no obstante, es muy poca la información que se tiene sobre la edad o talla a la madurez sexual, rasgo muy importante en la historia de vida de cualquier organismo (Stearns, 1992). Sin embargo, aún con la poca información disponible sobre los kinostérnidos, es posible relacionar la edad a la primera reproducción con la talla, es decir, especies y poblaciones de talla corporal reducida son aquellas que inician la reproducción en edades menores o tallas más pequeñas (Iverson, 1992). Esto indica a grandes rasgos que la mayor inversión energética se conduce hacia el crecimiento y/o supervivencia, con una menor inversión hacia la reproducción.

Es importante señalar que la mayor parte de la información publicada sobre rasgos de historia de vida en kinostérnidos se ha generado básicamente bajo la misma metodología. Los tamaños de nidada han sido determinados por medio de placas de Rayos-X (Gibbons y Greene, 1979) y la extracción de huevos se ha realizado por medio de la técnica descrita por Ewert y Legler (1978). La masa relativa de la nidada se ha estimado generalmente por el cociente PN/PM, donde PN es el peso de la nidada y PM el peso de la madre, con algunos ajustes como el de Cuellar (1984), lo cual facilita la recopilación y análisis de esta información. No obstante, los diferentes tamaños de muestra se tienen que tomar en cuenta, ya que muchos de los datos generados están tomados de muestras distintas, incluso algunos datos han sido estimados con uno sólo individuo.

2.3. Objetivos

2.3.1. Objetivo General

Determinar la influencia de la variación temporal del ambiente y de la filogenia en la evolución del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos.

2.3.2. Objetivos específicos

- Determinar el efecto de la variación temporal del ambiente en la evolución del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos.
- Determinar el efecto de la filogenia en la evolución del esfuerzo reproductor de los kinostérnidos.

2.4. Hipótesis

De acuerdo a lo mencionado anteriormente con respecto a la hipótesis de Murphy (1968) sobre la evolución del esfuerzo reproductor, los datos de los kinostérnidos sugieren de manera intuitiva que la variación temporal del ambiente tiene un papel fundamental en la evolución del esfuerzo reproductor en este grupo (Iverson et al., 1991; Macip-Ríos et al., 2009). La manera más práctica de poner a prueba la hipótesis de Murphy (1968) es suponer con base en lo que plantea Roff (2002) sobre la predecibilidad del ambiente y la evolución del esfuerzo reproductor: en un ambiente predecible o estable, el esfuerzo reproductor será elevado, mientras que un ambiente poco predecible el esfuerzo reproductor será reducido. Por lo tanto, se espera que en un gradiente (de más a menos) de predecibilidad temporal (del ambiente), el esfuerzo reproductor disminuirá de manera proporcional. Es decir:

H₀: El esfuerzo reproductor en los kinostérnidos no está determinado por la variación temporal del ambiente y si por otros factores como la filogenia.

H_A: La disminución del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos está determinada por la variación temporal del ambiente y no por otros factores como la filogenia.

2.5. Área de Estudio

Los datos fueron recopilados de varios trabajos previamente publicados, algunos de ellos en los Estados Unidos y otros en México, así como la obtención directa de información en ciertas poblaciones naturales. En la muestra de Estados Unidos están representadas el 90 % de las especies de kinostérnidos de ese país, en el caso de México, están representadas la mayoría de las especies del norte y centro del país, únicamente faltan algunas especies del sur de México y Centroamérica. En la Figura 2.1 se muestra el mapa de las localidades de donde se obtuvieron los datos del esfuerzo reproductor, así como los datos climáticos históricos. Esto implica un intervalo que involucra 25.57° grados entre los extremos de los datos utilizados (Nebraska, E.U. y Oaxaca, México).

Los datos de los Estados Unidos provienen principalmente de las cuencas del Río Missouri y Missisipi, del centro oeste del país, así como datos de especies de las cuencas del río Colorado y parte del río Bravo. En México los datos se extienden por la costa del Océano Pacífico desde Sonora hasta Oaxaca. Asimismo se obtuvieron datos de la cuenca del Río Balsas (Estado de México y Michoacán) y el Altiplano, el Golfo de México (Veracruz y Tabasco) y la Península de Yucatán. Los datos representan la mayor parte de la distribución del grupo en Norteamérica, no obstante falta información de las especies más sureñas como *K. dumni* y *K. angustipons* en Panamá y Colombia, así como de las subespecies de *K. scorpioides* en América del Sur. Sin embargo, con la información recopilada se cuenta con una buena muestra de la distribución del grupo en el continente americano; por lo cual se consideran como representativos para determinar la evolución del esfuerzo reproductor en esta familia de tortugas.

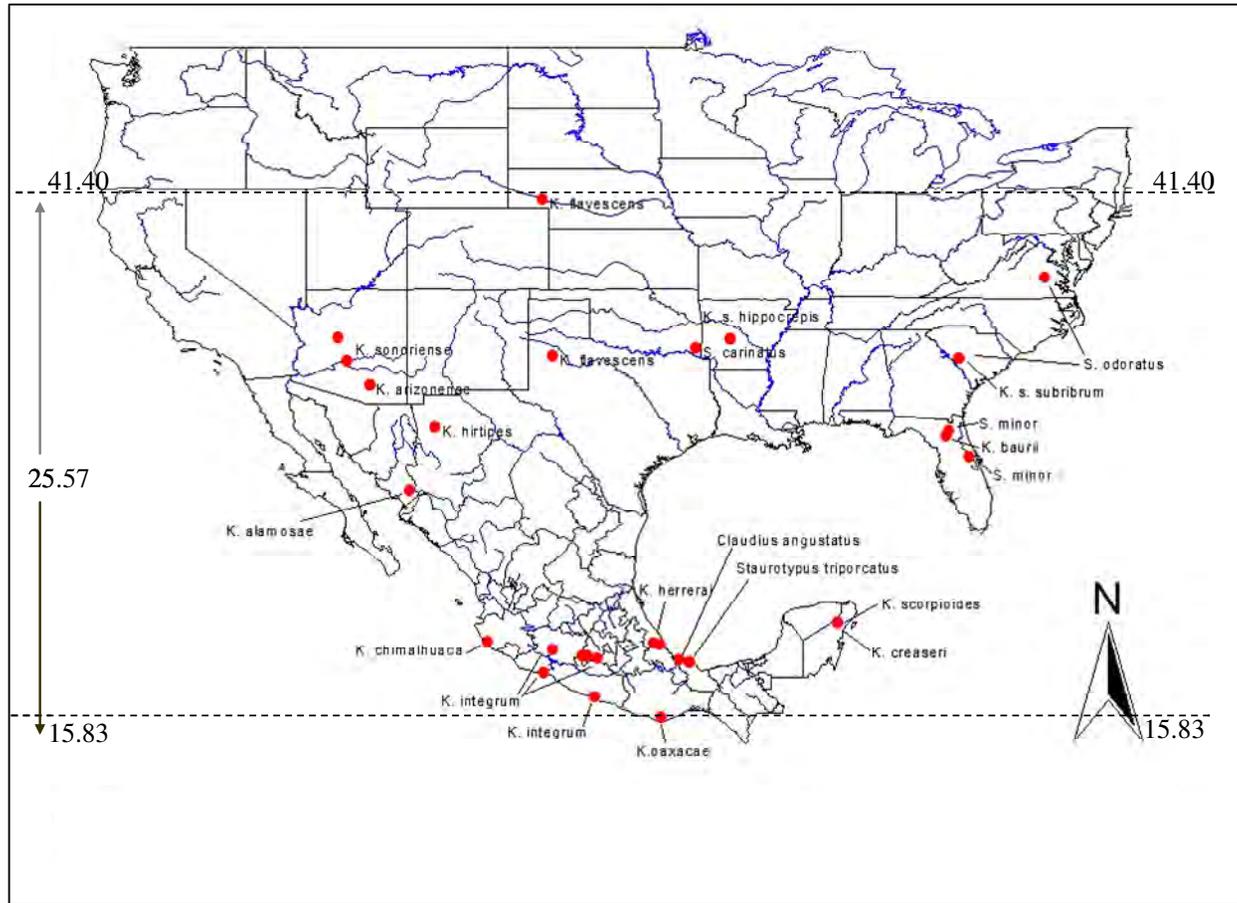


Figura 2.1. Localidades con registros de esfuerzo reproductor de Kinostérnidos en América del Norte, así como los principales ríos de la zona

Las oscilaciones climáticas entre las diferentes localidades utilizadas, muestran una amplia variación (Tabla 2.1), tanto en la temperatura, como en la precipitación y los datos extremos de temperatura, además las localidades más norteñas registran nevadas, heladas y temperaturas sumamente bajas por varios días del año. Esto implica una oscilación climática muy importante y condiciones ambientales en un gradiente de norte a sur, de las zonas templadas en la planicie central de Norteamérica a las zonas húmedas, semiáridas, subtropicales y tropicales de México.

2.6. Material y Métodos

2.6.1. Obtención de Datos y Cálculo del Esfuerzo Reproductor

Se utilizaron datos publicados del esfuerzo reproductor, tamaño de nidada y tamaño del cuerpo de especies de los Estados Unidos y México. También se incluyeron datos inéditos generados por este mismo trabajo (Tabla 2.1). Se utilizó la masa relativa de la nidada (MRN) como estimación del esfuerzo reproductor, para ello se usó la estimación propuesta por Cuellar (1984), la cual se entiende como:

$$MRN = \frac{PN}{PM - PN}$$

En donde: MRN es la masa relativa de la nidada, PN es el peso de la nidada y PM es el peso de la madre.

En el caso de los datos obtenidos directamente del campo (ver Tabla 2.1 para las localidades), las tortugas fueron colectadas por medio de un chinchorro y redes de desvío con nasas en los extremos. Las trampas fueron cebadas con pescado fresco y se dejaron por varias noches en los sitios donde se hicieron las colectas. Posteriormente, las hembras con una talla (largo del carapacho –LC-) mayor a los 11 cm (Macip-Ríos et al., 2009) fueron llevadas al laboratorio para obtener placas de Rayos-X (Gibbons y Greene, 1979), de esta manera se estableció si las hembras estaban grávidas y se estimó el tamaño de nidada (TN). Los huevos fueron extraídos inyectando a las hembras con una dosis de oxitocina de 1.5 ml x kg de peso (Ewert y Legler, 1978). Posteriormente los huevos fueron pesados en una balanza semianalítica (0.01 g) y medidos con un vernier (0.02 mm). Para calcular la masa relativa de la nidada se utilizaron únicamente los huevos completamente calcificados. En general las tortugas ovipositan en la etapa de gastrula tardía, lo cual implica una completa calcificación del huevo (Ewert, 1979). De estas tortugas colectadas también se extrajeron tejidos de músculo, hígado y membrana interdigital (preservados en alcohol absoluto). Los ejemplares que fueron preservados se depositaron en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología (ver Anexo 2).

2.6.2. Datos Climáticos y Estimación de la Variación Temporal del Ambiente

Se utilizaron datos climáticos históricos de las localidades en donde se realizaron los estudios para medida de la variación temporal del ambiente. Específicamente se utilizaron la temperatura promedio mensual, la temperatura máxima extrema, la temperatura mínima extrema, la precipitación total, la evaporación media y la lluvia máxima en 24 horas. Los datos se obtuvieron del Servicio Meteorológico Nacional (México) y del *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) de los Estados Unidos de América. Los datos climáticos representan un periodo promedio de 20 años aproximadamente (variable por estación). La estimación más sencilla de la variación temporal de cada uno de los sitios donde se realizaron los estudios se basó en el promedio de las varianzas de cada mes por año. Los datos climáticos históricos se sistematizaron en una base de datos, posteriormente se calculó la media de la varianza por mes y año, esto permitió hacer un cálculo de la media de las medias para la desviación estándar (Daniel, 2001). Según el teorema del límite central, esto asegura normalidad e independencia en los datos (Johnson y Bhattacharyya, 1996). Sin embargo, también se realizaron las pruebas pertinentes de normalidad y homogeneidad de varianza. Los datos climáticos se sintetizaron en tres grupos de variables: 1) térmicas, formadas a partir de la temperatura máxima extrema, temperatura mínima extrema y temperatura promedio mensual, 2) de precipitación o lluvia, formadas a partir de la evaporación mensual, lluvia total mensual y lluvia máxima por 24 horas y 3) totales, siendo un promedio de todas las variables utilizadas. De esta manera se generaron los datos necesarios para relacionar las variables de historia de vida con la variación temporal climática total, la variación temporal térmica y la variación temporal de la precipitación. Como una variable adicional sobre las condiciones ambientales se utilizó la latitud en unidades UTM. En la Tabla 2.1 junto con los datos de historia de vida de los kinostérnidos también se pueden observar los datos climáticos utilizados en este trabajo.

Tabla 2.1. Rasgos de historia de vida de las especies/poblaciones de kinostérnidos. Varianzas climáticas de las localidades de donde se obtuvieron los datos de los kinostérnidos.

Especie	Estado	Localidad(es)	MRN	Largo del Carapacho (mm)	Tamaño de nidada	Latitud	Varianza climática total	Varianza térmica	Varianza de precipitación	Fuente
<i>K. alamosae</i>	Sonora	Alamos	0.109	104.5	4	27.03	13.38	2.38	46.38	Iverson, 1989 Congdon y Gibbons, 1985; Iverson et al. 1991
<i>S. odoratus</i>	Carolina S.	Bahia Ellenton	0.112	80	4.5	33.55	10.11	7.65	17.48	Iverson, 1991
<i>K. flavescens</i>	Nebraska	Lago Gimlet, Condado Garden	0.109	102.5	6.5	41.41	14.95	10.55	28.15	Gibbons 1983; Frazer, 1991
<i>K. s. subrubrum</i>	Carolina S.	Bahia Ellenton	0.106	86.3	2.62	33.55	10.11	7.65	17.48	Mitchell, 1988
<i>S. odoratus</i>	Virginia	7 Km NO, Richmond	0.104	74.9	4.1	37.55	9.66	8.42	13.36	Etchberger y Ehrhart, 1987.
<i>S. minor</i>	Florida	Seminole	0.0967	100.1	2.815	29.31	15.87	6.15	45.00	Iverson et al., 1991
<i>K. baurii</i>	Florida	Condados Levy y Marion	0.09	91.6	4	29.65	15.27	6.51	41.54	Iverson et al., 1991
		Condado McCurtian (Oklahoma); Condados Garland, Montgomery y Saline (Arkansas)								
<i>S. carinatus</i>	Oklahoma- Arkansas	Condado Yavapai y Condado Maricopa	0.0865	109.5	3.05	34.27	12.60	8.79	24.03	Iverson 2002, Hulse, 1982, Iverson et al., 1991
<i>K. sonoriense</i>	Arizona	Maricopa	0.0735	119.5	4.05	33.99	9.53	8.15	13.67	Iverson, 1979
<i>K. s.</i>										
<i>hippocrepis</i>	Arkansas	Condado Garland	0.079	96.3	3.17	34.50	12.41	8.81	23.22	Iverson et al., 1991
<i>K. hirtipes</i>	Chihuahua	Galeana	0.071	110.6	3	30.12	7.13	2.37	21.39	Iverson et al., 1991
	Estado de									
<i>K. integrum</i>	México	Tonatico	0.043	142.7	4	18.75	11.27	1.43	40.79	Macip-Ríos et al., 2009 *Lopez-Luna. Datos sin publicar.
<i>K. acutum</i>	Veracruz	El Jobo, Municipio de Alvarado	0.101	88.32	3	18.66	21.67	1.82	81.22	Este trabajo
<i>K. herrerae</i>	Veracruz	Tres Ríos y Buena Vista	0.072	132.5	3.5	19.48	24.82	1.19	95.72	*Brian Horne. Datos sin publicar.
<i>K. leucostomum</i>	Veracruz	Los Tuxtlas	0.03	145.39	2.24	19.57	29.21	0.22	116.19	Este trabajo
<i>K. oaxacae</i>	Oaxaca	Pochutla	0.065	138.5	3	15.83	15.84	1.27	59.55	Iverson (en prensa)
	Quintana									
<i>K. scorpioides</i>	Roo	Coba	0.048	110	2.2	20.48	16.76	1.92	61.27	

<i>K. chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	0.071	139.87	4.3	19.53	12.91	1.02	48.57	Este trabajo Aguirre-León et al., 2002; Espejel González, 2004. Datos estimados *Vogt, 1997a. Datos estimados.
<i>Claudius angustatus</i>	Veracruz	El Jobo, Municipio de Alvarado	0.0551	106.9	3	19.48	21.67	1.82	81.22	
<i>Staurotypus triporcatus</i>	Veracruz	Los Tuxtlas	0.0144	400	9.8	19.57	29.21	0.22	116.19	
<i>K. integrum</i>	México	Tejupilco	0.079	142.7	4	18.84	11.50	1.90	40.31	Este trabajo
<i>K. integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho	0.067	184.3	6.88	19.18	11.21	2.44	37.50	Este trabajo
<i>K. integrum</i>	Michoacán	Playa Azul	0.072	161.5	5	18.01	22.00	1.22	84.33	Este trabajo
<i>K. integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos, Municipio de Acapulco	0.042	15.65	3.11	16.82	37.32	0.69	147.22	Este trabajo
<i>K. integrum</i>	México	Sierra de Nanchititla	0.061	13.25	4	18.86	31.78	1.65	122.18	Este trabajo
<i>K. creaseri</i>	Quintana Roo	Coba, Quintana Roo, México	0.045	116	1	20.52	16.76	1.92	61.27	Iverson, 1988
<i>K. arizonense</i>	Arizona	Condado Pima	0.065	145.1	4.7	32.22	9.85	7.47	16.98	Iverson, 1989
<i>K. flavescens</i>	Texas	Condado Lubbock	0.119	106.3	4.86	33.67	12.57	9.25	22.53	Long, 1986

2.6.3. Trabajo de Laboratorio y Estimación de la Hipótesis Filogenética.

En los sitios donde se colectaron datos de esfuerzo reproductor también se colectaron tejidos. Los tejidos frescos fueron preservados en etanol absoluto a -20° C. Un fragmento de alrededor de 1 mm^2 de tejido fue utilizado para la extracción de DNA genómico por medio de la técnica de fenol-cloroformo con Proteinaza K. Una vez purificadas las muestras de DNA se corrieron geles de agarosa 1X en una cámara de electroforesis para visualizar la cantidad el DNA extraído, el cual posteriormente se preservó a 4° C en alícuotas de $200 \mu\text{l}$ de agua bi-distilada.

Por medio de la técnica de PCR (*polimerase chain reaction*; -Delidow et al., 1993) se amplificó un fragmento de 791 pares de bases del Citocromo-*b* de la familia Kinosternidae. Para ello se utilizaron los siguientes oligonucleótidos (*primers*): Mta (F):CTC-CCA-GCC-CCA-TCC-AAC-ATC-TCA-GCA-TGA-TGA-AAC y L (R):TCT-TTC-ACT-GGT-TGT-CCT-CCG-ATT-CA (Engstrom et al., 2007) y el siguiente programa de PCR: 30 ciclos de 94° C 5 minutos, 94° C 30 segundos, 50° C 30 segundos, 72° C 1 minuto y 72° C 7 minutos. Posteriormente se realizó la purificación del producto de PCR por medio de un *Kit* de purificación por columnas (Quiagen) y columnas Montáge (Millipore). Con los productos de PCR purificados se realizó la reacción de secuenciación de ambas cadenas de DNA. Finalmente se purificó el producto de la reacción de secuenciación utilizando Sefadex de columnas giratorias. Posteriormente fueron enviadas a la unidad de Biología Molecular del Instituto de Biología para su secuenciación en un secuenciador automático (Applied Biosystems).

La edición de las secuencias se realizó con el paquete computacional Sequencher ver. 4.7 (Gene Codes Copr., 2006). El alineamiento múltiple se realizó utilizando el paquete computacional Clustal X 2.0.10. Posteriormente, la base de datos de caracteres moleculares se exporto al programa computacional MaClade ver. 4 (Madison y Madison, 2000), en donde se llevó a cabo un alineamiento manual de las bases. Para el análisis de reconstrucción filogenética por el método de máxima verosimilitud (MV) se generó un modelo de evolución en el programa computacional Modeltest Ver. 3.7 (Posada y Crandall, 1998). El análisis de MV se llevo a cabo en Paup* ver. 4 (Swofford, 1998), posteriormente se realizó una rutina de bootstrap con 100 re-muestreos en Paup* ver. 4. (Swofford, 1998) para determinar el soporte de las relaciones filogenéticas encontradas previamente. Además de los datos moleculares que se generaron en este proyecto de investigación, también se incluyeron datos publicados sobre el Citocromo-*b* en kinostérnidos. Estos datos consistieron en secuencias parciales

obtenidas por Iverson (1998) de las siguientes especies y poblaciones: *Sternotherus carinatus* y *S. minor*, *K. bauri*, *K. subrubrum*, *K. s. hippocrepis*, *K. s. steindachneri*, *K. leucostomun*, *K. dumni*, *K. alamosae*, *K. acutum*, *K. hirtipes*, *K. sonoriense*, *K. integrum*, *K. flavescens* y *Claudius angustatus*, así como las secuencias disponibles del Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) sobre los grupos externos y algunos miembros del grupo interno: *Sternotherus odoratus* (U81350), *Staurotypus triporcatus* (U81349), *Dermatemys mawii* (U81364.1), *Chelydra serpentina* (U81357.1, AF385679.1) y *Chelonia mydas* (EU787021.1, U81352.1).

Esto último ocasionó una disparidad en el largo de los fragmentos, lo cual se consideró como datos faltantes. Según Weins (2006), la incorporación de más unidades taxonómicas operativas (OTUs), aun con datos faltantes mejora el resultado del análisis, proporcionando topologías mejor resueltas. La incorporación de secuencias con datos faltantes funciona igual para aproximaciones por MV o máxima parsimonia (Weins, 2006). Por otro lado, en la estimación de las relaciones filogenéticas de los kinostérnidos también se incorporaron más grupos externos de los previamente utilizados por Iverson (1998).

Con la adición de las secuencias de otras especies como *Kinosternon oaxacae*, *K. chimalhuaca*, *K. creaseri* y varias poblaciones de *K. integrum* dentro de la cual se encuentra la localidad tipo (Acapulco, Guerrero), así como más grupos externos permitió contar con una matriz de 57 unidades taxonómicas operativas las cuales representan el 80% de las especies de kinostérnidos descritas hasta la fecha (Bickham et al., 2007). Únicamente faltaron en el análisis secuencias de *K. arizonense*, *K. durangoense*, *K. angustipons*, *Sternotherus depressus* y *Staurotypus salvinii*.

2.6.4. Análisis de Datos

2.6.4.1 Análisis Estadísticos Convencionales

Los datos climáticos históricos junto con los del esfuerzo reproductor se analizaron de manera conjunta por medio de los métodos filogenéticos comparados (Harvey y Pagel, 1991) y por procedimientos estadísticos convencionales de la siguiente manera: El primer procedimiento para analizar los datos consistió en correlaciones regresiones simples de los datos de historia de vida con las variables ambientales calculadas. Posteriormente, cuando la talla presentó una relación significativa, ya sea positiva o negativa con el tamaño de la nidada o la masa relativa de la nidada se calcularon los residuos para eliminar su efecto y se calcularon de nuevo las regresiones simples (Zar, 1999). También se llevaron a cabo pruebas *t* de *Student* o ANCOVAs (usando el tamaño del cuerpo como co-variable para comparar a las especies del norte (por arriba del Trópico de Cáncer), con las especies neotropicales y evaluar el efecto de la latitud en los rasgos de historia de vida muestreados. En todas las variables se probó si existía normalidad antes de llevar a cabo los análisis estadísticos. Para este análisis se utilizaron más datos que en los utilizados en el método comparado, ya que se incluyeron especies de las cuales no se tenían contempladas en la filogenia como *Kinosternon arizonense* y más poblaciones de *K. flavescens* y *Sternotherus odoratus*.

Posteriormente se evaluaron las tendencias evolutivas del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos por medio de los contrastes filogenéticamente independientes (Harvey y Pagel, 1991) y una ANOVA filogenética (Garland et al., 1993). El uso del método comparativo permite determinar la naturaleza de los rasgos de historia de vida (Harvey y Pagel, 1991), para dividirlo en su componente ambiental (ecológico) y filogenético (evolutivo; Díaz, 2002; Rubio-Pérez, 2005). Además al estar las especies relacionadas en una filogenia los datos no son independientes (Garland et al., 2005) y los grados de libertad en el caso de la ANOVA son superestimados (Vanhooydonck et al., 2007; Johnson et al., 2008).

2.6.4.2. Método Filogenético Comparado

El árbol obtenido por máxima verosimilitud fue editado y podado en Mesquite ver. 2.7 (Madison y Madison, 2009) para incluir únicamente los taxa de los cuales se obtuvieron datos de historia de vida y variación ambiental, esto se hizo sin afectar la topología general del árbol y respetando los largos de rama. Se utilizó el modelo Browniano como modelo de evolución, ya que el método de análisis comparativo a usar (contrastes independientes) tiene como suposición general este modelo. Los contrastes independientes de Felsenstein (1985) con el árbol generado (MV) se calcularon en Mesquite ver. 2.7 (Madison y Madison, 2009). Los datos utilizados para los contrastes fueron: MRN, TN, talla corporal (LC), latitud, variación temporal climática total, variación temporal de las variables térmicas y variación temporal de las variables de precipitación, así como una combinación de los datos de variación térmica para las especies por arriba del trópico de Cáncer y los datos de variación en la precipitación para las especies por debajo de este. Los datos no fueron transformados, ya que por medio de una prueba bondad de ajuste (Shapiro-Wilk) se determinó que los datos fueron normales. Los datos de estos contrastes fueron analizados por medio de regresiones lineales hacia el origen, pues este es el procedimiento estadístico más adecuado para evaluar los contrastes (Legendre y Desdevises, 2009). Esto se realizó en el paquete estadístico JMP ver. 5.0.1. Adicionalmente se calcularon los residuos entre las relaciones (entre contrastes) de datos de historia de vida involucraron a la talla corporal para remover su efecto (Schulte et al., 2004) (si es que existió), posteriormente se utilizaron estos residuos junto con los contrastes de las variables ambientales para detectar tanto relaciones espurias como reales entre las variables de historia de vida y variables ambientales.

El análisis de varianza filogenético consistió en utilizar el mismo número de especies y poblaciones utilizadas en los contrastes (Figura 2.3) con los siguientes rasgos: MRN, TN y LC. A estas especies y poblaciones se les asignó la categoría de Norte o Sur, dependiendo de la latitud donde se generaron los datos, tal como se mencionó en los análisis convencionales. Posteriormente se realizaron regresiones lineales simples entre la MRN y TN con el tamaño del cuerpo (LC) para determinar su efecto y se calcularon los residuos entre estas variables para llevar a cabo un ANOVA (empírica) sobre los residuos que permitió calcular una F (empírica) de contraste (Garland et al., 1993). Posteriormente se realizaron 1000 simulaciones Monte Carlo con

los residuos de los pares de variables previamente descritas en modulo PDSIMUL del paquete de computo PDAP e información del árbol utilizado en los contrastes independientes (Garland et al., 2002).

Las simulaciones fueron generadas por un modelo de evolución de movimiento Browniano gradual. Para ello se consideró al largo de las ramas cómo el tiempo de divergencia entre las especies, además se utilizaron los siguientes valores como límites superiores para las variables dependientes: MRN=0.999, TN=12 huevos y LC=500 mm; y los siguientes valores como límites inferiores: MRN=0.001, TN=1 huevo, LC=50 mm. Los resultados de las simulaciones se analizaron en el modulo PDANOVA (Garland et al, 2002), en donde se generó una distribución nula de valores de F para cada simulación, de esta simulación se calculó el 95 percentil; valor que es comparado con el valor empírico de F. Para que los resultados del ANOVA filogenética se consideren como estadísticamente significativos, el valor de la F empírica tiene que ser más alto que el del modelo nulo. Lo cual indica si hay diferencias significativas en los rasgos de historia de vida (MRN, TN y LC) entre las especies del norte y las especies del sur.

2.7. Resultados

2.7.1. Hipótesis Filogenética

En total se obtuvieron secuencias de 34 individuos pertenecientes a las siguientes especies (ver Tabla 7.1 para poblaciones): *Kinosternon durangoense*, *K. chimalhuaca*, *K. oaxacae*, *K. creaseri*, *K. scorpioides*, *K. integrum*, *Sternotherus carinatus*, *S. minor*, *K. bauri*, *K. subrubrum*, *K. s. hippocrepis*, *K. s. steindachneri*, *K. leucostomum*, *K. dunni*, *K. alamosae*, *K. acutum*, *K. hirtipes*, *K. sonoriense*, *K. flavescens*, *Claudius angustatus*, *Sternotherus odoratus*, *Staurotypus triporcatus*, *Dermatemys mawii*, *Chelydra serpentina* y *Chelonia mydas* (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Especies y poblaciones para el análisis filogenético. N=número de muestras por población o especie.

Especie	Población	N	Referencia o No. de acceso Genbank
<i>Kinosternon durangoense</i>	Durango	1	En proceso
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	5	En proceso
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	4	En proceso
<i>Kinosternon creaseri</i>	Yucatán	3	En proceso
<i>Kinosternon scorpioides</i>	Veracruz	1	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Tontico, Estado de México	2	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Nuevo Urecho, Michoacán	4	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Tejupilco, Estado de México	4	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Playa Azul, Michoacán	2	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Nanchititla, Estado de México	1	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Deguedo, Estado de México	1	En proceso
<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	5	En proceso
<i>Sternotherus carinatus</i>	Oklahoma	1	Iverson (1998)
<i>Sternotherus minor</i>	Florida	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon bauri</i>	Florida	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon subrubrum</i>	Carolina del Norte	1	Iverson (1998)
<i>K. s. hippocrepis</i>	Florida	1	Iverson (1998)

<i>K. s. steindachneri</i>	Florida	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon leucostomum</i>	Costa Rica	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon dunni</i>	Colombia	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon alamosae</i>	Sonora	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon acutum</i>	Sin datos	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon hirtipes</i>	Chihuahua	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon sonoriense</i>	Arizona	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon integrum</i>	Sin datos	1	Iverson (1998)
<i>Kinosternon flavescens</i>	Nebraska	1	Iverson (1998)
<i>Claudius angustatus</i>	Sin datos	1	Iverson (1998)
<i>Sternotherus odoratus</i>	Sin datos	1	U81350
<i>Staurotypus triporcatus</i>	Sin datos	1	U81349
<i>Dermatemys mawii</i>	Sin datos	1	U81364.1
<i>Chelydra serpentina</i>	Sin datos	2	U81357.1, AF385679.1
<i>Chelonia mydas</i>	Sin datos	2	EU787021.1, U81352.1

Las relaciones filogenéticas generales se observan en la Figura 2.2, mientras que la Figura 2.3 muestra el árbol para los kinostérnidos de los cuales se tienen datos. Es necesario enfatizar que no todas las ramas se soportan con altos valores de *bootstrap*, no obstante, las relaciones hacia los nodos terminales del árbol muestran valores de soporte importantes en los taxa referentes a México. Algunas poblaciones de *K. integrum* como la de Nuevo Urecho, Michoacán se ubicaron en una posición extraña en la topología, ya que no se agrupa con otras poblaciones de la misma especie, algo similar sucedió con *K. oaxacae*, la cual se encuentra dentro del clado de *K. integrum*. No obstante, los nombres de los taxa se mantuvieron, pues aunque es necesario un trabajo taxonómico y filogenético más profundo en estas especies, para fines prácticos de este estudio fueron analizadas con el resto de los datos. Debido a la presencia de clados no resueltos, algunos contrastes no se generaron debidamente, sin embargo, al ser pocas las politomías, no se aplicó ninguna restricción a los grados de libertad para calcular las regresiones hacia el origen.

