



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**“AMBIENTE TÉRMICO EN LAS MADRIGUERAS DE LA TORTUGA DEL DESIERTO
(*Gopherus evgoodei*) EN EL SUR DE SONORA”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

FABIOLA JUDITH GANDARILLA AIZPURO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. MANUEL FERIA ORTÍZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

CD. MX.

JULIO, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**“AMBIENTE TÉRMICO EN LAS MADRIGUERAS DE LA TORTUGA DEL DESIERTO
(*Gopherus evgoodei*) EN EL SUR DE SONORA”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

FABIOLA JUDITH GANDARILLA AIZPURO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. MANUEL FERIA ORTÍZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

JULIO, 2019.

OFICIO CPCB/744/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de marzo de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **GANDARILLA AIZPURO FABIOLA JUDITH** con número de cuenta **516011660** con la tesis titulada "**Ambiente térmico en madrigueras de la tortuga del desierto *Gopherus evgoodii* en el sur de Sonora**", realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
Vocal: DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER
Secretario: DR. MANUEL FERÍA ORTIZ
Suplente: DR. PIERRE ALEXANDRE REMY ROBERT HENRI CHARRUAU
Suplente: DR. ARMANDO SUNNY GARCÍA AGUILAR

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de junio de 2019



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México

Al financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 699259)

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN210116; PAPIIT IN212119)

Al Programa de Apoyo para Estudiantes de Posgrado UNAM (PAEP)

Al Premio Estudiantil Bruce Stewart de la *South Western Association of Naturalists* (SWAN)

Al Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz por fungir como tutor principal en la elaboración de este proyecto

Al Dr. Enrique Martínez Meyer y al Dr. Manuel Feria Ortiz por su asesoría como parte de mi comité tutorial y sus comentarios enriquecedores

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los miembros de mi jurado de examen de grado, Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza, Dr. Francisco Molina Freamer, Dr. Armando Sunny y Dr. Pierre Charruau, por sus aportes de gran relevancia para mejorar la versión final de este trabajo.

A mis roomies momentáneos, Rubén, Adrián y Diana Gallego, porque es bueno vivir y convivir con diferentes almas.

A mis anfitriones temporales Diana Moreno y Nacho por compartir conmigo un pedacito de su espacio y sus días durante este ir y venir.

A Fernanda Sánchez, porque la vida viene y va y a nosotras nos pasea

A mi gremlin Vero, por la compañía en la vida, tragos dulces o amargos, pero tragos finalmente

A los chicos ecólogos Alex y Azalea, por recordarme que somos ñoños divertidos y enseñarme tanto en tan corto tiempo.

A Marifer, por tu apoyo a la distancia en la esquina de la felicidad

Al Herpetolab y anexas por tantos momentos de aprendizaje, risas y llantos algunas veces

Al Doc Fausto, mil veces gracias por el apoyo a mi persona en todas las áreas, durante todo este proceso

Al Metálico Team porque somos cool a pesar de que somos tontos. Gracias por tantas horas de diversión, desesperación, trabajo duro y bromas aún más pesadas.

A las chicas locas perdidas Anita, Natalia, Cynthia y Perla, por hacer de los momentos y los cumpleaños un recuerdo inolvidable

A Anita, gracias mami

A Natalia porque solo puedo decir que te extrañé muchísimo en el viaje

A Rafa y Norbert, por su amistad y sus sabios consejos en el ámbito académico y en el buen uso de la propiedad en la expresión de ideas

A Yolanda Arredondo y su familia, Martín, Charlie y mis acompañantes de campo, sin los cuales este trabajo no hubiera sido posible

Diego Barrales, por ayudarme a comprender cada día mejor la lista de prioridades

Karen y reta por su apoyo en todo este tiempo, a diferentes escalas en la vida

A los compadres Andrea e Iván, por su apoyo desde las situaciones complicadas hasta pintar las paredes de la casa

Al enano, por enseñarme que podemos convivir sin convivir

A Maria y Tania, por tanto chisme que mantiene encendida la llama de nuestro amor

A Negrovski, por alpie, por las lecciones de fotografía, por escuchar mis sueños, por ser tú

A Leo porque vamos a querernos toda la vida sin importar las prioridades

A Yessica por escuchar, pero sobre todo, por tener el valor de contestar sin filtros

A Chris porque sencillamente no lo hubiera logrado sin ti, gracias por ser mi compañero

Gracias a esta familia postiza, porque nos hemos hecho parte los unos de los otros con o sin quererlo tanto algunas veces.

A los amigos que cerca o lejos siempre han estado apoyando este proyecto.

A mi familia de sangre Leticia y Cástulo, porque siempre han estado conmigo sin importar la ubicación geográfica ni los años que tenga. Adelina y Emmanuel, porque ningún lugar es demasiado lejos para hacernos carrilla o contarnos las aventuras. A Ana Laura, por la diversión y los corajes compartidos, así somos las familias adoptadas.

Gracias a Daniela por hacer divulgación del trabajo académico dentro de la familia, a Ana por los mocosos, a Lili por los negros, a Alba por las morrillas y a toda mi familia Gandarilla y Aizpuro, por tantas risas a lo largo de todo este tiempo.

DEDICATORIA

Soledad Pérez

Mi estudio, por mucho o poco que sea, siempre será para ti que me dejaste claro el mensaje de no dejar de aprender jamás

Que bonitos ojos tienes, debajo de esas dos cejas...

The answer my friend is blowin' in the wind...

ÍNDICE

I. RESUMEN.....	1
II. ABSTRACT.....	3
III.INTRODUCCIÓN	5
IV. OBJETIVOS	7
OBJETIVO GENERAL	7
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	7
V. ANTECEDENTES	8
VI. MÉTODOS	25
ÁREA DE ESTUDIO	25
SUJETO DE ESTUDIO	28
TRABAJO DE CAMPO.....	29
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	33
VII. RESULTADOS	34
VIII. DISCUSIÓN	54
IX. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	62
X. LITERATURA CITADA	63

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Temperaturas de incubación-----	13
Figura 2. Distribución actual de las tortugas de desierto en el noroeste de México -----	18
Figura 3. Localización -----	26
Figura 4. Climograma para la zona de Álamos, Sonora-----	27
Fig. 5. Esquema de madrigueras-----	30
Fig. 6. Posiciones de registradores -----	32
Fig. 7. Madrigueras de la localidad Las Cabras -----	35
Fig. 8. Madrigueras en la localidad Rancho La Sierrita-----	36
Figura 9. Orientación cardinal de la entrada de las madrigueras -----	37
Fig. 10. Temperaturas del exterior en la temporada de anidación -----	39
Fig. 11. Temperaturas del exterior en la temporada invernal-----	41
Fig. 12. Temperaturas al interior de las madrigueras en la temporada de anidación -----	43
Fig. 13. Temperaturas al interior de las madrigueras en la temporada invernal -----	44
Fig. 14. Temperaturas del ambiente subterráneo en la temporada de anidación -----	46
Fig. 15. Temperaturas en el ambiente subterráneo de las madrigueras durante la temporada de invierno -----	47
Fig. 16. Temperatura media por hora del día -----	48
Fig. 17. Dispersión de temperaturas en ambas temporadas-----	50
Fig. 18. Hembra encontrada en la entrada de su madriguera -----	51
Fig. 19. Macho encontrado alimentándose al exterior de su madriguera en temporada de lluvias, en el Rancho La Sierrita. -----	52
Fig. 20. Fauna encontrada en las cercanías o dentro de las madrigueras ocupadas por individuos de Tortuga de Sinaloa. -----	53

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Temperaturas en el ambiente exterior-----	38
Tabla 2. Temperaturas en el ambiente interior-----	42
Tabla 3. Temperaturas en el ambiente subterráneo-----	45

I. RESUMEN

Las tortugas del desierto son organismos capaces de construir refugios para ser utilizados por ellas y por una gran variedad de grupos de fauna que se encuentran expuestos a los ambientes agrestes en sitios de clima extremo como son las zonas áridas. Una de las especies que construye madrigueras como refugios térmicos en estas zonas de México es *Gopherus evgoodei*, también conocida como Tortuga de Sinaloa. Esta especie se consideraba como la porción sureña de poblaciones de la tortuga del desierto (*G. agassizii*), por lo que la información disponible para ella había sido generalizada de los ambientes norteños en los que se encuentran las otras poblaciones. Con base en esto, el objetivo del presente trabajo es caracterizar el ambiente térmico de los refugios que utilizan en la zona de Álamos, Sonora. El ambiente exterior en donde se distribuye esta especie al sur del estado, puede alcanzar temperaturas de 60°C en el suelo expuesto a la radiación solar en verano, durante los días previos al inicio de la temporada de lluvias monzónicas. El amortiguamiento térmico que las madrigueras ofrecen a los organismos es de hasta 30°C en un día de calor extremo durante la temporada de anidación, que coincide con el verano. Esta estabilidad térmica se incrementa en el ambiente subterráneo al interior de las madrigueras, en donde las hembras pueden colocar sus nidos, con una variación media de máximo 2.7°C en la temporada de anidación. Durante la temporada invernal, la estabilidad térmica en las horas críticas del día es mayor que en la de anidación. Las temperaturas mantenidas en el ambiente subterráneo durante la temporada de anidación reflejan un entorno estable para la viabilidad de las potenciales cámaras de incubación, en el que podría verse favorecida la producción de hembras en

un escenario futuro de incremento de temperaturas. Estas madrigueras establecidas bajo conjuntos de roca o que se construyen con poca excavación en las zonas rocosas del sur del estado de Sonora, permiten a la Tortuga de Sinaloa mantener un amortiguamiento similar a aquellas comúnmente conocidas para las tortugas del desierto, construidas a profundidad en el subsuelo.

II. ABSTRACT

Desert tortoises are known as ecosystem engineers due to its ability of building shelters to be used by them and by a great variety of fauna groups to defy the hazardous temperatures in places of extreme climate such as arid environments. One of the species that builds burrows as thermal shelters in these areas of northern Mexico is *Gopherus evgoodei*, also known as Tortuga de Sinaloa. This species was considered for long time as a southern population of the desert tortoise (*G. agassizii*), therefore the available information had been generalized from the northern environments. Hence, the aim of this work is to characterize the thermal environment of the shelters in the area of Alamos, Sonora. In summer, the external environment where this species inhabit can reach temperatures up to 60 °C in the soil exposed to solar radiation, during the days before the start of the monsoon rain season. The thermal damping offered by this burrows to organisms is up to 30 °C on a day of extreme heat during the nesting season, which take place over the summer months. This thermal stability increases in the underground environment inside of the burrows, where the females can place their nests, with an average variation of maximum 2.7 °C in the nesting season. During the winter season, the thermal stability in critical hours of the day is greater than in the nesting season, despite which this species presents a state of hibernation. The reduction in thermal variation in the subterranean environment inside the burrows allows the potential nesting sites to generally maintain a stable environment in which the production of females could be favored in a scenario of increased temperatures. These burrows are established under

rock piles or built with little excavation in the rocky areas of the south of the state of Sonora, allowing the Sinaloan Tortoise to maintain a damping similar to those commonly known for desert tortoises that are built deep in the subsoil.

III. INTRODUCCIÓN

En los años recientes el tema del cambio climático ha desatado una serie de discusiones en las que se cuestiona si el fenómeno es real. Independientemente de las conclusiones de cada debate, la realidad que vivimos actualmente es que la tasa de calentamiento del planeta se ha ido incrementando (Vitousek et al. 1997; IPCC 2014). Las especies alrededor del mundo utilizan diversas estrategias para enfrentar las condiciones cada vez más estresantes del entorno, con la finalidad de encontrar microambientes que permitan su sobrevivencia y reproducción, por lo que buscar albergue dentro de refugios se convierte en una necesidad apremiante (Auffenberg 1969; Lips 1991; Kinlaw 1999; Mukherjee et al. 2017).

Es común observar que quienes construyen los refugios comparten ese espacio con organismos de su misma especie, algunas veces con más de uno al mismo tiempo, al igual que con individuos de otras especies (Lips 1991; Whittington-Jones et al. 2011; Walde et al. 2015). Gran parte de los organismos que utilizan los refugios no son quienes los construyen, sino que solamente aprovechan este tipo de construcciones y en algunos casos dependen de su disponibilidad (Mukherjee et al. 2017; Conway 2018). La construcción de éstos la realizan especies que son consideradas ingenieras del paisaje, precisamente por la capacidad de acondicionar espacios en los que pueden retraerse del ambiente hostil del exterior (Bury & Marlow 1973). Entre las diferentes construcciones de refugios que se pueden encontrar, aquellas subterráneas de tipo madriguera son en las que comúnmente se encuentran organismos durante las horas de mayor inclemencia del tiempo en sitios de clima agreste, como son las zonas áridas (McGinnis & Voigt 1971;

Beck & Jennings 2003; Mukherjee et al. 2017).

La presencia de refugios en zonas de clima extremo son de mayor importancia para los organismos térmicamente dependientes del ambiente como los reptiles (Lips 1991; Walde et al. 2009, 2015). En especies de este grupo, la exposición a condiciones extremas de temperatura puede ocasionar problemas desde locomotores leves hasta fisiológicos (Licht et al. 1966; Huey & Slatkin 1976). Por lo tanto, el uso de refugios son determinantes para regular su temperatura y evitar alcanzar niveles críticos (Kinlaw 1999; Berry et al. 2006; Mukherjee et al. 2017). Algunas especies de reptiles ovíparos utilizan refugios para colocar sus nidos, ya que las condiciones ambientales tienen gran influencia en aspectos tan relevantes como la determinación del sexo de las crías y su supervivencia (Berry 1986; Spotila et al. 1994; López-Castro et al. 2004). En el caso de las tortugas de desierto, presentes en zonas áridas de México, los refugios o madrigueras también son utilizados por las hembras para colocar sus huevos, donde obtienen un microambiente con temperaturas más estables (Ennen et al. 2012; Agha et al. 2013; Sullivan et al. 2013).

Debido a que investigaciones recientes han documentado que lo que se consideraba una sola especie de tortuga de desierto en el noroeste mexicano, la especie *G. agassizii*, en realidad hacía referencia a un complejo de tres especies diferentes (Edwards et al. 2015, 2016). El interés por conocer las condiciones que actualmente ofrecen las madrigueras a los individuos de *Gopherus evgoodei* o Tortuga de Sinaloa, así como la calidad ambiental que ofrece una potencial cámara de incubación en este ambiente. Este trabajo se centra en la caracterización térmica de las madrigueras y los sitios potenciales de anidación de la tortuga de Sinaloa.

IV. OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar las características térmicas que ofrecen las madrigueras ocupadas de Tortuga de Sinaloa (*Gopherus evgoodei*) como refugios temporales o estacionales

Objetivos Específicos

- Identificar las madrigueras habitadas de Tortuga de Sinaloa (*G. evgoodei*) en la sierra de Álamos, Sonora, para caracterizarlos térmicamente
- Evaluar el amortiguamiento térmico que ofrece el subsuelo al interior de la madriguera siendo un sitio potencial de anidación

V. ANTECEDENTES

Las diversas especies de fauna terrestre que utilizan refugios lo hacen principalmente con fines de protección frente a los depredadores, ante los fuegos que se presentan en el sitio que habitan y/o para enfrentar las temperaturas extremas que pueden tener lugar en la superficie exterior (Eubanks et al. 2003; Whittington-Jones et al. 2011; Mukherjee et al. 2017). Debido a que múltiples organismos utilizan estos espacios, ya sea diariamente o de forma estacional, su presencia en el ambiente representa un recurso de vital importancia para la subsistencia de la fauna (Pike & Mitchell 2013; Walde et al. 2015; Conway 2018). Las formas y estructuras que presentan los refugios son muy diversas, se pueden realizar construcciones sub superficiales como las de tipo madriguera o pueden utilizar las cavidades que se forman en los conjuntos de roca, ambos ejemplos ofrecen condiciones de protección a las presiones a las que se exponen los organismos, tanto en las interacciones bióticas que pudieran ser perjudiciales como frente a factores abióticos como las temperaturas extremas (Bulova 2002; Whittington-Jones et al. 2011; Pike & Mitchell 2013).

Para las especies que utilizan madrigueras como refugios, Kinlaw (1999) propone la siguiente clasificación general: 1) Excavadores primarios, aquellos organismos de especies de vertebrados para las cuales la excavación de madrigueras es necesaria e indispensable para cumplir su ciclo de vida; 2) Modificadores secundarios, se refiere a los vertebrados que encuentran y modifican las construcciones excavadas por los primarios según lo que requieran; y 3) Ocupantes simples, aquellas especies que no contribuyen en la

construcción de la madriguera, sino que solamente las utilizan de la forma en que la encuentran. Dentro de los ocupantes simples que utilizan las madrigueras como refugio encontramos especies de tarántulas (*Aphonopelma* spp.), algunas lagartijas y sapos (*Gambelia wislizenii*, *Anaxyrus terrestres*), así como algunas especies de aves (*Eremophila alpestris*, *Athene cunicularia*) (Conway, 2018; Lips, 1991; Walde et al., 2015, 2009). Las especies consideradas en el grupo de los modificadores secundarios comúnmente son mamíferos pequeños como el ratón de algodón (*Peromyscus gossipinus*) que tienen la capacidad de excavar sus propios refugios, sin embargo, se encuentran con alguna dificultad al intentar construirlo y simplemente modifican otro que se encuentre en su área (Lips 1991).

Las especies que pertenecen al grupo de los excavadores primarios también son conocidas como ingenieras del paisaje, debido a la importancia del papel que juegan en los ecosistemas al crear ambientes de amortiguamiento que pueden ser aprovechados por diferentes grupos de fauna en un mismo sitio, como son algunos roedores y principalmente las tortugas de desierto (*Gopherus* spp.) en el norte del continente americano (Auffenberg 1969; Lips 1991; Pike & Mitchell 2013). El mantenimiento de las poblaciones de especies ingenieras del paisaje es de vital importancia para el funcionamiento de los ecosistemas en los que se distribuye, ya que la mayoría de las especies que las utiliza, como ocupantes simples, han co-evolucionado con esta asociación (Kinlaw 1999; Eubanks et al. 2003; Mukherjee et al. 2017; Conway 2018).

Las tortugas del desierto son conocidas por su labor como constructoras de madrigueras subterráneas. Un comportamiento que, en conjunto con el registro fósil del grupo, lleva

a pensar que su morfología actual es una adaptación a la necesidad de invadir ambientes fosoriales en busca de protección ante diversas amenazas (Auffenberg 1969). Dentro de los factores principales que se sugiere propiciaron la invasión hacia dichos ambientes están el amortiguamiento de las temperaturas extremas y los mayores niveles de humedad con respecto al exterior (Lyson et al. 2016). El diseño del refugio que construyen o adecuan depende principalmente del tipo de suelo que habitan, es decir, las madrigueras pueden tener una gran longitud y poca profundidad en sitios de planicie, en los cuales la capa de suelo permite construir túneles extensos y no hay colapso de las paredes (Mack et al. 2015). Sin embargo, en sitios de ambientes rocosos, como son lomeríos y bajadas, la capa de suelo es muy somera, lo que promueve el uso de refugios contruidos bajo rocas o en cavidades formadas por conjuntos de roca (Van Devender 2002).

La protección ante el ambiente hostil es particularmente importante en las tortugas del desierto ya que son organismos que presentan la capacidad de tolerar amplios intervalos de temperatura ambiental, con la sola precaución de evitar exponerse a límites térmicos críticos en el sitio que habitan (Mautz et al. 1992; Zimmerman et al. 1992; Bulova 2002; Tewksbury et al. 2008; Aubret & Michniewicz 2010; Sinervo et al. 2010). La condición de dependencia del ambiente en la regulación de su temperatura corporal, promueve que las tortugas del desierto requieran construir o encontrar sitios en los que puedan evadir las condiciones ambientales adversas (Prieto & Whitford 1971; Hutchison & Spriestersbach 1986; Sinervo et al. 2010). Aunado a los aspectos de relevancia en el uso de las madrigueras por estas especies, se encuentra el aprovechamiento del ambiente de

amortiguamiento que proveen para el establecimiento de sus nidos, utilizando para este fin refugios distintos a los que diariamente ocupan (Ennen et al. 2012; Lovich et al. 2014). Dependiendo de las características que requieran, las tortugas del desierto aprovechan las madrigueras existentes u optan por construir nuevas, lo cual es una actividad que pueden llevar a cabo en repetidas ocasiones en cortos períodos (Eubanks et al. 2003).

Generalmente, las tortugas del desierto colocan sus nidos al interior de algunas madrigueras que visitan, aun cuando solo las habitan temporalmente (Ennen et al. 2012; Lamb et al. 2013; Radzio et al. 2017) sin embargo, se les ha observado en eventos aislados, depositando sus huevos en el exterior sin protección alguna (Roberson et al., 1989; M. Figueroa, com. pers. julio 2016). Hasta la fecha no se ha identificado una selección específica sobre la madriguera en la que colocan su nido; sin embargo, se ha registrado que presentan fidelidad al sitio de anidación, es decir, buscan colocar sus nidos en una madriguera cercana a la que utilizaron para situar el anterior (Lovich et al. 2014). Aunado a las inclemencias del clima en el que se encuentran los nidos, las amenazas a las que se exponen como la alta depredación por parte de otras especies, influyen en el éxito de eclosión de las crías, por lo que el cuidado parental por parte de las hembras ha sido documentado en los últimos años por algunos investigadores (Van Devender 2002; Bjurlin & Bissonette 2004; Agha et al. 2013). Contrario a lo que se consideraba para las tortugas, el comportamiento protector por parte de las hembras se ha observado desde la permanencia en sitios aledaños a las madrigueras en que colocan los nidos, hasta encontrarse en la entrada de éstas, e incluso el enfrentamiento con los potenciales depredadores (Boarman 2003; Kristan & Boarman 2003; Agha et al. 2013).

Estas especies tienen la oportunidad de colocar de uno hasta tres nidos en cada temporada de anidación, dependiendo de las condiciones climáticas y disponibilidad de alimento que se presente cada año (Lovich et al. 2015). En las tortugas de desierto que habitan el oeste norteamericano, la cantidad de huevos es reducida (1-14 por puesta) y a pesar de que algunas hembras de tortuga de desierto son capaces de tener una segunda o hasta tercera puesta en la misma temporada de anidación, el éxito de eclosión y supervivencia de las crías se ve amenazado de forma multifactorial (Roberson et al. 1989; Bjurlin & Bissonette 2004; Olofsson et al. 2009; Lovich et al. 2012; Edwards et al. 2016). Esta vulnerabilidad se incrementa cuando el sitio en el que se colocan los huevos no presenta condiciones microambientales de incubación propias para dicho proceso (Entz 2009; Lovich et al. 2015).

Las tortugas de desierto, al igual que otras especies de reptiles, presentan determinación sexual por temperatura (TSD por sus siglas en inglés), esto implica que la temperatura del ambiente en el que se depositan los huevos determina el sexo de las crías (Hughes & Richard 1974; Spotila et al. 1994). Cuando los huevos son colocados en la cámara de incubación, el acomodo de éstos también influye en las temperaturas a las que se encuentra expuesto cada uno durante el período termosensible, debido a que las temperaturas bajas favorecen la producción de machos en las crías, mientras que cuando las temperaturas son altas se promueve la producción de hembras (Spotila et al. 1994; Booth & Astill 2001; Pieau & Dorizzi 2004). Para el grupo de tortugas del desierto del complejo *G. agassizii*, se ha observado que el intervalo de temperaturas en las que se producen machos es de 26.0°C a 30.6°C, mientras que las temperaturas altas que

producen hembras van de los 32.8°C a los 35.3°C (Spotila et al. 1994; Edwards et al. 2016). Las crías son más propensas a presentar dificultades locomotoras y muerte cuando los nidos alcanzan 35.3°C o más de temperatura, por lo que el sitio en que se colocan los nidos es de suma importancia para estas especies (Bjurlin and Bissonette, 2004; Spotila et al., 1994; Fig. 1). La temperatura pivote, es decir la temperatura a la cual proporción de sexos en las crías es 1:1, para estas especies se ha calculado en los 31.8°C (Spotila et al. 1994; Mrosovsky et al. 2002).

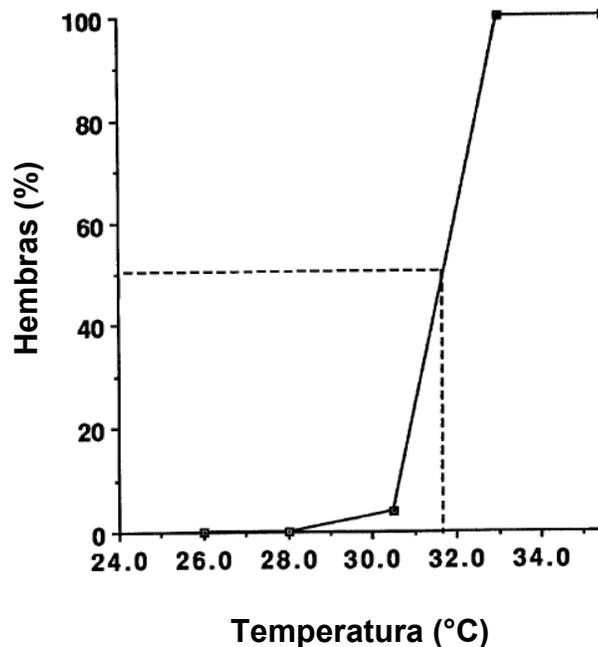


Figura 1. Temperaturas de incubación necesarias durante el período termosensible para la determinación de hembras o machos. *Modificado de Spotila et al., 1994.*

La búsqueda de madrigueras que brindan las condiciones adecuadas para ser utilizadas como sitios de descanso o para excavar la cámara de incubación donde se colocarán los

nidos, requiere de la inversión de grandes cantidades de energía, ya que las tortugas de desierto recorren amplias distancias en la búsqueda del ambiente que les provea mejor calidad y cantidad de recursos (Roberson et al. 1989; Lovich et al. 2012; Sullivan et al. 2013). En recientes investigaciones se ha proyectado que este tipo de comportamiento en las tortugas de desierto podría conducirlos a desplazarse aún mayores distancias si el ambiente presenta condiciones más agrestes con el paso del tiempo (Sinervo et al. 2017). A pesar de que las hembras se alcanzan a trasladar mayores distancias para encontrar las madrigueras que requieren en la temporada de anidación, se han observado dos patrones; El primero explica que en algunas poblaciones no se ha encontrado diferencia entre las distancias recorridas entre ambos sexos, mientras que en el segundo patrón los machos tienden a moverse a sitios más lejanos en su ámbito hogareño, así como a habitar madrigueras más grandes y utilizar mayor cantidad de refugios durante el año (Barrett, 1990; Eubanks et al., 2003; Harless et al., 2009). La mayoría de los refugios que utilizan son de tipo madriguera, sin embargo, también aprovechan pequeñas excavaciones en el suelo, o cavidades en las rocas para protegerse del ambiente durante intervalos cortos del día en su temporada de actividad (Barrett 1990; Pike 2006).

Las tortugas de desierto se encuentran en su temporada de actividad desde abril hasta octubre, siendo el mes de julio cuando se registra la mayor cantidad de madrigueras nuevas visitadas (Eubanks et al. 2003). Algunas tortugas no utilizan madrigueras para pasar la noche, sin embargo, en aquellas que si las ocupan es común que usen la misma durante un período corto, mientras los recursos se encuentren disponibles en esa zona (alimento, agua, ambiente), después del cual se mueven hacia otro sitio en el cual puedan

continuar con su aprovisionamiento (Zimmerman et al. 1992; Van Devender 2002). Se considera que la temporada de anidación en las tortugas de desierto comienza a mediados del mes de mayo y se extiende hasta principios de agosto en las especies del complejo *G. agassizii*, temporada en la que visitan diferentes madrigueras y construyen sus nidos en aquellas que no habitan (Ennen et al., 2012). A pesar de que en los meses de actividad suele detectarse a estas especies en la superficie, alimentándose o desplazándose, se ha observado que, a partir del mes de septiembre, en los días nublados o cuando las temperaturas ambientales son menores a los 18°C, los organismos permanecen mayor tiempo inactivos y dentro de sus refugios (Van Devender 2002).

La temporada de invierno representa un reto importante para estas especies, ya que requieren encontrar el refugio para colocarse durante el período de inactividad, así como el alimento necesario para llevar a buen término los meses que lo comprenden, de noviembre a marzo, ocupando sitios que se encuentran principalmente en lomeríos con pendientes no muy pronunciadas (Barrett 1990). Debido a que es la época del año en la cual su actividad es reducida y se pueden encontrar altamente vulnerables ante la presencia de algún depredador, la madriguera que seleccionen para refugiarse cobra gran relevancia, así como el ambiente que ésta provee a los organismos durante las bajas temperaturas del exterior (Zimmerman et al. 1994; Sullivan et al. 2014; Mukherjee et al. 2017). Generalmente se considera que las especies de tortugas del desierto se encuentran inactivas durante la temporada de invierno (Wilson et al. 1999), sin embargo, algunos autores mencionan que las crías se han observado alimentándose o desplazándose durante esta época del año, así como ocasionalmente los adultos (Bailey et al. 1995). La

disminución es debida a que el agua y alimento disponible comienza a escasear mientras se acerca el final de la estación (Sullivan et al. 2014).

La presencia de madrigueras en los ambientes xéricos donde habitan las tortugas del desierto, se convierte en un recurso indispensable para la sobrevivencia y mantenimiento de sus poblaciones. En México, las zonas áridas se distribuyen principalmente al norte del país y abarcan poco más del 50% del territorio nacional, presentando gran variación en sus ambientes a pesar de compartir las temperaturas extremas y las lluvias torrenciales, entre otros aspectos (Brito-Castillo et al. 2010; Gonzalez-Medrano 2012). Uno de los grandes representantes de las zonas áridas de México es el Desierto Sonorense, situado en la región noroeste en donde actualmente se distribuyen dos de las tres especies del complejo *G. agassizii* de tortuga del desierto, *G. morafkai* y *G. evgoodei* (Murphy et al. 2011; Edwards et al. 2015, 2016).

La Tortuga de Sinaloa (*G. evgoodei*) es una especie de reciente descripción por Edwards et al. (2016). En esta descripción se resaltan las diferencias morfológicas y genéticas que la separan de sus especies hermanas *G. agassizii* y *G. morafkai*, las otras especies con las que hasta hace unas décadas compartía el nombre de tortuga del desierto (Edwards et al. 2015). Hasta entonces se consideraba a *G. agassizii* como la especie de tortuga que habitaba el Desierto Sonorense, en su porción mexicana y estadounidense, y el Desierto de Mojave, con una distribución desde el norte de Sinaloa hasta la parte sur de California en Estados Unidos (Van Devender 2002). Después de una serie de investigaciones Murphy et al. (2011) evidenciaron que las poblaciones ubicadas al norte y oeste del cauce principal del Río Colorado, en el desierto de Mojave, California, pertenecían a un linaje distinto que

las poblaciones al sur y este. Determinaron conservar el nombre de la especie para las poblaciones del norte, mientras que al resto se le denominó *G. morafkai*. Finalmente, para el año 2016 Taylor Edwards *et al.* describe a las poblaciones más sureñas como una nueva especie, confiriéndole el nombre de *G. evgoodei*.

La especie más recientemente descrita de esta tricotomía, *G. evgoodei* o Tortuga de Sinaloa, se encuentra restringida a la vegetación de selva baja caducifolia, limitando su distribución a la porción sur del estado de Sonora y norte del estado de Sinaloa (Edwards et al., 2016b; Fig. 2). Los patrones climáticos y fenológicos de estas zonas son críticos para las especies de tortuga del desierto que las habitan, debido a que aspectos como el número de nidos que colocan y las distancias que se desplazan los individuos, se ven modificados con respecto a la dinámica de los primeros (Van Devender 2002). La disponibilidad de alimento, la facilidad de excavación del suelo y cercanía a cuerpos de agua, entre otras características de calidad del sistema natural en estas zonas, son elementos del hábitat en el que se registra mayor abundancia de tortugas del desierto (Boarman 2002). En las preferencias por alimento, estas tortugas buscan frutos de especies de cactus, debido a que son los que les proveen de la mayor hidratación por la cantidad de agua que contienen (Auffenberg 1969). Las poblaciones de Tortuga de Sinaloa se han registrado principalmente en sitios con vegetación de elementos subtropicales, cercanos a arroyos o al cauce principal de los ríos y que presenten lomeríos o zonas con serranía, especialmente debido a que en las tortugas del desierto la temperatura que seleccionan los individuos para realizar su actividad locomotora se encuentra en el intervalo entre los 28° y 35°C (Berry 1986; Zimmerman et al. 1994;

Averill-Murray 2000), por lo que estas condiciones de composición vegetal y relieve permiten el desarrollo de sus poblaciones al ofrecer a los adultos la oportunidad de obtención de alimento y recursos energéticos para reproducirse, así como madrigueras que brinden protección adecuada a los nidos (Rorabaugh 2008).