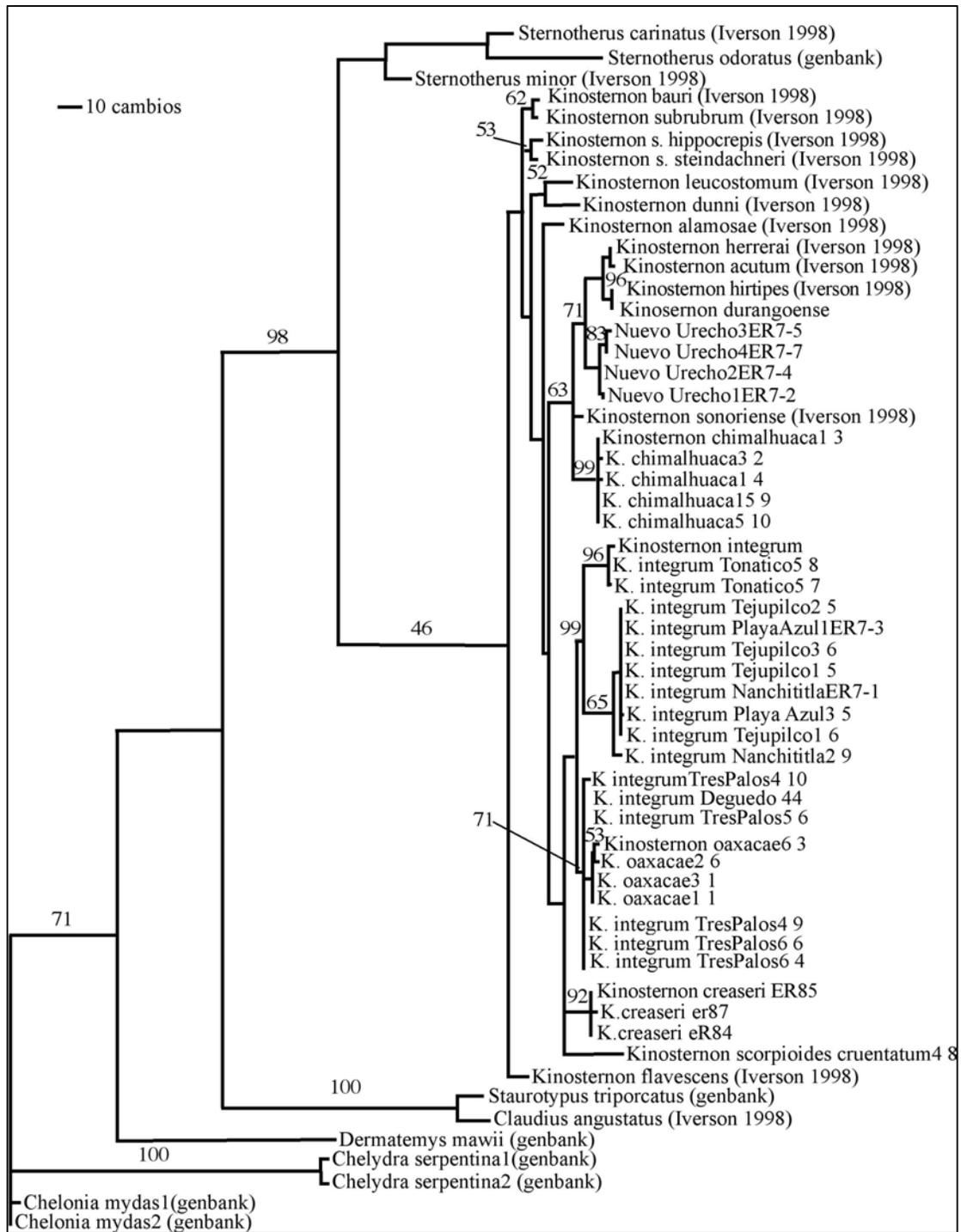


Figura 2.2. Filograma de la familia Kinosternidae generada con el gen Citocromo-*b*. Los valores por arriba de las ramas muestran los valores de *bootstrap*.

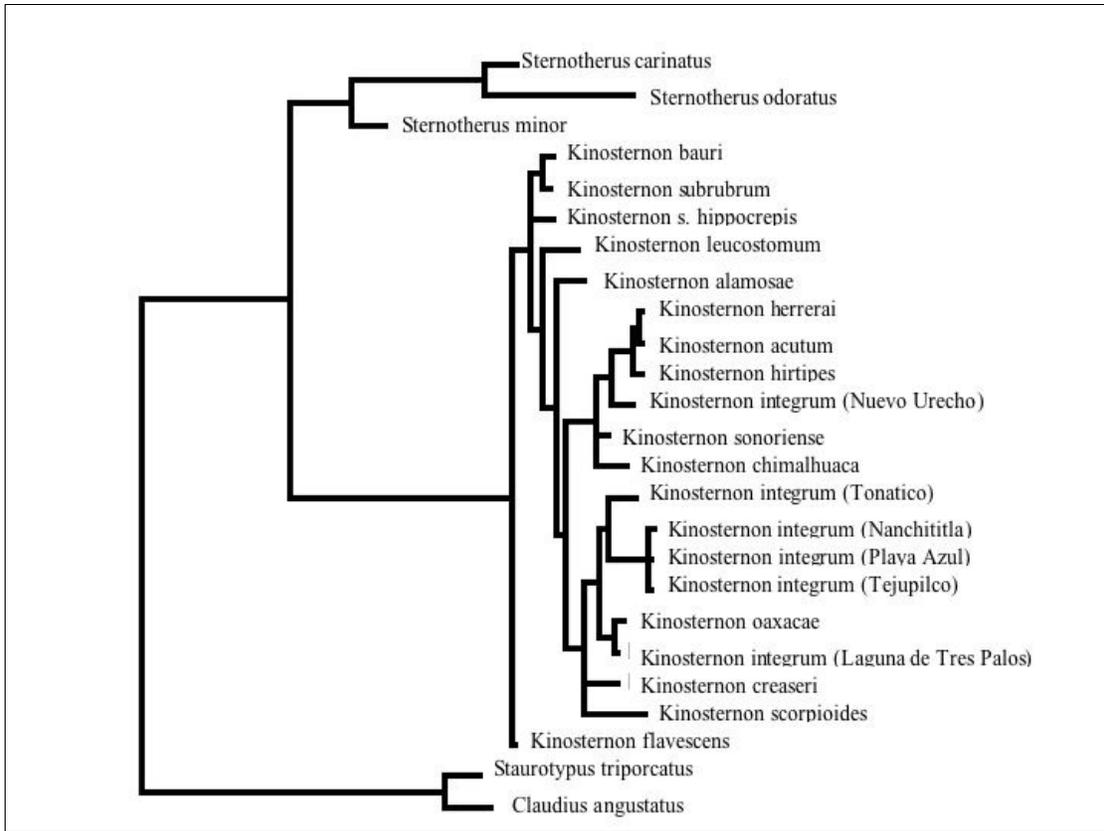


Figura 2.3. Filograma utilizado para las pruebas de métodos comparados como los contrastes filogenéticamente independientes y el ANOVA filogenético.

2.7.2. Correlaciones Entre Rasgos de Historia de Vida y Variación Temporal del Ambiente. Análisis Estadísticos Convencionales

En la Tabla 2.3 se muestran los datos básicos de los momentos de cada una de los rasgos de historia de vida medidos en los kinostérnidos. Uno de los datos más importantes es el intervalo, el cual se ve un tanto sesgado por la presencia de *Staurotypus triporcatus*, una especie de talla significativamente más grande que las pertenecientes a los géneros *Kinosternon*, *Claudius* y *Sternotherus*.

Tabla 2.3. Datos promedio y de dispersión de los rasgos de historia de vida estimados para la familia Kinosternidae (incluidas especies y poblaciones). N=28. Los datos entre paréntesis son los promedios sin incluir a *Staurotypus triporcatus*. DE=Desviación estándar, CV=Coefficiente de variación.

	Media	±DE	CV	Intervalo
MRN	0.074 (0.076)	0.026 (0.024)	38.87 (31.86)	0.014-0.119 (0.030-0.119)
LC (mm)	120.17 (109.80)	66.24 (37.87)	55.12 (34.49)	13.25-400 (13.25-184.30)
TN	3.94 (3.72)	1.67 (1.24)	42.54 (33.44)	1-9.8 (1-6.8)

Los análisis estadísticos convencionales mostraron que la MRN se relacionó de manera negativa y significativa con la talla, con la variación climática total, con la variación de la precipitación y con la combinación de la precipitación y temperatura. Además la MRN se relacionó de manera positiva y significativa con la latitud y la variación térmica. Por otro lado, el tamaño de la nidada se correlacionó de manera positiva con la talla (Tabla 2.4). No se encontraron relaciones significativas entre otros rasgos como la talla y el tamaño de la nidada con las variables ambientales medidas.

Tabla 2.4. Correlaciones simples entre los rasgos de historia de vida estudiados en la familia Kinosternidae. MRN=masa relativa de la nidada, LC=largo del carapacho, TN=tamaño de la nidada, TEMP/LIUVIA COMB=variables térmicas y de precipitación combinadas. N=25. (*) Denota una relación estadísticamente significativa ($\alpha < 0.05$).

Y	X	r	P
MRN	LC	-0.447	0.015*
MRN	TN	0.054	0.775
MRN	Latitud	0.66	0.0001*
MRN	Variación climática total	-0.538	0.0031*
MRN	Variación térmica	0.683	0.001*
MRN	Variación de la precipitación	-0.628	0.0003*
MRN	TEMP/LIUVIA COMB	-0.701	0.0001*
LC	Latitud	-0.228	0.24
LC	Variación climática total	0.031	0.844
LC	Variación térmica	-0.277	0.151
LC	Variación de la precipitación	0.107	0.584
LC	TEMP/LIUVIA COMB	0.142	0.468
TN	LC	0.667	0.0001*
TN	Latitud	0.076	0.696
TN	Variación climática total	0.044	0.804
TN	Variación térmica	0.054	0.758
TN	Variación de la precipitación	0.022	0.905
TN	TEMP/LIUVIA COMB	0.014	0.933

Al estar relacionados la MRN con el tamaño del cuerpo, se utilizaron los residuos entre estas variables para calcular de nuevo las relaciones con las variables climáticas mediadas. Una vez corregida por el tamaño del cuerpo la MRN presentó una correlación positiva y significativa con la latitud y la variación térmica, además siguió presentando correlaciones negativas y significativas con la variación climática total, la variación de la precipitación y con la variación de la temperatura y precipitación combinadas (Tabla 2.5). Los cambios en el valor de r fueron mínimos en todos los casos, sólo con algún ligero aumento. Respecto a la correlación entre la RCM y el tamaño de la nidada, éste siguió siendo no significativo.

Tabla 2.5. Correlaciones simples entre los residuos de la masa relativa de la nidada (corregida por el tamaño del cuerpo) y otros rasgos como el tamaño de la nidada, así como con variables ambientales. ResMRN=residuos de la relación entre la masa relativa de la nidada y el largo de carapacho, ResTN=residuos de la relación entre el tamaño de la nidada y el largo del carapacho, TEMP/LIUVIA COMB=variables térmicas y de precipitación combinadas. N=25. (*) Denota una relación estadísticamente significativa ($\alpha < 0.05$).

Y	X	r	P
ResMRN	TN	0.277	0.1527
ResMRN	Latitud	0.624	0.0004*
ResMRN	Variación climática total	-0.584	0.0011*
ResMRN	Variación térmica	0.6253	0.0004*
ResMRN	Variación de la precipitación	-0.6506	0.0002*
ResMRN	TEMP/LIUVIA COMB	-0.7154	0.0001*

La talla del cuerpo no presentó variación importante al comparar las especies del norte con las del trópico seco ($t_{16,9}=1.50$, $P=0.15$), no obstante, los resultados de la ANCOVA muestran que la MRN sí presentó variación entre la zona norte y el trópico seco ($F_{2,27}=17.05$, $P=0.0001$), con un mayor efecto por parte de la latitud ($F_{1,27}=21.86$, $P=0.0001$) que el tamaño del cuerpo ($F_{2,27}=4.92$, $P=0.035$) usado como covariable. En el caso del tamaño de la nidada también se detectó variación entre ambas zonas ($F_{2,27}=12.18$, $P=0.0002$), sin embargo, en este caso el efecto corresponde únicamente a la covariable, es decir, el tamaño del cuerpo ($F_{1,27}=24.26$, $P=0.001$) y no al tamaño de la nidada ($F_{1,27}=3.67$, $P=0.13$).

Los resultados obtenidos por medio de la estadística convencional muestran como la MRN varía entre zonas geográficas, lo cual también se encuentra sugerido en la Figura 2.4, sin embargo, al estar las especies y poblaciones jerarquizadas en una filogenia y por lo tanto carecer de independencia, es necesario utilizar los métodos comparados para corroborar si los patrones encontrados no están afectados por la filogenia.

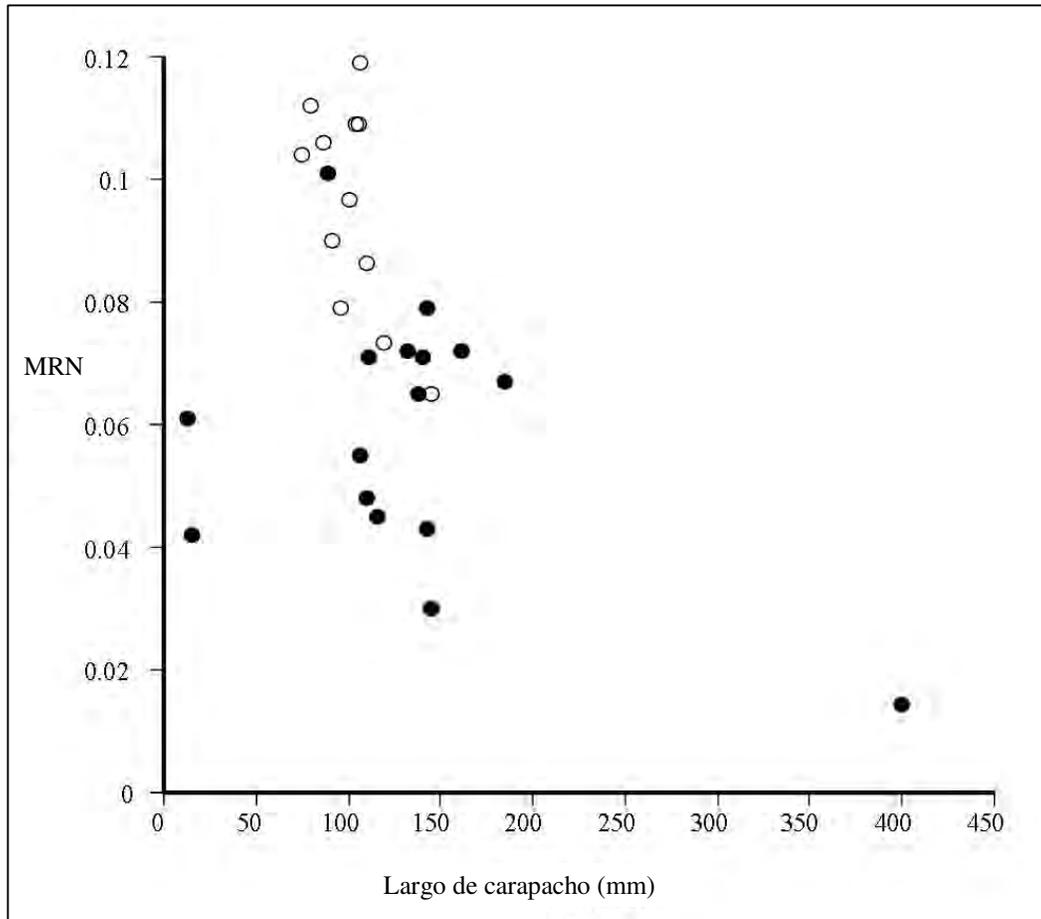


Figura 2.4. Relación entre los datos de la MRN y el tamaño del cuerpo (LC) en 28 especies y/o poblaciones de kinostérnidos. Los puntos blancos son las especies del norte de América, puntos negros son las especies y/o poblaciones por debajo del Trópico de Cáncer ($r=0.44$, $P=0.01$).

2.7.3. Correlaciones Entre Rasgos de Historia de Vida y Variación Temporal del Ambiente. Métodos Comparados

En el análisis filogenético comparado los contrastes mostraron relaciones importantes tanto en rasgos de historia de vida, como en variables ambientales (Tabla 2.6). La MRN presentó una relación negativa y significativa con: el tamaño del cuerpo, la variación climática total, la variación temporal térmica, la variación temporal de la precipitación, la variación térmica y la precipitación combinadas. La talla (LC) no mostró relación alguna con las variables ambientales, mientras que el TN presentó una relación positiva y significativa con la talla, de hecho este fue el valor más alto ($r=0.72$, $P=0.00004$) registrado para la serie de correlaciones realizadas.

Tabla 2.6. Valores de r (hacia el origen) entre variables de historia de vida y ambientales, usando los contrastes filogenéticamente independientes. MRN=masa relativa de la nidada, LC=largo del carapacho, TN=tamaño de la nidada, TEMP/LIUVIA COMB=variables térmicas y de precipitación combinadas. N=25. (*) Denota una relación estadísticamente significativa ($\alpha < 0.05$).

Relación			
Y	X	r	P
MRN	LC	-0.581	0.002*
MRN	TN	-0.134	0.52
MRN	Latitud	0.171	0.411
MRN	Variación climática total	-0.491	0.012*
MRN	Variación térmica	0.405	0.044
MRN	Variación de precipitación	-0.516	0.0082*
LC	Latitud	-0.189	0.36
LC	Variación climática total	0.257	0.21
LC	Variación térmica	-0.344	0.09
LC	Variación de precipitación	0.28	0.163
TN	LC	0.72	0.000047*
TN	Latitud	-0.025	0.9
TN	Variación climática total	0.132	0.528
TN	Variación térmica	-0.036	0.86
TN	Variación de precipitación	0.129	0.536
MRN	TEMP/LIUVIA COMB	-0.549	0.0044*
LC	TEMP/LIUVIA COMB	0.301	0.143
TN	TEMP/LIUVIA COMB	0.058	0.78

Debido a que la talla (LC) se correlaciona de manera significativa con la MRN ($r = -0.58$, $P = 0.002$) y con el TN ($r = 0.72$, $P = 0.000047$), se utilizaron los residuos entre los contrastes del LC (variable independiente) y los contrastes de MRN y TN (variables dependientes) para esclarecer la presencia de correlaciones espurias. Los residuos de la MRN con el tamaño del cuerpo (LC) siguieron presentando una relación negativa y significativa con la variación climática total, variación de precipitación y variación de temperatura y precipitación combinadas, sin embargo la relación entre la MRN y la variación térmica ya no se presentó de nuevo. El TN no presentó ninguna relación con las otras variables ambientales, ni con la MRN (Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Valores de r (hacia el origen) de los contrastes filogenéticamente independientes entre los residuos de las relaciones que incluyeron la talla como variable independiente y que mostraron una relación significativa. ResMRN=residuos de la relación entre la masa relativa de la nidada y el largo de carapacho, ResTN=residuos de la relación entre el tamaño de la nidada y el largo del carapacho, TEMP/LIUVIA COMB=variables térmicas y de precipitación combinadas. N=25. (*) Denota una relación estadísticamente significativa ($\alpha < 0.05$).

Relación	Y	X	r	P
ResMRN		Latitud	0.29	0.156
ResMRN		TN	0.349	0.086
ResMRN		Variación climática total	-0.403	0.045*
ResMRN		Variación térmica	-0.238	0.251
ResMRN		Variación de precipitación	-0.412	0.04*
ResMRN		TEMP/LIUVIA COMB	-0.478	0.015*
ResTN		Latitud	0.076	0.717
ResTN		Variación climática total	-0.026	0.9
ResTN		Variación térmica	0.021	0.917
ResTN		Variación de precipitación	-0.023	0.912
ResTN		TEMP/LIUVIA COMB	-0.156	0.454

Los análisis filogenéticos comparados mostraron diferencias con los valores de r de los análisis convencionales, sin embargo estos valores no son comparables (Zar, 1999). Cabe mencionar que las tendencias de algunas correlaciones son muy similares, como es el caso de la MRN con la variación climática total y con la variación de precipitación, así como con los datos combinados de precipitación con temperatura (Figura 2.5). Algunas correlaciones espurias desaparecieron del análisis, este es el caso de la relación entre la MRN y la latitud, así como los residuos de la MRN con la talla y la variación térmica, la cual dejó de ser significativa. La relación entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de la nidada no cambió de tendencia, es decir, siguió siendo positiva y con un mayor efecto (Figura 2.6), incluso cuando se quitó del análisis a *Staurotypus triporcatus*, el *outlier* evidente en la Figura 2.6 se mantiene la misma tendencia de manera significativa ($r=0.54$, $P=0.006$).

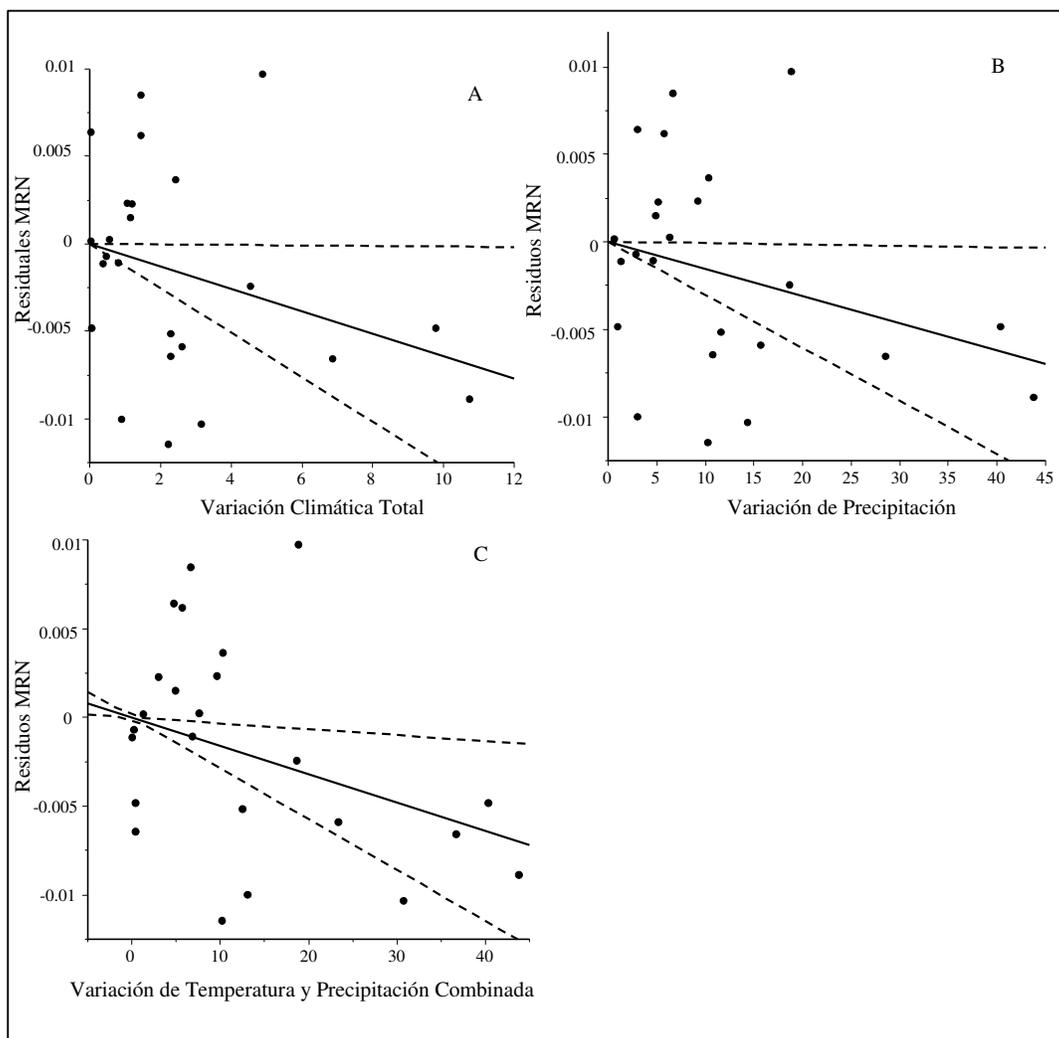


Figura 2.5. Regresiones hacia el origen de los contrastes independientes entre los residuos de la MRN y las variables climáticas analizadas. A) residuos de la MRN y la variación climática total; B) residuos de la MRN y la variación de la precipitación; C) residuos de la MRN y la variación de la temperatura y precipitación combinadas.

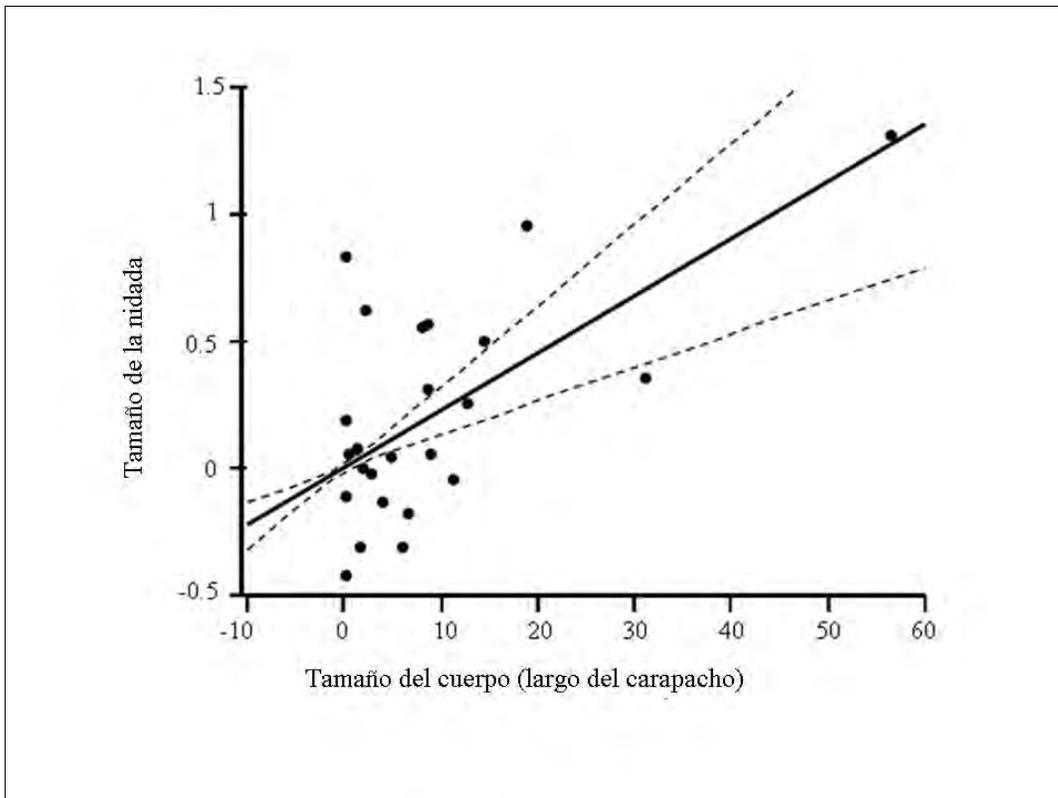


Figura 2.6. Regresión hacia el origen de los contrastes independientes de los kinosternidos entre el tamaño del cuerpo (largo del carapacho) y el tamaño de la nidada.

El ANOVA filogenético mostró que existe variación significativa en la MRN de las especies que se encuentran en el norte y en el sur del trópico de Cáncer ($F_{1,24, empírica}=10.92$, $P=0.003$; $F_{1,24, filogenética}=10.27$, $P<0.05$). No obstante, en lo que respecta al tamaño de la nidada, esta variable no presentó variación significativa entre zonas ($F_{1,24, empírica}=5.2$, $P=0.032$; $F_{1,24, filogenética}=11.23$, $P>0.05$). De manera general la MRN presentó valores más altos en la zona norte ($\bar{X}=0.094$) que en la zona sur ($\bar{X}=0.058$), lo cual concuerda con los análisis convencionales, mientras que el tamaño de la nidada no mostró ninguna variación, lo cual también concuerda con los análisis convencionales, en donde la variación real se localiza en el tamaño del cuerpo.

2.8. Discusión

2.8.1. Características Generales de los Rasgos de Historia de Vida en los Kinostérnidos

Los valores medios de los rasgos de historia de vida en kinostérnidos muestran información importante sobre el tamaño de la nidada y el esfuerzo reproductor del grupo. Hasta ahora este es el único trabajo que ha recopilado y sintetizado esa información para este grupo de tortugas. Es importante mencionar que algunos de estos valores están sesgados por la presencia de una de las especies de gran talla de la familia (*Staurotypus triporcatus*), al quitar la especie del análisis, algunos rasgos como el esfuerzo reproductor no se modificaron, no obstante, el tamaño de la nidada y la talla sí presentaron una reducción importante en la media. Los datos observados son concordantes (3.94) sólo en el tamaño de la nidada (3.8) con aquellos reportados por Wilbur y Morin (1988), mientras que el tamaño del cuerpo fue mayor (120.17) al previamente reportado (111.0). Esto se explica en parte porque los datos utilizados por Wilbur y Morin (1988) pertenecen a especies de Norte América, en donde las tallas corporales son menores al las del trópico seco en México (ver Capítulo I).

En términos generales los kinostérnidos caen muy por debajo de los datos esperados por Wilbur y Morin (1988) para especies dulceacuícolas. Ellos reportan que la talla media general es de 232.5 mm, con un tamaño de nidada promedio de 11.9. La talla reducida de los kinostérnidos, así como al tipo de nidadas que producen, las cuales por lo general son reducidas y de huevos más bien grandes (para su talla corporal) explican los valores por debajo del promedio general para las tortugas dulceacuícolas. La forma de empaquetar la inversión reproductora en los kinostérnidos es más parecida a las especies terrestres, lo cual esta relacionado con el alto grado de incursiones a tierra presentado por la mayoría de los kinostérnidos (Wilbur y Morin, 1988, Iverson, 1992).

La recopilación de los rasgos de historia de vida presentados en este trabajo es hasta ahora la síntesis más completa. Es evidente la falta de otros rasgos importantes como las características del huevo y los ciclos reproductores de hembras y machos, datos un tanto anecdóticos y no completos para el grupo, por lo cual fueron omitidos en los análisis. Sin embargo es importante recalcar la importancia de conocer los valores medios de los rasgos fundamentales en la historia de vida como el tamaño de la nidada, el esfuerzo reproductor y la talla promedio, ya que a partir de ellos es posible entender mejor las estrategias de historia de vida de estos organismos.

2.8.2. Historia de Vida y Variación Temporal del Ambiente

Los rasgos de historia de vida analizados en este trabajo por medio de estadística convencional muestran relaciones importantes y significativas. Entre las más destacadas están la latitud y la MRN, las cuales presentan una relación positiva y significativa. Las poblaciones y especies más norteadas presentan valores más altos de esfuerzo reproductor. Otras variables ambientales como los datos de temperatura y precipitación combinados, así como la variación en la precipitación presentaron una correlación negativa con la MRN (esfuerzo reproductor). No obstante la variación térmica presentó una correlación positiva con la MRN. Otro dato importante a destacar es la correlación positiva entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de nidada. Sin embargo, al tratarse de una comparación inter-específica, los datos no son independientes (Harvey y Pagel, 1991) por estar los organismos relacionados de manera jerárquica con una historia evolutiva común (Garland et al., 2005).