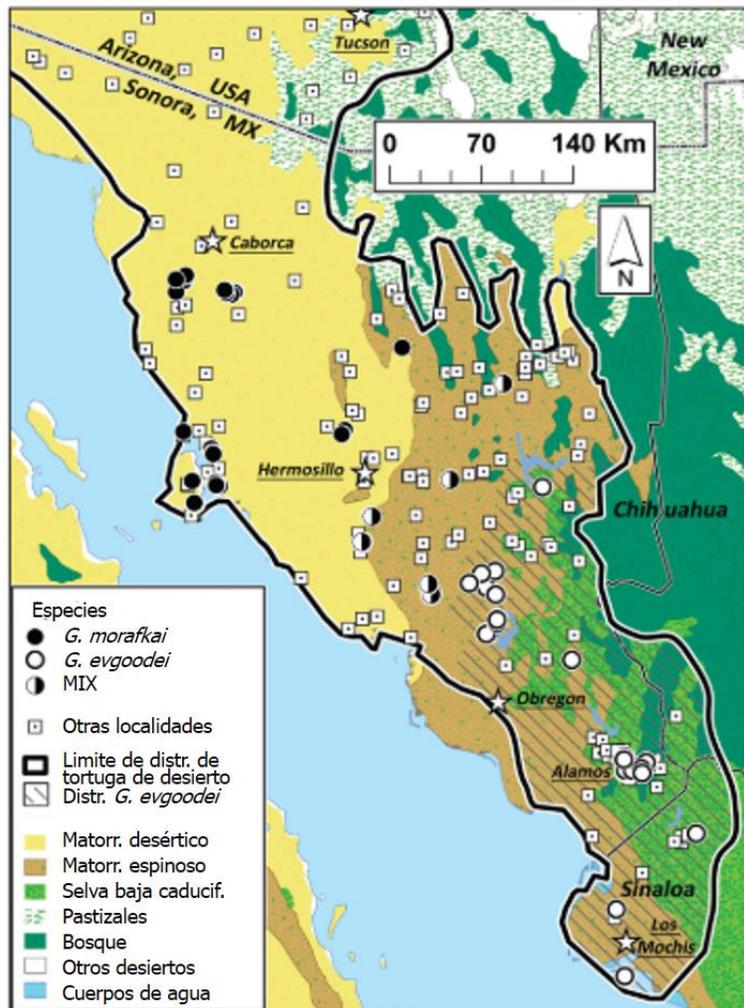


Figura 2. Distribución actual de las tortugas de desierto en el noroeste de México. Tomado de Edwards et al., 2016.

Aunado a los refugios, otro factor crítico para la tortuga de Sinaloa es la restricción de su distribución a la selva baja caducifolia en el noroeste mexicano (Edwards et al. 2016).

Este sistema natural alcanza su límite norte en la región sur del estado de Sonora, que debido a sus características se impulsó el decreto de esta zona como Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui (Martínez-Yrizar et al. 2010; CONANP 2015). Las presiones que amenazan este sistema natural son de diversas fuentes, entre ellas la presencia del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*), el cual es considerado como una especie invasora en los ambientes áridos de Norteamérica (Van Devender et al. 1997; Búrquez-Montijo et al. 2002; Castellanos-V et al. 2002). La invasión de la selva baja caducifolia por este pasto incrementa la frecuencia de fuegos, disminuye la riqueza de especies y aumenta la temperatura de los suelos, provocando la pérdida de algunos de los atributos que este sistema de vegetación natural ofrece a la tortuga de Sinaloa. (Esque et al. 2003; Castellanos et al. 2013; Tinoco-Ojanguren et al. 2013). Dichas modificaciones en el ambiente promueven que la vulnerabilidad de estas comunidades naturales incremente, mermando su capacidad de enfrentar escenarios de alteraciones a nivel local y regional, lo cual puede repercutir en limitar la calidad y cantidad de recursos disponibles tanto para la vegetación nativa como para los distintos grupos de fauna presente (Levien et al. 1999; Feddema et al. 2005; Jorquera-Fontena & Orrego-Verdugo 2010; Lambin et al. 2013).

Las modificaciones de los recursos disponibles en el ambiente pueden influir directamente en los consumidores primarios que habitan una zona, ya que son quienes aprovechan principalmente los productos que ofrece la vegetación (flores, frutos, hojas y tallos; Davison et al., 2011). En ambientes como la selva baja caducifolia, en donde se encuentra gran variedad de plantas leñosas, se tiene la ventaja de que ofrecen un ambiente con

mayor amortiguamiento contra las condiciones agrestes del ambiente, debido a que producen mayor superficie foliar por unidad de precipitación, por lo que este tipo de vegetación puede promover la estabilización de la temperatura en el sitio (Méndez-Barroso et al. 2009; Davison et al. 2011). En estos sistemas naturales, la producción de alimento disponible para la fauna, como herbáceas, plántulas y frutos, depende del régimen de lluvias de invierno al que están sometidos; cuando la precipitación invernal, conocida como equipatas, se presenta de forma abundante, la vegetación tiene las condiciones para proveer estos recursos, sin embargo, cuando éstas son escasas, la disponibilidad de alimento disminuye en la primavera siguiente (Van Devender et al. 2000; Van Devender 2002; Brito-Castillo et al. 2010; Martínez-Yrizar et al. 2010). La precipitación invernal en el sistema de selva baja caducifolia en el sur de Sonora es de vital importancia para las poblaciones de tortuga que habitan en él, debido a que este factor permite que la fenología de la vegetación sea sincrónica con la temporada reproductiva de la tortuga de Sinaloa (Van Devender 2002; Martínez-Yrizar et al. 2010). Debido a que las equipatas permiten a la vegetación y al suelo tener una condición hídrica favorable, la productividad de la vegetación se torna en favor de la alimentación de sus consumidores. Un inicio oportuno del incremento en la productividad de la vegetación se traduce en una mejor alimentación de las hembras preñadas y por tanto una mejoría en la composición de los huevos que serán depositados en el ambiente (Van Devender 2002; Martínez-Yrizar et al. 2010).

Los sitios que presentan condiciones favorables para el desarrollo de las poblaciones de Tortuga de Sinaloa se han visto reducidos y podría presentarse una reducción más intensa

en las próximas décadas (Fritts & Jennings 1994; IPCC 2014; Agha et al. 2015; Sinervo et al. 2017). Es de gran importancia caracterizar los sitios utilizados como refugios favorables para el desarrollo de las poblaciones de Tortuga de Sinaloa, debido a que se ha detectado la pérdida de hábitat por el uso de recursos por parte del ser humano como amenazas para la supervivencia de reptiles y se están identificando las consecuencias climáticas de estas (*G. evgoodei*; Flores-Villela and García-Vázquez, 2014; Sinervo et al., 2010; Vitousek et al., 1997). Para la caracterización ambiental de los sitios de refugio se han utilizado diversos métodos. Entre los más comúnmente reportados en la literatura se encuentra el uso de registradores de datos, los cuales por medio de diversos sensores guardan información de parámetros ambientales, como niveles de humedad o temperatura, en el sitio donde se coloca el dispositivo (Andersen et al. 2000; Sinervo et al. 2010). Esta tecnología permite el registro de los parámetros en intervalos cortos y continuos al ser colocado en la superficie de interés.

Para el caso particular de *G. evgoodei*, algunos de los aspectos de su ecología se han descrito desde trabajos anteriores en las poblaciones que ahora la conforman. Sin embargo, se requiere de un gran esfuerzo de investigación dirigido a incrementar el conocimiento de la ecología, biología, reproducción e interacciones específicas de la tortuga de Sinaloa y su ambiente restringido a vegetación tropical en una zona árida, como es la selva baja caducifolia en sus límites norteños (Martínez-Yrizar et al. 2010).

Debido a que la gran parte de la información conocida para las especies que componen al complejo *G. agassizii* ha sido obtenida del amplio estudio de las poblaciones que actualmente pertenecen a la especie homónima y a *G. morafkai*, y que las madrigueras

de la Tortuga de Sinaloa proveen refugio a los individuos de esta y otras especies que se distribuyen en el mismo sitio (Beck & Jennings 2003), se planteó la siguiente pregunta de investigación: ¿Cuáles son las características térmicas que ofrecen las madrigueras presentes en el área de estudio?

JUSTIFICACIÓN

Los refugios construidos y utilizados por tortugas del desierto, ofrecen resguardo a otras especies de reptiles así como otros grupos de fauna terrestre que habita a lo largo de su distribución. Generalmente, las especies de este grupo utilizan y construyen madrigueras en el subsuelo de las planicies que habitan, propio del ambiente en el que se distribuyen. Históricamente, la descripción de las madrigueras de tortugas del desierto hace referencia a construcciones medianamente profundas en los suelos, sin embargo, no todas las especies de tortuga del desierto habitan ambientes en los que estas condiciones están presentes. Las formas y dimensiones de estos refugios son ampliamente conocidas, más la construcción de madrigueras bajo conjuntos de rocas, así como el amortiguamiento térmico que ofrecen a las especies se encuentra documentado en menor medida.

Las diferencias entre los refugios disponibles en el ambiente en el que se distribuye la Tortuga de Sinaloa (*G. evgoodei*) y aquellos conocidos comúnmente para tortugas de desierto han cobrado mayor atención en los últimos años, ya que la mayoría de los esfuerzos de investigación se han realizado en poblaciones pertenecientes ahora a la especie *G. agassizii*. La descripción de la tricotomía de las especies de tortuga del desierto en el noroeste mexicano ha dejado a *G. evgoodei* con un hueco en la información bastante alarmante, presentando la menor extensión de distribución, con respecto a sus especies hermanas, y quedando restringida al sistema de Selva Baja Caducifolia del sur del estado de Sonora y el norte del estado de Sinaloa.

Aunado al tipo de vegetación, el relieve en el que habita esta especie de tortuga presenta diferencias con el ambiente de planicies del desierto en el que se han explorado las condiciones de las madrigueras, lo que propone un ambiente térmico particular a la zona. Por su carácter de especie restringida a esta vegetación tropical, y las diferencias con la información conocida ampliamente hasta ahora para las tortugas del desierto del noroeste mexicano, cobra gran relevancia el estudio del ambiente térmico de las madrigueras como refugios para la Tortuga de Sinaloa.

HIPÓTESIS

Al ser cavidades formadas bajo conjuntos de roca de gran tamaño, el interior de las madrigueras de Tortuga de Sinaloa ofrece un ambiente de amortiguamiento térmico similar a aquellas construidas a nivel subterráneo descrito para las especies cercanas de ésta, así como para el establecimiento y la viabilidad de sus nidos.

VI. Métodos

Para este estudio se consideraron los meses de mayo, junio y julio de 2016 como referentes a la temporada de anidación, mientras que para la temporada invernal se consideraron los meses de noviembre y diciembre de 2016 y los meses de enero y febrero de 2017. Ambas temporadas son tomadas en cuenta en el período analizado.

Área de Estudio

La zona de estudio donde se llevó a cabo el presente trabajo comprende dos sitios que se encuentran ubicados en las inmediaciones del Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Sierra de Álamos - Río Cuchujaqui, en la región sur del Estado de Sonora. Las localidades conocidas como "Rancho La Sierrita" (26.9711830, -108.9449740) y "Las Cabras" (27.0117480, -108.9057740), donde la primera pertenece a la poligonal de deslinde del APFF, mientras que la última se encuentra en la zona de influencia delimitada para esta área protegida (Fig. 3). Esta Área Natural Protegida se encuentra en el límite norte de la distribución del sistema de selva baja caducifolia y se ha identificado como una de las zonas de mayor biodiversidad dentro del estado (Van Devender et al. 2000; Martínez-Yrizar et al. 2010). El interés por mantener estas áreas naturales bajo protección incrementa debido a que ampara dos sitios de importancia según la Convención Ramsar, así como poblaciones de especies altamente depredadas por el ser humano, como la guacamaya militar (*Ara militaris*) y la palma de la virgen (*Dioon sonorensis*; CONANP, 2015).

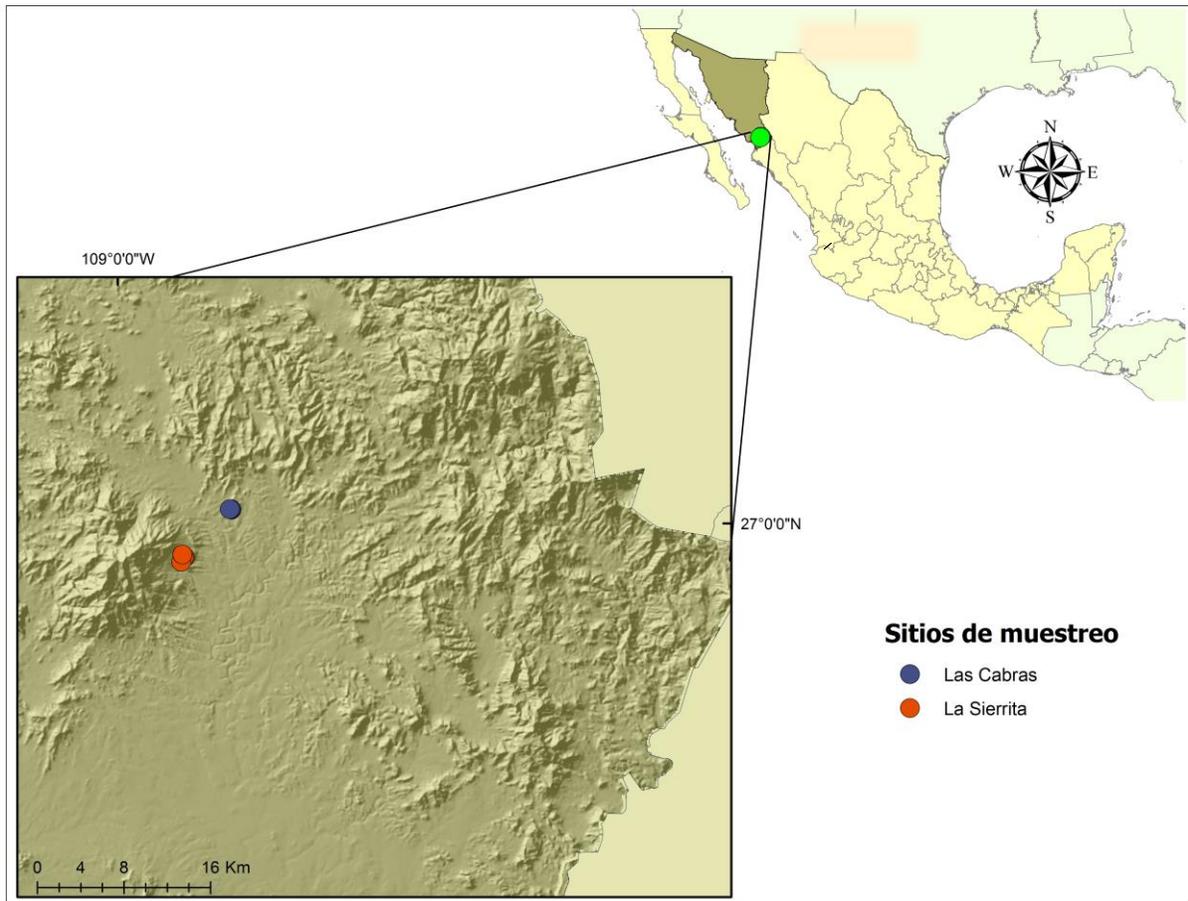


Figura 3. Localización. La estrella que se observa en el mapa comprende las localidades estudiadas. Se observa el relieve del estado y la transición de las planicies del desierto hacia las zonas bajas de la sierra madre occidental.

El clima que se presenta en esta área es de tipo seco cálido a seco semicálido principalmente, variando en los valores del índice de precipitación/temperatura, con lo que se puede interpretar la cantidad de agua perdida del ambiente por efecto del fenómeno de evapotranspiración. Las lluvias monzónicas inician normalmente en el mes de junio, siendo julio el mes en que registra la mayor cantidad de precipitación pluvial del

año. A partir de agosto y hasta el mes de octubre se observa un descenso en la precipitación ya que con este último llega el fin de la temporada de lluvias de verano, dando lugar a las lluvias de invierno que comienzan durante el mes de diciembre (Fig. 4). Ambas localidades se encuentran dentro de la cuenca del Río Fuerte, para el cual drena el Río Cuchuajqui, que a su vez tiene varios afluentes de flujo intermitente a lo largo del año.

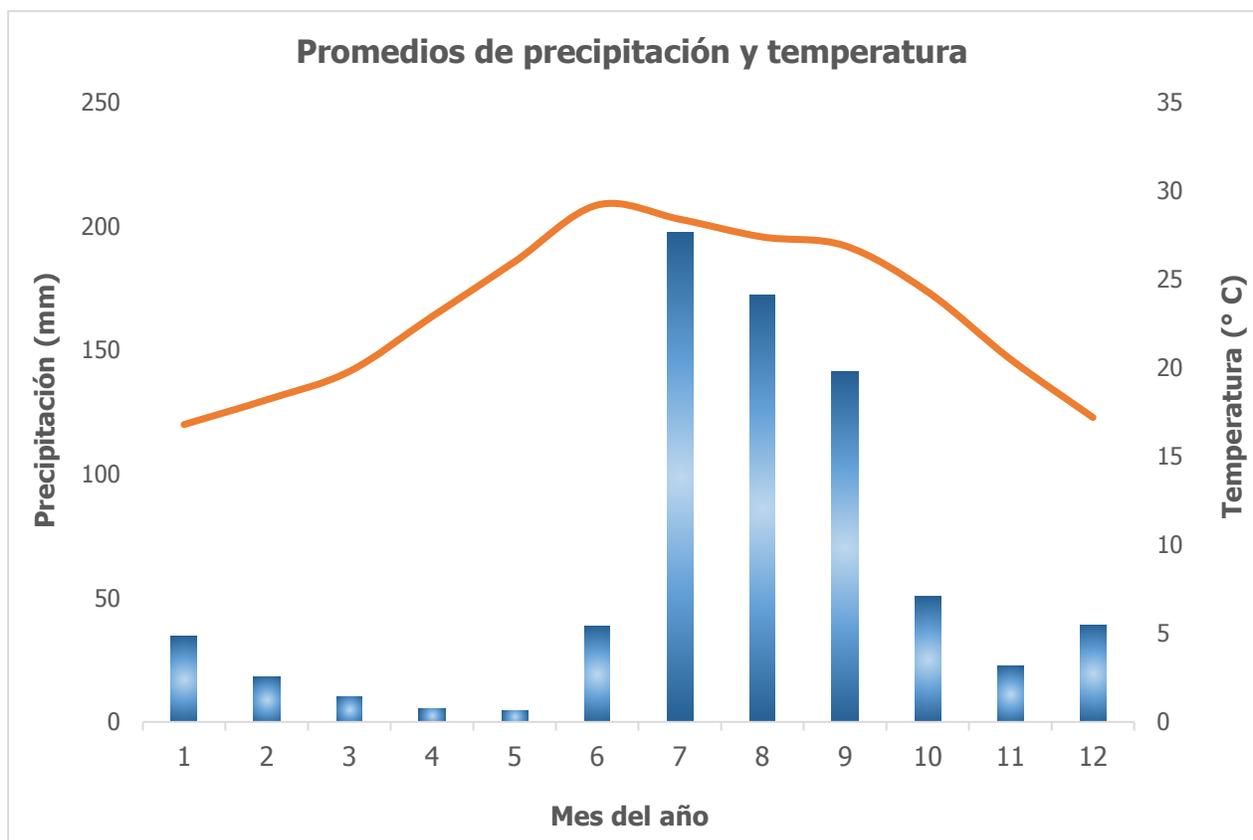


Figura 4. Climograma para la zona de Álamos, Sonora. *Modificado de CONAGUA, 2018.*

El patrón de lluvias bimodal, monzónicas e invernales, permite que durante el verano estos arroyos descarguen grandes cantidades de agua al afluente principal, con algunos escurrimientos dados en la temporada de precipitación invernal (Van Devender et al.,

2000). En este sitio el inicio de la temporada de lluvias de verano se ha presentado históricamente en los últimos días del mes de junio, con mayor intensidad en el mes de julio y descendiendo hacia finales del mes de septiembre. Se puede observar que los meses de invierno en la zona (noviembre, diciembre, enero y febrero) presentan algunos días con lluvias; siendo los meses de marzo, abril y mayo los que se conocen como temporada de secas. Este comportamiento de la precipitación pluvial permite que la vegetación almacene el recurso hídrico de las lluvias invernales para emplearlos en su productividad durante la temporada seca (Van Devender 2002; Martínez-Yrizar et al. 2010). Ambas localidades han sido exploradas por diversos estudios, como el realizado por Edwards et al. (2016), quienes realizaron la descripción de estas poblaciones de Tortuga de Sinaloa como una nueva especie, por lo cual dichas localidades fueron seleccionadas para la realización de este proyecto.

Sujeto de Estudio

Delimitada principalmente por la región biótica en la que se encuentra, la ahora conocida como Tortuga de Sinaloa *G. evgoodei*, tiene una distribución que se encuentra restringida a los ecotonos de selva baja caducifolia, matorral espinoso sinaloense y una porción de bosque leñoso al este. Esta especie presenta un caparazón aplanado, coloración naranja en la piel y cola corta tanto en hembras como en machos. El ambiente que habita promueve que los individuos utilicen como madrigueras las cavidades presentes entre los conjuntos de roca y que construyan algunos refugios con excavaciones poco profundas en pared de roca.

Trabajo de Campo

Las madrigueras utilizadas para este estudio fueron seleccionadas con base en un trabajo de telemetría realizado previamente en las localidades "Las Cabras" y "Rancho La Sierrita" (Rosen et al. 2014). Aquellas madrigueras que se encontraban ocupadas de forma recurrente por individuos de Tortuga de Sinaloa, fueron tomadas como base para explorar el uso actual. Se consideraron como criterios para seleccionar las madrigueras a estudiar 1) la confirmación de presencia de al menos un individuo de Tortuga de Sinaloa o 2) la identificación de marcas de arrastre en la entrada del refugio.

Se reconocieron 17 madrigueras de uso actual por medio del método de búsqueda directa (Martella et al. 2012). La búsqueda se realizó durante cuatro días en ambos sitios a partir de las 6:00 horas, debido a que en ese horario es más probable encontrar a los individuos de tortuga dentro de las madrigueras que utilizan (McGinnis & Voigt 1971).

Al localizar la madriguera se observó el interior con ayuda de una lámpara o espejo (reflejando la luz del sol) con la finalidad de identificar individuos dentro o marcas de arrastre que indicaran su uso por estos organismos. Al identificar la presencia de los individuos, se georreferenció el sitio y se procedió a colocar registradores de temperatura (HOBO® y Thermocron iButton®) en el exterior e interior de la madriguera, así como en un nivel subterráneo (Fig. 5), programados para almacenar información de la temperatura cada 30 minutos. Todos los sensores fueron probados para corroborar su correcto funcionamiento, así como programados para que tomaran información en el mismo intervalo. Se colocaron los registradores en los tres ambientes de 17 madrigueras, ocho

en la localidad de Las Cabras y las restantes nueve en la localidad Rancho La Sierrita. Del total de madrigueras se descartaron cuatro por falta de información.

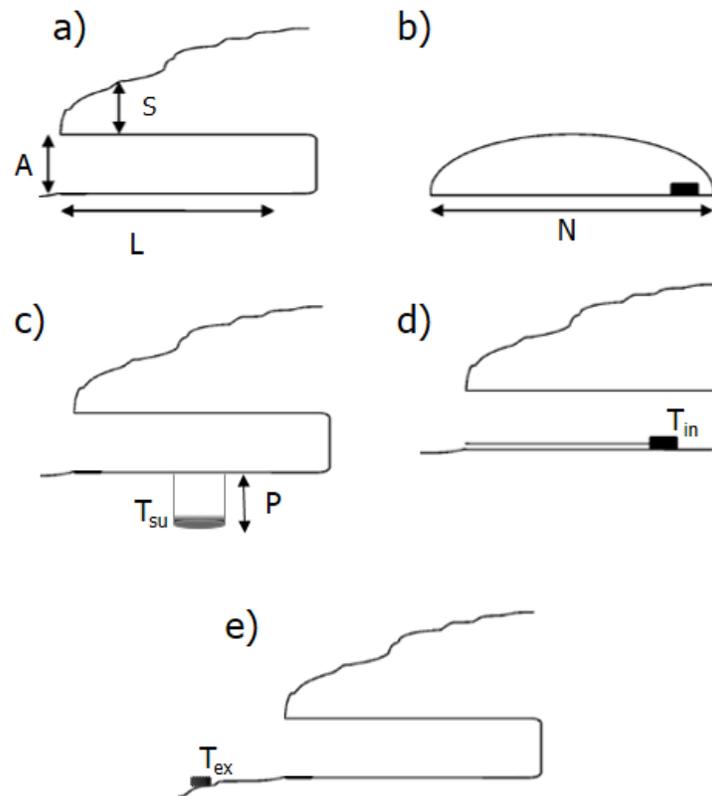


Fig. 5. Esquema de madrigueras. En esta Fig. se observa un esquema en vista a) longitudinal del diseño de una madriguera de tortuga, en donde S: Sustrato (en este caso es conjunto de rocas o pared de roca), A: Alto, L: Longitud (o profundidad hacia el interior de la madriguera); b) frontal, en donde N: Ancho de la entrada o boca; se observa la c) profundidad a la que se colocó el registrador de temperatura subterráneo (T_{su}); d) lugar en el que se colocaron los registradores en la posición de superficie al interior; e) posición al exterior.

Al exterior de cada madriguera se colocó un registrador HOBO® (UA-002-64) con capacidad de tomar información sobre la temperatura e intensidad lumínica a las que se encontraría expuesto un individuo de tortuga si no tuviera refugio alguno. En el interior de cada madriguera, sobre la superficie en donde se encontraron los organismos, se

colocó un registrador HOBO® (UA-001-08) cerca de la entrada de la madriguera, en un lugar que no tuviera incidencia solar directa ni dificultara a los organismos ingresar o salir de la madriguera.

Debido a que la capa de suelo en el sitio es poco profunda y que el tamaño de un registrador Thermocron iButton® (DS1921H-F5; DS1921G-F5) es de menor tamaño que cualquier modelo de Hobo®, se colocó el primero a nivel subterráneo, a una profundidad entre 5 y 10cm. Esto con la finalidad de obtener información de la temperatura que ofrece el suelo en condición de cámara de incubación. Cada registrador se colocó debidamente etiquetado con el número del mismo y de la madriguera a que perteneció. Fueron programados para obtener datos en intervalos de 30 minutos por un período de 12 semanas en la temporada reproductiva (durante los meses de mayo, junio y julio) y 16 semanas en la temporada de hibernación (durante los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero) (Sullivan et al. 2014). Durante este período, los registradores fueron revisados en intervalos de 20 días (± 5) con la finalidad de asegurar el funcionamiento correcto de los mismos sin promover la perturbación frecuente (Fig. 6).

Como características adicionales del ambiente se registró la orientación cardinal de la entrada de cada madriguera, así como la vegetación que se encontró alrededor.



Fig. 6. Posiciones de registradores. El registrador colocado al a) exterior se ubicó en sitios cercanos a la entrada de las madrigueras; el que fue colocado en la b) superficie al interior, se colocó en sitios cercanos a las paredes de las madrigueras, o en aquellos que no representaran un obstáculo o perturbación para el libre paso de los organismos; para los registradores colocados en la posición c) subterránea, se cubrió completamente por lo que fue utilizada una guía con hilo de costura para reconocerlo.

La búsqueda de madrigueras y colocación de registradores de temperatura se realizó durante el día hasta las 15 o 17 horas, debido a que en estas horas es más probable que los individuos se encuentren al exterior de las madrigueras (McGinnis & Voigt 1971).

Los organismos encontrados activos cerca de las madrigueras fueron capturados para obtener datos de morfometría, con manipulación mínima (Averill-Murray, 2000; Permiso

SEMARNAT SGPA/DGVS/01629/16). Se tomó T_c (temperatura corporal) de los organismos colocando un sensor térmico en la cloaca del individuo, así como T_a (temperatura del aire; a cinco centímetros del sustrato con el sensor a la sombra) y T_s (temperatura del sustrato; con el sensor directo sobre el sustrato) del sitio sobre el que fueron observados. Los datos de temperatura se tomaron con ayuda de un termómetro digital marca FLUKE®.

Adicionalmente y debido a que algunas especies son potenciales depredadores de crías de tortuga de desierto y/o cohabitan con los individuos de esta especie dentro de sus refugios, se registró la fauna encontrada alrededor de las madrigueras (5m de radio), se tomaron fotografías del individuo y de la madriguera más cercana y finalmente se identificó la especie (o género) a que pertenece.

Análisis Estadísticos

Se realizaron análisis estadísticos descriptivos de la información con el fin de identificar las temperaturas a las cuales se encuentran expuestos los organismos en el exterior, así como las que ofrecen los refugios en su interior y finalmente, el ambiente térmico que ofrece la capa de suelo a las cámaras de incubación potenciales.

Se realizaron análisis de varianzas mediante la prueba de Kruskal-Wallis de una vía, para comparar las medianas del conjunto de temperaturas en cada posición, considerando que los datos presentan un orden natural con temporalidad; complementado con un análisis de comparación múltiple por pares por el método de Dunn con el software Sigma Plot 11.0, esto con la finalidad de comparar las diferencias entre los tres ambientes, los meses y las temporadas estudiadas.

VII. RESULTADOS

El ambiente en el que se encontraron las madrigueras de la localidad "Las Cabras" presentó bajadas rocosas y lomeríos con pendientes inclinadas, una somera capa de suelo y exposición de roca madre, con madrigueras excavadas bajo algunas rocas expuestas o conjuntos de rocas (Fig. 7). Se encontraron las madrigueras acompañadas principalmente por cactáceas columnares como "pitahaya colorada" (*Stenocereus montanus*) y "etcho" (*Pachycereus pecten-aboriginum*).





Fig. 7. Madrigueras de la localidad Las Cabras. En la madriguera a) se observa la vegetación en los días previos al inicio de la temporada de lluvias, mientras que en la madriguera b) se observan las plántulas surgiendo días después del inicio de las lluvias de verano.

El rancho La Sierrita presentó una topografía accidentada y rocosa, lo que facilitó encontrar conjuntos de rocas apiladas entre las que se forman cavidades. Las madrigueras fueron encontradas principalmente bajo conjuntos de rocas, acompañadas de plántulas y herbáceas pequeñas (Fig. 8). Las madrigueras encontradas en ambos sitios fueron tanto de tipo cueva como cavidades con poca excavación.

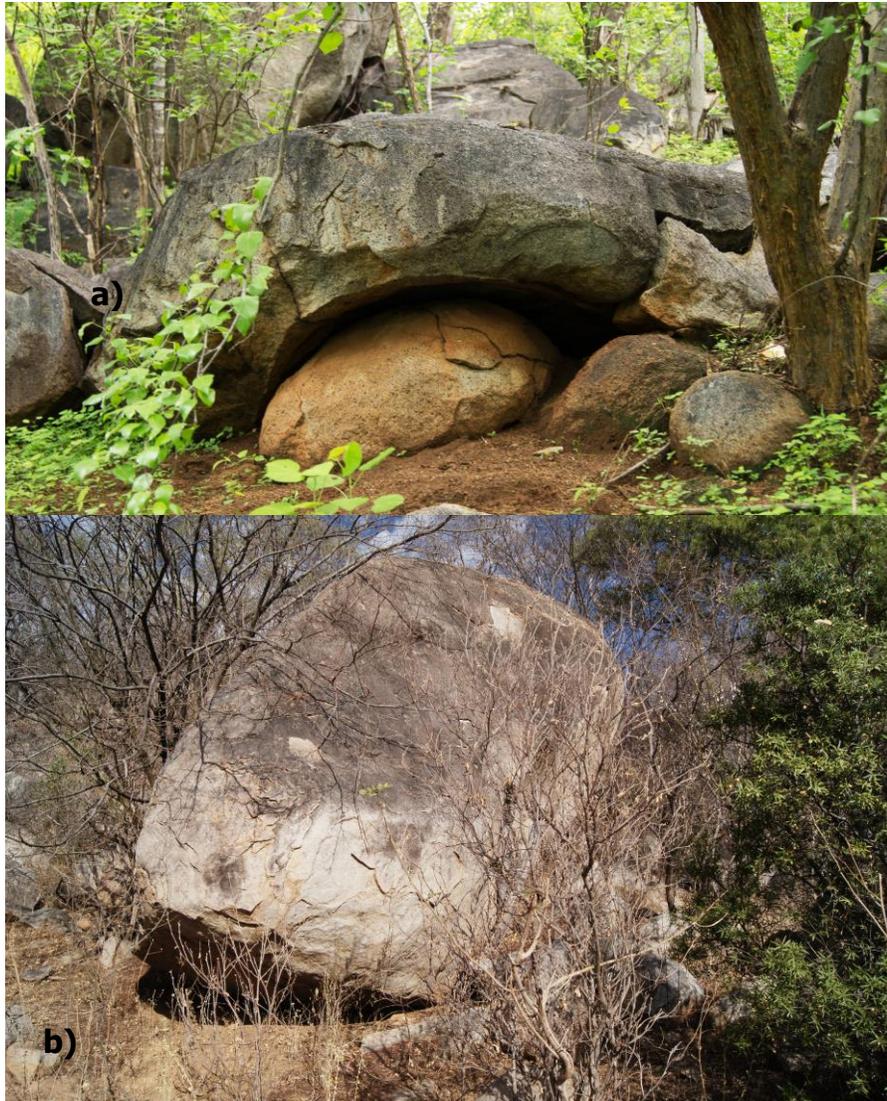


Fig. 8. Madrigueras en la localidad Rancho La Sierrita. Se observa el sitio en a) temporada de lluvias y en b) temporada seca.

La entrada de las madrigueras en ambos sitios se registró principalmente con una orientación hacia el noroeste, siendo la proporción menor de madrigueras las que presentaron su entrada con dirección noreste (Fig. 9).