Utilizando los métodos filogenéticos comparados, los resultados obtenidos muestran la tendencia esperada sugerida por la hipótesis de Murphy (1968), en donde a un aumento de la variación temporal del ambiente, corresponda una disminución en el esfuerzo reproductor, en este caso estimado por la MRN. No obstante, los valores de correlación son moderados, lo cual supone que existen otros factores involucrados en la evolución del esfuerzo reproductor de los kinostérnidos. Se ha sugerido que el tamaño del cuerpo es el principal rasgo de historia de vida sujeto a selección natural en tortugas (Gibbons et al., 1982; Greaves y Litzgus, 2009) y que éste determina otros rasgos como el tamaño de nidada, el esfuerzo reproductor, así como otros rasgos relacionados directamente con el tamaño y la masa del huevo (Congdon y Gibbons, 1985; Congdon y Gibbons, 1990; Iverson, 1992). En el capítulo I de este trabajo se muestra cómo este patrón es general en las tortugas, lo cual explica, junto con la variación temporal del ambiente la variación en la MRN entre los kinostérnidos.

Tanto Roff (1981) y Cooch y Ricklefs (1994) argumentaron que no existía evidencia significativa que apoyará la hipótesis de Murphy en términos de la disminución del esfuerzo reproductor por la variación temporal del ambiente, sin embargo, los datos de este trabajo apoyan de manera estadística las predicciones de Williams (1966); Murphy (1968) y Goodman (1979). Es importante reconocer que otros factores también pueden estar afectando la evolución del esfuerzo reproductor. La historia evolutiva por ejemplo es un factor que potencialmente está relacionado con los

rasgos de historia de vida de los organismos por medio de la inercia filogenética (Ashton, 2004). No obstante, los análisis comparativos filogenéticos realizados ajustaron el efecto de la filogenia.

La interpretación central de los datos sugiere que ante una mayor variación temporal en las variables climáticas del ambiente, el esfuerzo reproductor (estimado como la masa relativa de la nidada) se reduce, ya que, como lo planteó Williams (1966) inicialmente y posteriormente Murphy (1968), los organismos incrementan la inversión energética hacia la supervivencia y posiblemente el crecimiento, es decir, el *trade-off* entre reproducción y supervivencia (Stearns, 1992) se resuelve hacia un menor esfuerzo reproductor. Se ha mencionado que en las tortugas la reproducción futura tiene un efecto importante en el esfuerzo reproductor (Rollinson y Brooks, 2007), ya sea en la misma temporada reproductora, o bien en la temporada(s) posterior(es).

Los datos aportados por el ANOVA filogenético muestran que las condiciones ambientales (dadas por la latitud) tienen un efecto significativo en el esfuerzo reproductor (MRN). Las especies del norte (donde hay una menor variación temporal – Tabla 2.1-) presentan un mayor esfuerzo reproductor que las del sur, sin embargo en otros rasgos como el tamaño de la nidada no existe variación. Esto indica que las especies del norte invierten menos en reproducción, lo cual junto con la evidencia correlativa (negativa) del esfuerzo reproductor con la variación temporal del ambiente, sugiere un efecto directo del ambiente en la cantidad de energía destinada a la reproducción. En otros trabajos se ha determinado variación en reproducción entre especies norteadas vs. tropicales, o bien entre especies de tortugas de zonas altas y zonas bajas (Iverson et al., 1993; 1997; Iverson y Smith, 1993).

Otros factores involucrados en la reducción y evolución del esfuerzo reproductor pueden ser las interacciones como la depredación y competencia. Reznick et al., (2002) mencionan que la depredación, o más bien la acción de ciertos depredadores sobre diferentes grupos de edad (adultos o jóvenes) afecta de manera importante los cambios o evolución e la historia de vida de las poblaciones. En el caso de la competencia o bien la denso-dependencia, su efecto está determinado por el aumento de la mortalidad, debido a la escasez de recursos, o bien, a la depredación, aunque los cambios en la historia de vida estarán de nuevo relacionados con las clases de edad más afectadas (Reznick et al., 2002). Estos datos son importantes pues los kinostérnidos a lo largo de su distribución se encuentran en condiciones ambientales diferentes, las especies de Norte America, por lo general comparten el hábitat con más tortugas (Ernst y Barbour, 1988),

principalmente las de la cuenca del Río Missouri y las del Río Missisipi, esto indica el efecto de cierta competencia, inter-específica, además por ser más pequeñas en talla podrían estar sujetas a un mayor efecto de depredación; por otro lado, las especies del trópico seco por lo general comparten el hábitat con pocas especies o bien con ninguna, y se encuentran aisladas en sitios con disponibilidad limitada de agua, lo cual causa aglomeraciones importantes (Macip-Ríos et al., 2009). Sin embargo, el efecto de la depredación parece ser más complejo, los adultos de las zonas tropicales están sujetos a menos depredación, pero los jóvenes o inmaduros si lo están, esto explica en parte el porque del aumento en el tamaño corporal, pues la teoría de historias de vida predice que a mayor mortalidad en los inmaduros, menor esfuerzo reproductor y aumento en talla y supervivencia de adultos (Stearns, 1992).

2.8.3. Correlaciones Entre Rasgos de Historias de Vida

Los análisis arrojaron algunas correlaciones importantes entre rasgos de historias de vida. Sin duda, la más importante es la correlación positiva entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo, otra es la relación entre la MRN y el tamaño del cuerpo. Generalmente, y de manera intra-específica, se considera que el tamaño del cuerpo tiene una relación directa con el tamaño de la nidada (Gibbons et al., 1978; Gibbons et al., 1982; Iverson, 1992), es decir, a mayor talla se incrementa la fecundidad, esto se ha reportado de manera general en los ectotérmos (Ballinger, 1983; Bronikowski y Arnold, 1999; Thorbjarnarson, 1996). Dentro de las tortugas, en varias especies (Congdon y Gibbons, 1983; Iverson y Smith, 1993, Iverson et al., 1997; Padovani-Haller y Trefaut-Rodrigues, 2006) incluidos los kinostérnidos (Frazer, 1991; Iverson, 1991; Iverson, 1999, Iverson, 2002) éste ha sido uno patrón recurrente en las investigaciones realizadas, sin embargo, es un patrón que ha sido escasamente probado a nivel inter-específico en tortugas. Los resultados que aquí se presentan (Figura 2.6) muestran cómo esta relación está presente en los kinostérnidos.

La teoría general de historia de vida plantea que en los ectotermos, donde no hay señales de envejecimiento como las tortugas y cocodrilos la fecundidad aumenta con la edad (Gibbons, 1987; Gibbons y Semlitsch, 1982; Congdon y Gibbons, 1990; Thorbjarnarson, 1996). Los resultados sugieren que en cierta proporción el tamaño del cuerpo es un factor importante en la fecundidad de este grupo de tortugas, no obstante, de nuevo las variables ambientales utilizadas no explican el patrón encontrado entre el tamaño del cuerpo y la latitud.

En lo que respecta a la correlación entre el esfuerzo reproductor (MRN) y la talla, los análisis estadísticos convencionales presentan una correlación negativa, la cual se puede interpretar de la siguiente manera: las especies más pequeñas tienen valores más altos de MRN, en relación con la especie de talla más grande, lo cual desde el marco teórico de la evolución de historias de vida implica una mayor inversión en reproducción que en crecimiento (Stearns, 1992). Los análisis por métodos comparados también señalan que la MRN está relacionada negativamente con la talla. Lo cual confirma que la inversión en reproducción limita la inversión en otras dimensiones de la historia de vida, es decir existe un *trade-off* entre el crecimiento *vs.* la reproducción (Roff, 2002). Esta observación es rara en estudios poblacionales (Frazer, 1991, Iverson, 1991a), en donde la MRN no está relacionada con el tamaño del cuerpo (Macip-Ríos et al., 2009) y sólo ha sido probada en otros grupos de reptiles como serpientes y lagartijas (Shine y Schwartzkopf, 1992; Zamóra-Abrego et al., 2007), donde además del crecimiento, la inversión en reproducción también limita la inversión en supervivencia. En tortugas es posible vincular de manera importante la supervivencia con el crecimiento, ya que la concha les confiere protección contra depredadores, por lo cual, los organismos más grandes, con un carapacho más desarrollado serán menos sujetos a depredación.

La falta de correlación entre la MRN y el tamaño de la nidada indican que el “empaquetamiento” de la inversión reproductora no está relacionada de manera lineal, es decir las nidadas grandes no necesariamente corresponden a un esfuerzo reproductor alto, o bien nidadas pequeñas tampoco responden a un esfuerzo reproductor limitado. Esto puede explicarse en parte por el *trade-off* entre el tamaño o masa del huevo y el tamaño de la nidada (Iverson, 1992), el cual se resuelve hacia nidadas grandes con huevos pequeños y menos pesados o bien, hacia nidadas pequeñas con huevos grandes (Roff, 2002). La resolución de este *trade-off* depende de las condiciones ambientales a las que se enfrenten las poblaciones; en ambientes más restrictivos y con una menor supervivencia en los organismos jóvenes, se favorecen nidadas pequeñas con huevos grandes, mientras que en ambientes en donde existe menor supervivencia en los adultos, se favorecen nidadas grandes con huevos más pequeños (Roff, 2002; Stearns, 1992).

2.8.4. Interpretación General de las Estrategias de Historia de Vida en la Familia Kinosternidae.

La interpretación de los resultados generados en esta investigación muestra un patrón interesante en las estrategias generales de historia de vida de los kinostérnidos. Los kinostérnidos producen nidadas reducidas (\bar{X} =3.94 huevos) en comparación con otros grupos de tortugas, ya sean por linaje, por ejemplo: \bar{X} =9.3 huevos para los emidídeos o \bar{X} =16.9 huevos para los trioníquidos (Gibbons et al, 1982; Congdon y Gibbons, 1985; Iverson, 1992) o bien por forma de vida: \bar{X} =11.9 huevos en las especies dulceacuícolas, \bar{X} =110.6 huevos en las especies marinas y \bar{X} =5.3 huevos en las especies terrestres (Wilbur y Morin, 1988). La talla corporal de los kinostérnidos es reducida en la mayoría de los organismos que la componen, la talla disminuye conforme aumenta la latitud, encontrándose los organismos más grandes en el centro y sur de México, con algunas especies mucho más grandes de lo esperado como *Staurotypus triporcatus* y *Staurotypus salvinii*, uno de los linajes ancestrales del grupo (Iverson, 1998, este trabajo). Esto indica que las especies norteañas reducen su talla corporal a comparación de aquellas del trópico seco o bien de las zonas húmedas; esto afecta de manera importante el tamaño de la nidada, la cual esta correlacionada de manera directa con el tamaño del cuerpo, por lo cual es posible interpretar que las especies de los trópicos producen nidadas más grandes que en las especies norteañas. El esfuerzo reproductor mostró una correlación negativa con el tamaño del cuerpo, indicando que las especies más grandes invierten menos energía (masa corporal) en la reproducción que las especies norteañas.

La variación temporal del ambiente es uno de los factores importantes que moldean la inversión en reproducción dentro de este grupo de tortugas. Los datos muestran que mientras más variable es el ambiente, ya sea en precipitación (en la zona del trópico seco) o bien en temperatura (en las especies por arriba del trópico) las tortugas invierten menos en reproducción, lo cual coincide con la hipótesis de Murphy (1968) sobre la evolución del esfuerzo reproductor. Dicho de otro modo, los kinostérnidos invierten menos energía (entendida como masa corporal) en la reproducción cuando el ambiente es más variable en el tiempo. Esto cobra sentido si se toma en cuenta que en ambientes más variables en el tiempo, o bien, menos predecibles, los organismos optan por invertir menos en reproducción e invertir más en supervivencia y crecimiento (Roff, 2002), que el caso de las especies del trópico seco. Por lo tanto lo que se observa a grandes rasgos es una estrategia del tipo *bet-hedging*, la

cual previamente ha sido reportada para las tortugas en general (Cunnington y Brooks, 1996; Rollison y Brooks, 2007).

El análisis del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos también explica algunas cosas sobre el éxito del grupo en su distribución, la cual es amplia en el Nuevo Mundo, con una gran capacidad para habitar en ambientes distintos. Al parecer la plasticidad que muestra el esfuerzo reproductor y su respuesta a la variación temporal del ambiente les permite habitar en ambientes donde otros grupos de tortugas no pueden (Stephens y Wiens, 2003). Ligado a esto, cabe mencionar que otras características del grupo como su alta actividad terrestre (Wilbur y Morin, 1988), y su capacidad para estivar o invernar (Ernst et al., 1988) cuando las condiciones son desfavorables, ya sea por la escasez de agua o la disminución de temperatura, así como la amplitud en la dieta (Ver Capítulo IV) les permiten habitar casi cualquier sitio con cuerpos de agua estacionales o permanentes.

En resumen, es posible decir que los kinostérnidos en general son un grupo de tortugas con características fisiológicas y con una plasticidad importante en los rasgos de historia de vida que les permiten habitar una gran cantidad de ambientes. El esfuerzo reproductor del grupo ha evolucionado a la par de factores ambientales como la variación temporal del ambiente. Sin embargo otros factores como la estructura corporal y tamaño del cuerpo también afectan de manera importante su inversión en reproducción. Los análisis presentados en este trabajo muestran cómo a partir de un patrón general de tamaño de nidada y tamaño del cuerpo los kinostérnidos varían hacia una disminución o aumento significativo del esfuerzo reproductor según las condiciones ambientales donde habiten, siendo coincidentes con las predicciones generales de la hipótesis del esfuerzo reproductor planteada por Williams (1966); Murphy (1968) y Goodman (1979).

2.9. Conclusiones

- De manera general la familia Kinosternidae presenta valores medios de masa relativa de la nidada de 0.074 (± 0.076), largo de carapacho 120.17 (± 109.80) y tamaño de nidada de 3.94 (± 3.72).
- La variación temporal del ambiente se correlaciona de manera negativa con el esfuerzo reproductor (MRN).
- Las especies norteadas presentan valores significativamente más altos en el esfuerzo reproductor que las especies tropicales.
- El tamaño de la nidada está altamente influenciado por el tamaño del cuerpo y, cuando se ajusta a esta variable no presenta diferencias entre norte vs. sur ni una correlación aparente con la variación temporal del ambiente.
- La variación del ambiente es un componente fundamental en la variación los rasgos de historia de vida de los kinosternidos.

CAPÍTULO III. VARIACIÓN REPRODUCTORA DE *Kinosternon integrum* EN LA CUENCA DEL RÍO BALSAS

JOURNAL OF HERPETOLOGY

LRH: R. Macip-Ríos et al.

RRH: Reproductive Variation in *Kinosternon integrum*

Reproductive variation in four populations of the Mexican Mud Turtle (*Kinosternon integrum*, LeConte) in two different aquatic habitats in the Balsas River Basin in Mexico

Rodrigo Macip-Ríos¹, Pablo Brauer-Robleda¹, Gustavo Casas-Andreu¹, María de Lourdes Arias-Cisneros² and Víctor Hugo Sustaita-Rodríguez¹.

¹ *Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, México.*

Circuito Exterior, S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México D. F. C. P. 04510.

¹ rnr@ibiologia.unam.mx

² *Departamento de Pequeñas Especies, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México D. F. C. P. 04510.*

Key words: inter-population comparison; life history strategies; body size; reproduction; seasonal-lentic and permanent-lotic habitats.

ABSTRACT.– Climate and aquatic habitat type may play important roles in the evolution of life-history strategies across species and populations. We predict that life-history variation in turtle populations in the dry tropics is related to environmental predictability (seasonal vs. permanent aquatic conditions). To test these prediction we measured body size, clutch size, egg length, egg width, egg mass and relative clutch mass (RCM) of four populations of *Kinosternon integrum*, the most widespread freshwater turtle in Mexico across the Balsas in southwestern Mexico. Life-history variation across populations and aquatic environments was evident, primarily in body size and clutch size. We found that in seasonal-lentic habitats turtles were smaller in size and had smaller clutches compared with the permanent-lotic populations. We also identified three clusters of life-history strategies in the four studied populations.

Intra-specific trends in life-history variation across latitudinal or altitudinal gradients may reflect local selective pressures and adaptations of populations to local environmental conditions (Stearns, 1992). Alternatively, phenotypic flexibility may explain inter-population variation in life-history traits across populations (Stearns, 1989; Dunham et al., 1988; Reznick et al., 1996). In either case, stochastic models, such as bet-hedging theory, are useful to understand life-history variation in iteroparous organisms (Cunnington and Brooks, 1996). For long-lived organisms such as freshwater turtles, environmental stochasticity selects for delayed maturity, relatively low energetic investment per reproductive event, and a long reproductive life span (Roff, 2002; Fox and Rauter, 2003).

In ectotherms, body size is often positively correlated with life-history traits such as reproductive output (Ballinger, 1983; Bronikowski and Arnold, 1999; Congdon and Gibbons, 1985; Wilbur and Morin, 1988) and survivorship (Charnov, 1993). Because individual growth rate is strongly influenced by temperature, environmental temperature may be a primary factor in determining body size and shaping life-histories (Rowe, 1994; Shine, 2005). In the specific case of freshwater turtles, water availability in the dry tropics (with essentially thermal constraints) and seasonal temperature in temperate regions seem to be key correlates of life-history variation (Morales-Verdeja and Vogt, 1997).

Within species and among populations in the northern hemisphere, latitude and altitude are often positively correlated with body size and clutch size, and negatively correlated with egg size (Tinkle, 1961; Gibbons et al., 1978; 1982; Iverson et al., 1993; Iverson et al., 1997; Iverson, 2001; Iverson and Smith, 1993; Litzgus and Mousseau, 2006). In the dry tropics water availability seems the main factor affecting life-history variation in freshwater turtles (Morales-Verdeja and Vogt, 1997; Macip-Ríos et al.,

2009). Turtles could face water availability in different combinations of habitat types, and we focus in two kinds of aquatic habitats: 1) permanent-lotic habitats (PEL) with all year long water availability, continuous food supply, stable thermal conditions; hence extended growing and reproductive seasons (i.e., more predictable habitats), and 2) seasonal-lentic habitats (SEL) with seasonal water availability, variable food supply, and variable thermal conditions; therefore turtles face shorter growing and reproductive seasons, with longer periods of aestivation underground (Pritchard and Trebbau, 1984) (i.e., less predictable and more restrictive habitats).

Kinosternids, mud and musk turtles reside in permanent or seasonal habitats, or both (Pritchard and Trebbau, 1984), and so populations may experience different environmental conditions that result in geographic variation in life history traits. Kinosternids of the dry tropics inhabit from large rivers, lakes, reservoirs, seasonal or permanent streams to seasonal or perennial ponds. Species like *Kinosternon integrum* can be found in all these habitats; however, it is more often located in small and shallow habitats like ponds or streams (Iverson, 1999), where populations can reach more than 200 individuals in a single 50 meter (diameter) pond (Macip-Rios et al., 2009). Despite the high diversity of Mexican kinosternids, there are few data on geographic variation in life history traits. A preliminary study of reproductive characteristics across populations of *Kinosternon integrum* by Iverson (1999) revealed little geographic variation in life history traits. However, additional information on populations throughout its range will be required to clarify life history patterns across the extensive species' range.

The central goal of our study was to evaluate body size, clutch size, egg size (length, width and mass) and relative clutch mass in four populations of *Kinosternon integrum* in two different kinds of aquatic environments, with no significant latitudinal variation in the Balsas River basin in southern Mexico. The habitats represented

variation in water predictability (permanent vs. seasonal), and limnology (lotic vs. lentic), based on the relationship between environment predictability (in this case water availability) and life-history variation (Roff, 2002). We predicted that permanent-lotic habitats will show larger body size, larger clutches, smaller eggs and larger relative clutch mass. On the other hand, seasonal-lentic habitats should show reduced body size, smaller clutch size, larger eggs, and smaller relative clutch mass. Also, in spite of the variation in altitude of the four populations (0-1600 m), we predicted that life-history traits would not vary directly in relation to altitude (because the population sites were within a narrow thermal cline).

MATERIALS AND METHODS

Study Site and Collection of Turtles.— We surveyed four populations of *Kinosternon integrum* in the Balsas River Basin (BRB) during the rainy seasons (June-October) of 2007 and 2008. The BRB is an inland depression that has been considered to be an extension of the dry deciduous forest habitat along the coast of western Mexico (Rzedowski, 1994). The BRB is a complex drainage system that flows from the highlands of central Mexico through the Sierra Madre Occidental and into the Pacific Ocean (Vidal-Zepeda, 2005). Several habitat types are found within the basin, such as temperate pine forests in the highlands, xeric to tropical deciduous forests in the middle and lowlands (the dry zone), down to mangrove and gallery forests in the river delta (Rzedowski, 1994).

Populations of *Kinosternon integrum* were found at two different aquatic habitats (PEL and SEL) located in tropical deciduous forests, 1) at altitudes of 1600 m above sea level at a site nearby the town of Tonatico (18°45'00'' N, 97°37'31'' W), 2)

at 600 m in Tejupilco (18°50'37'' N, 100°08'47'' W), 3) at 450 m in Nuevo Urecho (19°10'49'' N, 101°51'48'' W), and 4) at sea level near the town of Playa Azul (18°00'25'' N, 102°28'48'' W). The rainy season ranges between mid-summer to mid-fall, ending in early October. Nuevo Urecho was the warmest site (with a mean annual temperature of 28.13 °C), followed by Playa Azul (23.50 °C), Tejupilco (22.12 °C) and Tonatico (17.69 °C).

Kinosternon integrum populations were sampled in SEL ponds in Tonatico and Tejupilco, and in PEL streams in Nuevo Urecho and Playa Azul. Tonatico and Tejupilco turtles were collected from one simple pond on each site, a shallow (0.7 m) 50 m diameter pond for Tonatico, and a shallow-moderate (0.5-2.5 m) 40 m diameter pond in Tejupilco. Turtles from Nuevo Urecho and Playa Azul were collected from several small streams and creeks in the surrounding area. Streams were from 2 to 5 m width and with variable length and depth (aprox. 0.5-1.5 m depth).

Turtle capture was done by aquatic fyke nets in the PEL habitats and by seine in the SEL habitats. Females chosen for study had a minimum of straight line carapace length (CL) of 100 mm, an estimate of the minimum size at the first reproductive event based on Iverson (1999) and Macip-Ríos (2009) observations on this species; we also measured maximum plastron length (PL) with a plastic ruler (1mm) and body mass (BM) from each female captured with a triple-beam balance (0.10 g). X-ray plates of selected females were taken to determine if they were gravid and to determine clutch size (CS). Eggs were extracted by injecting a 1.5 ml/kg dose of oxytocin (Ewert and Legler, 1978). Egg width (EW) and length (EL) were measured with a dial caliper (0.02 mm) and egg mass (EM) using an electronic balance (0.01 g). Relative clutch mass (RCM) was calculated as the ratio of clutch wet mass / post-oviposition wet mass (Cuellar, 1984).

Statistical Analyses.— All variables (CL, PL, BM, CS, EW, EL, EM, RCM) were transformed to natural logarithms to reach normality, and all the proper parametric assumptions were tested on each variable. To determine variation in body size among aquatic habitats we performed a Hotelling t^2 test. To test variation across populations we performed a MANOVA using populations as independent variables, and CL, PL and BM as dependent variables. To test if reproductive traits were correlated with body size we performed correlation analyses of CL vs. CS, RCM, EL, EW and EM; and so on to determine correlations among life-history traits. In the case where previous relationships between traits showed significant relationships (such CL or CS) we performed partial correlation analyses (using CL or CS as covariates). Because we ran a short term study, and we could not reach a large sample size for each population, we combined the data from the four populations to reach a suitable sample size. To test for variation in reproductive traits among aquatic habitats we performed Student t tests using aquatic habitat as the independent variable, and the life-history traits surveyed as dependent variables. Similarly we did the same test with the residuals of the relationship of CL with CS, egg size (EL, EW, EM) and RCM to control for the effect of body size. MANCOVA was used to test variation among populations, using populations as independent variables, and life history traits (CS, EL, EW, EM, RMC) as dependent variables; body size (CL) was used again as covariate. We used an ANCOVA to test total clutch mass between aquatic habitats and populations using body size (CL) as a covariate. Tukey-Kramer HSD was performed as *post hoc* test. Finally, using all six life-history traits we ran a discriminant analysis to identify variation in different life-history strategies, and which variables were better predictors of these strategies. All statistical analyses were performed on JMP ver. 5.0.1 (SAS Institute, 2002) with an $\alpha=0.05$.

RESULTS

Body Size Variation. – We captured a total of 87 females among the four populations (plus 61 males and 122 immature turtles). Morphometric analyses between aquatic habitat type (using only females) showed significant variation in CL, PL and BM (Hotelling t^2 , $F_{2,58}=6.52$, $P=0.0028$), each being greater in females of the permanent-lotic habitats than those of the seasonal-lentic. Females at Nuevo Urecho and Playa Azul populations showed larger body size (CL and PL) and body mass than those at Tonatico and Tejupilco (MANOVA, Wilks' $\lambda=0.63$, $F_{6,112}=4.75$, $P=0.0002$); however, there were no differences between the Nuevo Urecho and Playa Azul populations; the Tonatico and Tejupilco populations differed, with the Tejupilco having the smallest body size of the four (Table 2).

Reproductive Traits Variation. – Based on the number of gravid females found per month, nesting season began in late June and ended in late October, although there were differences among populations. In the permanent-lotic habitats of Nuevo Urecho and Playa Azul, water was present all year long, and turtles were gravid from June through late October (and possibly November). In the seasonal-lentic habitats at Tonatico and Tejupilco, which had water from late June to late October, turtles were gravid from July until late October (Tonatico) and from August to September-October (Tejupilco). After October both ponds were dry. The Tejupilco population showed the smallest gravid females of the four populations followed by Tonatico, Playa Azul, and Nuevo Urecho (Table 2). For data pooled across populations and habitat type, body size (CL) was positively correlated with CS ($r=0.75$, $P<0.0001$) and EW ($r=0.42$, $P=0.008$), but not EL, EM, and RCM. CS (without correction for body size) was positively correlated with RCM ($r=0.35$, $P=0.03$) and EW ($r=0.51$, $P=0.001$), negatively with EL ($r=-0.35$,

P=0.03), but not with EM. RCM was positively correlated with EM ($r=0.39$, $P=0.01$) and EW ($r=0.32$, $P=0.04$). EL was positively correlated with EM ($r=0.46$, $P=0.003$), and EW was positively correlated with EM ($r=0.38$, $P=0.01$) (Table 1). Body size has important effects on clutch size ($r=0.75$, $P<0.0001$), and when we corrected for body size (CL), the partial correlations between CS with RCM, EL and EW maintained the same significance but with slight differences in correlation coefficients; however CS was not correlated to EM ($r=0.044$, $P=0.78$) (Table 1). The permanent-lotic habitats shows higher values of clutch size ($t_{24}=3.94$, $P=0.0006$), and egg width ($t_{33}=2.69$, $P=0.01$), but did not show variation in RCM ($t_{36}=0.70$, $P=0.12$), egg length ($t_{36}=1.56$, $P=0.12$), and egg mass ($t_{36}=0.16$, $P=0.87$). The t tests corrected for body size analyses did not show variation between aquatic habitats in any of the life-history traits measured (CS, $t_{36}=1.40$, $P=0.16$; RCM, $t_{36}=1.73$, $P=0.09$; EL, $t_{36}=1.26$, $P=0.21$; EW, $t_{36}=0.97$, $P=0.33$; EM, $t_{36}=0.38$, $P=0.70$). However we found variation (corrected by body size) in CS and RCM among the four populations (MANOVA $F_{16,92}=10.17$, $P=0.0001$). Nuevo Urecho showed the larger clutch sizes, followed by Tejupilco, Playa Azul and finally Tonatico. Tonatico showed the lowest values of RCM with respect of the other populations (Table 2). We did not find variation in EL, EW and EM across populations. Total clutch mass was also analyzed by aquatic habitat and populations (corrected for body size), and we observed important variation among populations (ANCOVA $r^2=0.59$, $F_{3,37}=12.02$, $P=0.0001$). The Nuevo Urecho population presented the higher values of total clutch mass followed by Tejupilco, Playa Azul, and finally Tonatico, but the ANCOVA reveals that the variation observed between aquatic habitat type was attributed to body size (Carapace length $F_{1,37}=15.46$, $P=0.0004$) either to total clutch mass ($r^2=0.50$, $P=0.0001$; Total clutch mass $F_{1,37}=2.77$, $P=0.1$).

The discriminant function analysis showed a composite of three clusters of responses (Discriminant analysis Wilks' $\lambda_{15/83.21}=0.25$, $P=0.0002$) with an overlap in the center of the canonical distribution. This result could be considered as general life-history strategy plasticity, since 3 of the 4 populations pulled away from the center of the canonical distribution (Figure 2), with the 4th population (Playa Azul) falling in the center of the distribution. The two highest eigenvalues (97.22%) corresponded to clutch size (0.90, 50.76%) and body size (0.82, 46.46%), the traits that showed more variation in separate analyses. These three "statistic strategies" separate the Tonatico, Tejupilco and Nuevo Urecho populations. The information obtained for Playa Azul places this population between Tejupilco and Nuevo Urecho. However, the lack of sufficient data makes this assumption somewhat untrustworthy.

DISCUSSION

We found significant variation in life-history traits among the four populations and aquatic habitat type of *Kinosternon integrum* in the Rio Balsas basin. Body size (CL) varied significantly across aquatic habitat type and populations. Environmental and ecological factors (Shine, 2005) such as hydroperiod, length of growing/feeding season, feeding habits, and diet (Iverson, 1992; Lindeman, 1996) could be the primary factors. Our data suggest that in the sites with permanent water supply (Nuevo Urecho and Playa Azul) turtles are larger and have increased reproductive output; however, other factors such genetics and development (Mousseau and Fox, 1998; Gilbert, 2001) could also affect the variation in body size. The *K. integrum* populations of permanent-lentic habitats in lower altitudes have fewer restrictions on their activity period, with longer growing and reproductive seasons, as opposed to those living at seasonal-lentic

habitats in higher altitudes. In temperate species such as *Chrysemys picta* (Iverson and Smith, 1993) and *Chelydra serpentina* (Iverson et al., 1997), growing season seems to be related to food resource availability, activity periods, and temperature (Rowe et al., 2003). These findings validate in part our first prediction, indicating a body size differentiation between aquatic habitats.

Body size has been described as an important factor in life-history variation in turtles (Iverson, 1992; Wilbur and Morin, 1988), primarily because an increase in body size generally produces an increase in fecundity (Iverson, 1992). Our results indicate that in *K. integrum*, body size has a positive influence on CS and EW; and clutch size was negatively correlated with egg length and a positively with egg width and RCM. Wilbur et al. (1974) previously reported this relationship and explained it as a trade-off between number vs. size output theory (Stearns, 1992; Roff, 2002). We would like to be emphatic about the allometric effects of body size on reproductive output in this species; in this case the body size whether under genetic or environmental influence has strong effects on the other traits (Iverson, 1992). These issues have been documented and argued elsewhere (Wilbur and Morin, 1988; Iverson, 1992; Charnov, 1993); however, our data suggest that body size (and its correlates) in kinosternids could be influenced by the aquatic habitat type.

RCM values reported in this paper concur with the previous pattern noted by for *K. integrum* (Iverson, 1999), for northern kinosternids (Frazer, 1991; Iverson, 1991) and for emydids like *Chrysemys picta* (Iverson et al., 1991; Iverson and Smith, 1993). RCM values of our four populations showed that the reproductive effort is variable among populations, but not between habitat type. This trend describes differences in reproductive investment, especially in the Tonatico population. This variation could be related to differences in clutch size, which are primarily related to body size.