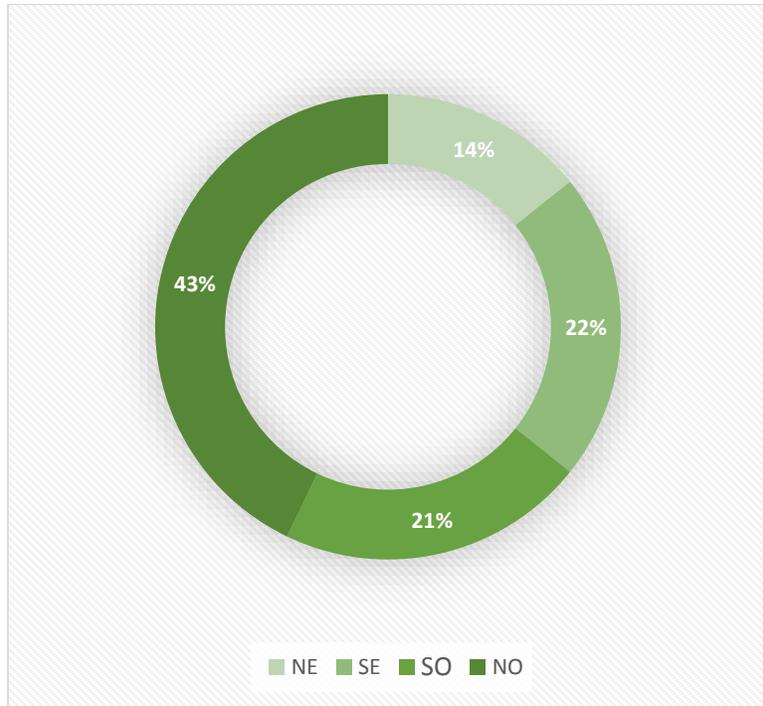


Figura 9. Orientación cardinal de la entrada de las madrigueras.

Las temperaturas en cada uno de los ambientes estudiados reflejan la disminución del intervalo térmico que se alcanza al interior del refugio, así como el amortiguamiento que ofrece la capa de suelo en este sitio en comparación a las que se registran al exterior.

Como se ha mencionado, los meses de mayo, junio y julio fueron tomados en conjunto para describir a la temporada reproductiva de esta especie; sin embargo, el ambiente al exterior de las madrigueras tuvo diferencias destacables (Tabla 1). Durante el mes de mayo las temperaturas registradas en dicha posición presentaron una media de 32°C, alcanzando una máxima de 61°C con una mínima de 11°C, siendo el mes de mayor variación durante esta temporada. El mes de junio presentó las temperaturas más elevadas de la temporada con una media de 34°C. A pesar de que no registró una

variación tan alta como la de mayo, debido a que su temperatura mínima llegó solamente a los 20°C, tuvo el récord de temperatura máxima de todo el período analizado en este estudio el cual fue de 64°C, registrado el día 5 del mes de junio a las 11:00 horas.

Tabla 1. Temperaturas en el ambiente exterior. Los valores extremos en el período analizado, resaltados en rojo, pertenecen a 1) la mayor variación en temperaturas al exterior, que se presentó en el mes de mayo, 2) la temperatura más alta que se alcanzó durante el mes de junio y 3) la temperatura mínima mas baja que se registró para los meses de enero y febrero.

Mes	Media	D. E.	Max	Min	25%	75%
Mayo	31.9	7.0	61.2	11.4	26.9	36.7
Junio	34.5	6.3	64.1	19.9	30.0	38.3
Julio	29.1	3.8	52.3	17.8	26.4	31.2
Noviembre	26.6	4.8	44.6	12.4	23.3	30.0
Diciembre	23.0	4.8	41.5	10.7	19.8	26.4
Enero	21.9	5.3	41.9	8.7	18.2	24.9
Febrero	23.8	6.3	47.0	8.7	19.1	27.8

Con la llegada de las lluvias monzónicas, características del mes de julio en el Estado de Sonora, se observó una estabilización de las temperaturas debido a que los días 5 y 21 del mes tuvieron lugar los dos eventos de mayor precipitación para la zona en lo que respecta a la temporada analizada. Esto se vio reflejado principalmente en las temperaturas máximas y mínimas alcanzadas en el ambiente al exterior de las madrigueras en este mes, las cuales fueron de 52°C y 18°C respectivamente para dicho mes; así mismo, la temperatura media registrada para este mes fue de 29°C, siendo por tanto el más estable y favorable térmicamente para la zona en todo el período analizado (Fig. 10).

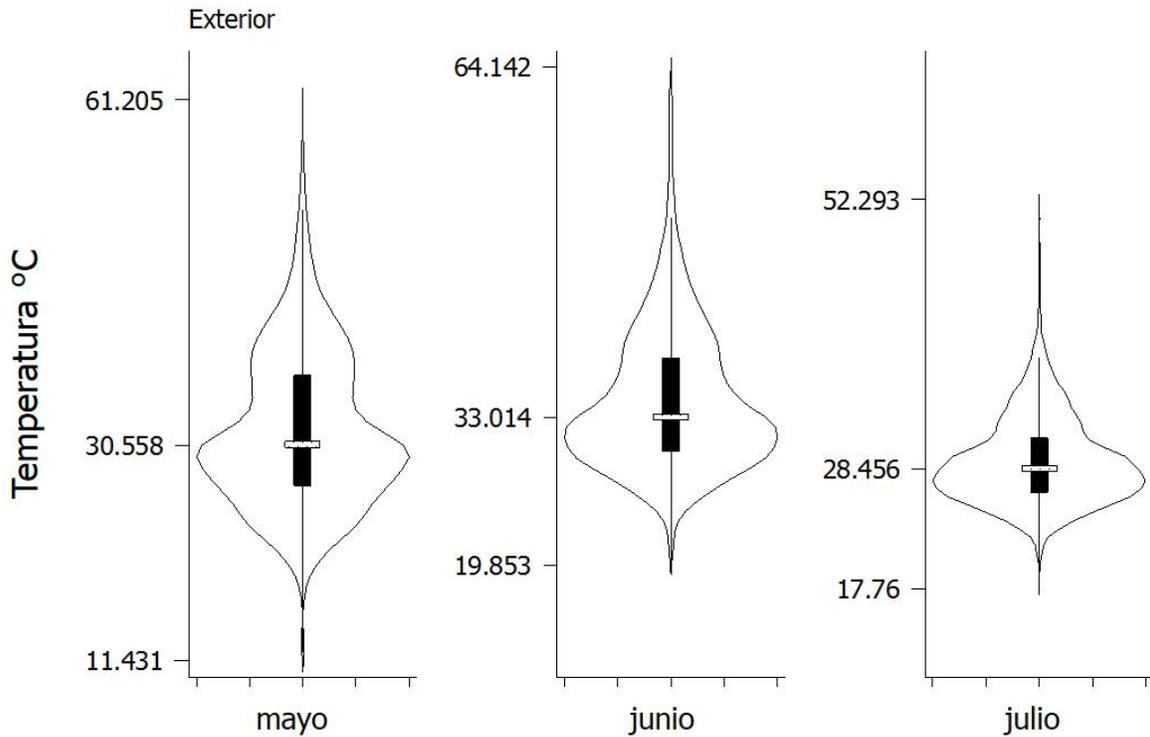


Fig. 10. Temperaturas del exterior en la temporada de anidación. El mes de julio presenta las temperaturas más estables de toda la temporada, esto debido a que la precipitación pluvial por efecto del monzón de verano comienza a tener efecto en el ambiente térmico del sitio. En este tipo de gráficas se puede observar que la línea horizontal indica la mediana de los datos, mientras que la barra gruesa vertical muestra el intervalo que abarcan los intercuartiles (25% y 75%). La línea vertical muestra el intervalo de confianza del 95% utilizado para representar los datos de esta forma y finalmente, se observa la forma de la distribución de los datos, es decir, el ancho de densidad del gráfico.

Para la temporada invernal, se contemplaron los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero. El primero de éstos fue el que presentó la media de temperatura más alta en el ambiente exterior de las madrigueras para la temporada, con 27°C; sin embargo, a pesar de ser uno de los meses de menor variación térmica durante esta temporada,

alcanzó una temperatura máxima de 45°C, siendo 12°C la mínima del mes. Se puede observar que en el ambiente al exterior, la diferencia entre la temperatura máxima registrada para la temporada de anidación y la máxima para la temporada invernal es de 20°C. Para diciembre, la media presentó un descenso importante de 4°C con un valor de 23°C, esto lo podemos asociar a un conjunto de factores ambientales, entre los cuales destaca la precipitación invernal, ya que el día 18 del mes de diciembre se presentó el evento de precipitación más abundante en la zona para toda la temporada de hibernación. Al igual que noviembre, este mes presentó menor variación en las temperaturas del ambiente al exterior de las madrigueras, fluctuando de los 11°C a los 41°C como mínima y máxima del mes, respectivamente.

Por su parte, el mes de enero presentó una variación intermedia de temperaturas, sin embargo, fue uno de los meses que registró la temperatura mínima más baja de todo el período analizado con 9°C mientras que la máxima fue de 42°C. La temperatura media registrada fue de 22°C, siendo ésta la más baja de todo el período analizado en este trabajo. Febrero fue el último mes en el que se registró información en este trabajo y presentó una media de temperatura al exterior de las madrigueras de 24°C. Fue el mes con mayor variación en la temporada de hibernación, con una temperatura mínima de 9°C y alcanzando una máxima de 47°C (Fig. 11).

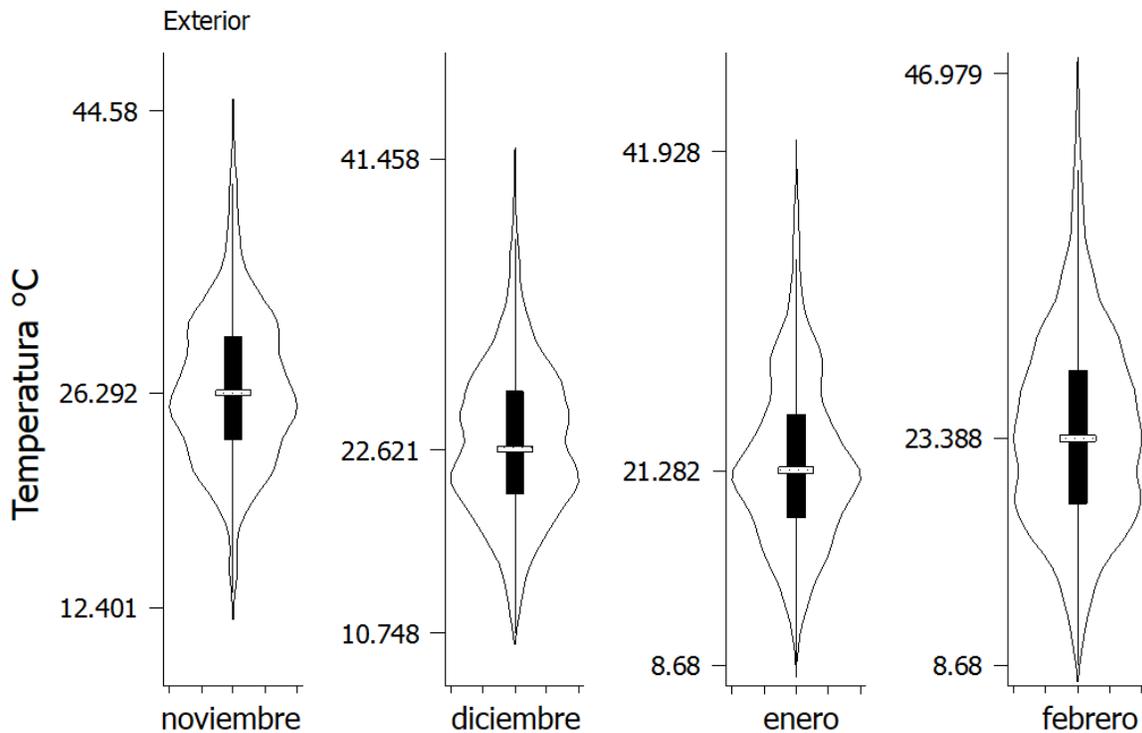


Fig. 11. Temperaturas del exterior en la temporada invernal. Se puede observar que el ambiente térmico al exterior de las madrigueras mantiene una moda similar entre los meses, excepto en noviembre. Este último mes se mantiene con un intervalo corto pero en general con temperaturas más altas que los sucesivos.

Al interior de las madrigueras el ambiente se mantiene con menor variación, permitiendo un amortiguamiento de las temperaturas extremas a las que se enfrentan los organismos (Tabla 2). El mes de mayo tuvo el récord de temperatura máxima en todo el período analizado, alcanzando los 61°C el día 15 del mes a las 13:00 horas. Con una temperatura mínima de 21°C, se posicionó como el mes con mayor oscilación térmica de todo el período analizado, sin embargo, a pesar de haber alcanzado tal temperatura máxima, su media fue de 31°C.

Tabla 2. Temperaturas en el ambiente interior. En esta tabla podemos observar resaltado en rojo que, en este ambiente se registró la 1) temperatura máxima en el mes de mayo y 2) durante julio la menor variación de ésta, así como que la 3) temperatura mínima registrada para todo el período fue durante el mes de febrero.

Mes	Media	D. E.	Max	Min	25%	75%
Mayo	31.1	3.7	61.2	20.6	28.9	32.6
Junio	33.0	3.1	44.1	25.7	31.0	34.8
Julio	28.5	2.3	39.2	15.5	27.1	29.9
Noviembre	25.9	2.9	35.9	16.2	24.2	27.8
Diciembre	22.5	3.2	33.7	13.9	20.2	24.6
Enero	21.2	3.6	33.1	12.8	18.7	23.4
Febrero	22.8	4.2	36.5	11.6	20.0	25.3

A diferencia del mes de mayo, junio presentó una máxima de solo 44°C con una mínima de 26°C, mostrando así menor variación. No obstante, la temperatura media que alcanzó fue la más alta de todo el período analizado, alcanzando los 33°C. En el interior de las madrigueras se registró la menor variación en el mes de julio, a pesar de que la fluctuación de temperaturas se observó con una máxima de 39°C y una mínima de hasta 15°C, siendo la menor temperatura de la temporada. Del mismo modo, la temperatura media de este mes fue la más baja de toda la temporada, con solo 25°C (Fig. 12).

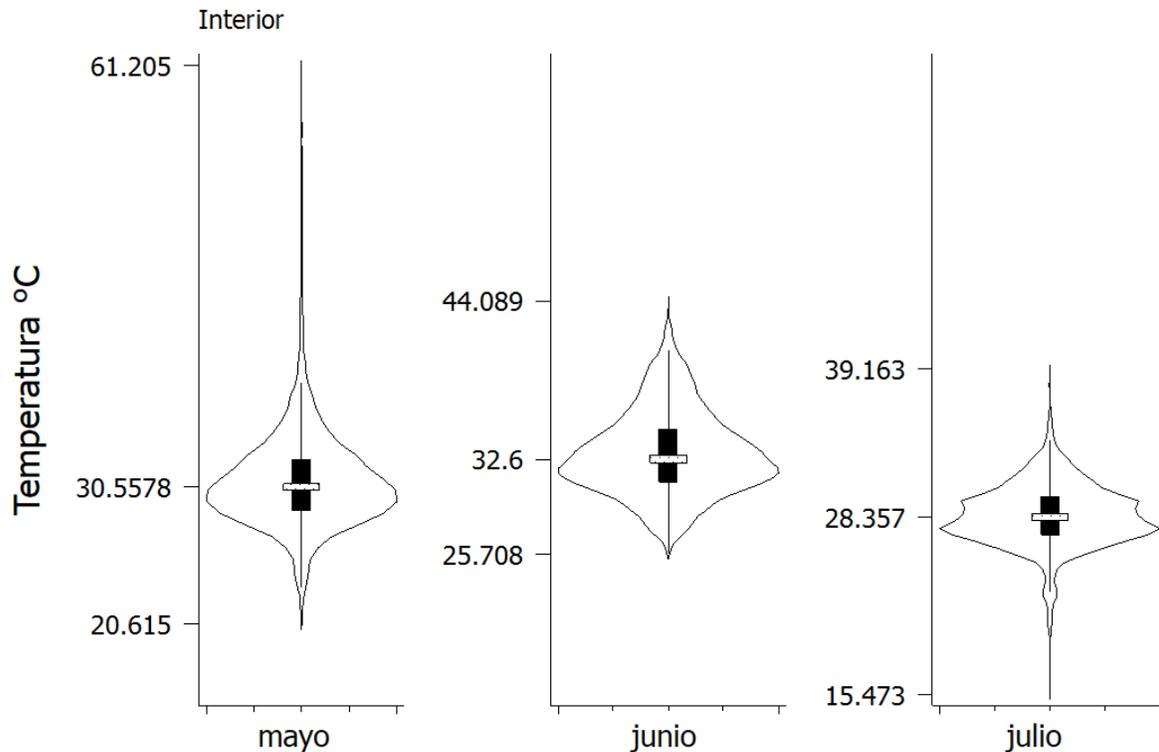


Fig. 12. Temperaturas al interior de las madrigueras en la temporada de anidación. En la dispersión de las temperaturas registradas en este ambiente para el mes de mayo, se observa que las temperaturas altas realmente fueron pocas, manteniéndose la mayoría alrededor de los 30°C.

Para la temporada de hibernación, el mes de noviembre presentó la menor variación en el ambiente al interior de las madrigueras, registrando una temperatura mínima de 16°C con una temperatura máxima de 36°C. La temperatura media de este mes fue la más alta de toda la temporada, siendo de 26°C. Por su parte, el mes de diciembre registró una temperatura máxima de 34°C y una mínima de 14°C, con una media de 22°C, colocando a este mes con valores intermedios en todos los rubros analizados.

Por otro lado, enero fue el mes con la temperatura media más baja de todo el período con 21°C, con una variación un poco más alta que la de diciembre, fluctuando de su temperatura mínima de 13°C llegando hasta los 33°C. Para este ambiente, el mes de

febrero fue el que presentó la mayor variación de todo el período analizado, registrando una temperatura mínima de 12°C y una máxima de 36°C. La temperatura media en este mes fue de 23°C (Fig. 13).

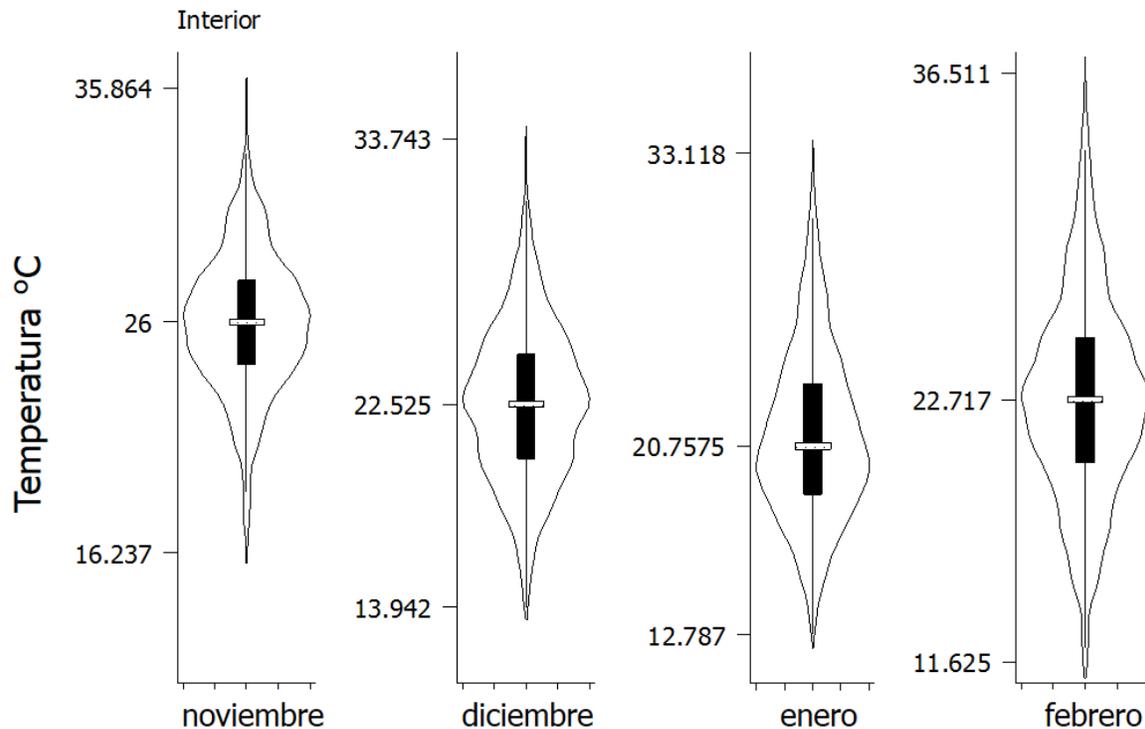


Fig. 13. Temperaturas al interior de las madrigueras en la temporada invernal. El mes de enero se mantiene generalmente más frío, mientras que en febrero las temperaturas comienzan a tener mayor dispersión, al acercarse el final de la temporada.

En el ambiente subterráneo al interior de las madrigueras en general las temperaturas son menos extremas a las anteriormente descritas, proporcionando mayor estabilidad térmica (Tabla 3). A pesar de que mayo no fue el mes con mayor variación térmica en este ambiente, si registró la temperatura mínima menor de toda la temporada de

anidación con 16°C, mientras que su máxima fue de 46°C, con una temperatura media para este mes de 31°C. El mes de junio presentó la mayor variación de temperaturas, sin embargo el intervalo que registró fue menor al del mes anterior, mostrando como temperatura máxima un valor de 46°C pero una mínima de 23°C. La temperatura media de este mes fue la más alta de toda la temporada con 33°C.

Tabla 3. Temperaturas en el ambiente subterráneo. En las temperaturas a las que se pueden exponer las cámaras de incubación en este sitio se encontraron algunas extremas como la máxima de junio, que podrían afectar las cámaras de incubación. Sin embargo, los intercuartiles muestran que en general, las temperaturas se mantienen con poca variación durante la temporada de anidación.

Mes	Media	D. E.	Max	Min	25%	75%
Mayo	30.7	2.6	46.4	16.1	29.0	32.0
Junio	33.1	2.7	46.4	22.9	31.4	34.5
Julio	28.6	0.9	31.0	27.0	27.9	29.1
Noviembre	25.6	3.3	36.2	12.0	23.6	28.1
Diciembre	22.2	3.3	29.9	10.4	20.1	24.6
Enero	20.8	3.6	30.2	10.1	18.2	23.4
Febrero	22.5	4.3	33.8	11.1	19.6	25.7

Por el contrario, para el mes de julio se observa la menor variación de todo el período analizado, registrando la temperatura mínima más alta con 27°C y una temperatura máxima de 31°C en esta posición subterránea. Su media fue de 29°C, siendo la menor de la temporada (Fig. 14).

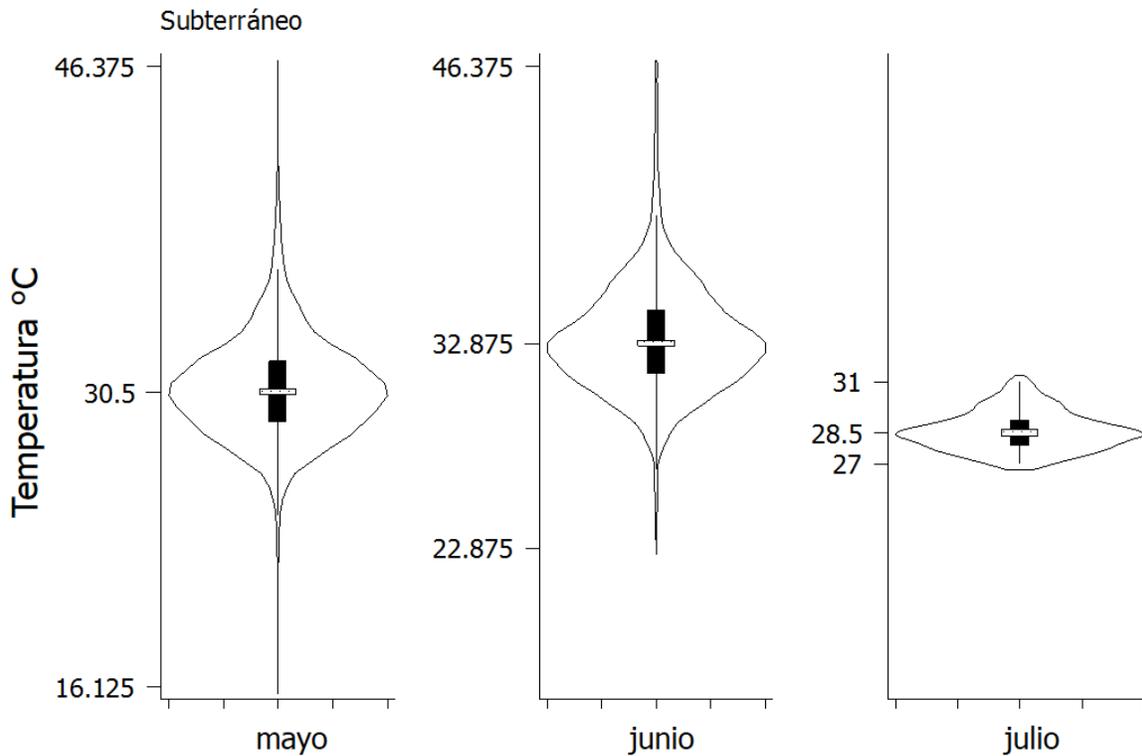


Fig. 14. Temperaturas del ambiente subterráneo en la temporada de anidación. La somera capa de suelo en este sitio provee temperaturas cada vez con menor variación, incluso ante la presencia de temperaturas extremas.

Para la temporada de invierno, los meses de menor variación en la temperatura registrada en el ambiente subterráneo fueron noviembre y diciembre (Fig. 15). Noviembre registró el ambiente más cálido de toda la temporada para esta temporada, con una media de 25.6°C. Las temperaturas más altas, tanto de máxima como de mínima, de toda la temporada le corresponde a noviembre, con 36.2°C la primera y 12°C la segunda. Por otro lado, el mes de diciembre tuvo un ambiente térmico medio, con 22.2°C de temperatura media, 29.9°C y 10.4°C de temperaturas máxima y mínima para el mes.

La variación se incrementó en enero, que registró la temperatura media más baja de toda la temporada, con 20.8°C. En este mes también se registró la temperatura mínima más

baja, siendo de 10.1°C, mientras la temperatura máxima registró solamente 30.2°C. Finalmente, el mes de febrero en el ambiente subterráneo alcanzó temperaturas de 33.8°C como máxima y 11.1°C como mínima. La temperatura media de este mes se registró en 22.5°C y, a pesar de que no le corresponden los valores de temperaturas más extremas en la temporada, si se observa que en este mes la variación de las temperaturas es mayor que en los otros tres.

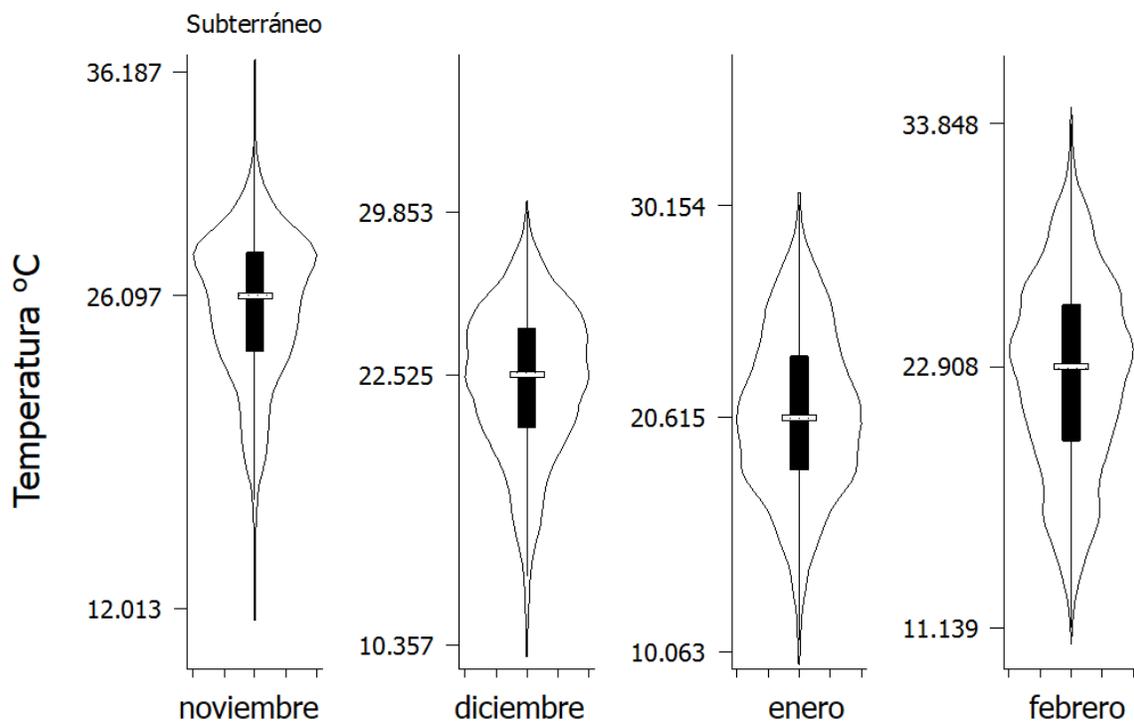


Fig. 15. Temperaturas en el ambiente subterráneo de las madrigueras durante la temporada de invierno. La dispersión de las temperaturas en este ambiente se amplía hacia el mes de febrero, manteniéndose generalmente más frío en enero.

Entre ambas temporadas se comparte que el ambiente al exterior es más extremo que en las otras posiciones, sin embargo, si analizamos las temperaturas medias por hora del día,

encontramos que en la temporada de anidación las temperaturas tanto al interior como en el ambiente subterráneo se encuentran más estables que en la temporada invernal, a pesar que las temperaturas son más elevadas durante la primera (Fig. 16).

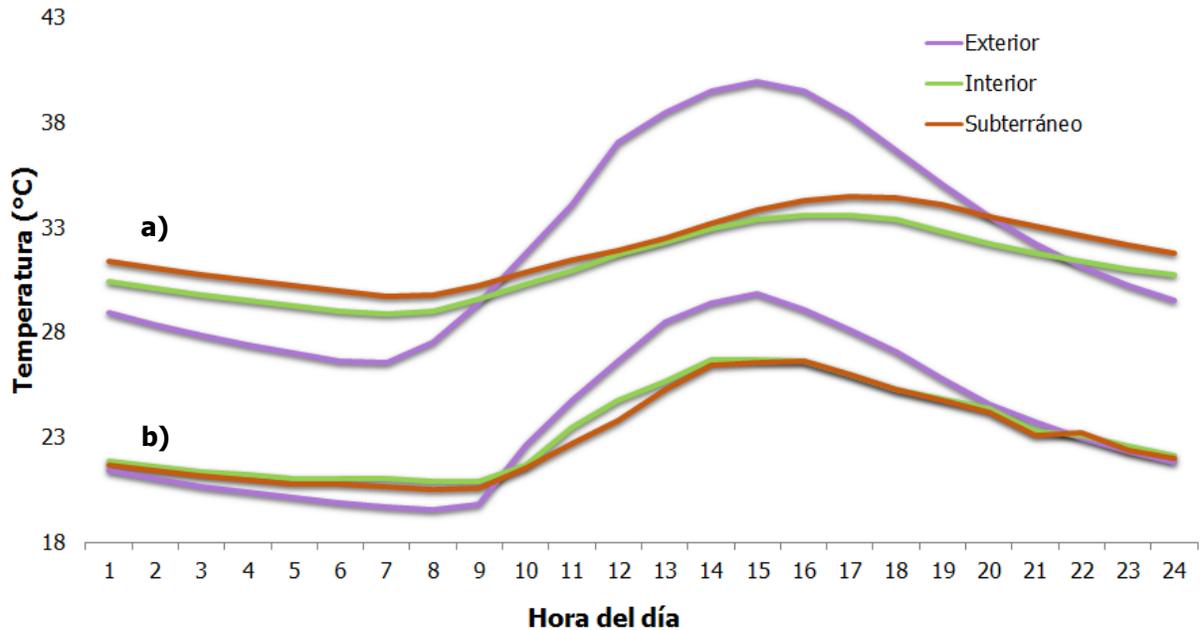


Fig. 16. Temperatura media por hora del día. En ambas temporadas, las temperaturas se comportan de forma similar entre cada microclima. Sin embargo, para la a) temporada de anidación, tanto en el ambiente interior como en el subterráneo, las temperaturas presentan mayor estabilidad en las horas críticas del día a diferencia de la b) temporada invernal.

Se encontró que todos los meses del período analizado son térmicamente distintos entre sí en cada ambiente (Fig. 17). Es decir, al exterior de las madrigueras el ambiente fue distinto entre los meses, sin importar si se analizó la temporada de anidación o la temporada invernal. Al interior de las madrigueras, el ambiente térmico fue diferente en cada mes analizado, al igual que lo observado en el subterráneo. La única excepción a esto se dio entre el ambiente al exterior y el subterráneo durante la temporada invernal, al no encontrar diferencias significativas en la mediana y la dispersión de los datos.

Para ambos sitios, la precipitación en temporada de anidación (mayo-agosto) fue de 153 mm en total, con un promedio de 6.68mm. En la temporada invernal (noviembre-febrero) la precipitación fue de 47mm en total, con un promedio de 3.9mm.

A la par con el registro de temperaturas, se observaron los elementos del paisaje que interactúan con los refugios, como la vegetación que se encontró alrededor de éstas. Principalmente las especies ya mencionadas, así como algunos parches de pasto buffel (*C. ciliaris*) y pastoreo en las cercanías a las madrigueras. La orientación de la entrada de las madrigueras se encontró principalmente hacia el noroeste.