Life-history theory predicts that age or size at first reproduction should be related to demography, including trade-offs like those of reproduction vs. growth (Stearns, 1992). Our results showed that the minimum gravid female body size differed among study sites and aquatic habitat types, we found in Tejupilco the smallest recorded gravid female for this species (113 mm CL; compared with Iverson, 1999; 132 mm PL; and Macip-Ríos et al., 2009; 122 mm PL). Apparently, females from this population (and aquatic habitat type) mature at smaller sizes than in the permanent-lentic populations (Nuevo Urecho at 164 mm and Playa Azul at 146 mm). Theory predicts that organisms that breed earlier in age (or size), and have larger reproductive effort, compared with other populations, have variable survivorship rates in adult stages of life (Stearns, 1977) and predation pressures are focused on adults rather than juveniles (Reznick et al., 1996); and when survivorship fluctuates in early stages and predation pressures are focused on juveniles, larger size at first reproduction with lower reproductive effort are selected (Stearns, 1977). Our general interpretation is that the seasonal lentic-habitats are more restrictive than permanent-lentic habitats with a strong selection pressure (shorter growing season, more predation, and possibly less food supply) on turtles in these habitats.

The overlapping clusters generated by the discriminant function analysis showed a possible plasticity pattern of one strategy (Figure 2), with Tonatico, Tejupilco and Nuevo Urecho at the extremes of the pattern. The observed patterns are based primarily on body size and clutch size. These two traits are correlated, and again this evidence suggest that body size is the main factor influencing life-history variation, as Iverson and Smith (1993) suggested for *Chrysemys picta* and for freshwater turtles in general, and our general interpretation points out to environmental factors (i.e., aquatic habitat) affecting body size and hence the other life-history traits related with it.

Our study demonstrates important differences in life-history between turtles in permanent-lotic habitats and those in seasonal-lentic habitats. In lotic habitats *Kinosternon integrum* grows larger and lays more eggs. Even though the seasonal-lentic habitats offers harsher environmental conditions, and in combination with other climatic factors like temperature could be affecting the life-history variation among these populations (Shine, 2005).

Intra-specific variation in life-history traits of other kinosternids has been reported in *Sternotherus odoratus* (Tinkle 1961; McPherson and Marion, 1981; Congdon and Gibbons, 1985), *Kinosternon flavescens* (Christiansen and Dunham, 1972; Iverson, 1991) and *K. subrubrum* (Iverson, 1979; Gibbons, 1983; Frazer, 1991), but the only interpretations about variation were attributed to latitude or altitude and not to habitat type. We did not test the effect of altitude on life-history traits, but the four populations were at different elevation, and the variation among populations did not show a clear pattern that could be related with altitude (Table2). It seems that in our study system altitude have little effect in life-history, and this could be because the population surveys were located in a part of the BRB that face similar thermal and rain conditions during the rainy season, the only period of the year when turtles were active, and the strong changes of average monthly temperature toward the Pacific Ocean are only detectable in winter and spring (the warmest season), when turtle were inactive. As far as we know, this is the first paper to document intra-specific reproductive variation in a Mexican kinosternid (but see Iverson, 1999); and is clear that life history varies among turtle populations across populations or aquatic habitat type; however, in *K. integrum* the expected body size-altitude relationship was not supported, contrasting with other species like *K. hirtipes* in México (Iverson, 1985) and *Sternotherus odoratus* in the U. S. (Tinkle, 1961). Local environmental factors, such as type of aquatic habitat

(seasonal or perennial, lotic or lentic) and rainfall variability are apparently more important than altitude in affecting life-history variation in these turtles.

Since our data came from an unbalanced experimental design with limited sample size, we recognize that our analysis did not cover all the possible factors affecting them. However, our results showed significant life-history variation in freshwater turtle populations in the dry tropics. Also, our analysis describes the main life-history traits related to reproductive output. Certainly, demographic work is needed on these populations to establish a complete analysis of life-history strategies at an inter-population level. Research on these topics is currently in progress.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by PAPIIT (DGAPA IN-227407) project to GCA sponsored by the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank G. Barrios for his strong support in the field work. RMR thanks CONACyT for his graduate studies scholarship and the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. We also thank J. Zúñiga-Vega, John Rowe and J. B. Iverson for their valuable comments on early drafts. Turtles were collected under a scientific collecting permit (FAUT.0064/SGPA/DGVS3857/07) issued by the Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Two anonymous reviewers made important comments to this paper.

LITERATURE CITED

- Ballinger, R. E. 1983. Life history variations. In R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, pp 241-260. Harvard University Press, Cambridge.
- Bronikowski, A. M., and S. J. Arnold. 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology* 80:2314-2325.
- Charnov, E. L. 1993. *Life History Invariants. Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Christiansen, J. L., and A. E. Dunham. 1972. Reproduction of the yellow mud turtle (*Kinosternon flavescens flavescens*) in New Mexico. *Herpetologica* 28:130-137.
- Congdon, J. D., and J. W. Gibbons. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: Relationships to body size. *Herpetologica* 4:194-205.
- Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: With a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *The American Midland Naturalist* 111:242-258.
- Cunnington, D. C., and R. J. Brooks. 1996. Bet-hedging theory and eigenelasticity: A comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology* 74:291-296.
- Dunham, A. E., D. B. Miles, and D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In: C. Gans, and R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and Life History, pp. 441-522. Alan R. Liss, New York.
- Ewert, M. A., and J. M. Legler. 1978. Hormonal induction of oviposition in turtles. *Herpetologica* 34:314-318.

- Fox, C. W., and C. M. Rauter. 2003. Bet-hedging and the evolution of multiple mating. *Evolutionary Ecology Research* 5:273-286.
- Frazer, N. B. 1991. Life history and demography of the common mud turtle *Kinosternon subrubrum* in South Carolina, USA. *Ecology* 72:2218-2231.
- Gibbons, J. W. 1983. Reproductive characteristics and ecology of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum* (Lacepede). *Herpetologica* 39:254-271.
- Gibbons, J. W., J. L. Greene, and J. P. Schubauer. 1978. Variability in clutch size in aquatic chelonians. *British Journal of Herpetology* 6:13-14.
- Gibbons, J. W., J. L. Greene, and K. K. Patterson. 1982. Variation in reproductive characteristics of aquatic turtles. *Copeia* 1982:776-784.
- Gilbert, S. F. 2001. Ecological developmental biology: Developmental biology meets the real world. *Developmental Biology* 233:1-12.
- Iverson, J. B. 1979. Reproduction and growth of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum* (Reptilia, Testunides, Kinosternidae), in Arkansas. *Journal of Herpetology* 13:105-111.
- Iverson, J. B. 1985. Geographic variation in sexual dimorphism in the mud turtle *Kinosternon hirtipes*. *Copeia* 1985:388-393.
- Iverson, J. B. 1991. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47:373-395.
- Iverson, J. B. 1992. Correlates of reproductive output in turtles (Order Testudines). *Herpetological Monographs* 6:25-42.
- Iverson, J. B. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology* 33:144-148
- Iverson, J. B. 2001. Reproduction of the river cooter, *Pseudemys concinna*, in Arkansas and across its range. *The Southwestern Naturalist* 46:364-370.

- Iverson, J. B., and G. R. Smith. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. *Copeia* 1993:1-21.
- Iverson, J. B., E. L. Barthelmess, G. R. Smith, and C. E. DeRivera. 1991. Growth and reproduction in the mud turtle *Kinosternon hirtipes* in Chihuahua, Mexico. *Journal of Herpetology* 25:64-72.
- Iverson, J. B., C. P. Balgooyen, K. K. Byrd and K. K. Lyddam. 1993. Latitudinal variation in egg size in turtles. *Canadian Journal of Zoology* 71:2448-2461.
- Iverson, J. B., H. Higgins, A. Sirulnik, and C. Griffiths. 1997. Local and geographic variation in the reproductive biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica* 53:96-117.
- Lindeman, P. V. 1996. Comparative life history of painted turtles (*Chrysemys picta*) in two habitats in the inland Pacific Northwest. *Copeia* 1996:114-130.
- Litzgus, J. D., and T. A. Mousseau. 2006. Geographic variation in reproduction in a freshwater turtle (*Clemmys guttata*). *Herpetologica* 62:132-140.
- Macip-Ríos, R., M. L. Arias, X. Aguilar-Miguel and G. Casas-Andreu. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, State of Mexico. *The Western North American Naturalist* 69:501-510
- McPherson, R. J., and K. R. Marion. 1981. The reproductive biology of female *Sternotherus odoratus* in an Alabama population. *Journal of Herpetology* 15:389-396.
- Morales-Verdeja, S. A., and R. C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997:123-130.
- Mousseau, T. A., and C. W. Fox. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13:403-407.

- Pritchard, P. C. H., and P. Trebbau. 1984. The Turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- Reznick, D. N., M. J. Butler, F. H. Rodd, and P. Ross. 1996. Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50:1651-1660.
- Roff, D. 2002. Life History Evolution. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Rowe, J. W. 1994. Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*). *Oecologia* 99:35-44.
- Rowe, J. W., K. A. Coval, and K. C. Campbell. 2003. Reproductive characteristics of female midland painted turtles (*Chrysemys picta marginata*) from a population on Beaver Island, Michigan. *Copeia* 2003:326-336
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Limusa, México.
- SAS Institute Inc. 2002. JMP. Statistical Discovery Software. Ver. 5.0.1, U.S.A.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:23-46.
- 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. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39:463-445.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York.
- Tinkle, D. W. 1961. Geographic variation in reproduction, size, sex ratio and maturity of *Sternotherus odoratus* (Testudinata: Chelydriidae). *Ecology* 42:68-76.
- Vidal-Zepeda, R. 2005. Las Regiones Climáticas de México. Instituto de Geografía-UNAM, México.

Wilbur, H. M., and P. J. Morin. 1988. Life history evolution in turtles In C. Gans, and R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and Life History. pp. 387-439. Alan R. Liss, New York.

Wilbur, H. M., Tinkle, and J. P. Collins. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *The American Naturalist* 108:805-817.

TABLES AND FIGURES

Table1. Correlations among life-history traits of the four study populations of *Kinosternon integrum*. CL=carapace length, CS=Clutch size, EM=egg mass, EL=egg length, EW=egg width, RMC=relative clutch mass.

Correlations					Partial correlations using CL as covariable				
X	Y	r	n	P	X	Y	r	n	P
CL	EL	-0.088	38	0.599	CS	RCM	0.353	38	0.029
CL	RCM	-0.280	38	0.089	CS	EL	-0.355	38	0.028
CL	EM	-0.162	38	0.331	CS	EW	0.494	38	0.001
CL	CS	0.749	38	<0.0001	CS	EM	0.044	38	0.78
CL	EW	0.420	38	0.008					
CS	EM	-0.076	38	0.648					
CS	RCM	0.347	38	0.032					
CS	EW	0.510	38	0.001					
CS	EL	-0.348	38	0.032					
EM	RCM	0.391	38	0.015					
EL	RCM	-0.103	38	0.537					
EL	EM	0.460	38	0.003					
EW	EL	-0.064	38	0.705					
EW	EM	0.385	38	0.017					
EW	RCM	0.326	38	0.045					

Table 2. Mean reproductive characteristics of the four study populations of *Kinosternon integrum*. Body size data are only from gravid females. Values in parenthesis represent standard deviation and appear after range. Data are in mm or g. Sample size of females/eggs measured: 13/53 in Tonatico, 12/47 in Tejupilco, 9/62 in Nuevo Urecho and 4/20 in Playa Azul.

Life-history traits	Seasonal-lentic (N=25)		Permanent-lentic (N=13)	
	\bar{X} (\pm SD)		\bar{X} (\pm SD)	
	Range		Range	
	Tonatico	Tejupilco	Nuevo Urecho	Playa Azul
	\bar{X} (\pm SD)	\bar{X} (\pm SD)	\bar{X} (\pm SD)	\bar{X} (\pm SD)
	Range	Range	Range	Range
Gravid females	13 (of 25	12 (of 34	9 (of 13	4 (of 10
captured per site	examined)	examined)	examined)	examined)
Body size (carapace	151.03 (2.03)		177.5 (1.70)	
length)	107-189		146-204	
	158.6 (14.4)	142.7 (23.1)	184.6 (12.6)	161.5 (15.5)
	132-182	107-189	164-204	146-183
Minimum body size of	123		155	
gravid females (CL)	132	114	164	146
Body mass	287.03 (104.29)		424.90 (126.66)	
	151-618		219-634	
	346.9	266.2	513.4	400.0
	(128.03)	(99.85)	(157.38)	(108.69)
	174-484	151-618	219-600	243-634
Clutch size	4.04 (1.20)		6.30 (1.97)	

	2-7		3-10	
	4.07 (1.18)	4.0 (1.27)	6.88 (1.96)	5.0 (1.41)
	2-6	2-7	4-10	3-6
RCM	0.066 (0.02)		0.069 (0.01)	
	0.034-0.111		0.051-0.092	
	0.053	0.079	0.067	0.072
	(0.011)	(0.021)	(0.014)	(0.016)
	0.069-0.038	0.111-0.047	0.092-0.052	0.088-0.051
Egg length	30.98 (1.72)		30.01 (2.02)	
	26.35-34.99		26.57-33.16	
	31.10 (1.51)	30.85 (1.99)	29.99 (1.95)	30.06 (2.50)
	30.19-32.03	29.58-32.1	28.5-31.49	26.07-34.05
Egg width	16.30 (0.76)		16.87 (0.54)	
	14.92-17.96		16.27-18.22	
	16.11 (0.73)	16.52 (0.76)	17.01 (0.60)	16.56 (0.14)
	15.67-16.65	16.03-17.00	16.54-17.48	16.33-16.79
Egg mass	5.34 (0.82)		5.27 (0.47)	
	4.29-8.11		4.55-6.52	
	5.05 (0.59)	5.64 (0.95)	5.37 (0.46)	5.04 (0.46)
	4.69-5.41	5.04-6.10	5.01-5.73	4.31-5.76
REM (EM/BM)X100	1.63 (0.65)		1.09 (0.31)	
	0.78-3.84		0.62-1.63	
	1.30 (0.27)	2.00 (0.75)	0.95 (0.22)	1.40 (0.29)
	0.96-1.86	0.78-3.84	0.62-1.27	1.02-1.63
Total clutch mass	21.43 (6.46)		33.23 (10.97)	

8.59-33.04		16.91-51.17	
20.76 (6.65)	22.16 (6.45)	37.01 (10.83)	24.73 (5.4)
8.59-30.54	14.47-33.04	21.05-51.17	16.91-29.16

Figure Legends

Figure 1. Scatter plots representing important relationships among life history traits for *Kinosternon integrum* from the four study sites in the study area. A) Represents the relationship of body size vs. clutch size; B) body size vs. egg width; C) clutch size vs. egg length; clutch size vs. egg width. Open circles represent Tonatico; closed circles represent Nuevo Urecho; squares represent Playa Azul; crosses represent Tejupilco. Dashed lines represent 95 % C. I. for each regression line.

Figure 2. Discriminant plot of the five life-history traits for *Kinosternon integrum* among study sites. Solid circles represent Tejupilco; open circles represent Nuevo Urecho, crosses represent Tonatico and squares represent Playa Azul. Thin crosses represent the centroids of the four populations. Polygons around each data set were outlined by hand.

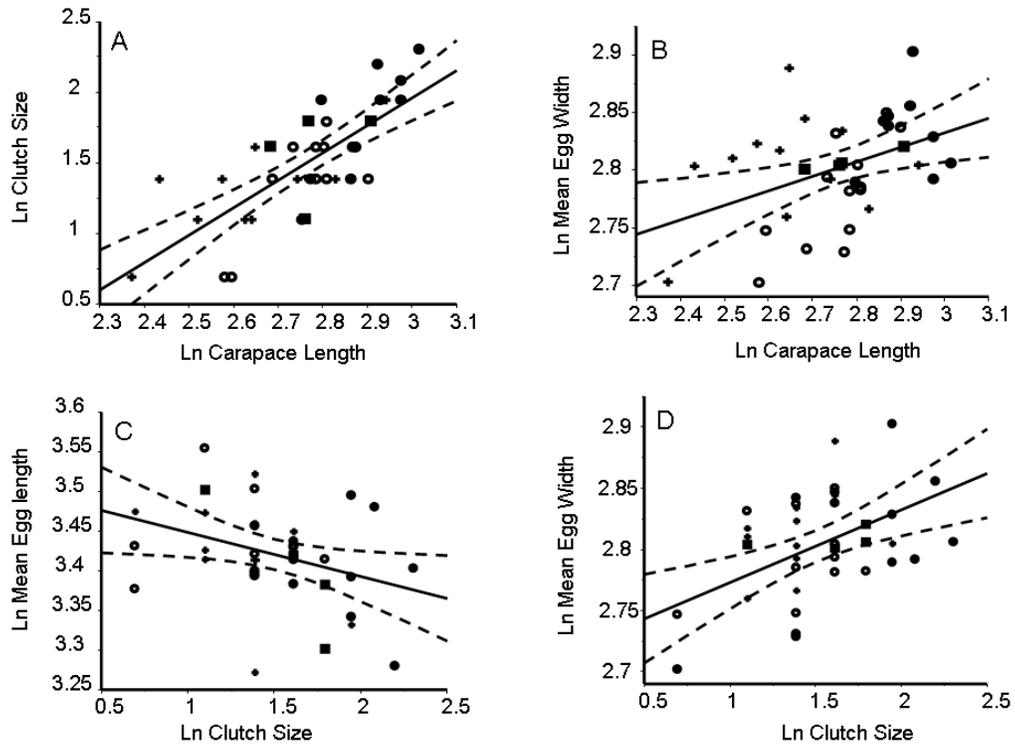


Fig. 1

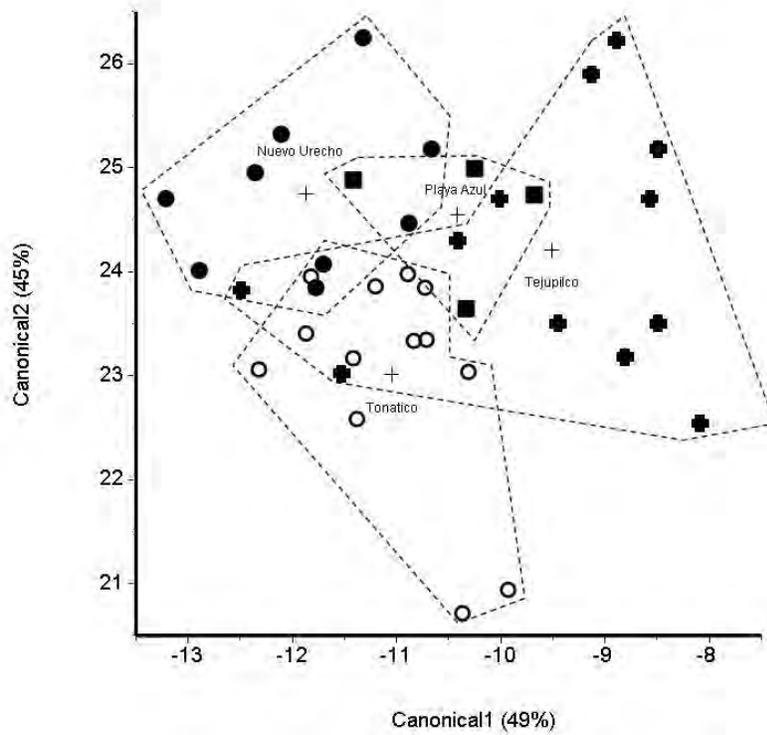


Fig. 2

CAPITULO IV. DIETA Y ESFUERZO REPRODUCTOR EN LA FAMILIA KINOSTERNIDAE. UN ENFOQUE INTER- E INTRA-ESPECÍFICO

4.1. Introducción

La dieta y/o los hábitos alimentarios de los organismos son un componente fundamental en la ecología de las poblaciones (Hume, 2005). La alimentación se relaciona directamente con las historias de vida, ya que refleja los requerimientos energéticos básicos para la reproducción, el crecimiento y la supervivencia (mantenimiento del soma y estrategias diversas) (Pincheira-Donoso, 2008). Del mismo modo, refleja la disponibilidad de recursos (alimentarios) en el ambiente. Esta disponibilidad de recursos determina la cantidad de energía disponible en los organismos y por ende la inversión de la energía adquirida en los procesos y rasgos fundamentales de su historia de vida. Ambientes con una gran disponibilidad de energía permiten un crecimiento y desarrollo reproductor acelerado, mientras que en los ambientes con poca disponibilidad de alimento, el crecimiento será más lento con un retraso en las actividades reproductoras (Iverson, 1992).

Algunas características de la historia de vida de los organismos como el esfuerzo reproductor, el tamaño de nidada o el tamaño del cuerpo están íntimamente ligados con la cantidad de energía que invierten en estas actividades (Williams, 2005; Stearns, 1992) y con la interacción de otros factores ecológicos (Murphy, 1968). Por lo tanto, es importante evaluar el efecto del patrón de alimentación y el tipo de alimento específico consumido por cada población para entender la historia de vida, ya que de lo contrario no se consideraría el potencial efecto de la cantidad y calidad de la energía y su posterior inversión en reproducción como lo muestran los modelos energéticos (Cho y Bureau, 1999; Bureau et al., 2000).

Los hábitos alimentarios de los organismos no sólo describen qué comen, sino la cantidad y la variación de la dieta durante el año (Moll y Legler, 1971). Esta información permite hacer inferencias sobre posibles relaciones con otros componentes ecológicos de los organismos como la reproducción (Macip-Ríos, et al. 2010), la digestibilidad, la fisiología (Bjorndal, 1991) y el crecimiento (Lindeman 1996). En vertebrados, el conocimiento sobre los hábitos alimentarios plantea el entendimiento del flujo de energía (Rice y Cochran, 1984; Qin, et al., 1997; Cho y Bureau, 1999; Bureau et al., 2000). Es decir, los organismos tienen un monto de energía limitada para invertir en

reproducción, supervivencia y crecimiento. La canalización de esta energía para resolver los *trade-offs* estará determinada por la cantidad de energía adquirida (Rollinson y Brooks, 2007).

Entre los reptiles se han encontrado numerosos modos de alimentación y tipos de dieta. Existen grupos estrictamente carnívoros como los cocodrilos y las serpientes (Pough et al., 2001), mientras que otros como las lagartijas son carnívoros, omnívoros y herbívoros (Pianka y Vitt, 2003; Zug et al., 2001). Las tortugas han desarrollado diferentes adaptaciones para capturar y manipular el alimento, así como diversos tipos de dieta. Dentro de las adaptaciones más destacadas están el pico córneo y los músculos asociados a las mandíbulas, los cuales son grandes lo cual permite una mordida potente para capturar o bien partir el alimento en fragmentos (Mahomoud y Klicka, 1979). Las dietas de las tortugas son muy diversas y van de la herbivoría estricta a la carnivoría (Wilbur y Morin, 1988). Estas se pueden alimentar por diferentes mecanismos, ya sea emboscando a las presas, capturándolas, atrayéndolas, o bien succionándolas dentro del agua, lo cual es conocido como neusofagia (Mahomoud y Klicka, 1979).

En tortugas se han descrito dietas y hábitos alimentarios para numerosas especies (Georges, 1982; Chen y Lue, 1999; Mushinsky et al., 2003). En kinostérnidos existe información de cerca del 90 % de las especies descritas (Tabla 5.1), sin embargo, únicamente Iverson (1992) propuso alguna relación entre el tipo de alimentación y la inversión reproductora para tortugas en general. Basándose en que el costo de la producción de huevos (número y tamaño) está determinado por la cantidad de energía disponible (Williams, 2005), es evidente que existe una relación entre el tipo de alimentación (calidad y cantidad de alimento) y la inversión reproductora. Sin embargo determinar de manera estadística dicha relación es un tema complejo, por lo que utilizando una metodología filogenética comparada y una aproximación intra-específica típica se pretende entender la relación entre dieta y reproducción.

4.2. Antecedentes

4.2.1. Preferencias Alimentarias en Tortugas

Las preferencias alimentarias en las tortugas van desde una dieta estrictamente herbívora en algunas especies marinas como la tortuga verde (*Lepidochelys olivacea*), las tortugas terrestres del desierto (*Gopherus* spp.) (Mushinsky et al., 2003) y especies dulceacuícolas como *Dermatemys mawii* (Ernst y Barbour, 1988); pasando por una dieta omnívora como la mayoría de los kinostérnidos, los emídidos, (Burke et al. 2000), geoemídidos (Georges, 1982; Chen y Lue, 1999) y los trioníquidos (Plummer y Farrar, 1981), hasta algunas especies completamente carnívoras como *Macrolemys temminckii* (incluyen varias especies de tortugas y caimanes jóvenes en su dieta) (Ernst et al., 1994) *Dermochelys coriacea*, la cual se alimenta de invertebrados marinos y cnidarios (Ernst et al., 1994).

Las preferencias de dieta y hábitos alimentarios en las tortugas cambian a través del ciclo de vida por tres aspectos básicos: la edad, el sexo, y los cambios estacionales (en la disponibilidad de alimento y en los requerimientos energéticos) (Mahomoud y Klicka, 1979). Se ha sugerido que en algunas especies de emídidos (*Trachemys venusta*) se presenta una asociación entre el consumo de ciertas presas como los caracoles con la temporada reproductora, para obtener calcio para los huevos (Moll y Legler, 1971). En otros casos, las preferencias alimentarias cambian a través de la ontogenia, desde una dieta más carnívora en los organismos jóvenes e inmaduros (Georges, 1982; Parmenter y Avery, 1990) hasta la omnivoría o herbivoría en los adultos (Ernst et al. 1994; Chen y Lue, 1999). El cambio puede presentarse también entre sexos (Plummer y Farrar, 1981), lo cual puede estar relacionado con la reproducción o bien con la territorialidad (Macip-Ríos et al., 2010).

Se ha sugerido que las preferencias alimentarias en tortugas están relacionadas con la reproducción, ya que responden a los gastos energéticos de cada sexo en los periodos reproductores (Ford y Moll 2004). Durante el cortejo, la cópula y la depositación de los huevos los requerimientos energéticos son mayores (Iverson, 1992), lo cual implica el consumo de más alimento, o bien de alimento de mayor calidad y fácil digestibilidad (Hume, 2005). En algunas especies de tortugas se ha asociado el mayor consumo de materia animal con las temporadas reproductoras (Ford y Moll, 2004). Específicamente, en *Kinosternon integrum* las hembras cambian su dieta de herbívora a

carnívora en la temporada reproductora, mientras que los machos mantienen una dieta básicamente carnívora durante toda la parte del año que están activos (Macip-Ríos et al., 2010).

Al presumirse que las preferencias alimentarias están ligadas a otros rasgos de la historia de vida y no solamente al ambiente (Hume, 2005), es importante considerar los factores que determinan la evolución de estas preferencias. Si bien, es cierto que diferentes características morfológicas, fisiológicas, ecológicas y conductuales (Hume, 2005) determinan las preferencias, es importante determinar las posibles rutas evolutivas y su relación con rasgos importantes de la historia de vida y la adecuación de las poblaciones.

4.2.2. Evolución de las Preferencias Alimentarias

Stephens y Wiens (2003) plantearon que la evolución de las preferencias alimentarias (carnívoros, herbívoros y omnívoros) en emídidos se deben a una secuencia relacionada con el cambio del hábitat y a un cambio de dieta posterior, aunque esto cambia de clado a clado, por ejemplo en los deiroquélidos primero cambia la dieta y luego el hábitat, mientras que en los emídidos primero el hábitat y luego la dieta.

Otros grupos de tortugas como los testudínidos o tortugas terrestres son básicamente herbívoros, aunque algunas especies se consideran también omnívoros (Ernst y Barbour., 1988). En las especies marinas como las familias Cheloniidae y Dermochelyidae, la alimentación es básicamente carnívora con algunas especies herbívoras y omnívoras (Ernst, et al., 1994). Iverson (1992) sugiere que la dieta tiene un efecto directo en la inversión reproductora de las tortugas en general, siendo las especies carnívoras las que presentan nidadas más pesadas en comparación con las herbívoras, no obstante, no encontró ninguna asociación de la inversión reproductora con el hábitat (marino, terrestre y dulceacuícola) y la dieta.

Wilbur y Morin (1988) asociaron los hábitos alimentarios junto con características reproductoras. Estos datos aunque no fueron analizados en un contexto filogenético muestran que existe una asociación entre el tipo del hábitat y el tipo de alimentación entre distintas familias ($\chi^2=45.37$, $P=0.0001$). En donde las especies dulceacuícolas están más asociadas con la carnivoría y omnivoría, mientras que las especies terrestres con la herbivoría. En el ambiente marino las tortugas no presentaron

ninguna asociación aparente. Los datos que enlistan Wilbur y Morin (1988) presentan cierta similitud con los de Stephens y Wiens (2003) en términos de asociación entre dieta, hábitat y grupo taxonómico.

Esta hipótesis permite formular preguntas sobre la evolución de las preferencias alimentarias en un contexto filogenético (por inercia), seguido por el tipo de hábitat o componente ecológico, el cual determina el alimento disponible. Por lo tanto, grupos de tortugas dulceacuícolas como los kinostérnidos presentarán potencialmente una dieta omnívora por el componente ecológico, o bien herbívora (componente filogenético), puesto que el grupo filogenéticamente más emparentados a los kinostérnidos (Iverson et al., 2007) son los Dermatémidos (únicamente *Dermatemys mawii*), los cuales se consideran herbívoros (Ernst y Barbour, 1988).

4.2.3. Hábitos Alimentarios en Kinostérnidos

En kinostérnidos se han reportado los hábitos alimentarios y tipos de dieta de varias especies. Algunas como *Kinosternon oaxacae*, *K. chimalhuaca*, *K. angustipons* y *K. alamosae*, han sido consideradas mayormente como herbívoras (Legler, 1966; Iverson, 1986; 1989; Berry et al., 1997); mientras que otras como *Staurotypus triporcatus*, *S. salvinii*, *Claudius angustatus*, *Sternotherus depressus*, *S. minor*, *K. hirtipes*, *K. dunnii*, and *K. creaseri* han sido consideradas como carnívoras (Mahmoud, 1968; Iverson et al., 1991; Iverson, 1988; Ernst y Barbour, 1988; Ernst et al., 1994; Espejel-González, 2004). En el resto de la familia: *Sternotherus carinatus*, *S. odoratus*; *Kinosternon leucostomum*, *K. baurii*, *K. flavescens* y *K. scorpioides* han sido descritas como omnívoras (Einem, 1956; Moll y Legler, 1971; Hulse, 1974; Gibbons, 1983; Mitchell, 1988; Iverson, 1989; Ernst et al., 1994; Morales-Verdeja y Vogt, 1997a; Campbell, 1998; Ford y Moll 2004).

En general, es difícil clasificar a cada una de las especies hacia una preferencia determinada de tipo de alimentación. Recientemente en el trabajo de Macip-Ríos et al., (2010, ANEXO 4) se determinó que en *Kinosternon integrum* las preferencias alimentarias o el consumo particular de algún tipo de presas esta relacionado con las estaciones del año, lo cual indica que las especies pueden cambiar de dieta (omnivoría, herbivoría o carnivoría) dependiendo la época del año, la edad y/o el sexo. Aguirre-León y Aquino-Cruz (2004) con *Kinosternon herrerae* apoyan éstas observaciones, por lo cual, la categorización de la preferencias alimentarias se convierte en un tema

elusivo, que bien podría considerarse como un continuo entre la herbivoría y la carnivoría, los cuales dependen tanto de los requerimientos intrínsecos de las poblaciones (edad y sexo) y de la fenología de las presas en el hábitat que ocupan las tortugas, llevando a las poblaciones de kinostérnidos hacia una alimentación más bien oportunista (Ford y Moll, 2004; Hume, 2005; Lindeman, 2006).

Por lo tanto, los kinostérnidos representan una gama de hábitos alimentarios cambiantes durante su historia de vida e incluso durante el año, aunque de manera general es posible considerarlos como omnívoros con tendencias hacia la carnivoría (Mahmoud 1968; Iverson et al. 1991; Iverson 1988; Ernst y Barbour 1988; Macip-Ríos et al., 2010) o bien hacia la herbivoría (Legler 1966; Iverson 1986, 1989; Berry et al. 1997). Algunos autores como Ernst y Barbour (1988) Ernst et al., (1994) y Pritchard y Trebbau (1985) consideran a los kinostérnidos como omnívoros, sin embargo, la mayoría de las descripciones de hábitos alimentarios están concentrados en análisis de pocos individuos o bien sólo de adultos. Por razones prácticas y por el origen de los datos recopilados tanto en el campo como en la literatura, la caracterización alimentaria en este trabajo está basada únicamente en datos de organismos adultos.

4.3. Objetivos

4.3.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de la dieta en la evolución del esfuerzo reproductor en los kinostérnidos.

4.3.2. Objetivos específicos

- Determinar el efecto de la dieta en el esfuerzo reproductor en la familia Kinosternidae.
- Determinar el efecto de la dieta en el esfuerzo reproductor de *Kinosternon integrum* en cuatro poblaciones en la cuenca del Río Balsas.

4.4. Hipótesis

Debido a que los kinostérnidos son un grupo de tortugas dulceacuícolas se espera que el tipo de dieta predominante sea la omnivoría, sin embargo es posible que el componente filogenético tenga una influencia importante en los hábitos alimentarios de ésta familia de tortugas. Otro factor como la disponibilidad de presas (factores locales) también puede ser incluido como un factor determinante en el tipo de dieta.

La dieta y la reproducción también están relacionadas en un contexto de flujo de energía, por lo cual a nivel inter- e intra-específico es posible establecer una asociación entre la dieta y el esfuerzo reproductor. Las especies y/o poblaciones con un mayor consumo de materia animal (carnivoría) serán aquellas que tengan más energía disponible para invertirla en la reproducción.

H₀: El tipo de dieta predominante en los kinostérnidos no es la omnivoría, y además no presenta ninguna relación con la inversión reproductora.

H_A: El tipo de dieta predominante en los kinostérnidos es la omnivoría, y además presenta una relación con la inversión reproductora.

4.5. Material y Métodos

Este capítulo consta de dos aproximaciones complementarias, las cuales se dividen en inter- e intra-específicas. La inter-específica consistió en un análisis general de la dieta de los kinostérnidos, utilizando la filogenia presentada en el Capítulo II para “mapear” los tipos de alimentación, mientras que la intra-específica se enfoca en el análisis comparativo de cuatro poblaciones de *Kinosternon integrum* en la cuenca del Río Balsas. Los detalles metodológicos se describen a continuación por secciones, algunas partes como la descripción del área de estudio y colecta de ejemplares están ausentes de este capítulo pero se pueden consultar en el Capítulo III y en los ANEXOS 2 y 3.

4.5.1. Aproximación Inter-específica

4.5.1.1. Obtención de Datos

Por medio de una búsqueda bibliográfica se recopiló toda la información posible sobre los hábitos alimentarios y dieta de los kinostérnidos. La mayor parte de la información ha sido publicada en estudios puntuales de historia natural. De manera arbitraria se considera que los organismos que consumieran un 50% de materia animal y vegetal se consideraron omnívoros, mientras que con porcentajes por arriba del 70% de materia animal se consideraron carnívoros, el mismo criterio fue utilizado para la cantidad de materia vegetal encontrada. Esta categorización del tipo de dieta puede resultar poco precisa, pues algunas especies cambian la dieta durante el desarrollo, o bien entre sexos, no obstante, tal como lo mencionan Wilbur y Morin (1988) es la opción más simple que refleja *grosso modo* los patrones alimentarios en tortugas. En la Tabla 5.1 se enumeran las especies y los trabajos relacionados con la alimentación del grupo, así como el tipo de dieta definido.

Los datos de alimentación también se compilaron de manera directa, es decir, se tomaron muestras directamente de las poblaciones en el campo, con el fin de capturar organismos y obtener lavados estomacales y/o excretas, para ello se realizaron visitas a las siguientes localidades: Tonatico, Tejupilco (Estado de México), Nuevo Urecho y Playa Azul (Michoacán) para colectar *Kinosternon integrum*; Chacalapa, Oaxaca para colectar *Kinosternon oaxacae*; Chamela, Jalisco para colectar *Kinosternon chimalhuaca*. Las poblaciones de *Kinosternon integrum* se utilizaron también en la aproximación intra-específica. La recopilación de los datos generales de hábitos

alimentarios, junto con datos generados en esta investigación (Macip-Ríos et al., 2010) se pueden consultar en el ANEXO 4. Por otro lado en la sección aproximación intra-específica se detallan los métodos de extracción y cuantificación de datos de dieta.

Tabla 5.1. Principales tipos de dieta y presas en kinostérnidos.

Especie	Tipo de dieta	Presas	Fuente
<i>Sternotherus carinatus</i>	Omnívora	Insectos, crustáceos, moluscos, almejas, anfibios y plantas acuáticas	Mahmoud, 1968.
<i>S. depressus</i>	Carnívora	Almejas, moluscos, insectos, decápodos, arácnidos e isópodos.	Ernst y Barbour, 1988.
<i>S. minor</i>	Omnívora	Moluscos, algas filamentosas, plantas vasculares, insectos, milípedos, arácnidos, decápodos y peces.	Hensley, 1995.
<i>S. odoratus</i>	Omnívora	Insectos, algas, anélidos, almejas, moluscos, cangrejos, decápodos, huevos de pez, larvas de anfibio y partes de plantas.	Mahmoud, 1968.
<i>Kinosternon subrubrum</i>	Omnívora	Insectos, crustáceos, moluscos, anfibios y vegetación acuática.	Mahmoud, 1968.
<i>K. baurii</i>	Omnívora	Semillas de <i>Sabal palmetto</i> , hojas de junípero, algas, caracoles, insectos y peces.	Ernst y Barbour, 1988.
<i>K. acutum</i>	Omnívora	Insectos, frutos, semillas, decápodos, peces, hojas y arácnidos.	López-Luna, com pers.
<i>K. creaseri</i>	Carnívora	Invertebrados	Iverson, 1988; Lee 1996.
<i>K. leucostomum</i>	Omnívora	Lombrices, moluscos, crustáceos, insectos, peces serpientes, plantas acuáticas, frutos y semillas.	Moll y Legler, 1971; Villa, 1973; Morales-Verdeja y Vogt, 1997b; Vogt y Guzmán, 1988.
<i>K. scorpioides</i>	Omnívora	Peces, caracoles, anfibios adultos, insectos, algas y otras plantas.	Lee 1996; Acuña et al., 1983.
<i>K. oaxacae</i>	Herbívora	Semillas, frutos, insectos, crustáceos, larvas anfibio y peces	Iverson, 1986; observación directa.
<i>K. integrum</i>	Omnívora	Invertebrados, materia vegetal y anfibios.	Macip-Ríos et al., 2010.
<i>K. alamosae</i>	Carnívora	Coleópteros, himenópteros, decápodos, almejas, miriápodos, escorpiones, ortópteros, anfibios,, semillas y material vegetal	Iverson, 1989.
<i>K. hirtipes</i>	Carnívora	Insectos, anélidos, anfibios y peces	Ernst y Barbour, 1988; Ernst et al., 1994.
<i>K. herrerae</i>	Omnívora:	Frutos, plantas, coleópteros, himenópteros, lepidópteros, odonátos, ortópteros y	Carr y Mast, 1988; Aguirre-León y

		diplópodos	Aquino Cruz, 2004.
<i>K. sonoriense</i>	Omnívora:	Algas, plantas, insectos, caracoles, crustáceos, anélidos, peces, anfibios	Hulse, 1974.
<i>K. angustipons</i>	Omnívora	Plantas, ortópteros	Legler, 1966.
<i>K. dunnii</i>	Carnívora	moluscos	Ernst y Barbour, 1988; Legler, 1966
<i>K. flavescens</i>	Omnívora	Anélidos, coleópteros, isópodos, , Insectos, crustáceos, moluscos, peces y anfibios	Mahmoud, 1968; Christiansen et al., 1985; Punzo, 1974
<i>K. chimalhuaca</i>	Omnívora	Moluscos, insectos, crustáceos, plantas y detritus inorgánico.	Berry et al., 1997.
<i>Staurotypus triporcatius</i>	Omnívora	Moluscos, tortugas, crustáceos, otros reptiles, larvas anfibio, mamíferos, frutos, semillas y hojas	Vogt y Guzmán, 1988.
<i>Staurotypus salvini</i>	Omnívora:	Frutos, semillas, hojas, insectos, crustáceo y, peces	Vogt y Guzmán, 1988, Álvarez del Toro, 1982.
<i>Claudius angustatus</i>	Carnívora,	Crustáceos, Coleópteros, larvas de lepidóptero, insectos y plantas	Vogt, 1997b.

4.5.1.2. Análisis Estadísticos

En la aproximación inter-específica se utilizó la filogenia generada en este trabajo (Capítulo II) para “mapear” el tipo de alimentación y determinar el número de veces que apareció en los kinostérnidos (Stephens y Wiens, 2003). Esto se realizó por medio de la reconstrucción de estados ancestrales por verosimilitud (Losos, 1999). Posteriormente el “mapeo” del tipo de dieta permitió realizar un análisis de varianza filogenético (Garland et al., 1993) para probar el efecto del tipo de dieta en el esfuerzo reproductor, tamaño de la nidada y tamaño del cuerpo. Para ello se realizaron 1000 simulaciones Montecarlo en el modulo PDSIMUL del programa PDAP (Garland et al., 1993; 2002). Es importante mencionar que el árbol filogenético utilizado en esta aproximación fue editado para especies de las cuales se recopilaron datos de dieta y de rasgos de historias de vida. Los grupos externos utilizados fueron *Dermatemys mawii* (estricta herbívora) y *Chelydra serpentina* (omnívora) (Ernst y Barbour 1988; Ernst et al., 1994; Pritchard y Trebbau, 1984). La reconstrucción de estados ancestrales se llevó a cabo en el programa Mesquite ver. 2.7 (Madison y Madison, 2009). El ANOVA filogenética se realizó en el modulo PDANOVA del programa PDAP (Garland et al., 2002), en donde se comparó el 95 percentil de 1000 F's generadas con una F empírica (ANOVA sin incluir la filogenia). Si la F empírica es superior a la de la distribución

nula, entonces se considera que hay variación entre las muestras o tratamientos (Garland et al., 1993).

4.5.2. Aproximación Intra-específica

4.5.2.1. Obtención de Datos

La extracción de contenidos estomacales se realizó mediante lavados estomacales (Legler, 1977), lo cual consiste en introducir una cánula hasta el estómago de las tortugas para bombear agua, y por medio de la saturación expulsa el alimento presente en el estómago. Esta técnica no representa mayores riesgos para los organismos, los cuales fueron regresados a su ambiente natural o bien utilizados para otras pruebas en el laboratorio como se describe en los Capítulos II y III. De los organismos capturados también se obtuvieron excretas, éstas fueron utilizadas únicamente cuando fueron deyectadas inmediatamente después de la captura. Para Caputo y Vogt (2008) la combinación de datos de contenidos estomacales y excretas representan una mejor aproximación de los hábitos alimentarios en las tortugas.

Los contenidos estomacales y excretas fueron separados por ítems y se determinaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Los datos se organizaron de la siguiente manera: frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y porcentaje de peso (Aguirre-León y Aquino-Cruz, 2004; Macip-Ríos et al., 2010). Uno de los principales objetivos de este análisis fue determinar el porcentaje de materia animal y vegetal presente en la alimentación de estas especies y poblaciones, por lo tanto se dividieron los datos de la siguiente manera: materia animal vs. materia vegetal. No se determinó la variación en la dieta entre temporadas (secas y lluvias), pues todos los datos fueron obtenidos para la temporada de lluvias, la cual coincide en *Kinosternon integrum* con la temporada reproductora (Iverson, 1999, Macip-Ríos et al., 2009). Sin embargo, en el ANEXO 4 se presenta alguna información sobre la variación estacional de la dieta de *K. integrum*.

4.5.2.2 Análisis Estadísticos

La aproximación intra-específica se fundamentó en la comparación de los hábitos alimentarios de 4 poblaciones a lo largo en la cuenca del Río Balsas (ver Capítulo III para área de estudio). Estas poblaciones de *Kinosternon integrum* 100representan las dietas de poblaciones de tortugas en diferentes ambientes, lóticos

perennes vs. lénticos estacionales. Lo cual con los datos de historia de vida (presentados en el Capítulo III) permitieron evaluar el efecto de la dieta en el esfuerzo reproductor.

Para evaluar si existieron diferencias entre la materia animal vs. materia vegetal utilizando los datos de porcentaje de peso, realizaron pruebas no paramétricas de Wilcoxon para cada una de las poblaciones. En el caso de la frecuencia numérica y la frecuencia de ocurrencia se utilizaron pruebas de χ^2 para determinar si existió una mayor proporción sobre la materia animal o vegetal. Para esta aproximación primero se llevó a cabo un análisis de varianza para determinar si existieron diferencias en la dieta, es decir, si las poblaciones se pueden dividir por dieta o bien por el tipo de presas que consumieron, posteriormente se utilizó una T^2 de Hotelling (Ranher, 2002) utilizando el tamaño del cuerpo, la masa relativa de la nidada, el tamaño de la nidada y las características del huevo (largo, ancho y masa) como variables dependientes; el tipo de dieta (omnívoro y carnívoro) se usó como variable independiente. Los análisis estadísticos se calcularon en el paquete de computo JMP ver. 5.0.1 (SAS Institute, 2002) con un α de 0.05.

4.6. Resultados

4.6.1. Aproximación Inter-específica

La reconstrucción de estados ancestrales (Figura 6.1) muestra que el tipo de alimentación generalizado en los kinostérnidos es el omnívoro. De los datos utilizados en el análisis, únicamente siete especies presentan tipos de alimentación distintos a la omnivoría, de estas especies cinco son carnívoras, y dos herbívoras; mientras que la gran mayoría de la familia, incluyendo uno de los grupos externos (*Chelydra serpentina*) son omnívoros. Cabe destacar que uno de los grupos externos (*Dermatemys mawii*) es estrictamente herbívoro, por lo que encuentra un cambio ancestral de la herbivoría hacia la omnivoría en la diversificación de los kinostérnidos.

Los datos del mapeo y reconstrucción de estados ancestrales muestran como la herbivoría, aunque reportada para dos especies de kinostérnidos como *K. oaxacae* (Berry et al., 1997) y *K. angustipons* (Legler, 1966; no incluidos), es un tipo raro de alimentación. Los datos de la Tabla 5.1 muestran a grandes rasgos cómo la dieta de los kinostérnidos, la cual está compuesta por invertebrados, algunos vertebrados (principalmente anfibios) y algunos componentes de materia vegetal como hojas, algas, tallos, frutos y semillas.

Aún con pocos datos, se probó por medio de ANOVAS filogenéticas que el tipo de alimentación no presentó una influencia significativa en la variación de la MRN ($F_{\text{empírica}2,24}=0.42$, $P=0.66$; $F_{\text{filogenética}2,24}=1.87$, $P>0.05$), el tamaño de nidada ($F_{\text{empírica}2,24}=0.52$, $P=0.59$; $F_{\text{filogenética}2,24}=1.87$, $P>0.05$) y el largo del carapacho ($F_{\text{empírica}2,24}=0.01$, $P=0.98$; $F_{\text{filogenética}2,24}=1.99$, $P>0.05$;). Esto indica que la alimentación no tiene una relación aparente con los rasgos de historia de vida, sin embargo es importante resaltar que la prueba está desbalanceada por la naturaleza de los datos, en donde la mayoría de las observaciones se basan en organismos considerados omnívoros.

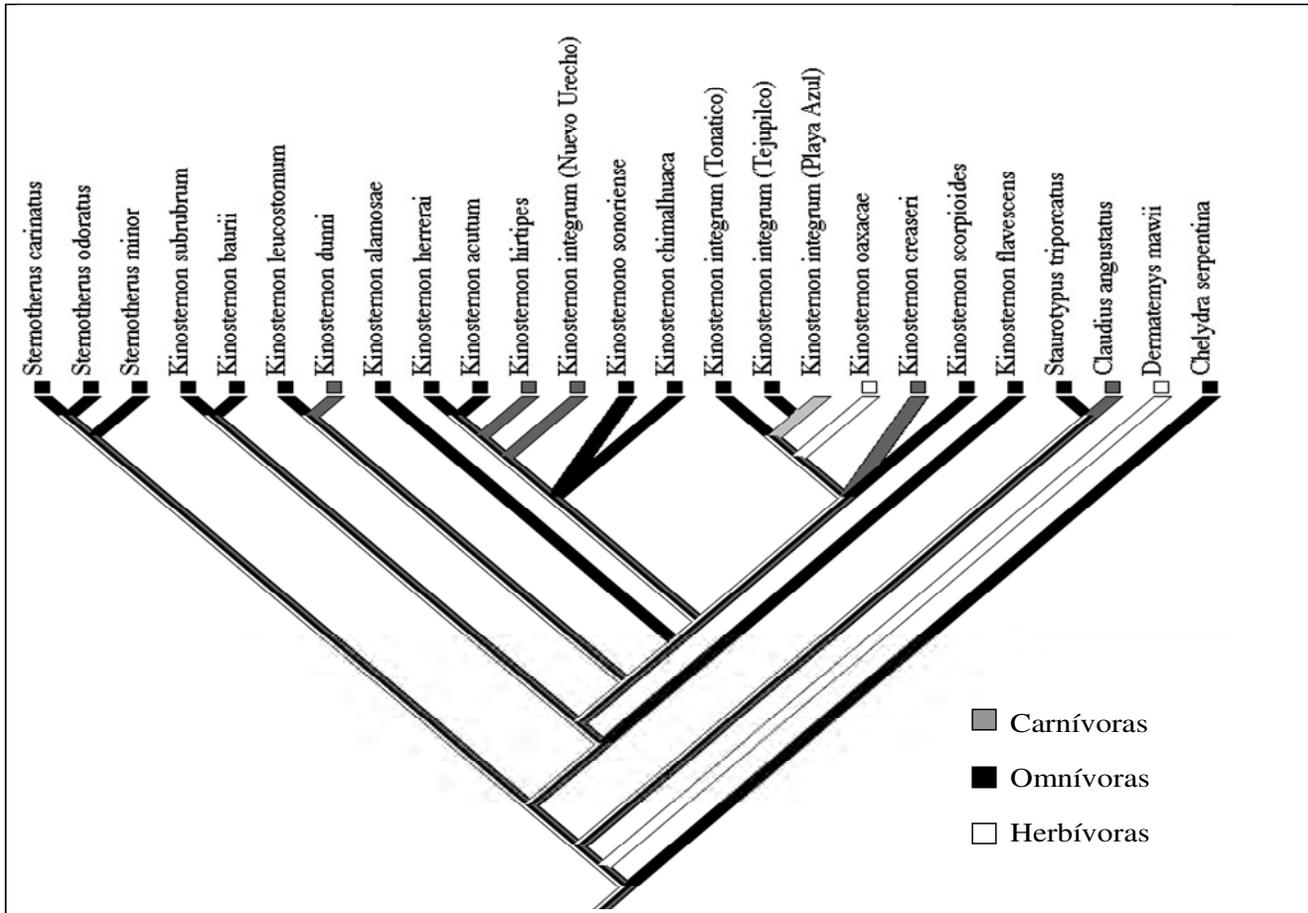


Figura 6.1. Reconstrucción de los estados ancestrales en el tipo de dieta de los kinostérnidos. El color gris claro en *Kinosternon integrum* (Playa Azul) implica una reconstrucción dudosa.

4.6.2. Aproximación Intra-específica

4.6.2.1. Descripción de la dieta

Las muestras utilizadas para llevar a cabo los análisis de la aproximación intra-específica se resumen en una muestra para Playa Azul, ocho Tejupilco, 19 para Nuevo Urecho y 31 para Tonatico, estas últimas derivadas de un trabajo preliminar, y datos complementarios de este trabajo (Macip-Ríos et al., 2010). En la Tabla 6.1 se muestran los datos frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y porcentaje de peso por población. La muestra de Playa Azul fue excluida del análisis, por lo cual los datos que se compararon estadísticamente fueron los de Tejupilco, Tonatico y Nuevo Urecho.

La población de Tonatico es principalmente omnívora, sin variación entre el consumo de materia animal y la materia vegetal (ver tabla en ANEXO 4). De esta población es de la que más se conocen sus preferencias alimentarias, siendo éstas cambiantes a lo largo del año y entre sexos, aunque de manera general la tendencia es a consumir cualquier presa animal y vegetal que se encuentre en el estanque. Las larvas de odonátos, los hemípteros y los coleópteros son las principales presas en materia animal, mientras que los pastos, las algas filamentosas y una gran cantidad de materia vegetal imposible de determinar son las principales presas de origen vegetal (Macip-Ríos et al., 2010).

La población de Tejupilco presentó una tendencia hacia la carnivoría, consumiendo principalmente coleópteros y materia vegetal como pastos y semillas. Cabe destacar la presencia de himenópteros (abejas y hormigas) y larvas de odonátos. Los datos de porcentaje de peso, frecuencia de ocurrencia y frecuencia numérica indican que los coleópteros representan las presas más consumidas, sin embargo, cabe destacar el consumo de materia vegetal en un porcentaje secundario. En el porcentaje de peso, la población de Tejupilco no presentó variación en el consumo de materia animal vs. materia vegetal ($Z=0.43$, $P=0.66$), un resultado similar se encontró en la frecuencia de ocurrencia ($\chi^2=0.28$, $P=0.59$), no obstante la frecuencia numérica sí presentó variación entre la materia animal y vegetal ($\chi^2=44.10$, $P=0.0001$). Con base en estos resultados, a pesar del alto componente de coleópteros en la dieta, así como el reducido tamaño de muestra es preferible considerar a la población de Tejupilco como omnívora.

La población de Nuevo Urecho, Michoacán presentó una dieta más diversa que la de Tejupilco, pero menos diversa que en Tonatico (ver ANEXO 4). Las tortugas de Nuevo Urecho son principalmente carnívoras, basando su dieta en un 60 % de materia

animal y un 40 % en materia vegetal, de esta última el mayor porcentaje corresponde tres semillas de alrededor 10 mm de diámetro. El mayor porcentaje de la materia animal consumido en esta población son moluscos, divididos en tres tipos, dos formas de gasterópodos y una de bivalvo. Cabe destacar también la presencia de algunos frutos pequeños y de partes de insectos imposibles de determinar por lo fragmentario de las partes encontradas. Los valores de la prueba de Wilcoxon muestran que no hay diferencia entre la materia animal y la materia vegetal en el porcentaje de peso ($Z=0.10$, $P=0.91$), El mismo resultado se obtiene al sustraer el valor de tres semillas muy grandes encontradas en las excretas ($Z=0.32$, $P=0.74$). En lo que respecta a la frecuencia de ocurrencia ($\chi^2=10.59$, $P=0.0009$) y frecuencia numérica ($\chi^2=206.86$, $P=0.0001$), ambas estimaciones muestran una tendencia significativa hacia la carnivoría. Finalmente la única muestra analizada de Playa Azul, Michoacán está compuesta por gramíneas (pastos), coleópteros y materia vegetal sin determinar como partes de tallos lignificados (madera).

Tabla 6.1. Valores de frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y porcentaje de peso en la alimentación de las poblaciones de *Kinosternon integrum* en Tejupilco, Estado de México y Nuevo Urecho, Michoacán.

Tejupilco			
	% Ocurrencia	% Numérica	% Peso
Materia vegetal			
Semilla 1	20	2.50	0.16
Semilla 2	20	1.88	0.00
Semilla 3	20	0.63	0.00
Gramíneas (pastos)	20	5.00	0.16
Materia vegetal sin determinar			
	40	13.75	5.56
Materia Animal			
Coleópteros	60	64.38	93.30
Odonátos (larva)	20	0.63	0.00
Himenópteros (hormigas)	20	0.63	0.00
Himenópteros (abejas)	20	0.63	0.33

Materia animal sin determinar	40	10.00	0.33
<hr/>			
Nuevo Urecho			
	% Ocurrencia	% Numerica	% Peso
<hr/>			
Materia Vegetal			
Hojas	10.53	0.48	0.10
Frutos	10.53	1.45	6.04
Madera	10.53	1.45	0.00
Gramíneas (pastos)	10.53	2.17	0.52
Semilla 4	5.26	0.24	0.00
Semilla 5	5.26	0.96	27.92
Materia vegetal sin determinar	36.84	7.95	5.31
Materia Animal			
Anélidos	5.26	0.24	0.31
Ácaros	5.26	0.24	0.10
Arácnidos (escorpiones)	5.26	0.24	0.52
Crustáceos (cangrejos)	5.26	0.24	0.31
Odonátos (larva)	15.79	0.72	0.31
Hemípteros	5.26	0.24	0.21
Coleópteros	15.79	0.72	2.29
Dípteros	5.26	0.24	0.10
Himenópteros (hormigas)	5.26	0.24	0.10
Gastrópodos 1	47.37	39.76	33.75
Gastrópodos 2	15.79	29.16	9.69
Bivalvos	31.58	3.61	9.90
Tetrápodos (huevo)	5.26	0.24	0.52
Peces	10.53	6.51	0.00
Materia animal sin determinar	42.11	2.89	1.98
<hr/>			

Con la categorización de los tipos de dieta por localidad fue posible comparar en otro contexto los rasgos de historia de vida descritos en el Capítulo III. Es decir las poblaciones se compararon por los tipos de dieta descritos. Únicamente presentaron variación el largo de carapacho y el tamaño de la nidada (T^2 , Hotelling $F_{6,27}=4.20$, $P=0.004$), mientras que la masa relativa de la nidada y las características del huevo no presentaron variación entre tipos de dieta (Figura 6.2). En la Tabla 6.2 se muestran los valores promedio de los rasgos de historia de vida por tipo de dieta. Estos datos muestran cómo el largo de carapacho y el tamaño de la nidada son los únicos rasgos que muestran una variación considerable entre los tipos de dieta descritos para las poblaciones de *K. integrum*. Es importante mencionar cómo los valores de MRN, largo, ancho y masa promedio del huevo no mostraron variación en absoluto, incluso con valores de desviación estándar muy similares (Tabla 6.2).

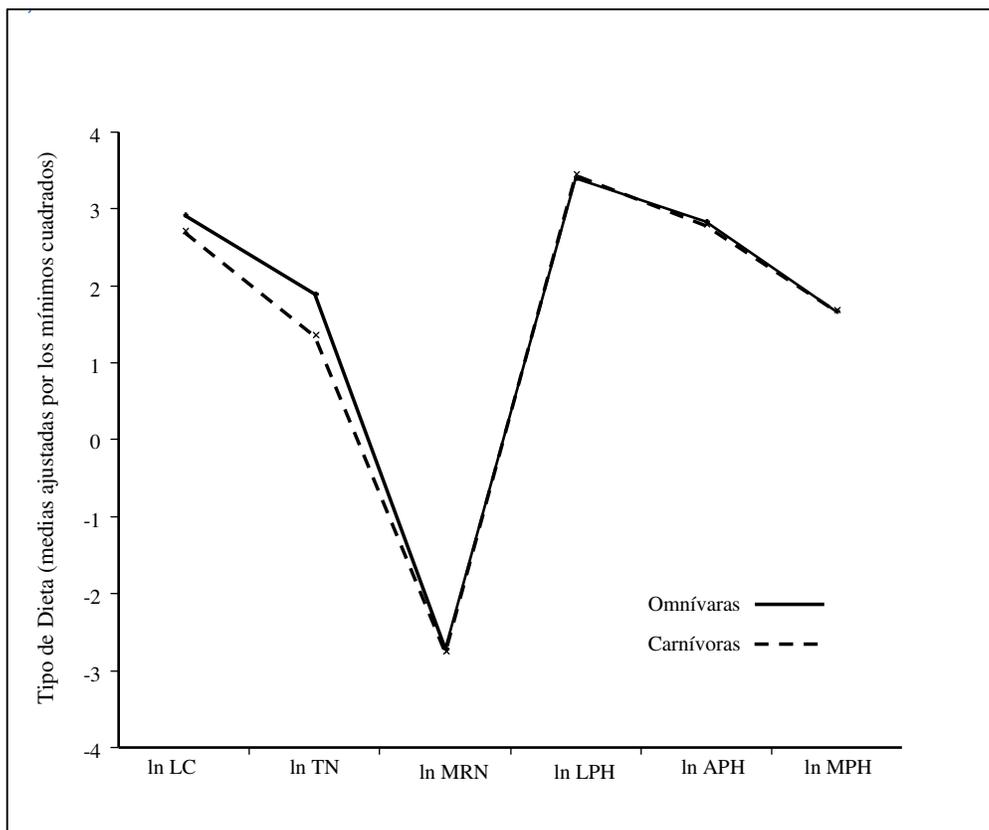


Figura 6.2. Variación en rasgos de historia de vida entre poblaciones omnívoras (Tonatico y Tejupilco) y carnívoras (Nuevo Urecho) de *Kinosternon integrum*. Ln LC=Largo de carapacho, Ln TN=Tamaño de la nidada, Ln MRN=Masa relativa de la

nidada, LPH=Largo promedio del huevo, Ln APH=Ancho promedio del huevo, Ln NPH=masa promedio del huevo.

Tabla 6.2. Valores promedio de los rasgos de historia de vida analizados por tipo de dieta en tres poblaciones de *Kinosternon integrum*. MRN=Masa relativa de la nidada, LPH=Largo promedio del huevo, APH=Ancho promedio del huevo, MPH=Masa promedio del huevo.

Tipo de Dieta	Largo de carapacho	Tamaño de nidada	MRN	LPH (mm)	APH (mm)	MPH (mm)
Omnívora N=25	15.10 (±2.03)	4.04 (±1.20)	0.066 (±0.021)	30.98 (±1.72)	16.30 (±0.76)	5.34 (±0.82)
Carnívora N=9	18.46 (±1.26)	6.88 (±1.96)	0.067 (±0.014)	29.99 (±1.95)	17.01 (±0.60)	5.37 (±0.46)

4.7. Discusión

4.7.1. Aproximación Inter-específica

Tal como se ha mencionado en otros trabajos (Einem, 1956; Moll y Legler, 1971; Hulse, 1974; Gibbons, 1983; Mitchell, 1988; Iverson, 1989; Ernst et al., 1994; Morales-Verdeja y Vogt, 1997a; Campbell, 1998; Ford y Moll 2004) los kinostérnidos son un grupo de tortugas con una alimentación generalista. La mayoría de las especies han sido consideradas como omnívoras por consumos equitativos de materia animal y vegetal. Los datos generales presentados en este trabajo apoyan hipótesis en donde la omnivoría es el tipo de dieta predominante en el grupo, sin un aparente sesgo por la historia de los clados o el tipo del hábitat como lo describieron Stephens y Wiens (2003) para los emídidos.

Los kinostérnidos son acuáticos y la mayoría de las especies realiza incursiones periódicas a tierra, por lo tanto la mayoría de las especies presentan el mismo tipo de hábitat y forma de vida. Además la categorización utilizada del tipo de dieta se basó en datos generales o promedio sobre las especies en sus temporadas de actividad, por lo que hay que tomar en cuenta que la dieta de los kinostérnidos puede variar a lo largo del año, así como por sexo y/o condición reproductora (Macip-Ríos et al., 2010), lo cual complica el escenario, ya que las poblaciones pueden ser omnívoras una parte del año y carnívoras en otra, o bien consumir algún tipo de presa en un año o temporada y no consumirla después.