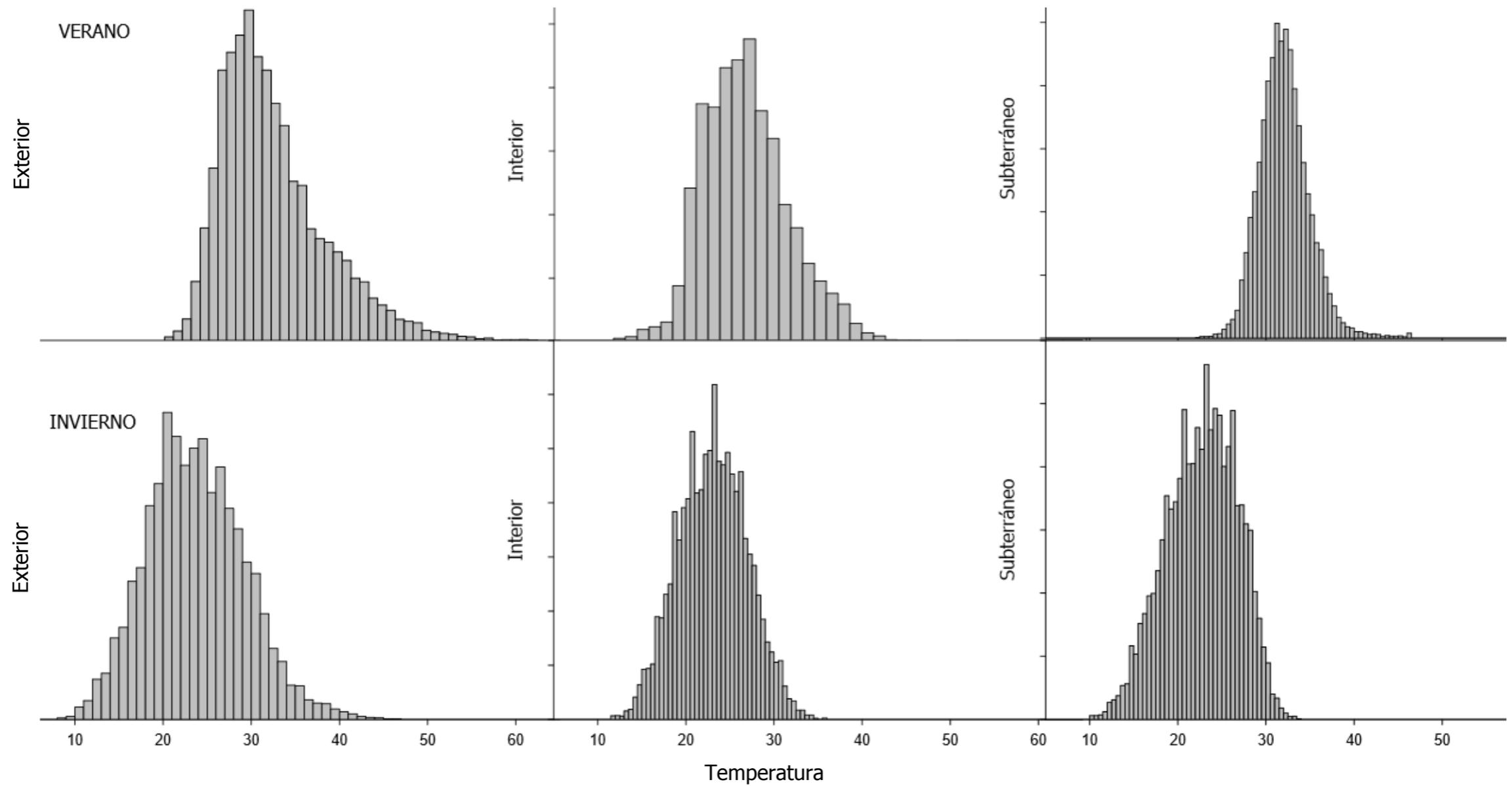


Fig. 17. Dispersión de temperaturas en ambas temporadas. Se observa que durante el verano, el ambiente subterráneo se mantiene alrededor de los 30°C, con poca variación. Para el invierno, las temperaturas son más homogéneas durante toda la temporada.

Durante el trabajo realizado en la temporada reproductiva, se encontraron dos individuos de Tortuga de Sinaloa activos. En la localidad "Las Cabras" encontramos una hembra (LHC 125mm) saliendo de su madriguera (Fig. 18). Se encontró un macho (LHC 305mm) comiendo herbáceas afuera de su madriguera en la localidad "Rancho La Sierrita" (Fig. 19).



Fig. 18. Hembra encontrada en la boca de su madriguera a principios de la temporada de lluvias del verano, en la localidad "Las cabras".



Fig. 19. Macho encontrado alimentándose al exterior de su madriguera en temporada de lluvias, en el Rancho La Sierrita.

Como fauna cercana a las madrigueras se encontró un individuo *Boa sigma* (Card et al. 2016) el día 24 de mayo a las 4:36 pm entrando a un refugio en el que no fue localizado individuo alguno de Tortuga de Sinaloa (Fig. 20, a); se encontró un individuo de *Heloderma horridum* dentro de un refugio de corta longitud, cercano a un cuerpo de agua pequeño. Este organismo se observó en un ambiente húmedo, a las 8:22 de la mañana del 02 de julio (Fig. 20, b). El único caso registrado por este estudio en el que se encontró a un individuo de otro grupo de fauna al interior de una madriguera ocupada, en compañía de un individuo de *G. evgoodei*, fue una tarántula (*Aphonopelma sp.*; Fig. 20, c).



Fig. 20. Fauna encontrada en las cercanías o dentro de las madrigueras ocupadas por individuos de Tortuga de Sinaloa.

VIII. DISCUSIÓN

Las temperaturas ambientales son amortiguadas por el sustrato, por lo que se considera que los refugios localizados a ciertas profundidades bajo el suelo son aquellos que ofrecen ambientes térmicamente más estables (Mukherjee et al. 2017). Sin embargo, encontramos que las madrigueras que no precisamente son subterráneas, sino que se encuentran bajo conjuntos de roca, muestran que estas condiciones también pueden ofrecer un ambiente de menor variación y por tanto menos extremo que el del exterior. En algunos casos, este tipo de madrigueras pueden ayudar a generar en el ambiente gradientes de temperatura y humedad que son aprovechados por quienes las construyen, así como por otras especies que también las utilizan (Lips 1991; Pike & Mitchell 2013). Algunos trabajos se han dedicado a estudiar distintos aspectos de las especies que utilizan refugios como son las madrigueras, sin embargo, la construcción de éstas y/o el uso que realmente tienen, especialmente por parte de los reptiles, es muy poco conocido (Mukherjee et al. 2017).

La disponibilidad de refugios en la naturaleza son parte indispensable de la supervivencia de la fauna en todos los ambientes, tanto por ofrecer un ambiente de protección ante los depredadores como por proveer de mayor estabilidad térmica, lo cual es primordial en ambientes extremos (Pike 2006; Whittington-Jones et al. 2011; Pike & Mitchell 2013). En las localidades estudiadas, las madrigueras son de dos tipos: 1) Excavaciones poco profundas bajo paredes de roca o 2) Cavidades formadas por conjuntos de rocas en las que las Tortugas de Sinaloa han encontrado disponibilidad para habitar. Estas características en los refugios también ofrecen a las tortugas protección contra la

irradiación solar y la subsecuente pérdida de agua (Bulova 2002). A pesar de no ser madrigueras construidas a profundidad, en ambas localidades ofrecen un amortiguamiento promedio de hasta 18°C en la temporada de anidación en la zona sur de Sonora. Las temperaturas corporales en tortugas del desierto pueden variar desde los 20°C hasta los 38°C durante el día en la temporada de verano, permitiéndoles estar activas al exterior durante las primeras y últimas horas de luz en el día, lo que ocasiona que, en los ambientes de clima extremo en que se encuentran, requieran resguardarse dentro de las madrigueras durante las horas críticas de calor (McGinnis & Voigt 1971; Zimmerman et al. 1992, 1994).

Su característica de organismos termo-conformistas les permite tolerar amplios intervalos de temperaturas corporales, sin embargo la exposición de los individuos a los límites térmicos por tiempo prolongado puede tener efectos adversos en su reproducción y supervivencia (Huey & Slatkin 1976; Zimmerman et al. 1992). En este trabajo se monitorearon las temperaturas del ambiente a las que se encontraría expuesto un individuo de Tortuga de Sinaloa fuera del refugio, encontrando temperaturas tan altas como los 60°C que, en grupos como las tortugas del desierto, son niveles que pueden provocar problemas en los organismos por lo que las tratan de evitar, de aquí la importancia de conocer el ambiente térmico que ofrece una madriguera (Auffenberg 1969; McMaster & Downs 2013). En algunos estudios se ha registrado que las tortugas de desierto mantienen una relación entre la temperatura de la madriguera y la corporal, aun cuando no es precisamente la misma, ayudando a los organismos a regular su temperatura (Pike & Mitchell 2013). En este estudio se muestra que el amortiguamiento

que se ofrece a los organismos que utilizan estos refugios les permite sobrevivir en la zona, llegando a tener una diferencia de hasta 30°C entre el exterior y la superficie al interior en los días más calurosos, que son aquellos previos a la temporada de lluvias. Esto permite que las madrigueras mantengan una temperatura menor a los 38°C en su interior en las horas críticas del día, lo cual resulta similar a las condiciones que ofrecen los refugios subterráneos documentados para las especies hermanas (*G. morafkai*, *G. agassizii*).

La llegada de las lluvias monzónicas a la zona promueve la estabilización de las temperaturas y favorece la productividad primaria, que proporciona una gran cantidad de recursos de alimentación para la fauna del lugar (Van Devender et al. 2000). Esto se puede observar durante el mes de julio, ya que las temperaturas en todos los ambientes monitoreados presentan menor variación sin observarse una tendencia hacia las temperaturas bajas o enfriamiento. Durante este período se comienza a observar una mayor frecuencia de organismos activos, buscando alimento y desplazándose entre refugios, aumentando en los meses de agosto y septiembre, en los cuales la vegetación ha incrementado su productividad en esta zona y la oportunidad de encontrar alimento es mayor (Eubanks et al. 2003). El desplazamiento es principalmente por parte de las hembras al inicio de la temporada de anidación, sin embargo, en la temporada subsecuente que se conoce como de apareamiento, son los machos los que se desplazan principalmente, ocupando una mayor cantidad de madrigueras que las hembras (Bulova 1992; Zimmerman et al. 1994). Las lluvias invernales por su parte, permiten que la vegetación pueda aprovechar mejor el recurso hídrico, lo cual favorece a las tortugas

debido a que se produce una gran cantidad de recursos (flores y frutos) para el inicio de la temporada reproductiva de esta y muchas otras especies de fauna (Brito-Castillo et al. 2010).

Algunas investigaciones muestran que la selección de madrigueras se ve influenciada por la temperatura de la superficie, el ángulo de construcción y la humedad del suelo, principalmente (Bulova 2002; Mukherjee et al. 2017). Esto cobra relevancia durante la temporada de anidación para las hembras preñadas de tortuga del desierto, debido a que estos factores facilitan la construcción de los nidos, principalmente cuando se encuentran en una pendiente. Si la entrada de la madriguera permite a la hembra cavar su nido con la cabeza elevada en lugar de baja, puede facilitar la excavación y permitir una menor fatiga para la hembra (Radzio et al. 2017). Entre las condiciones de anidación que se conocen para las tortugas del desierto, se ha registrado que las hembras revisan el suelo dentro de las madrigueras por medio de excavaciones poco profundas o caminando en círculos (Auffenberg 1969; Roberson et al. 1989; Averill-Murray et al. 2002; Van Devender 2002; Radzio et al. 2017). Los nidos de *G. morafkai* que se colocan en sitios de planicie, dentro de madrigueras construidas a profundidad en el suelo, mantienen un promedio de 30°C en la cámara de incubación durante toda la temporada, teniendo fluctuaciones que van desde los 15°C hasta los 45°C (Bjurlin & Bissonette 2004). Se ha observado que las variaciones tanto ambientales como en la fenología de la vegetación, influyen directamente en la producción de huevos y/o el número de nidos que puede poner una hembra en un mismo año (Entz 2009).

A diferencia del ambiente en el que se distribuyen las otras especies, la Tortuga de Sinaloa

habita sitios en los cuales la capa de suelo es muy somera, lo que puede tener repercusiones en el ambiente térmico de los nidos; Sin embargo, a nivel subterráneo dentro de las madrigueras de esta especie, las temperaturas se concentran entre los 29.0°C y los 32°C durante el mes de mayo. La relevancia de las temperaturas en el ambiente subterráneo en este mes radica en que es el inicio de la temporada de anidación, y en esta especie la determinación sexual de los embriones se ve influenciada por la temperatura que éstos alcanzan dentro de la cámara de incubación durante las primeras etapas de desarrollo, mejor conocido como período termosensible (Pieau & Dorizzi 2004; Díaz-hernández et al. 2015). Si las temperaturas se encuentran por debajo de los 31.3°C la tendencia de los embriones es a la masculinización; sin embargo, si las temperaturas se encuentran por encima de la mencionada, la tendencia se inclina hacia la producción de hembras (Spotila et al. 1994; Rostal et al. 2002). Ciertamente, en este trabajo no se obtuvo información acerca del efecto que el calor metabólico puede añadir a las condiciones de una cámara de incubación, no obstante las variaciones encontradas tolerarían este incremento (Thompson 1988; López-Castro et al. 2004; Merwe et al. 2009).

A pesar de la amplia documentación que se tiene para este grupo de tortugas, en las poblaciones de Tortuga de Sinaloa el conocimiento sobre su comportamiento de anidación es reducido, realzando la importancia de documentar estas condiciones. Sin embargo, con el previo conocimiento que se tiene de diversos trabajos sobre la dependencia de las temperaturas de incubación para la determinación sexual de las crías, podemos expresar nuestra inquietud al respecto de las especies que enfrentan los efectos del cambio

climático y son particularmente vulnerables al presentar una dependencia de la temperatura ambiental para la determinación sexual de las crías (Spotila & Standora 1986; Vogt & Flores-Villela 1992; Lewis-Winokur & Winokur 1995).

Con base en la premisa de que las tortugas de desierto utilizan sus refugios aproximadamente el 95% de su tiempo de vida, es de vital importancia la caracterización de las condiciones térmicas que brindan los refugios, tanto en la temporada de anidación como en la temporada invernal (Mack et al. 2015). A pesar de que la mayoría de los organismos se encuentran dentro de las madrigueras durante el invierno, se ha registrado la actividad de algunos individuos jóvenes en los días cálidos entre los meses de noviembre y febrero en diferentes poblaciones de las especies del grupo *agassizii* (Wilson et al. 1999; Sullivan et al. 2014). De acuerdo a los datos colectados en este trabajo, las temperaturas del ambiente al exterior en las poblaciones de Tortuga de Sinaloa pueden promover la actividad de los organismos en estas poblaciones, debido a que fluctúan alrededor de los 23°C.

En este trabajo se documentó que las propiedades de los refugios se mantienen durante la temporada de anidación y la temporada invernal en un ambiente de selva baja caducifolia, permitiendo obtener un ambiente más estable en los períodos de mayor oscilación térmica. En este sentido, el uso de refugios para organismos como los reptiles se vuelve una necesidad emergente (Whittington-Jones et al. 2011; Mukherjee et al. 2017). Sin embargo, el uso prolongado de los refugios en estos ambientes tiene como consecuencia que las horas de actividad de los organismos se vean restringidas, afectando su capacidad de alimentarse y buscar pareja para reproducirse (Sinervo et al. 2017). En

sitios como los estudiados en este trabajo, la disponibilidad del recurso hídrico es una limitante principal, por lo que se torna de vital importancia minimizar la pérdida de agua haciendo de estos refugios un recurso vital para el desarrollo de la biodiversidad de una zona árida (Bulova 2002; Castellanos-V et al. 2002; Whittington-Jones et al. 2011).

Cabe resaltar que las madrigueras generalmente albergan una gran cantidad de organismos vertebrados e invertebrados en estos ambientes, los cuales dependen de la presencia de estos refugios en el ambiente para el mantenimiento de las poblaciones (Beck & Jennings 2003; Mukherjee et al. 2017; Conway 2018). A pesar de que en el desarrollo de este trabajo se encontraron otros grupos de fauna dentro o alrededor de las madrigueras, y algunas contaron con indicadores de presencia de mamíferos pequeños, la identificación de organismos utilizando los refugios en compañía de individuos de Tortuga de Sinaloa fue muy baja. Esto podría deberse, entre varios factores, a la capacidad de desplazamiento de las especies o a los horarios en que se visitaron los sitios. Así mismo, las localidades estudiadas se han visto afectadas por el incremento en los promotores de pérdida de diversidad biológica como es la presencia de ganado y el pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*) (Arriaga et al. 2004; Tinoco-Ojanguren et al. 2013).