La variación en el tipo de presas consumidas entre especies se ha relacionado con características específicas de cada especie como el tamaño de cabeza y mandíbulas (Aguirre-León y Aquino-Cruz, 2004), lo cual les permite alimentarse de presas duras como moluscos (Berry, 1975), o bien, de otras tortugas (Morales-Verdeja y Vogt, 1997a) en el caso de *Staurotypus triporcatus* y *S. salvinii*. Tomando en cuenta que la mayoría de los kinostérnidos presentan megacefalia (Ernst y Barbour, 1988), esto les permite alimentarse de casi cualquier tipo de presa que puedan ingerir, y su dieta dependerá más que de una preferencia por ciertas presas o la evolución hacia una alimentación en específico (como en los testudínidos), hacia la disponibilidad de presas presentes en el ambiente donde se encuentren, lo cual enmarca al grupo en una alimentación mayormente omnívora-oportunista. Tanto Wilbur y Morin (1988), como Iverson (1992) exploraron los efectos del tipo de hábitat (ecológicos) en la alimentación de las tortugas, sugiriendo que las disponibilidad y el tipo de presas presentes tienen el

mayor efecto en el tipo de alimento de las tortugas. En algunos casos, estos factores también tienen cierta influencia en la inversión reproductora, pues un mayor consumo de materia animal incrementa la inversión reproductora (Iverson, 1992).

Dentro de los kinostérnidos al parecer no existe un efecto de la dieta en la inversión reproductora, aunque cabe mencionar que el nivel de análisis de los datos estuvo sesgado por el tamaño de muestra en términos del tipo de dieta, en donde el tamaño de muestra en la variable independiente es predominantemente omnívoro. Iverson (1992) propuso que las especies o poblaciones que consumen más materia animal pueden invertir más en sus actividades relacionadas con la reproducción. Esta hipótesis se puso a prueba con los datos generados en este trabajo. Las variables utilizadas para inferir la inversión en reproducción (MRN y tamaño de la nidada) fueron corregidas para eliminar el efecto del tamaño del cuerpo (ver Capítulo III), y aun así no se encontró variación entre tipos de dieta, lo cual denota que el tipo de dieta por sí mismo no determina la inversión reproductora.

Un aspecto a tomar en cuenta es la historia particular de cada una de las poblaciones y especies utilizadas en el análisis para determinar si la dieta de cada sitio está relacionada con el crecimiento y la talla corporal. Como se revisó en los capítulos anteriores (II, III) el tamaño del cuerpo es una variable que sí está relacionada con la inversión reproductora en las tortugas en general (Wilbur y Morin, 1988; Iverson, 1992), y que a su vez tiene una relación directa con la incorporación de energía y nutrientes obtenidos del alimento (Hume, 2005). Una alimentación basada en un contenido proteico de buena calidad, junto con las condiciones adecuadas de termorregulación (Shine, 2005) determinan un crecimiento más acelerado, o bien, la obtención de tallas corporales mayores en los ectotermos, lo cual tendrá efectos directos en la inversión reproductora.

Básicamente se espera que la alimentación tenga una importancia fundamental en el crecimiento de los organismos (Mushinsky et al., 2003), así como en una adquisición rápida de la talla mínima para el primer evento reproductor (Parmenter y Avery, 1990). Esto denota que el efecto de la dieta en la reproducción es a largo plazo, desde las etapas tempranas del crecimiento, hasta el porcentaje de energía que destinan los organismos en la reproducción. Esto último no es fácil de discernir con datos de tipo de dieta y variación reproductora. Williams (2005) argumenta que el tamaño de la nidada o el tamaño de los huevos tienen poca relación con la alimentación en aves, sin

embargo, la alimentación sí está relacionada con la condición pre-reproductora de los adultos.

4.7.2. Aproximación Intra-específica

A pesar de que el tipo de dieta generalizado para los kinostérnidos es omnívoro-generalista, se pudieron detectar algunas diferencias entre tres poblaciones de *Kinosternon integrum*. Estas diferencias apoyan lo propuesto anteriormente sobre una dieta determinada por la disponibilidad, más que por las preferencias. En un trabajo derivado de esta investigación (Macip-Ríos et al., 2010) se plantea que el tipo de dieta está determinado por la edad, el sexo y la temporada del año.

La población de Nuevo Urecho, Michoacán es principalmente carnívora y se basa en el consumo de moluscos acuáticos (Clases Gastropoda y Bivalvia, Naranjo-García, 2003), mientras que en otros sitios como Tejupilco se basa principalmente en materia vegetal y coleópteros. En Tonatico, la dieta se basa en coleópteros, odonátos y materia vegetal. A grandes rasgos la dieta de Tejupilco y Tonatico es similar entre sí, y una explicación plausible es que estas poblaciones de tortugas habitan sistemas acuáticos similares (Ver Capítulo III para un descripción del área de estudio), es decir estanques estacionales con los mismos ciclos de llenado, lo cual determina el tipo de presas presentes; mientras que las tortugas de Nuevo Urecho habitan en un sistema de arroyos y canales permanentes, donde la composición de presas es distinta. La diferencia entre sistemas lénticos estacionales vs. lóxicos permanentes implica distintas floras y faunas (presas) asociadas a los cuerpos de agua (Williams, 1997), lo cual tendrá una repercusión importante en la conformación de la dieta de estas poblaciones de tortugas.

La variación en la dieta dentro de las poblaciones sugiere que *Kinosternon integrum* es una especie oportunista-generalista, no muy alejada de los otros miembros del grupo como se argumentó anteriormente, lo cual indica que la dieta cambia entre localidad y sistemas acuáticos según la disponibilidad de presas, por lo tanto se confirma la clara tendencia hacia la omnivoría en la familia de los kinostérnidos. Otros estudios como el de Vogt y Guzmán-Guzmán (1988) confirman lo observado ya que encontraron que en dos poblaciones de *K. leucostomum* en el misma localidad, difirieron en la dieta según el ambiente donde fueron muestreadas.

Los datos de la variación entre poblaciones de *K. integrum* complementan los patrones generales en los hábitos alimentarios de estas especies descritos por Macip-Ríos et al. (2010). Las poblaciones muestran una marcada diferencia en los componentes (presas diferentes) y en la cantidad de cada uno de ellos en la dieta (diferencias en las frecuencias de ocurrencia, numérica y porcentaje de peso), esto indica que además de la variación temporal en la dieta, también existe variación espacial, entre poblaciones, e incluso entre tipos de ambiente.

La relación del tipo de alimentación por población con los rasgos de historia de vida que mostró variación fueron únicamente el tamaño del cuerpo y el tamaño de la nidada. Los resultados obtenidos son muy similares a aquellos encontrados en el Capítulo III, ya que los organismos considerados como carnívoros son todos de la localidad de Nuevo Urecho, Michoacán. Los análisis muestran cierta similitud con lo propuesto por Iverson (1992), quien postula que las especies carnívoras invertirán más en reproducción, sin embargo los resultados presentados en el Capítulo III sugieren que también puede ser el tipo de hábitat (lótico permanente vs. léntico estacional) más que una dieta en particular el que determine las observaciones de tamaño del cuerpo y sus posteriores relaciones con la inversión reproductora.

Más allá de que esta redundancia de los resultados complique el análisis, es más bien el producto del tipo de análisis y el origen de los datos. El describir a una sola de las poblaciones como carnívora y ser esta la Nuevo Urecho (con los valores más altos de los rasgos de historia de vida estudiados) la comparación es prácticamente idéntica, con excepción de la exclusión de Playa Azul por falta de datos de dieta. Sin embargo, es importante mencionar que la evidencia que provee el tipo de dieta al análisis en general es valiosa en términos de que complementa la interpretación de la variación en la historia de vida entre poblaciones (ver Capítulo III). Las especies al estar sujetas a tiempos de actividad más prolongados por las condiciones térmicas y de completa disponibilidad de agua en los ambientes lóticos permanentes, con una dieta compuesta principalmente por materia animal, pueden incrementar la tasa de crecimiento corporal (Iverson, 1992), lo cual a la larga repercutirá en el tamaño de la nidada, tal y como se espera en las relaciones alométricas entre la talla inversión reproductora (Charnov, 1993).

Los datos observados del tamaño del cuerpo y tamaño de la nidada en la dieta omnívora de *Kinosternon integrum* no son concordantes con aquellos descritos anteriormente para varias poblaciones de la especie por Iverson (1999) (5.8 huevos),

pero sí se apoyan por los de un análisis previo en la población de Tonatico, Estado de México por Macip-Ríos et al. (2009) (4 huevos y 156 mm en largo de carapacho).

En general las poblaciones omnívoras concuerdan con las características generales de historia de vida en los kinostérnidos (ver Capítulo II), lo cual sugiere que la dieta carnívora aporta la cantidad de energía necesaria para el aumento en la inversión reproductora (Iverson, 1992). No obstante, es necesario tomar en cuenta que la dieta en los kinostérnidos puede cambiar año con año, entre temporadas del año, por sexo y por edad (Macip-Ríos et al., 2010), lo cual se torna en un sistema dinámico, es decir, la dieta cambia a través del tiempo y entre temporadas, y además esa dieta esta determinada por la disponibilidad de presas.

Si la dieta tiene un efecto en la inversión reproductora, entonces ésta será también dinámica y cambiará año con año, o temporada con temporada, tal como lo sugiere la teoría (Stearns, 1992). Otro componente importante de la variación en la inversión reproductora, será la alimentación histórica de los organismos, pues ésta determina componentes fundamentales en la inversión reproductora como el tamaño del cuerpo o bien la condición corporal de los padres (Williams, 2005).

4.8. Conclusiones

- El tipo de dieta más común en la familia Kinosternidae es el omnívoro.
- En la familia Kinosternidae únicamente cinco especies presentan cambios hacia la carnivoría y sólo dos hacia la herbivoría.
- Los rasgos de historia de vida como el tamaño de la nidada, la masa relativa de la nidada y el tamaño del cuerpo no presentaron variación con el tipo de dieta, a nivel de familia.
- Los kinostérnidos en general pueden explotar una amplia gama de presas, básicamente cualquier tipo de invertebrado terrestre o acuático que puedan ingerir o procesar en partes, así como diferentes tipos de materia vegetal como frutos, semillas, tallos y hojas.
- El tipo de dieta está determinado por la disponibilidad de alimento y no por otros factores filogenéticos.
- *Kinosternon integrum* presentó variación entre localidades en el número de presas y en el tipo de alimentación, lo cual denota una plasticidad importante en las presas que consume.
- El tipo de alimentación de *Kinosternon integrum* en Tonatico y Tejupilco, Estado de México es omnívora, mientras que en Nuevo Urecho, Michoacán es carnívora.
- El tipo de dieta presentó un efecto en la variación del tamaño del cuerpo y en el tamaño de la nidada, siendo más grandes y poniendo más huevos los organismos con una dieta principalmente carnívora.

V. LITERATURA CITADA

Acuña, R. A. Casting y F. Flores. 1983. Aspectos ecológicos de la distribución de las tortugas semiacuáticas en el Valle Central de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 31:181-192.

Aguirre-León, G., E. Cázares y B. Sánchez. 2002. Conservación y aprovechamiento del Chopontil (*Claudius angustatus*). Instituto de Ecología. Jalapa, México.

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

Álvarez del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. Tercera edición. Instituto de Historia Natural-Gobierno del Estado de Chiapas. Chiapas, México.

Andersson, M. 1978. Natural selection of offspring numbers: some possible intergeneration effects. *The American Naturalist* 112:762-766.

Angilletta, M. J. y M. W. Sears. 2004. Evolution of thermal reaction norms for growth rate and body size in ectotherms: An introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology* 44:401-402.

Ashton, K. G. 2004. Comparing phylogenetic signal in intraspecific and interspecific body size datasets. *Journal of Evolutionary Biology* 17:1157-1161.

Ballinger, R. E. 1983. Life history variations. P. 241-260. En. Huey, R. B., E. R. Pianka, y T. W. Schoener (Eds.). *Lizard ecology: studies of a model organism*. Harvard University Press. Cambridge, U. S.

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

- Bennett, P. M. y I. P. Owens. 2002. *Evolutionary Ecology of Birds. Life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press. New York, U. S.
- Berry, J. F. 1975. The population effects of ecological sympatry on musk turtles in Northern Florida. *Copeia* 1975:692-701.
- 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* 2:329-337.
- Bickham, J. W., J. B. Iverson, J. F. Parham, H. D. Philippen, A. G. Rhodin, H. B. Shaffer, P. Q. Spinks y P. P. van Dijk. 2007. An annotated list of modern turtle terminal taxa with comments on areas of taxonomic instability and recent change. *Chelonian Research Monographs* 4:173-179.
- Bjorndal, K. A. Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 74:1234-1241.
- Booth, D. T. 1998. Egg size, clutch size, and reproductive effort of the Australian broad-shelled river turtle, *Chelodina expansa*. *Journal of Herpetology* 32:592-596.
- Bronikowski, A. M. y S. J. Arnold. 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology* 80:2314-2325.
- Bureau, D. P., P. A. Azevedo, M. Tapia-Salazar y G. Cuzon. 2000. Pattern and cost of growth and nutrient deposition in fish and shrimp: potential implications and applications. P. 25-49. En. Cruz-Suárez, E., D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar y R. Civera Cerecedo. (Eds.), Vol. V. *Avances de Nutrición Acuícola, Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. CINVESTAV-Mérida, Mérida, Yucatán, México.
- Burke, V. J., J. E. Lovich y J. W. Gibbons. 2000. Conservation of freshwater turtles. In: Klemens, M.W. (Ed.). *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington, U. S.

- Caley, J. M., L. Schwarkopf y R. Shine. 2001. Does total reproductive effort evolve independently of offspring size? *Evolution* 55:1245-1248.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan and Belize. University of Oklahoma Press. Norman, U. S.
- Caputo, F. P. y R. C. Vogt. 2008. Stomach flushing vs. fecal analysis: The example of *Phrynops rufipes* (Testudinides: Chelidae). *Copeia* 2008:301-305.
- Carr, J. L. y R. B. Mast. 1988. Natural history observations of *Kinosternon herrerae*. (Testudines: Kinosternidae). *Trianea* 1:87-97.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist*. 23:35-46.
- Charnov, E. L. 1990. On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *Journal of Evolutionary Biology* 3:139-144.
- Charnov, E. L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88:1134-1137.
- Charnov, E. L. 1993. *Life History Invariants: Some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press. Oxford, U. K.
- Charnov, E. L. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit-cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4:749-758.
- Charnov, E. L. 2005. Reproductive effort is inversely proporcional to average adult life span. *Evolutionary Ecology Research* 7:1221-1222.
- Chen, T. H., y K. Y. Lue. 1999. Food habits of the Chinese striped-necked turtle, *Ocadia sinensis*, in the Keelung River, Northern Taiwan. *Journal of Herpetology* 33:463-471.

Cho, C. Y. y D. P. Bureau. 1999. Bioenergética en la formulación de dietas y estándares de alimentación para la acuicultura del salmón: Principios, métodos y aplicaciones P. 33-64. En. Cruz-Suárez, L. E., D. Ricque-Marie y R. Mendoza-Alfaro. (Eds). Avances en Nutrición Acuícola III. Memorias del Tercer Simposio Internacional de Nutrición Acuícola. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México.

Christiansen, J. L. y A. E. Dunham. 1972. Reproduction of the yellow mud turtle (*Kinosternon flavescens flavescens*). *Herpetologica* 28:130-137.

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* 30:413-425.

Clobert, J. M., T. Garland, y R. Barbault. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: A test of some hypothesis concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11:329-364.

Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* 123: 212-229.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.

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

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: Relationships to body size. *Herpetologica* 41:194-205.

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

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1990. The evolution of turtle life histories. P. 45-54. En. Gibbons, W. J. (Ed.). The life history of the slider turtle. Smithsonian Institution Press. Washington, U. S.

Cooch, E. G. y R. E. Ricklefs. 1994. Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? *Oikos* 69:447-459.

Cuellar, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: With a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *The American Midland Naturalist* 111:242-258.

Cunnington, D. C., y R. J. Brooks. 1996. Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra sereptentina*). *Canadian Journal of Zoology* 74:291-296.

Daniel, W. W. 2001. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Tercera Edición. Uteha. México.

Dendy, A. 1989. The life history of the Tuatara (*Sphenodon punctatum*). *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand* 13:249-255.

Delidow, B. C., J. P. Lynch, J. J. Peluso y B. A. White. 1993. Polymerase chain reaction: Basic protocols. P. 1-30. En. White, B. A. (Ed.). PCR protocols. Current methods and applications. Humana Press. New Jersey, U. S.

Díaz, J. A. 2002. El método comparativo en biología evolutiva. *Etología* 20:37-82.

Donoso-Barros, R. 1965. Distribución de las Tortugas en Sudamérica. *Publicaciones Ocasionales del Museo de Nacional de Historia Natural (Chile)* 8:1-15.

Dunham, A. E., D. B. Miles y D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. P. 441-511. En. Gans, C. y R. B. Huey (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and Life History, Alan R. Liss. New York, U. S.

- Einem, G.E. 1956. Certain aspects of the natural history of the mud turtle, *Kinosternon bauri*. Copeia 1956:186-188.
- Engstrom, T. N., E. Taylor, M. F. Osentosku y E. M. Myers. 2007. A compendium of PCR primers for mtDNA, microsatellite, and other nuclear loci for freshwater turtles and tortoises. Chelonian Research Monographs 4:124-141.
- Enium, S. y I. A. Fleming. 2004. Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. Evolutionary Ecology Research 6:443-455.
- Ernst C. y R. W. Barbour. 1988. Turtles of the world. Smithsonian Institution Press. Washington, U. S.
- Ernst, C. H., J. E. Lovich y R. W. Barbour. 1994. Turtles of the United States and Canada. Second edition. Smithsonian Institution Press. Washington, U. S.
- Espejel-González, V. E. 2004. Aspectos biológicos del manejo del Chopontil, *Claudius angustatus* (Testudines: Staurotypidae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Jalapa, México.
- 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 43:66-73.
- Ewert, M. A. 1979. The embryo and its egg: Development and natural history. P. 333-413. En. Harless, M. y H. Morlock. (Eds.). Turtles. Perspectives and research. Wiley. New York, U. S.
- Ewert, M. A. y J. M. Legler. 1978. Hormonal induction of oviposition in turtles. Herpetologica 34:314-318.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. The American Naturalist 125:1-15.

- Felsenstein, J. 2008. Comparative methods with sampling error and within-species variation: contrasts revisited and revised. *The American Naturalist* 171: 713-725.
- 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* 38:296-301.
- Fujita, M. K., T. N. Engstrom, D. E. Starky y B. H. Shaffer. 2004. Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:1031-1040.
- Frazier, M. R., R. B. Huey y D. Berrigan. 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warner is better". *The American Naturalist* 168:512-520.
- Frazer, N. B. 1991. Life-history and demography of the common mud turtle *Kinosternon subrubrum* in South Carolina, USA. *Ecology* 72:2218-2232.
- Gadgil, M. y W. H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 14:1-24.
- Gadgil, M. y O. T. Solbrig. 1972. The concept of r- and K-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *The American Naturalist* 106:14-31.
- Gaffney, E.S. 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155:389-343.
- Garland, T., A. W. Dickerman, C. M. Janis y J. A. Jones. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology* 42:265-292.
- Garland, T., P. E. Midford, J. A. Jones, A. W. Dickerman y R. Diaz-Uriarte. 2002. PDAP: Phentotypic diversity analysis programs. University of California. Riverside, U. S.

- Garland, T., A. F. Bennett y E. L. Rezende. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *The Journal of Experimental Biology* 208:3015-3035.
- Gasser, M., M. Kaiser, D. Berrigan and S. C. Stearns. 2000. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality. *Evolution* 54:1260-1272.
- Genes Codes Corporation. 2006. Sequencher ver. 4.7. Ann Arbor, Minnesota, U. S.
- Georges, A. 1982. Diet of the Australian freshwater turtle *Emydura krefftii* (Chelonia: Chelidae), in an unproductive lentic environment. *Copeia* 1982: 331-336.
- Gibbons, J. W. 1983. Reproductive characteristics and ecology of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum* (Lacepede). *Herpetologica* 39:254-271.
- Gibbons, J. W. 1987. Why do Turtles live so long? *BioScience* 37: 262-269
- 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* 35:86-89.
- Gibbons, J. W. y R. D. Semlitsch. 1982. Survivorship and longevity of a long-lived vertebrate species: How long do turtles live? *Journal of Animal Ecology* 51:523-527.
- Gibbons, J. W., J. L. Greene y K. K. Patterson. 1982. Variation in reproductive characteristics of aquatic turtles. *Copeia* 1982:776-784.
- Goodman, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *The American Naturalist* 108:247-268.
- Goodman, D. 1979. Regulating reproductive effort in a changing environment. *The American Naturalist* 113:735-748.

Gould, S. J. y R. C. Lewontin. 1979. The Sprendels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of adaptationist programme. *Proceeding of the Royal Society of London* 205:581-598.

Greaves W. F. y J. D. Litzgus. 2009. Variation in life-history characteristics among populations of North American wood turtles: a view from the north. *Journal of Zoology* 279:298-309.

Harvey, P. H. y M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York.

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

Hensley, F. R. 1995. *Sternotherus minor* (loggerhead musk turtle). Foraging Depth. *Herpetological Review*: 26: 99.

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

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

Hume, J. D. 2005. Concepts of digestive efficiency. P. 43-58. En. Slack, J. M. y T. Wang. (Eds.). *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Science Publishers Endfield. New Hampshire, U. S.

Ippi, S. y V. Flores. 2001. Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismos. *Acta Zoológica Mexicana*. (n.s.) 84:49-63.

Iverson, J. B. 1979. Reproduction and growth of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum*, in Arkansas. *Journal of Herpetology* 13:105-111.

- Iverson, J. B. 1986. Notes of the natural history of the Oaxaca mud turtle *Kinosternon oaxaca*. *Journal of Herpetology* 20:119-123.
- 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* 34:134-142.
- 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. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47:373-395.
- Iverson, J. B. 1991b. Patterns of survivorship in turtles (Order: Testudines). *Canadian Journal of Zoology* 69:385-395.
- Iverson, J. B. 1991c. Phylogenetic hypotheses for the evolution of the modern Kinosternine turtles. *Herpetological Monographs* 5:1-27.
- Iverson, J. B. 1992. Correlates of reproductive output in turtles (Order Testudines). *Herpetological Monographs* 6:25-42.
- Iverson, J. B. 1998. Molecules, morphology, and mud turtle phylogenetics (Family Kinosternidae). *Chelonian Conservation and Biology* 3:113-117.
- Iverson, J. B. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology* 33:144-148.
- Iverson, J. B. 2001. Reproduction of the river cooter, *Pseudemys concinna*, in Arkansas and across its range. *The South Western Naturalist* 46:364-370.

Iverson J. B. 2002. Reproduction in female razorback musk turtles (*Sternotherus carinatus*: Kinosternidae). *Southwestern Naturalist* 47:215-224.

Iverson J. B. (en prensa). Reproduction in the red-cheeked mud turtle (*Kinosternon scorpioides cruentatum*) in Southeastern Mexico and Belize, with comparisons across the species range. *Journal of Herpetology* 0:0-0.

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, Mexico. *Journal of Herpetology* 25:64-72.

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* 1993:1-21.

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

Iverson, J. B., C. P. Balgooyen, K. K. Byrd y K. K. Lyddam. 1993. Latitudinal variation in egg size in turtles. *Canadian Journal of Zoology* 71:2448-2461.

Iverson, J. B., H. Higgins, A. Sirulnik, y C. Griffiths. 1997. Local and geographic variation in the reproductive biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica* 53:96-117.

Iverson, J. B., R. M. Brown, T. S. Arke, T. J. Near, M. Le, R. C. Thomson y D. E. Starkey. 2007. In search of the tree of life for turtles. *Chelonian Research Monographs* 4:2-22.

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* 81:2290-2304.

Johnson, M. A., M. Leal, L. Rodríguez-Schettino, A. Chamizo-Lara, L. J. Revell y J. B. Losos. 2008. A phylogenetic perspective on foraging mode evolution and habitat use in West Indian Anolis Lizards. *Animal Behaviour* 75:555-563.

Johnson, R. A. y G. K. Bhattacharyya. 1996. *Statistics. Principles and methods*. Third Edition. Wiley and Sons. New York, U. S.

Lack, L.D. 1947. The significance of the clutch-size in the partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Animal Ecology* 16:19-25.

Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press. Ithaca, New York, U. S.

Legendre, P. y Y. Desdevises. 2009. Independent contrasts and regression through the origin. *Journal of Theoretical Biology* 259:727-743.

Legler, J.M. 1966. Notes on the natural history of a rare Central American turtle, *Kinosternon angustipons* (Legler). *Herpetologica* 22:118-123.

Legler, J.M. 1977. Stomach flushing: A technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica* 33:281-284.

Lindeman, P. V. 1996. Comparative life history of painted turtles (*Chrysemys picta*) in two habitats in the inland Pacific Northwest. *Copeia* 1996:114-130.

Lindeman, P. V. 2006. Diet of the Texas map turtle (*Graptemys versa*): Relationship to sexually dimorphic trophic morphology and changes over five decades as influenced by an invasive mollusk. *Chelonian Conservation and Biology* 5:25-31.

Liner, E. A. y G. Casas-Andreu. 2008. *Nombres estándar en español, en inglés y nombres científicos de los anfibios y reptiles de México*. Second Edition. Herpetological Circular No. 38 Society for the Study of Amphibian and Reptiles. Shoreview. Minnesota, U. S.

- Long, D. R. 1986. Clutch formation in the turtle *Kinosternon flavescens* (Testudinides: Kinosternidae). *The Southwestern Naturalist* 31:1-8.
- Longhurst, A. 2002. Murphy's Law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research* 56:125-131.
- Losos, J. B. 1999. Uncertainty in the reconstruction of ancestral character states and limitations on the use of phylogenetic comparative methods. *Animal Behaviour* 58: 1319-1324.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1976. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, U. S.
- Macip-Ríos, R. 2005. *Ecología poblacional e historia de vida de la tortuga Kinosternon integrum*, en Tonatico, Estado de México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. UNAM. México.
- Macip-Ríos, R., M. L. Arias, X. Aguilar-Miguel y G. Casas-Andreu. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México. *Western North American Naturalist* 69:501-510.
- Macip-Ríos, R., V. Sustaita-Rodríguez, G. Barrios-Quiroz, y G. Casas-Andreu. 2010. Alimentary habits of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México. *Chelonian Conservation and Biology* 9:90-97.
- Madison, W. y D. Madison. 2000. *MacClade 4*. Sinauer. Sunderland, Massachussets, U. S.
- Madison, W. y D. Madison. 2009. *Mesquite*. A modular system for evolutionary analysis. Version 2.7. <http://mesquiteproject.org>.
- Mahmoud, I.Y. 1968. Feeding behavior in kinosternid turtles. *Herpetologica* 24:300-305.

Mahomoud I. Y. y J. Klicka. 1979. Feeding, drinking and excretion. P. 229-243. En. Harless, M., y H. Morlock. (Eds.). Turtles. Perspectives and research. Wiley and Sons. New York, U. S.

Martins, E. P. 1996. Phylogenies, spatial autoregression, and the comparative method: A computer simulation test. *Evolution* 50:1750-1765.

Martins, E. P. 2004. COMPARE, Versión 4.6b. <http://compare.bio.indiana.edu/>.

McPherson, R. J. y K. R. Marion. 1981. The reproductive biology of female *Sternotherus odoratus* in an Alabama population *Journal of Herpetology* 15:389-396.

Mitchell, J. C. 1988. Population ecology and life histories of the freshwater turtles *Chrysemys picta* and *Sternotherus odoratus* in an urban lake. *Herpetological Monographs* 2:40-61.

Moll, D. y E. O. Moll. 1990. The slider turtle in the neotropics: Adaptation of a temperate species to a tropical environment. P. 152-161. En. Gibbons, W. J. (Ed.). The life history of the slider turtle. Smithsonian Institution Press. Washington.

Moll, D. y E. O. Moll. 2004. The Ecology, exploitation and conservation of river turtles. Oxford University Press. New York, U. S.

Moll, E. O. y J. M. Legler. 1971. The life history of a neotropical slider turtle *Pseudemys scripta* (Schoepff) in Panama. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 11:1-102.

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

Morales-Verdeja, S. y R. C. Vogt. 1997b. *Kinosternon leucostomum* (pochitoque, chachagua). P. 488-490. En. González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO. México.

Murphy, G. I. 1968. Patterns in life history and the environment. *The American Naturalist* 102:391-403.

Mushinsky, H. R., T. A. Stilson, y E. D. McCoy. 2003. Diet and dietary preference of the juvenile gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*). *Herpetologica* 54:475-483.

Naranjo-García, E. 2003. Moluscos continentales de México: Dulceacuícolas. *Revista de Biología Tropical* 51:495-505.

Nichols, J. D., W. Conley, B. Batt y A. R. Tipton. 1976. Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. *The American Naturalist* 110:995-1005.

Padovani-Haller, E. C. y M. Trefaut-Rodrigues. 2006. Reproductive Biology of the six-tubercled Amazon River turtle *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae), in the biological reserve of Rio Trombetas, Pará, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 5:280-284.

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

Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 102:592-597.

Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary Ecology*. Sixth edition. Addison Wesley Longman. San Francisco, U. S.

Pianka, E. R. y L. J. Vitt. 2003. *Lizards: Windows to the evolution of Diversity*. University of California Press. Berkeley, U. S.

Pincheira-Donoso, D. 2008. Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology in lizards. *Copeia* 2008:322-325.

- Plummer, M. V. y D. B. Farrar. 1981. Sexual dietary differences in a population of *Trionyx muticus*. *Journal of Herpetology* 15:175-179.
- 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, U. S.
- Posada, D. y K. A. Crandall 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Prasad, N. G. y A. Joshi. 2003. What have two decades of laboratory life-history evolution studies on *Drosophila melanogaster* taught us? *Journal of Genetics* 82:45-76.
- Pritchard, P. C. 1979. Taxonomy, evolution and zoogeography. P.1-42. En. Harless M. y H. Morlock. (Eds.). *Turtles. Perspectives and research*. Willey. New York, U. S.
- Pritchard, P. C. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Contributions to Herpetology* 2:1-403.
- Promislow, D. E. y P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417-437.
- Punzo, F. 1974. A qualitative and quantitative study of the food items of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens* (Agassiz). *Journal of Herpetology* 8:267-269.
- Qin, J, X. He y A. Fast. 1997. A bioenergetics model for an air-breathing fish, *Channa striatus*. *Environmental Biology of Fishes* 50:309-318.
- Ranacher, A. C. 2002. *Methods of multivariate analyses*. Second Edition. Wiley-Interscience. New York, U. S.
- Reznick, D. N., M. J. Butler, F. H. Rodd y P. Ross. 1996. Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50:1651-1660.

Reznick, D. N., M. J. Bryant y F. Bashey. 2002. r- and K-selection revisited: The role of population regulation in life history evolution. *Ecology* 83:1509-1520.

Rice, J. y P. A. Cochran. 1984. Independent evaluation of bioenergetics model for largemouth bass. *Ecology* 63:732-739.

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

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.

Roff, D. 1981. Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: why don't flatfish put all their eggs in one basket? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 38:968-977.

Roff, D. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer. Sunderland, U. S.

Rollinson, N. y R. J. Brooks. 2007. Proximate constraints on reproductive output in a northern population of painted turtles: an empirical test of the bet-hedging paradigm. *Canadian Journal of Zoology* 85:177-184.

Rowe, J. W. 1994. Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*). *Oecologia* 99:35-44.

Rubio-Pérez, I. V. 2005. Análisis comparativo de la morfología, historia de vida y uso de hábitat de distintas poblaciones del complejo *Sceloporus grammicus*: un enfoque filogenético. Posgrado en Ciencias Biológicas. Tesis de Maestría. UNAM. México.

SAS Institute Inc. 2002. JMP. Statistical discovery software. Ver. 5.0.1. Cary, North Carolina, U. S.

Schaffer, W. M. 1974a. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The American Naturalist* 108:783-790.

Schaffer, W. M. 1974b. Selection of optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55:291-303.

Schulte, J. A., J. B. Losos, F. B. Cruz y H. Núñez. 2004. The relationship between morphology, escape behavior and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Lioalemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17:408-420.

Shaffer, B. H., P. Meyland, y L. M. McKnight. 1997. Tests of turtle phylogeny: Molecular, morphological and paleontological approaches. *Systematic Biology* 46:235-268.

Serb, J. M., C. A. Phillips y J. B. Iverson. 2001. Molecular phylogeny and biogeography of *Kinosternon flavescens* based on complete mitochondrial control region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18:149-162.

Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:23-46.

Shine, R. y L. Schwarzkopf. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46:62-75.

Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography - relative importance of Life-Cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.

Stearns, S. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3-47.

Stearns, S. 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. 1989. Trade-offs in life history evolution. *Functional Ecology* 3:259-268.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. New York, U. S.
- Stearns, S. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476-486.
- Stephens, P. R., y J. J. Wiens. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:577-610.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, U. S.
- Thorbjarnarson, J. B. 1996. Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica* 52:8-24.
- Vanhoodyonck, B., A. Herrel y D. J. Irschick. 2007. Determinants of sexual differences in escape behavior in lizards of the genus *Anolis*: a comparative approach. P. 1-11. En. Vincent, S. E., S. P. Laivaux, A. Herrel y E. Taylor. (Eds.). 2007. Ecological dimorphisms in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology* (special issue). SICB, Phoenix, U. S.
- Villa, J. 1973. A snake in the diet of a kinosternid turtle. *Journal of Herpetology* 7:379-380.
- Vogt, R. C. y S. Guzmán-Guzmán. 1988. Food partitioning in a tropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47.
- Vogt, R. C. 1997a. *Staurotypus triporcatus* (tres lomos, guau, galápagos). P. 494-495. En. González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO. México.

Vogt, R. C. 1997b. *Claudius angustatus* (chopontil, taimán, joloque). P. 480-481. En. González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Historia Natural de los Tuxtlas. UNAM-CONABIO. México.

Weins, J. J. 2006. Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics* 39:34-42.

Wilbur, H. M., D. W. Tinkle, y J. P. Collins 1974. Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. *The American Naturalist*. 108:805-817.

Wilbur, H. M. y P. J. Morin. 1988. Life history evolution in turtles. P 387-439. En. Gans, C., y Huey R.B. (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and Life History. Alan R. Liss. New York.

Williams, D. D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7:105-117.

Williams, G. C. 1966. Natural Selection, the cost of reproduction, and the refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100:687-690.

Williams, T. D. 2005. Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience* 55:39-48.

Yurewicz, K. L. y H. M. Wilbur. 2004. Resource availability and cost of reproduction in the salamander *Plethodon cinereus*. *Copeia* 2004:28-37.

Zamóra-Abrego, G. A. Nieto-Montes de Oca, y J. J. Zúñiga-Vega. 2007. Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology* 41:630-637.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall. New Jersey.

Zug, G. P., L. J. Vitt, y J. P. Caldwell. 2001. Herpetology. An introduction to amphibians and reptiles. Second Edition. Academic Press. San Diego, U. S.

Zúñiga-Vega, J. J. 2005. Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cautlapan, Veracruz. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. México.

VI. ANEXOS

Anexo 1.

Datos de historia de vida y localidad de las especies utilizadas para analizar los patrones generales de historia de vida en el Orden Testudines. C. L. (mm)=Largo de carapacho, L. H.=Largo del huevo, A. H.=Ancho del huevo, P. H.=Peso del huevo, MRNX100=Masa relativa de la nidada x 100. Los datos de latitud están dados en coordenadas geográficas (°).

Familia	Especie	Localidad	Latitud	C. L. (mm)	Tamaño de la nidada	MRNX100	L. H. (mm)	A. H. (mm)	P. H. (mm)	Fuente
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Ontario	45.5	284	34	7.63	27.7	26.9	11.6	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Nueva York	44.5	259	30.9	7.05	28.4	27.5	11.1	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Ontario	43.5	284	48.1	8.57	26.6	25.9	10.4	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Nueva York- Wisconsin	44	263	36.7	9.2	26.8	26.2	10.6	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Nueva York	42.5	237	20.8	8.71	28.5		12.54	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Nebraska	42	325	46.8	7	27.6	26.8	11.44	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Illinois	42	281	40	9.54	28.3	27.4	12.27	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Nueva Jersey	40.5	261	32.3	7.34	25.7	25.4	9.69	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Pennsylvania	40.5	295	30	5.29	26.2	26	10.3	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Virginia	38.5	260	30	7.68	27.8	27	11.71	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Missouri	37	268	31.8	8.68	27.5	26.8	11.63	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Virginia	36.5	281	55	13.08	27.7		12.6	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Carolina del Norte	36	221	23.6	8.3		25.8	9.63	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Louisiana	31.5	232	20.5	8.37	27.5		11.42	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Florida	29.5	243	15	6.13	28.9	27.7	13.17	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Florida	27	216	15.3	6.74	26.2	25.6	9.9	Iverson et al., 1997
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Costa Rica	10.5	350	35.4	6.66	35.4	34.3	20.35	Iverson et al., 1997

Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Colombia	8	312	36.3	7.93	36.4	33	20.42	Iverson et al., 1997
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Saskatchewan	50.5	216	19.8	16.5	33.5	20.2	7.97	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Nebraska	42	182	13.9	10.6	29.9	18.2	5.9	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Idaho	46.5	193	15.3	10.3	27.4	18.4	5.3	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Nebraska	40	173	7.8	9	32.8	19.3	6.86	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Minnesota	44.5	168	8.8	10	29.9	19	6.19	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Wisconsin	46	168	10.7	13	31.1	17.7	6.45	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii</i>	Nuevo México	34	160	8.9	12.1	31.4	18.4	6.37	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii x marginata</i>	Illinois	39.5	162	8.7	12.5	32		6.83	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>C. p. marginata</i>	Quebec	45.5	153	9.2	16.3		19.4	7.01	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>C. p. marginata</i>	Michigan	43	140	7.6	8.61	29	16.6	4.14	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>C. p. picta</i>	Virginia	38	133	4.1	7.1	30	16.4	4.69	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. bellii x marginata</i>	Pennsylvania	40	129	5.1	11.7	28.4	17.5	5.9	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. dorsalis</i>	Tennessee	36.5	134	4.8	11.4	31.8		6.73	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Chrysemys p. dorsalis</i>	Lousiana	30	122	4.1	11.2	30		5.98	Iverson y Smith, 1993
Emydidae	<i>Pseudemys concinna</i>	Arkansas	33	268.8	12.55	8.9	40.92	24.6	14.75	Iverson, 2001
Emydidae	<i>Pseudemys concinna</i>	Soureste de Missouri	35	268	18.6	8.8	36.4	24.6	12.6	Iverson, 2001
Emydidae	<i>Pseudemys concinna</i>	Noreste de Florida	29	341	17.7	4.8	38.8	27.2	16.3	Iverson, 2001
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Florida	26	401	20.6	3.9	28.2	27.3	12.2	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Noroeste de Florida	28	302	12	4.17	26.4	25.6	10.3	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Norte de Florida	29	381	24	6.25	28.8	28	13	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Norte de Florida	28.5	440	18	2.99	28.2	27.4	14.52	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Centro de Florida	26	335	12	4.13	28.4	27.6	12.55	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Centro de Florida	26	532	20	1.7	25	24.3	12	Iverson y Moler, 1997
Tryonichidae	<i>Apalone ferox</i>	Sur de Florida	24	405	20.6	3.9	28.2	27.3	12.2	Iverson y Moler, 1997
Chelidae	<i>Chelodina expansa</i>	Brisbane, Australia	27	331	14.55	8.3			16.75	Booth, 1998
Emydidae	<i>Chrysemys p. belli</i>	Nebraska	41	166.65	10.72	10			5.98	Rowe, 1994

Geoemydidae	<i>Batagur baska</i>	Malasya	3.8	488	26	9.5	66	40	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Callagur borneoensis</i>	Malasya	3.7	466	11	4.7	70	41	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Coura amboinensis</i>	Malasya	3.6	175	1	2	47	26	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Cyclemys dentata</i>	Malasya	3.5	200	3	7	56	29	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Heosemys spinosa</i>	Malasya	3.9	186	1	5	65	35	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Kachuga dhongoka</i>	India	23.42	420	23	11	57	36	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Kachuga kachuga</i>	India	23	560	17	4.4	64	40	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Kachuga tentoria</i>	India	23	225	6	8	49	27	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Melanochelys trijuga</i>	India	23	175	3	6	44	22	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Orlitia borneensis</i>	Malasya	4	475	12	9	79	43	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Rhynoclemmys punctularia</i>	Panama	8.96	243	5	7	52	34	Moll y Moll, 1990	
Geoemydidae	<i>Siebenrockiella crasscollis</i>	Malasya	4.1	186	1.3	4	52	30	Moll y Moll, 1990	
Emydidae	<i>Trachemys venusta</i>	Panama	8.96	333	20	10	43	28	Moll y Moll, 1990	
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Carolina del Norte	35	192.2222	23.6	8.3		25.78	9.63	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Chrysemys p. dorsalis</i>	Georgia (EU)	33	151.1111	5	8.5	33.22	17.28	6.17	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Deriochelys reticularia</i>	Georgia (EU)	33	177.7778	8	9.3	34.79	20.82	9.06	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Pseudemys concinna</i>	Georgia (EU)	33	312.2222	17	6.8	36.36	23.9	11.99	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Pseudemys scripta</i>	Georgia (EU)	33	227.7778	7.1	5.1	36.39	22.17	10.52	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Terrapene carolina</i>	Georgia (EU)	33	143.3333	3.4	8	35.6	20.7	9.02	Congdon y Gibbons, 1985
Emydidae	<i>Clemmys marmorata</i>	California	33	117.7778	3	8.7	37.28	19.06	8.26	Congdon y Gibbons, 1985
Chelidae	<i>Chelodina longicollis</i>	Australia	35	233	13.9	7.96			7.4	Iverson, 1992
Chelidae	<i>Emydura macquarri</i>	Australia	35	257	18.2	10.9			10.42	Iverson, 1992
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Canadá	66	284	34	7.63			11.6	Iverson, 1992

Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Michigan	43	258	27.9	13.14	18.3	Iverson, 1992
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Florida	28	923	110	3.97	42	Iverson, 1992
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Costa Rica	10	1002	112.2	4.2	48	Iverson, 1992
Bataguridae	<i>Chinemys reevesii</i>	Japon	35	195	6.7	8.83	11.2	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Deirochelys reticularia</i>	Florida	30	250	9.5	10.3	10.7	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Emydoidea blandingii</i>	Michigan	43	195	10.2	12	12.2	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Graptemys ouachitensis</i>	Wisconsin	44	205	10.5	9.08	9.82	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Graptemys pseudogeographyca</i>	Wisconsin	44	225	14.1	9.34	9.78	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Graptemys pulcra</i>	Alabama	31	245	7	6.5	14.9	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Pseudemys floridana</i>	Florida	30	430	16.8	5.7	13.09	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Pseudemys nelsoni</i>	Florida	30	340	14.3	4.4	10.23	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Pseudemys rubriventris</i>	Massachusetts	42	304	17	5.82	11.9	Iverson, 1992
Emydidae	<i>Terrapene ornata</i>	Kansas	39	140	4.7	12.13	10.09	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Chersina angulata</i>	Sudafrica	34	150	1	4.58	27.5	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Geochelone gigantea</i>	Aldabra	9	1190	14	2.7	90	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Geochelone gigantea</i>	Aldabra	9	1190	5.3	2.2	81.6	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Gopherus agassizii</i>	California	35	211	4.5	7.37	37.5	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Gopherus polyphemus</i>	Florida	30	268	5.2	7.66	40.9	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Testudo graeca</i>	Grecia	40	189	4.5	5.73	17.5	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Testudo hermanni</i>	Grecia	40	167	3.6	7.4	15.8	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Testudo hermanni</i>	Grecia	40	186	4.1	6.5	18	Iverson, 1992
Testudinidae	<i>Testudo hermanni</i>	Grecia	40	217	6	6.8	17.9	Iverson, 1992
Trionychidae	<i>Apalone mutica</i>	Kansas	39	211	11	9.03	6.72	Iverson, 1992 McPherson y Marion, 1981;
Kinosternidae	<i>Sternotherus odoratus</i>	Virginia	37	74.9	2.7	10.4		Mitchell, 1988
Kinosternidae	<i>Sternotherus carinatus</i>	Arkansas	34	117	3.8	9.2		Iverson, 2002
Kinosternidae	<i>Sternotherus minor</i>	Florida	28	100.1	3	9.2		Ernst et al., 1994;

Kinosternidae	<i>Sternotherus carinatus</i>	Oklahoma	34	102	2.3	8.1				Etchberger y Ehrhart, 1987
Kinosternidae	<i>Kinosternon flavescens</i>	Nebraska	41	102.5	6.5	10.9				Iverson, 2002
Kinosternidae	<i>Kinosternon subrubrum</i>	Carolina del Sur	33	86.3	2.62	10.6				Mahmoud, 1968; Christiansen y Dunham, 1972; Iverson, 1991
Kinosternidae	<i>Kinosternon baurii</i>	Florida	29	91.6	4	9				Gibbons et al., 1982; Gibbons, 1983
Kinosternidae	<i>Kinosternon sonoriense</i>	Arizona	34	104	6	7.9				Ernst et al., 1994
Kinosternidae	<i>Kinosternon hirtipes</i>	Chihuahua	30	110.6	3	7.1				Hulse, 1974; Ernst et al., 1994
Kinosternidae	<i>Kinosternon alamosae</i>	Sonora	27	104.5	4	11.2				Iverson, 1989
Kinosternidae	<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	18	142.7	4	4.3				Este trabajo
Kinosternidae	<i>Kinostenon chimalhuaca</i>	Jalisco	19	139.87	3.7	7.1				Este Trabajo; Berry et al., 1997
Kinosternidae	<i>Kinosternon leucostomum</i>	Veracruz	18	145.39	2.24	1.9				Vogt y Gúzman, 1988); Morales-Verdeja y Vogt, 1997
Kinosternidae	<i>Kinosternon creaseri</i>	Quintana Roo	20	116		4.5				Iverson 1988
Podocnemididae	<i>Podocnemis sextuberculata</i>	Pará, Brasil	1	280	15.1	0.145	43	28	19.3	Padovani-Haller y Trefaut Rodrigues, 2006

Anexo 2.

Individuos colectados y depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, UNAM.

Espece	Estado	Localidad	No. de colecta	No. de Catalogo (IBH)
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR004	24433
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR005	24434
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR006	24436
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR003	24437
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR001	24441
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Coatepec de Harinas	RMR002	24435
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR063	24359
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR079	24366
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR080	24367
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR081	24364
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR082	24365
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacan	Tepenahua, Nuevo Urecho	RMR078	24368
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR066	24358
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR067	24356
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR068	24352
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR069	24363
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR070	24362
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR071	24353
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR072	24361
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR073	24354
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR074	24351
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR075	24360
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR116	24432
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Las Moras, Tejupilco	RMR077	24357
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonatico	RMR076	24418
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR094	24402
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR100	24428

<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR090	24408
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR097	24404
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR099	24400
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR091	24409
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR092	24407
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR088	24406
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR087	24413
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR093	24401
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR085	24410
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR086	24411
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR098	24403
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonicico	RMR089	24355
<i>Kinosternon durangoense</i>	Durango	Abraham González	RMR109	24395
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Playa Azul	RMR112	24488
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Nanchititla (Estación)	RMR111	24414
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	Nanchititla (Estación)	RMR110	24429
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR102	24405
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR103	24393
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR104	24392
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR105	24398
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR106	24394
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR107	24397
<i>Staurotypus triporcatus</i>	-	-	-	24412
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonicico	RMR113	24420
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonicico	RMR114	24422
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonicico	RMR115	24421
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado De México	La Puerta de Santiago, Tonicico	RMR118	24391
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	Las Moras, Tejupilco	RMR117	24396
<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos	VHSR07	24426
<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos	VHSR08	24424
<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos	VHSR09	24430
<i>Kinosternon herrerae</i>	Veracruz	Dos Ríos	VHSR05	24425
<i>Kinosternon herrerae</i>	Veracruz	Dos Ríos	VHSR06	24427

<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos	VHSR10	24385
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	VHSR12	24388
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	VHSR13	24389
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	VHSR14	24387
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	VHSR15	24390
<i>Kinosternon integrum</i>	Guerrero	Laguna de Tres Palos	VHSR16	24386
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	VHSR17	24379
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	VHSR18	24384
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	VHSR19	24372
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	VHSR20	24370
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	VHSR21	24382
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	El Bordonal, Playa Azul	VHSR22	24377
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	El Bordonal, Playa Azul	VHSR23	24371
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	El Bordonal, Playa Azul	VHSR24	24376
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago, Tonatico	VHSR25	24374
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR26	24369
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR27	24378
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR28	24375
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR29	24381
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR30	24373
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR31	24383
<i>Kinosternon integrum</i>	Estado de México	La Puerta de Santiago	VHSR32	24380
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Jalisco	Arroyo Chamela	RMR096	24399
<i>Kinosternon scorpioides</i>	Veracruz	Buenvista	VHSR04	24423
<i>Kinosternon oaxacae</i>	Oaxaca	Chacalapa, Pochutla	RMR101	24439
<i>Kinosternon integrum</i>	Michoacán	Nuevo Urecho, Ibérica	RMR095	24440

Anexo 2. Área de estudio del Capítulo III

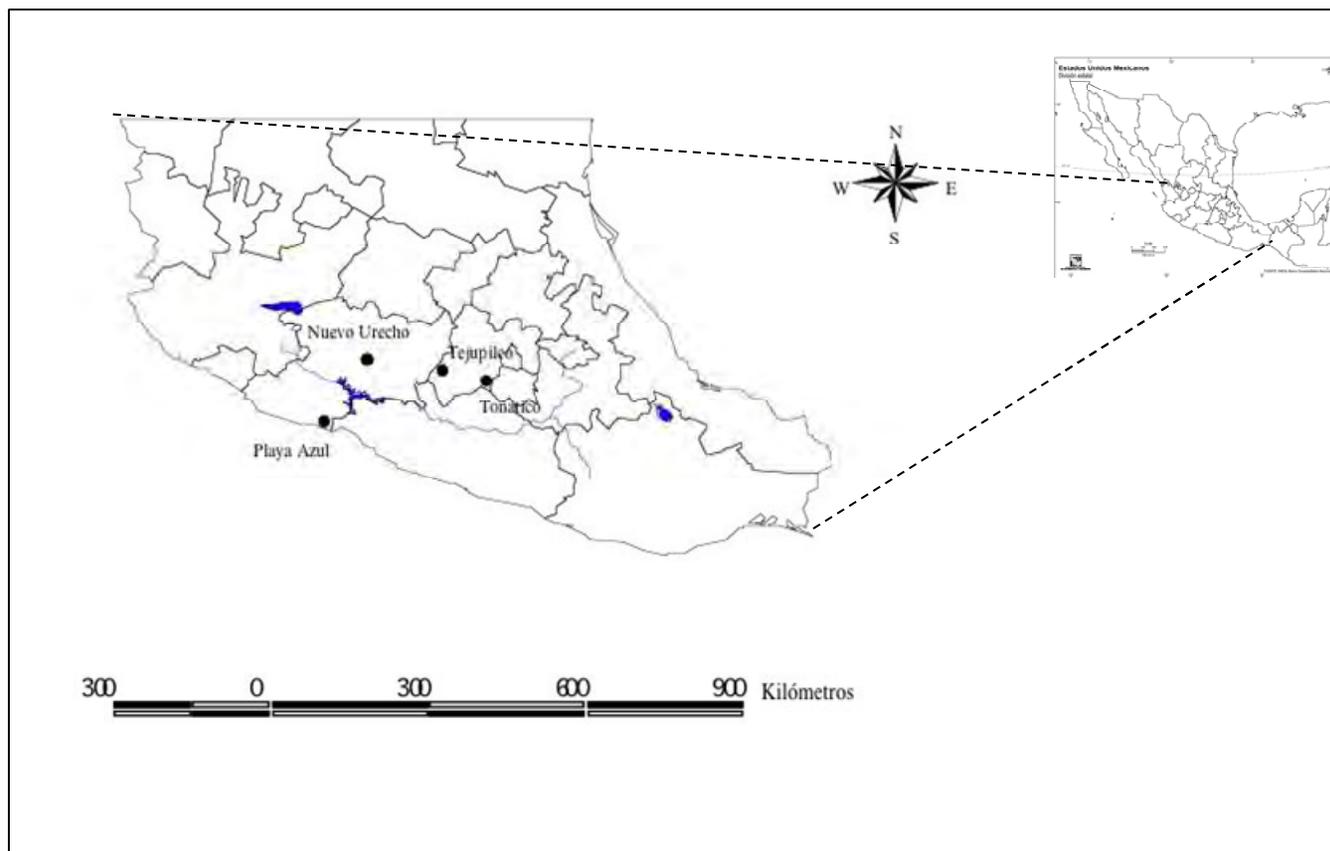


Figura A2.1. Ubicación de Tonatico y Tejupilco, Estado de México, y Nuevo Urecho y Playa Azul, Michoacán en la cuenca del Río Balsas. La línea azul muestra el cause del Río Balsas desde su nacimiento hasta la desembocadura.

Anexo 3. Climogramas de las áreas de estudio del Capítulo III.

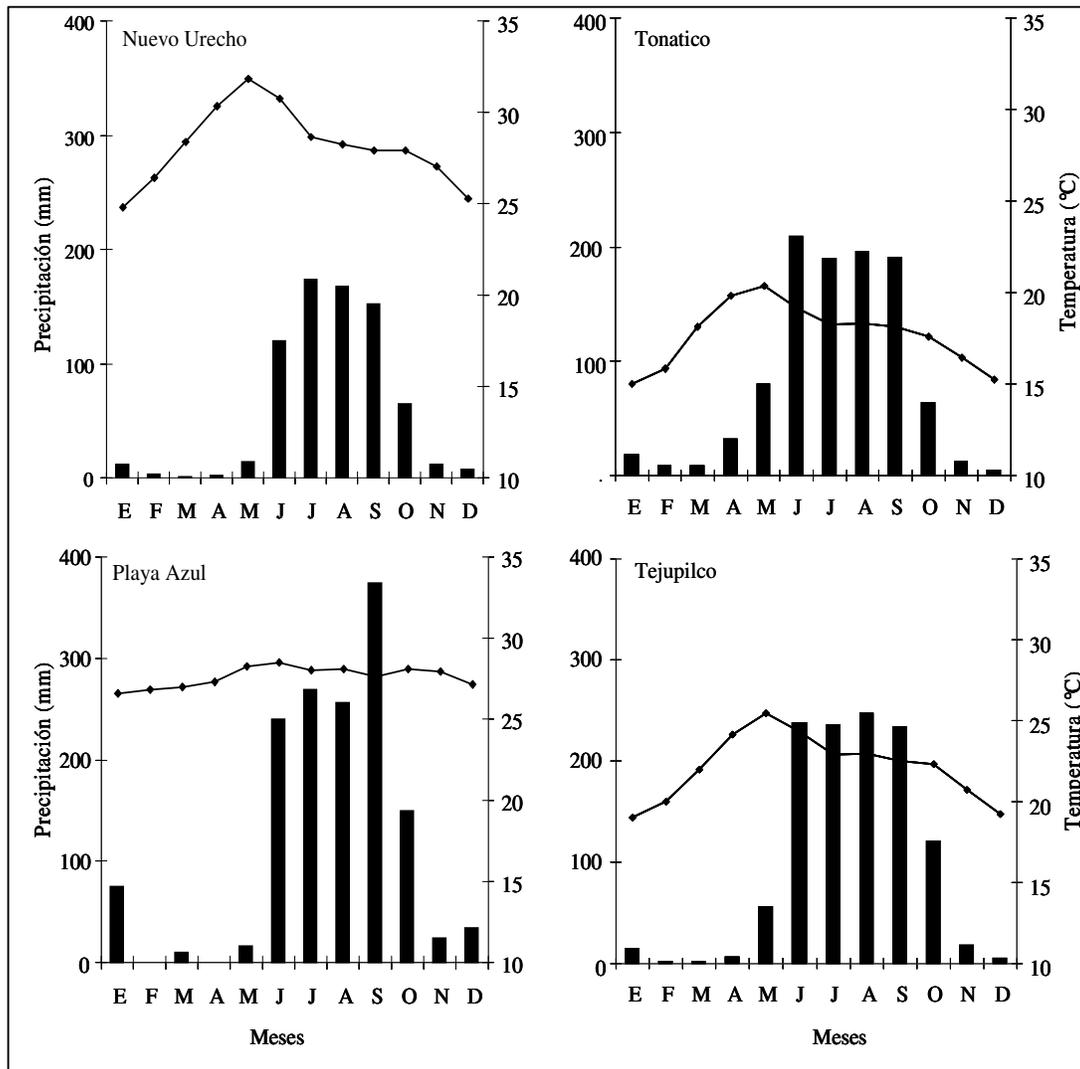


Figura A3.1. Las barras indican la precipitación máxima mensual y los puntos la temperatura promedio mensual.

Anexo 4. Publicaciones derivadas de esta investigación

CHELONIAN CONSERVATION AND BIOLOGY
International Journal of Turtle and Tortoise Research

Alimentary Habits of the Mexican Mud Turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México

RODRIGO MACÍP-RÍOS¹, VÍCTOR HUGO SUSTAITA-RODRÍGUEZ¹, GABRIEL BARRIOS-QUIROZ¹, AND GUSTAVO CASAS-ANDRÉU¹

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Distrito Federal, CP 04510 México [rmi@ibiologia.unam.mx; hsustaita@hotmail.com; gabrielb@ibiologia.unam.mx; gcasa@ibiologia.unam.mx]

Alimentary Habits of the Mexican Mud Turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México

RODRIGO MACIP-RÍOS¹, VÍCTOR HUGO SUSTAITA-RODRÍGUEZ¹, GABRIEL BARRIOS-QUIROZ¹, AND GUSTAVO CASAS-ANDREU¹

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior SN, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Distrito Federal, CP 04510 México [rmr@ibiologia.unam.mx; hsustaita@hotmail.com; gabrielb@ibiologia.unam.mx; gcasa@ibiologia.unam.mx]

ABSTRACT. – Alimentary habits are critical to the ecology of all animals. They reflect resource availability and are correlated with important life history traits such as reproductive output and body size. We analyzed the diet of the previously unstudied Mexican mud turtle *Kinosternon integrum* at Tonatico, Estado de México, during 2003 and 2004. Analysis was conducted separately by sex and age (immature vs. adults) and seasons (rainy vs. dry). Gastric contents and fecal samples were used in combination for more complete results. Based on 57 samples (32 stomach flushes and 25 from feces), *K. integrum* is a generalist–opportunist in alimentary habits, feeding on 27 categories of food. Plant material, Coleoptera, Odonata, Diptera, and mixed animal matter were the most important components. Overall dietary diversity was similar between adults and juveniles and between the two sexes, but juveniles differed between seasons. In similarity analysis we found a shift in diet between seasons. Females shifted from being primarily carnivorous during the rainy season to being primarily herbivorous during the dry season, while males were carnivorous during both seasons. The data suggest that this turtle feeds opportunistically on available prey items rather than on a few preferred food items.

KEY WORDS. – Reptilia; Testudines; Kinosternidae; *Kinosternon integrum*; turtle; diet; food; omnivorous; generalist; sex; age; dry and rainy season; Mexico

The feeding habits of turtles are diverse and range from strict herbivory to strict carnivory (Wilbur and Morin 1988). However, freshwater turtles are generally omnivorous (Burke et al. 2000). Typically the alimentary habits of turtles are determined by prey availability and abundance, with diets structured by higher frequency of animal than plant material, or vice versa (Bjorndal 1991). Sex and age have also been considered important determinants of the alimentary habits of turtles, with juveniles eating a higher proportion of animal matter than adults (Ernst et al. 1994) to allow more rapid growth (Lindeman 1996), and females sometimes consume relatively more animal matter than males (presumably to support reproductive expenditures; Ford and Moll 2004). Diet composition is a very important aspect of the local life-history of a turtle species; it reflects the resources provided by the environment toward the energetic needs of the individual during its lifetime (Pincheira-Donoso 2008), including reproduction (Hume 2005).

Kinosternid turtles are characterized by having a variable kinetic plastron and musk glands and inhabit a great variety of environments (Iverson 1999). The widespread New World distribution of these turtles could be explained, in part, as a consequence of their aestivation ability (Peterson and Stone 2000), their complex biogeographic history (Pritchard and Trebbau 1984; Iverson 1991), their variable plastron size (Iverson 1991), their diverse reproductive strategies (Iverson et al. 1991), and

their diverse alimentary habits (Ernst et al. 1994). Many kinosternids are omnivorous, eating almost everything found in the water, including leaves, fruits, seeds, nuts, insects (aquatic and terrestrial), mollusks, crustaceans, aquatic vertebrates such as amphibians, other turtles (kinosternids included), and carrion (Hulse 1974; Punzo 1974; Vogt and Guzmán-Guzmán 1988; Ernst and Barbour 1989).

Alimentary habits have been studied in several kinosternids. Although *Kinosternon oaxacae*, *K. chimalhuaca*, *K. angustipons*, and possibly *K. alamosae*, have been considered mostly herbivorous (Legler 1966; Iverson 1986, 1989; Berry et al. 1997), other species such as *Staurotypus triporcatus*, *S. salvinii*, *Claudius angustatus*, *Sternotherus depressus*, *S. minor*, *K. hirtipes*, *K. dunni*, and *K. creaseri* have been considered carnivorous (Mahmoud 1968; Iverson 1988; Ernst and Barbour 1989; Iverson et al. 1991; Ernst et al. 1994; Espejel-González 2004). The rest of the family, including *Sternotherus carinatus*, *S. odoratus*, *Kinosternon leucostomum*, *K. baurii*, *K. flavescens*, and *K. scorpoides* have been considered omnivorous (Einem 1956; Moll and Legler 1971; Hulse 1974; Gibbons 1983; Mitchell 1988; Iverson 1989; Ernst et al. 1994; Morales-Verdeja and Vogt 1997; Campbell 1998; Ford and Moll 2004). In certain species alimentary habits have been shown to differ by sex, age, and season (e.g., *K. herrerae*; Aguirre-León and Aquino Cruz 2004).

However, for *K. integrum*, the turtle species with the most widespread distribution in Mexico (Iverson 1999), dietary patterns are unknown (Lemos-Espinal and Smith 2007). This species has a summer (rainy season) nesting period (Iverson 1999), beginning in July and ending in October (Macíp-Ríos et al. 2009). Males are larger than females, with more elongated carapaces and wider heads (Ernst and Barbour 1989). This turtle aestivates in the dry season if water is not available, but some individuals remain active in permanent pools during the dry season (Iverson 1999; Macíp-Ríos et al. 2009).

Our goal in this paper was to describe the alimentary habits of the Mexican mud turtle (*K. integrum*) at Tonicaco, Estado de México, analyzing the diet of young vs. adults, males vs. females, and during the rainy vs. dry seasons. We expected to find 1) an overall omnivorous diet like many others tropical kinosternids, and 2) a shift in diet from animal matter in the rainy (reproductive) season to plant matter in the dry (nonreproductive) season because of the temporal dynamics of the ponds that the turtles inhabit, and because of the higher reproductive expenditures faced by adult males and females (Hume 2005).

METHODS

Turtles were collected from October 2003 to November 2004 at La Puerta de Santiago, Tonicaco (18°48'N, 99°40'W), in southern Estado de México, near the states of Guerrero and Morelos. Tonicaco is in the upper Balsas River basin hydrologic region, at 1640 m above sea level. Through the year, average annual temperature is 20°C, and annual rainfall averages 150 mm but is highly variable by month and year; the record maximum is 401.5 mm in August, and the record minimum is 0 mm from October to April (INEGI 2002). Turtles were collected in 4 temporary ponds with a range of 20–200 m in diameter and along a small permanent stream near the ponds. The 200-m pond was 4 km from the 50-m pond, while other two small ponds (30 and 20 m) were within 150 m of the 50 m pond. We considered the dry season to last from early October to mid-June and the rainy season from mid-June to late September, based on climate data obtained from the Servicio Meteorológico Nacional (México) and our field observations (Fig. 1).

The study site was visited monthly and turtles were caught by seine and hoop traps baited with fresh fish. The bait was enclosed in plastic containers to prevent turtles from consuming it. When ponds dried up (in October and November), we caught turtles only in the permanent stream and in the remaining water of the 200-m pond. During January and February no turtles were caught. Each turtle was marked by shell notching (Ferner 1979) and measured, weighed, and sexed by standard methods. In order to determine the diet we used stomach flushing (Legler 1977). Fecal samples were also collected when turtles defecated on capture. Despite the possible bias using stomach contents or feces data individually, the use

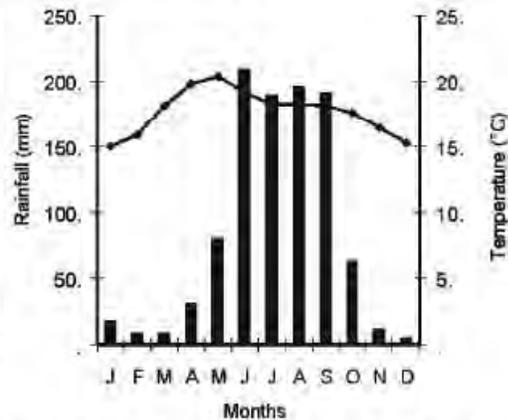


Figure 1. Historical climate data for Tonicaco, Estado de México (1963–1988). Bars indicate average rainfall per month (mm); line and squares indicates average temperature per month (°C).

of both techniques as an integrated approach is recommended to provide a comprehensive picture of turtle diet (Caputo and Vogt 2008). Feces and stomach contents were preserved in 70% ethanol for laboratory analysis. Samples were dried on paper and examined with a stereoscopic microscope; we separated animal and plant matter, identified each item to the lowest possible taxonomic level, and weighed each item on a semianalytical balance. Turtles were released where they had been caught, and no apparent harm was inflicted on them during the study.

Data were tabulated as follows: a) frequency of occurrence (percentage of the total number of stomach flushes or fecal samples in which each diet category occurred); b) numeric frequency (percentage of each item in each diet category in relation to the total number of categories across all samples); and c) percent by mass (percent of mass of each category of diet in relation to the total mass of all categories present (Hulse 1974; Aguirre-León and Aquino-Cruz 2004). Some samples such as grasses were counted as the number of leaves or roots found; algae were counted as clusters of 5-mm³ filaments. Comparisons were made between rainy and dry seasons and among sex and age categories (males vs. females vs. immatures) with regard to origin of the items consumed (animal vs. plant). We also used the index of relative importance (IRI; Hansson 1998; Güimüş et al. 2002) for the overall data of diet by sex and age. The values for the food items were plotted by season, sex, and age in order to analyze the ranks of food ingested by this population. The values of IRI were reported only for the complementary data of numeric frequency, frequency of occurrence, and percent by mass.

We used a contingency table to test the nonrandom presence of plant and animal matter frequencies in all diet categories by sex and age. Two-way analysis of variance

(ANOVAs) were used when data achieved parametric assumptions. When those assumptions were violated, we used 2-way Kruskal-Wallis (Zar 1999; Marquez-Dos Santos 2001) to analyze variation in frequency of occurrence, percent by number, and percent by mass between seasons, by sex, and age. We also used the Shannon-Wiener index to quantify specialization in diet (Plummer and Farrar 1981; Vogt and Guzmán-Guzmán 1988). Data for seasons (rainy vs. dry) were compared using Wilcoxon tests, and finally, we used the Morisita simplified index to determine similarity in diet between seasons, sexes, and age classes (Krebs 1999; Aguirre-León and Aquino Cruz 2004). All statistical tests were performed in JMP ver. 5.0.1 (SAS Institute Inc. 2002), with an $\alpha = 0.05$ (Zar 1999).

RESULTS

Of the 57 samples analyzed, 32 were from stomach flushing and 25 from feces; 31 samples were from the rainy season and 26 from the dry season. The diet of *K. integrum* in Tonatico included 27 food categories (Table 1). For both percent frequency and percent mass, plant material (grasses and other herbaceous plants), coleopterans, odonate larvae, dipterans, and mixed animal matter (undetermined) were the most important components. Other animal groups such as gastropods, annelids (leeches), arachnids, and amphibians were also found. Seeds of 7 plants and filamentous algae were also found in stomachs and feces.

Using the frequency of occurrence data we found that the kind of diet components (animal vs. plant) were ingested randomly among the 3 sex and age classes ($\chi^2_2 = 1.13$, $p = 0.56$; Table 1). For the percent of mass data, we also did not find significant variation in plant vs. animal matter ingested among sex and age classes ($F_{2,53} = 0.26$, $p = 0.61$). However, females showed a tendency to eat more plant matter in the dry season than males, and males ate similar amounts of animal matter during the year (Table 1). Females also showed an important shift in the amounts of animal and plant matter between seasons (Fig. 2); they switched their diet from mainly carnivorous in the rainy season to mainly herbivorous in the dry season. Males and immatures did the same but in a less dramatic way (Fig. 2). To confirm this suggestion we conducted a 2-way ANOVA on the ln-transformed data of percent of mass (only for animal matter) but did not find significant variation either between seasons ($F_{1,31} = 3.04$, $p = 0.09$) or among sex and age classes ($F_{2,31} = 2.92$, $p = 0.07$).

Percent of mass also did not differ among sex and age classes or between seasons ($F_{2,53} = 2.36$, $p = 0.10$; Table 1); however, these data describe the entire diet of this population on a detailed level and the amounts of mass ingested by sex and age. Excluding undetermined items, the data of percent of mass and frequency of occurrence (Table 1) indicated that the most abundant

prey items consumed did not necessarily correspond to the higher amounts of biomass. We found significant variation in numeric frequency ($F_{2,74} = 28.23$, $p < 0.05$), which reflected differences between immatures in dry season and females in dry season. When food is presumably scarce, immatures fed more on filamentous algae, terrestrial insects that fell into the water, and snails (which were very abundant in this season). In addition, females extended their diet to include larger invertebrates and more plant material during the dry season.

The results of the IRI calculated for seasons and sex and age (Table 1) show that in the rainy season the mixed animal matter, mixed plant matter, and odoante larvae were the most important items consumed. For instance, males and females fed on the same categories in almost the same proportion, but immatures fed more on mixed plant matter. In the dry season mixed plant matter, *Lemna* sp., and mixed animal matter were the most consumed prey items. In the dry season there was an absence of odonate larvae, and immatures concentrated their diet on *Lemna* sp.; males on plant matter, animal matter, and seeds; and females on almost the same items as males. We also categorized the primary consumed items, secondary consumed items, and randomly consumed items, by the differences in IRI. We considered diet items with IRI values below 10 to be randomly consumed, between 10 and 15 secondarily consumed, and above 15 primarily consumed.

Diet diversity showed significant variation ($H_5 = 16.89$, $p = 0.004$) among classes stratified by sex, age, and season (Fig. 3). Immatures had the lowest value in the dry season (2.08), followed by males in dry season (2.29), females in rainy and dry seasons (2.56, 2.68), males in rainy season, and finally immatures in rainy season with the highest value (2.78). The overall diversity (combined data of age and sex) did not differ statistically between seasons ($Z_1 = 1.27$, $p = 0.20$; Fig. 3), but diet diversity had a tendency to decrease from rainy (2.79) to dry season (2.66) as the ponds dried up in the middle of the autumn (Fig. 2).

Morisita's index for frequency of occurrence showed similarities in the alimentary habits between sex and ages in the rainy season (Table 2). However, in the dry season the alimentary habits differed among females, males, and immatures from those during the rainy season, with an average similarity fluctuating around 0.60. Males and females showed a shift in similarity between seasons, but immatures showed a more dramatic dissimilarity between seasons (ranging from 0.56 to 0.63). In short, there was a shift in alimentary habits between seasons, becoming less diverse in the dry season when resources would be expected to be more limited.

DISCUSSION

Our results indicated that *Kinosternon integrum* could be classified as a generalist-omnivore. The diet of this

turtle population is highly diverse and did not show differences in frequency of occurrence or percent mass, with no particular predominance of animal vs. plant matter. In addition, the IRI results point out the generalist trend in this population. These results confirmed our first prediction.

Hulse (1974) argued that most kinosternids are opportunistic in their alimentary habits, because they feed on every kind of animal matter found in water, as well as on plant matter (stems, leaves, and seeds) from the pond shore. Iverson and Berry (1979) suggested that *K. integrum* was an ecological generalist, but they did not provide information about diet. We found terrestrial insects in stomachs and feces (ants, land beetles, arachnids, and adult dipterans), and this observation suggested that they were ingested after accidentally falling into the water. However, some kinosternids are known to make occasional excursions on land to feed on plants and arthropods (Einem 1956; Mahmoud 1968). Carr and Mast (1988) suggested that the relatively large size of the head and jaws of *K. herrerae* let the turtle ingest a great variety of prey. *Kinosternon integrum* (males primarily) also had big heads and powerful jaws, which let the turtle feed on a great variety of prey items, but male diet variety was no greater than females, suggesting that head size may be more important for other activities (e.g., mating). Other species such as *Staurotypus triporcatus*, *S. salvini*, *Claudius angustatus*, and *Sternotherus minor* also have big heads (Ernst and Barbour 1989; Ernst et al. 1994), and this pattern could be associated with carnivory, particularly molluscivory (Berry 1975).

There is evidence of opportunistic feeding in other kinosternids with a tendency toward carnivory in *K. alamosae* (Iverson 1989), *K. arizonense* (Iverson 1989), *K. baurii* (Einem 1956), *K. chimalhuaca* (Berry et al. 1997), *K. creaseri* (Iverson 1988), *K. dunnii* (Ernst and Barbour 1989; Ernst et al. 1994), *K. flavescens* (Mahmoud 1968; Punzo 1974), *K. herrerae* (Aguirre-León and Aquino-Cruz 2004), *K. hirtipes* (Ernst and Barbour 1989; Ernst et al. 1994), *K. leucostomum* (Moll and Legler 1971; Vogt and Guzmán-Guzmán 1988), *K. scorpioides* (Moll 1990), *K. sonoriense* (Hulse 1974), *Sternotherus minor*, *S. carinatus*, *K. subrubrum*, and *S. minor* (Ernst and Barbour 1989; Ernst et al. 1994). Other species such as *K. angustipons* (Legler 1966) and *K. oaxacae* (Iverson 1986) show a tendency toward herbivory. No kinosternid is considered to be exclusively carnivorous or exclusively herbivorous. Diet composition in kinosternids seems to be localized and related to prey availability more than prey preferences, but few simultaneous data are available for kinosternids on prey density and diet (but see Vogt and Guzmán-Guzmán 1988).

The biomass (percent mass) analyses and IRI results showed that immatures were more herbivorous than adults. This is interesting because it contradicts the typical pattern in turtles of being more carnivorous as

juveniles. Juvenile freshwater turtles typically eat more animal material, because that may allow more rapid growth and faster calcium gain for bone composition (Lindeman 1996), more rapid attainment of sexual maturity, and increased survivorship (Georges 1982; Hart 1983; Parmenter and Avery 1990; Gibbs and Amato 2000).

Prey item abundance and availability may be more important in kinosternids than a particular preference for prey type. In the dry season immature individuals consumed a low number of animal and plant items, with 50% of their diet made up of filamentous algae, mixed plant matter, and mixed animal matter. The mixed plant and animal categories included items that could not be identified to obvious taxonomic level, such as roots, leaf fragments, and insect parts that could be obscuring the real diversity of diet. However, the absence of odonate larvae in the diet during the dry season (although they were common in the diet during the rainy season) suggests a shift to other prey with higher availability during the dry season. Furthermore, the addition of gastropods and filamentous algae to the diet in the dry season (prey that are abundant when the ponds are drying) confirms our observation of a diet shift by prey availability. Ford and Moll (2004) found a similar seasonal diet shift for *S. odoratus*.

Females did not show significant variation in the biomass ingested (percent by mass) between seasons; however, data suggest a strong shift from carnivory in the rainy season (which is also the egg-laying season) to herbivory in the dry season (Fig. 2). Probably with larger sample sizes we would have found a statistically significant difference. This finding supports in part our second prediction, albeit only for females. Ford and Moll (2004) suggested a possible association of seasonal diet variation with reproductive investment in *S. odoratus*; however, other studies suggest that differences in alimentary habits between the sexes in freshwater turtles could be an effect of difference in habitat selection between males and females (Plummer and Farrar 1981; Hart 1983; Parmenter and Avery 1990). Because we caught males and females in about the same numbers in the ponds surveyed, our data suggest that habitat selection was not related to diet sex differences. Females ate more animal matter than males in the rainy (reproductive) season. In contrast, in the dry season males ate more animal matter than females. This trend could be driven by the energetic demand of reproduction in females (Hume 2005). However, still unclear is why males did not shift their diet between seasons. One possible explanation could be that males were more territorial than females and controlled the best food resources in the ponds throughout the year, or maybe the energetic demand of courtship and male-male competition (including territoriality) could also be highly costly year-round.

Another important issue related to the diet of *K. integrum* is the consumption of seeds. We did not perform

Table 1. Percent of frequency of occurrence (% O), percent of numeric frequency (% N), percent by mass (% M), and index of relative importance (% IRI) of plant and animal items in the diet of *Kinosternon integrum* in Tonalico, Estado de México, separated by seasons and by sex and age categories. F = female, M = male, I = immature. N = sample size (rainy/dry seasons). R = rainy season, D = dry season. Values were rounded to the closest percent. Values equal to 0 indicate that these values were lower than 0.5.

Food items	Season	% O			% N			% M			% IRI		
		F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I
		N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5	N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5	N = 7/7	N = 4/5	N = 8/4	N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5
Plant matter													
Filamentous algae	R	10	17	7	2	4	1		1		0	1	0
	D	8		60	2		19	1		70	0	0	60
Grass	R		33	7		7	1			0	0	4	0
	D	16		20	2		6	17			4	0	1
<i>Argemone ocroleuca</i> (roots and leaves)	R	20	33	20	5	7	3	0			1	4	1
	D	15		4							1	0	0
<i>Argemone ocroleuca</i> (seeds)	R	30		13	7		3			0	3	0	0
	D										0	0	0
<i>Lemna</i> sp.	R										0	0	0
	D	38	13	40	7	4	6	62		23	37	0	13
Grass seeds	R	60	17	33	12	4	7	1		4	10	1	4
	D	27	13		7	4		0			3	0	0
Guava seeds	R			7			1			22	0	0	2
	D										0	0	0
Unidentified seeds (7 species)	R	80	50	53	10	11	5			1	10	8	4
	D	77	38		7	11		0	26		8	15	0
Mixed plant matter	R	90	83	100	19	14	15	4	11	45	26	34	67
	D	69	88	60	12	18	19	8	5	1	20	21	13
Total plant matter	R				55	47	36	5	12	72	50	52	78
	D				41	37	50	88	31	94	73	36	87
Animal matter													
Gastropoda	R								47	16	0	0	0
	D	8	38	20	2	7	6		36		0	18	1
Hirudinea	R	10			2					0	0	0	0
	D										0	0	0
Cladocera	R				7			3		5	0	0	0
	D		13			4		0	1		0	1	0
Copepoda	R			7			1				0	0	0
	D										0	0	0
Scorpionida	R			7			1				0	0	0
	D										0	0	0
Aranae	R			7			1				0	0	0
	D										0	0	0
Coleoptera	R	40	17	67		4	11				0	1	8
	D	23	13	20	5	4	6				2	0	1
Diptera	R	30	17	20		4	4	5		1	2	1	1
	D	23	13	20	5	4	6	1		6	2	0	3
Hemiptera	R		17	20		4	4	10			0	1	1
	D	8	25		2	7		0	0		0	2	0
Hymenoptera (wasps and bees)	R	10	17	13	2	4	3				0	1	0
	D										0	0	0
Hymenoptera (ants)	R		17	27		4	5				0	1	2
	D	31	13		7	4					3	0	0
Odonata (larvae)	R	30	50	7	7	7	1	26	16		13	18	0
	D	15	13		4	4		1			1	0	0
Orthoptera	R		17	7		4	1			1	0	1	0
	D										0	0	0
Mixed animal matter (Arthropods)	R	50	50	60		7	11	49	19	3	32	21	10
	D	62	88	40	11	11	13	9	32	0	17	40	6
Anura (eggs)	R										0	0	0
	D	15			4			1			1	0	0
Anura (tadpoles)	R		17	7		4	1		6	1	0	2	0
	D										0	0	0
Anura (adults)	R	30			5			1			2	0	0
	D	8			2			0			0	0	0
Trichoptera	R	10	17	7	2	4	1	0		0	0	1	0
	D	8			2						0	0	0
Total animal matter	R				25	46	45	94	88	27	49	48	22
	D				44	45	31	12	69	6	26	61	11

Table 1. Continued.

Food items	Season	% O			% N			% M			% IRI		
		F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I
		N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5	N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5	N = 7/7	N = 4/5	N = 8/4	N = 10/12	N = 5/8	N = 14/5
Undetermined fecal matter	R	30	33	33	7	7	7						
	D	46	12.5	60	11	4							
Miscellaneous (sediment and gravel)	R	50	33	53	12	4	10						
	D	38	88		7	18	19						

tests of seed viability in fecal samples; however, Aguirre-León and Aquino-Cruz (2004) reported that *K. herrenai* also eats seeds and could be a seed disperser. Ford and Moll (2004) also suggested the same possibility in *S. odoratus*. Because *K. integrum* moves among the ponds, even as far as 1 km apart (R. Macip-Ríos, *pers. obs.*), we do not exclude the possibility of its being a potential seed disperser.

We found a decrease in dietary diversity from the rainy season to the dry season in immature turtles (from 23 prey items to 9 prey items), probably reflecting the

condition of the habitat. Adults maintained dietary diversity across seasons. This could indicate stratification in feeding habits between adults and immatures, the latter possibly feeding on low-quality food or occupying different microhabitats. This likely reflects changes in the dynamics of prey diversity and abundance in temporary ponds (Williams 1997), with high peaks of diversity during the middle of the rainy season and decreases at the end of the season (Dodds 2002).

The overall diet diversity data do not show significant seasonal differences, but there is a tendency of diversity to decrease through the seasons (Fig. 3). Vogt and Guzmán-Guzmán (1988) reported the alimentary habits of *K. leucostomum* in two different habitats, and differences were related to prey abundance and perhaps availability, with a decline in dietary diversity between rainy season and dry season. These data suggest a shift in diet across seasons by sex and age, as Aguirre-León and Aquino-Cruz (2004) reported for *K. herrenai*. This suggests a pattern of resource segregation in the population, possibly based on male dominance, although further research is needed. In any case, our results confirm our second prediction only for immatures.

The study of diet habits and preferences in kinosternids certainly needs more attention. Research on lineage effects is needed to understand whether diet is primarily a response to local pressure (e.g., resource availability) or to

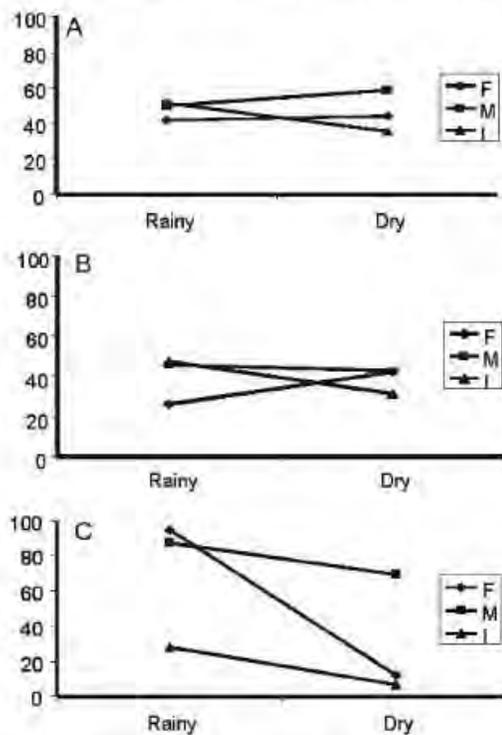


Figure 2. Seasonal percent carnivory in the diet of *Kinosternon integrum* at Tonatico based on: A) frequency of occurrence, B) numeric frequency, and C) percent by mass. F = females, M = males, and I = immatures.

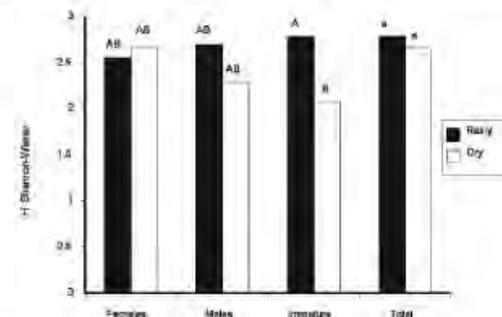


Figure 3. Shannon-Wiener comparison of diet diversity among sex, age, and overall data in rainy and dry seasons. Shared letters indicate no significant differences at $\alpha = 0.05$.

Table 2. Morisita similarity index values for sex and age classes of *Kinostemon integrum* in Estado de México by rainy and dry seasons.

	Immature rainy	Males rainy	Females dry	Immature dry	Males dry
Females rainy	0.90	0.84	0.86	0.56	0.81
Immature rainy		0.86	0.87	0.63	0.81
Males rainy			0.85	0.59	0.73
Females dry				0.62	0.79
Immature dry					0.75

evolutionary trends related to life history, physiology, and morphology. Other important issues such as dietary differences among sex and age classes and the effect of behavior (e.g., dominance relationships) in feeding behavior definitely need more attention.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Cynthia Mendoza and Ricardo Mariño for their invaluable help with the fieldwork. RMR thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, and Dirección General de Estudios de Posgrado for graduate study scholarships and support. Also, RMR thanks Xavier Chiappa and Fausto R. Méndez for their advice during graduate studies. We also thank the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México for financial support, and Mr Aurelio and Mr Apolonio for letting us work on their lands. Valuable comments on early drafts were provided by Gustavo Aguirre León and John B. Iverson. One anonymous reviewer made valuable comments to this paper. All the turtles were collected under SEMARTAT permit (FAUT.0064/SGPA/DGVS3857/07) for field research.

LITERATURE CITED

- AGUIRRE-LEÓN, G. AND AQUINO-CRUZ, O. 2004. Hábitos alimentarios de *Kinostemon herrerai* Stejneger 1925 (Testudines: Kinosternidae) en el Centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20:83–98.
- BERRY, J.F. 1975. The population effects of ecological sympatry on musk turtles in northern Florida. *Copeia* 1975:692–701.
- BERRY, J.F., SEIDEL, M.E., AND IVERSON, J.B. 1997. A new species of mud turtle (genus *Kinostemon*) from Jalisco and Colima, México, with notes on its natural history. *Chelonian Conservation and Biology* 2:329–337.
- BJORNDAAL, K.A. 1991. Diet mixing: no additive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72: 1234–1241.
- BURKE, V.J., LOVICH, J.E., AND GIBBONS, J.W. 2000. Conservation of freshwater turtles. In: Klemens, M.W. (Ed.). *Turtle Conservation*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, pp. 156–179.
- CAMPBELL, J.A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan and Belize. Norman: Univ. of Oklahoma Press, 380 pp.
- CAPUTO, F.P. AND VOGT, R.C. 2008. Stomach flushing vs. fecal analysis: the example of *Phrynops rufipes* (Testudinidae: Chelidae). *Copeia* 2008:301–305.
- CARR, J.L. AND MAST, R.B. 1988. Natural history observations of *Kinostemon herrerai* (Testudines: Kinosternidae). *Trianea* 1: 87–97.
- DODDS, W.K. 2002. *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications*. San Diego: Academic Press, 569 pp.
- EINEM, G.E. 1956. Certain aspects of the natural history of the mudturtle, *Kinosternon bauri*. *Copeia* 1956: 186–188.
- ERNST, C.H. AND BARBOUR, R.W. 1989. *Turtles of the World*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 313 pp.
- ERNST, C.H., LOVICH, J.E., AND BARBOUR, R.W. 1994. *Turtles of the United States and Canada*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 578 pp.
- ESPEJEL-GONZÁLEZ, V.E. 2004. Aspectos biológicos del manejo del Chopotil, *Claudius angustatus* (Testudines: Staurotypidae). Masters Thesis. Jalapa, México: Instituto de Ecología A. C. 62 pp.
- FERNER, J. 1979. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles Herpetological Circular* 9:1–41.
- FORD, D.K. AND MOLL, D. 2004. Sexual and seasonal variation in foraging patterns in the stinkpot *Stemotherus odoratus*, in southwestern Missouri. *Journal of Herpetology* 38:296–301.
- GEORGES, A. 1982. Diet of the Australian freshwater turtle *Emydura krefftii* (Chelonia: Chelidae), in a unproductive lentic environment. *Copeia* 1982:331–336.
- GIBBONS, J.W. 1983. Reproductive characteristics and ecology of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum* (Lacepede). *Herpetologica* 39:254–271.
- GIBBS, J.P. AND AMATO, G.D. 2000. Genetics and demography in turtle conservation. In: Klemens, M.W. (Ed.). *Turtle Conservation*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, pp. 156–179.
- GÜMÜŞ, A., YILMAZ, M., AND POLAT, N. 2002. Relative importance of food items in feeding of *Chondrostoma regium* (Heckel, 1843), and its relation with the time of annulus formation. *Turkish Journal of Zoology* 26:271–278.
- HANSSON, S. 1998. Methods for studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:2706–2707.
- HART, D.R. 1983. Dietary and habitat shift with size of red-eared turtles (*Pseudemys scripta*) in a southern Louisiana population. *Herpetologica* 39:285–290.
- HULSE, A.C. 1974. Food habits and feeding behavior in *Kinostemon sonoriense* (Chelonia: Kinosternidae). *Journal of Herpetology* 8:195–199.
- HUME, I.D. 2005. Concepts of digestive efficiency. In: Sarck, J.M. and Wang T. (Eds.). *Physiological and Ecological Adaptations to Feeding in Vertebrates*. Enfield, NH: Sciences Publishers, pp. 43–58.
- INEGI. 2002. *Anuario Estadístico del Estado de México*. Gobierno del Estado de México-INEGI, 680 pp.
- IVERSON, J.B. 1986. Notes of the natural history of the Oaxaca mud turtle *Kinosternon oaxacae*. *Journal of Herpetology* 20: 119–123.
- IVERSON, J.B. 1988. Distribution and status of Creaser's mud turtle, *Kinostemon creaseri*. *Herpetological Journal* 1:285–291.
- IVERSON, J.B. 1989. Natural history of the Alamos mud turtle, *Kinostemon alamosae* (Kinosternidae). *The Southwestern Naturalist* 34:134–142.
- IVERSON, J.B. 1991. Phylogenetic hypotheses for the evolution of modern kinosternine turtles. *Herpetological Monographs* 5:1–27.

- IVERSON, J.B. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology* 33:144–148.
- IVERSON, J.B., BARTHELMEIS, E.L., SMITH, G.R., AND DE RIVERA, C.E. 1991. Growth and reproduction in the mud turtle *Kinosternon hirtipes* in Chihuahua, México. *Journal of Herpetology* 25:64–72.
- IVERSON, J.B. AND BERRY, J.F. 1979. The mud turtle genus *Kinosternon* in northeastern México. *Herpetologica* 35:318–324.
- KREBS, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Second Edition. Menlo Park, CA: Addison Wesley Longman, 620 pp.
- LEGLER, J.M. 1966. Notes on the natural history of a rare Central American turtle, *Kinosternon angustipons* (Legler). *Herpetologica* 22:118–123.
- LEGLER, J.M. 1977. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica* 33:281–284.
- LENGU-ESPINAL, J. AND SMITH, H.M. 2007. *Amphibians and Reptiles of the State of Chihuahua, México*. México City, México: UNAM-CONABIO, 613 pp.
- LEIDEMAN, P.V. 1996. Comparative life history of painted turtles (*Chrysemys picta*) in two habitats in the inland Pacific northwest. *Copeia* 1996:114–130.
- MACÍP-RÍOS, R., ARIAS-CISNEROS, M.L., AGUILAR-MIGUEL, X., AND CASAS-ANDRÉS, G. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonalico, Estado de México, The Western North American Naturalist 64:501–510.
- MAIMONID, I.Y. 1968. Feeding behavior in kinosternid turtles. *Herpetologica* 24:300–305.
- MARQUEZ-DOS SANTOS, M.J. 2001. *Estadística Básica. Un enfoque no paramétrico*. FES Zaragoza-UNAM, 171 pp.
- MITCHELL, J.C. 1988. Population ecology and life histories of the freshwater turtles *Chrysemys picta* and *Sternotherus odoratus* in an urban lake. *Herpetological Monographs* 2:40–61.
- MOLL, D. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology* 24:48–53.
- MOLL, E.O. AND LEGLER, J.M. 1971. The life history of a neotropical slider turtle *Pseudemys scripta* (Schoepff) in Panama. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 11:1–102.
- MORALES-VERDEJA, S.A. AND VOGT, R.C. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997:123–130.
- PARMISTER, R.R. AND AVERY, H.W. 1990. The feeding ecology of the slider turtle. In: Gibbons, J.W. (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, pp. 257–266.
- PETERSON, C.C. AND STONE, P.A. 2000. Physiological capacity for estivation of the Sonoran mud turtle *Kinosternon sonoriense*. *Copeia* 2000:684–700.
- PECHEIRA-DONOSO, D. 2008. Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology in lizards. *Copeia* 2008:322–325.
- PLEMMER, M.V. AND FARRAR, D.B. 1981. Sexual dietary differences in a population of *Trionyx muticus*. *Journal of Herpetology* 12:175–179.
- PRETTCHARD, P.C. AND TREBBEAU, P. 1984. *The Turtles of Venezuela*. Oxford, OH: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 466 pp.
- PUNZO, F. 1974. A qualitative and quantitative study of the food items of the yellow mud turtle, *Kinosternon flaveicent* (Agassiz). *Journal of Herpetology* 8:267–269.
- SAS INSTITUTE INC. 2002. *JMP. Statistical Discovery Software*. Ver. 5.0.1. Cary, NC: SAS Institute, Inc., 17 pp.
- VOGT, R.C. AND GUZMÁN-GUZMÁN, S. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37–47.
- WILBUR, H.M. AND MORIN, J. 1988. Life history evolution in turtles. In: Gans, C. and Huey, R.B. (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and Life History. New York: Alan R. Liss, pp. 387–439.
- WILLIAMS, D.D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7:105–117.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 662 pp.

Received: 1 June 2009

Revised and Accepted: 24 March 2010