Los sitios de refugios van a volverse cada vez más importantes con el paso de los años, tanto para las especies que actualmente los utilizan, como la Tortuga de Sinaloa, como para aquellas especies según las proyecciones de afectación por cambio climático que se han desarrollado (Moulherat et al. 2014; Sinervo et al. 2017). Según dichas proyecciones, especies como la Tortuga de Sinaloa podría incrementar la inversión de horas de actividad en búsqueda de refugios, así como incrementar las horas que permanezca dentro de ellos,

evitando las condiciones del exterior (Sinervo et al. 2010). Esto finalmente puede afectar tanto a las poblaciones de Tortuga de Sinaloa como a aquellas otras especies que dependen de las madrigueras que se mantienen activas y habitables debido a la presencia de las tortugas (Beck & Jennings 2003; Walde et al. 2009, 2015; Whittington-Jones et al. 2011). En comparación con las especies más norteñas del grupo *G. agassizii*, la Tortuga de Sinaloa puede acceder a sitios que han sido documentados como zonas de refugio, los cuales presentan condiciones como la vegetación de tipo selva baja caducifolia, la cantidad de precipitación y el tipo de relieve, que permiten un ambiente más estable y con condiciones de humedad y temperatura más favorable que las del desierto sonoreense, para ser habitado (Sinervo et al. 2017).

IX. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los refugios de tortuga de desierto ofrecen un amortiguamiento de hasta 18 grados en los días de calor más extremo de la temporada de anidación y la presencia de madrigueras en estos ambientes hostiles permite que diversas especies utilicen estos refugios al mismo tiempo que los individuos de Tortuga de Sinaloa o en momentos no coincidentes, facilitando la protección de otras especies del ambiente agreste al exterior de los mismos. La protección y conservación de especies ingenieras del paisaje permite y facilita el mantenimiento de poblaciones de otros grupos de fauna en lugares de climas extremos.

X. LITERATURA CITADA

Agha M, Augustine B, Lovich JE, Delaney D, Sinervo B, Murphy MO, Ennen JR, Briggs JR, Cooper R, Price SJ. 2015. Using motion-sensor camera technology to infer seasonal activity and thermal niche of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Journal of Thermal Biology* **49**:119–126.

Agha M, Lovich JE, Ennen JR, Wilcox E. 2013. Nest-guarding by female agassiz's desert tortoise (*Gopherus agassizii*) at a wind-energy facility near Palm Springs, California. *The Southwestern Naturalist* **58**:254–257.

Andersen MC, Watts JM, Freilich JE, Yool SR, Wakefield GI, McCauley JF, Fahnestock PB. 2000. Regression-tree modelling of desert tortoise habitat in the central Mojave Desert. *Ecological Applications* **10**:890–900.

Arriaga L, Arriaga L, V AEC, V AEC, Moreno E, Moreno E. 2004. Potential Ecological Distribution of Alien Invasive Species and Risk Assessment: a Case Study of Buffel Grass in Arid Regions of Mexico. *Conservation Biology* **18**:1504–1514.

Aubret F, Michniewicz RJ. 2010. Warming up for cold water: Influence of habitat type on thermoregulatory tactics in a semi-aquatic snake. *Amphibia Reptilia* **31**:525–531.

Auffenberg W. 1969. *Tortoise behavior and survival*. Randy McNally, Chicago.

Averill-Murray RC. 2000. Status of sonoran population of desert tortoise in Arizona: an update. Arizona.

Averill-Murray RC, Martin BE, Bailey SJ, Wirt EB. 2002. Activity and behavior of the

sonoran desert tortoise in Arizona. Page in T. R. Van Devender, editor. The Sonoran Desert Tortoise: Natural History, Biology, and Conservation. The University of Arizona Press.

Bailey SJ, Schwalbe CR, Lowe CH. 1995. Hibernaculum use by a population of desert tortoises (*Gopherus agassizii*) in the Sonoran Desert. Journal of Herpetology **29**:361–369.

Barrett SL. 1990. Home range and habitat of the desert tortoise (*Xerobates agassizi*) in the Picacho Mountains of Arizona. Herpetologica **46**:202–206.

Beck DD, Jennings RD. 2003. Habitat use by Gila monsters: the importance of shelters. Herpetological Monographs **17**:111–129.

Berry KH. 1986. Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) Research in California, 1976-1985. Herpetologica **42**:62–67.

Berry KH, Bailey TY, Anderson KM. 2006. Attributes of desert tortoise populations at the National Training Center, Central Mojave Desert, California, USA. Journal of Arid Environments **67**:165–191.

Bjurlin CD, Bissonette J a. 2004. Survival during early life stages of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in the south-central Mojave Desert. Journal of Herpetology **38**:527–535.

Boarman WI. 2002. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*). Page The sensitive plant and animal species of the Western Mojave Desert. U. S. Geological Survey, Western

Ecological Research Center, Sacramento, CA.

Boarman WI. 2003. Managing a subsidized predator population: reducing common raven predation on desert tortoises. *Environmental Management* **32**:205–217.

Booth DT, Astill K. 2001. Incubation temperature, energy expenditure and hatchling size in the green turtle (*Chelonia mydas*), a species with temperature-sensitive sex determination. *Australian Journal of Zoology* **49**:389.

Brito-Castillo L, Crimmins MA, Díaz SC. 2010. CLIMA. Pages 1–500 in F. Molina-Freaner and T. R. Van Devender, editors. *Diversidad Biológica de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Bulova SJ. 1992. Observation on burrow use by captive desert tortoises. Pages 143–150 *The Desert Tortoise Council*.

Bulova SJ. 2002. How temperature, humidity, and burrow selection affect evaporative water loss in desert tortoises. *Journal of Thermal Biology* **27**:175–189.

Búrquez-Montijo A, Miller ME, Martínez-Yrizar A. 2002. Mexican grasslands, thornscrub, and the transformation of the Sonoran Desert by invasive exotic buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). Pages 126–146 *Invasive Exotic Species in the Sonoran Region*.

Bury RB, Marlow RW. 1973. The desert tortoise. *National Parks & Conservation* **47**:9–12.

Card DC et al. 2016. Phylogeographic and population genetic analyses reveal multiple species of *Boa* and independent origins of insular dwarfism. *Molecular Phylogenetics*

and Evolution **102**:104–116. Academic Press.

Castellanos-V AE, Yanes G, Valdez-Zamudio D. 2002. Drought - Tolerant exotic buffel - grass and desertification. Page in B. Tellman, editor. Weeds across borders. Proceedings of a North American Conference, Arizona – Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona.

Castellanos AE, Celaya H, Hinojo C, Ibarra A. 2013. Biodiversity Effects on Ecosystem Function Due to Land Use: The Case of Buffel Savannas in the Sky Islands Seas in the Central Region of Sonora.

CONANP. 2015. Programa de Conservación y Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestres y Acuáticas Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui.

Conway CJ. 2018. Spatial and Temporal Patterns In Population Trends and Burrow Usage of Burrowing Owls In North America. Journal of Raptor Research **52**:129–142. The Raptor Research Foundation, Inc.

Davison JE, Breshears DD, Van Leeuwen WJD, Casady GM. 2011. Remotely sensed vegetation phenology and productivity along a climatic gradient: On the value of incorporating the dimension of woody plant cover. Global Ecology and Biogeography **20**:101–113.

Díaz-hernández V, Marmolejo-valencia A, Merchant-larios H. 2015. Exogenous estradiol alters gonadal growth and timing of temperature sex determination in gonads of sea turtle. Developmental Biology **408**:79–89. Elsevier.

Edwards T, Karl AE, Vaughn M, Rosen PC, Torres CM, Murphy RW. 2016. The desert tortoise trichotomy: Mexico hosts a third, new sister-species of tortoise in the gopherus morafkai–G. agassizii group. ZooKeys **2016**:131–158.

Edwards T, Vaughn M, Rosen PC, Meléndez Torres C, Karl AE, Culver M, Murphy RW. 2015. Shaping species with ephemeral boundaries: The distribution and genetic structure of desert tortoise (*Gopherus morafkai*) in the Sonoran Desert region. Journal of Biogeography **43**:484–497.

Ennen JR, Lovich JE, Meyer KP, Bjurlin C, Arundel TR. 2012. Nesting Ecology of a Population of *Gopherus agassizii* at a Utility-Scale Wind Energy Facility in Southern California. Copeia **2**:222–228.

Entz JW. 2009. Effects of Habitat Quality on Reproduction in Two Georgia Populations of *Gopherus Polyphemus*. Georgia Southern University.

Esque TC, Schwalbe CR, DeFalco LA, B. DR, Hughes TJ. 2003. Effects of desert wildfires on desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and other small vertebrates. The Southwestern Naturalist **48**:103–111.

Eubanks JO, Michener WK, Guyer C. 2003. Patterns of movement and burrow use in a population of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). Herpetologica **59**:311–321.

Feddema JJ, Oleson KW, Bonan GB, Mearns LO, Buja LE, Meehl G a, Washington WM. 2005. The importance of land-cover change in simulating future climates. Pages 1674–1678 Science (New York, N.Y.).

Flores-Villela O, García-Vázquez UO. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. Revista Mexicana de Biodiversidad **85**:467–475.

Fritts TH, Jennings RD. 1994. Distribution, habitat use and status of the desert tortoise in Mexico. Biology of North American tortoises. Fish and Wildlife Research 13:49–56.

Gonzalez-Medrano F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Pages 105–144 Las zonas áridas y semiáridas de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Harless ML, Walde AD, Delaney DK, Pater LL, Hayes WK. 2009. Home Range, Spatial Overlap, and Burrow Use of the Desert Tortoise in the West Mojave Desert. Copeia **2009**:378–389. American Society of Ichthyologists and Herpetologists.

Huey RB, Slatkin M. 1976. Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. The Quarterly Review of Biology **51**:363–384.

Hughes D a., Richard JD. 1974. The nesting of the Pacific ridley turtle *Lepidochelys olivacea* on Playa Nancite, Costa Rica. Marine Biology **24**:97–107.

Hutchison VH, Spriestersbach KK. 1986. Diel and Seasonal Cycles of Activity and Behavioral Thermoregulation in the Salamander *Necturus maculosus*. Copeia **1986**:612. American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH).

IPCC. 2014. Cambio Climático 2014: Informe de síntesis / Resumen para responsables de políticas. Cambio Climático 2014: Informe de síntesis:2–38.

- Jorquera-Fontena E, Orrego-Verdugo R. 2010. Impacto del calentamiento global en la fenología de una variedad de vid cultivada en el sur de Chile. *Agrociencia* **44**:427–435.
- Kinlaw A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments* **41**:127–145.
- Kristan WB, Boarman WI. 2003. Spatial pattern of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology* **84**:2432–2443.
- Lamb JY, Ennen JR, Qualls CP. 2013. Environmental Characteristics of Nest Sites Selected by Gopher Tortoises (*Gopherus polyphemus*) in Southern Mississippi. *Chelonian Conservation and Biology* **12**:227–234.
- Lambin EF, Gibbs HK, Ferreira L, Grau R, Mayaux P, Meyfroidt P, Morton DC, Rudel TK, Gasparri I, Munger J. 2013. Estimating the world’s potentially available cropland using a bottom-up approach. *Global Environmental Change* **23**:892–901. Elsevier Ltd.
- Levien LM, Service UF, Roffers P, Maurizi B, Suero J, Fischer C. 1999. Presented at the American Society of Photogrammetry and Remote Sensing 1999 Annual Conference, Portland, Oregon, May 20, 1999. Society.
- Lewis-Winokur V, Winokur RM. 1995. Incubation temperature affects sexual differentiation, incubation time, and posthatching survival in desert tortoises (*Gopherus agassizi*). *Canadian Journal of Zoology* **73**:2091–2097.

- Licht P, Dawson WR, Shoemaker VH. 1966. Heat Resistance of Some Australian Lizards. *Copeia* **1966**:162–169.
- Lips KR. 1991. Vertebrates associated with tortoise (*Gopherus polyphemus*) burrows in four habitats in south-central Florida.
- López-Castro MC, Carmona R, Nichols WJ. 2004. Nesting characteristics of the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) in Cabo Pulmo, southern Baja California. *Marine Biology* **145**:811–820.
- Lovich J, Agha M, Meulblok M, Meyer K, Ennen J, Loughran C, Madrak S, Bjurlin C. 2012. Climatic variation affects clutch phenology in Agassiz's desert tortoise *Gopherus agassizii*. *Endangered Species Research* **19**:63–74.
- Lovich JE, Agha M, Yackulic CB, Meyer-wilkins K, Bentley-Condit V, Ennen JR, Arundel TR, Austin M. 2014. Nest site characteristics, nesting movements, and lack of long-term nest site fidelity in Agassiz's desert tortoises at a wind energy facility in southern California. *California Fish and Game* **100**:404–416.
- Lovich JE, Ennen JR, Yackulic CB, Meyer-Wilkins K, Agha M, Loughran C, Bjurlin C, Austin M, Madrak S. 2015. Not putting all their eggs in one basket: Bet-hedging despite extraordinary annual reproductive output of desert tortoises. *Biological Journal of the Linnean Society* **115**:399–410.
- Lyson TR, Rubidge BS, Scheyer TM, de Queiroz K, Schachner ER, Smith RMH, Botha-Brink J, Bever GS. 2016. Fossorial Origin of the Turtle Shell. *Current Biology* **26**:1887–1894. Elsevier Ltd.

- Mack JS, Berry KH, Miller DM, Carlson AS. 2015. Factors Affecting the Thermal Environment of Agassiz's Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) Cover Sites in the Central Mojave Desert during Periods of Temperature Extremes. *Journal of Herpetology* **49**:405–414.
- Martella MB, Trumper E, Bellis LM, Renison D, Giordano PF, Bazzano G, Gleiser RM. 2012. Manual de Ecología. Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca (Biología)* **5**:31.
- Martínez-Yrizar A, Felger RS, Búrquez AM. 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. Pages 129–156 *Diversidad Biológica de Sonora*.
- Mautz WJ, Daniels CB, Bennett AF. 1992. Thermal dependence of locomotion and aggression in a xantusiid lizard. *Herpetologica* **48**:271–279.
- McGinnis SM, Voigt WG. 1971. Thermoregulation in the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **40A**:119–126.
- McMaster MK, Downs CT. 2013. Thermal variability in body temperature in an ectotherm: Are cloacal temperatures good indicators of tortoise body temperature? *Journal of Thermal Biology* **38**:163–168. Elsevier.
- Méndez-Barroso L a., Vivoni ER, Watts CJ, Rodríguez JC. 2009. Seasonal and interannual relations between precipitation, surface soil moisture and vegetation dynamics in the North American monsoon region. *Journal of Hydrology* **377**:59–70. Elsevier B.V.
- Merwe J van de, Ibrahim K, Whittier J. 2009. Effects of Nest Depth, Shading, and

Metabolic Heating on Nest Temperatures in Sea Turtle Hatcheries.

[http://dx.doi.org/10.2744/1071-8443\(2006\)5\[210:EONDSA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2744/1071-8443(2006)5[210:EONDSA]2.0.CO;2). Chelonian Research Foundation.

Moulherat S, Delmas V, Slimani T, Hassan E, Mouden E, Louzizi T, Lagarde F, Bonnet X.

2014. How far can a tortoise walk in open habitat before overheating? Implications for conservation. *Journal for Nature Conservation* **22**:186–192. Elsevier GmbH.

Mrosovsky N, Kamel S, Rees AF, Margaritoulis D. 2002. Pivotal temperature for

loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. *Canadian Journal of Zoology* **80**:2118–2124. NRC Research Press Ottawa, Canada.

Mukherjee A, Pilakandy R, Kumara HN, Manchi SS, Bhupathy S. 2017. Burrow

characteristics and its importance in occupancy of burrow dwelling vertebrates in Semiarid area of Keoladeo National Park, Rajasthan, India. *Journal of Arid Environments* **141**:7–15. Elsevier Ltd.

Murphy RW, Berry KH, Edwards T, Leviton AE, Lathrop A, Riedle JD. 2011. The dazed

and confused identity of Agassiz's land tortoise, *Gopherus agassizii* (Testudines, Testudinidae) with the description of a new species, and its consequences for conservation. *ZooKeys* **113**:39–41.

Olofsson H, Ripa J, Jonzén N, Jonze N. 2009. Bet-hedging as an evolutionary game : the

trade-off between egg size and number. *Society*:2963–2969.

Pieau C, Dorizzi M. 2004. Oestrogens and temperature-dependent sex determination in

reptiles: all is in the gonads. *Journal of Endocrinology* **181**:367–377.

- Pike DA. 2006. Movement Patterns, Habitat Use, and Growth of Hatchling Tortoises, *Gopherus polyphemus*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists:68–76.
- Pike DA, Mitchell JC. 2013. Burrow-dwelling ecosystem engineers provide thermal refugia throughout the landscape. *Animal Conservation* **16**:694–703.
- Prieto AAJ, Whitford WG. 1971. Physiological Responses To Temperature in the Horned Lizards *Phrynosom cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia* **1971**:498–504.
- Radzio TA, Cox JA, O'Connor MP. 2017. Behavior and Conspecific Interactions of Nesting Gopher Tortoises (*Gopherus polyphemus*) **12**:373–383.
- Roberson JB, Burge BL, Hayden P. 1989. Nesting observations of free-living desert tortoises (*Gopherus agassizii*) and hatching success of eggs protected from predators. Pages 91–99 in M. W. Trotter, editor. Desert tortoise council. Desert Tortoise Council, Inc., Laughlin, Nevada.
- Rorabaugh JC. 2008. An introduction to the herpetofuna of mainland Sonora, México, with comments on conservation and management. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science* **40**:20–65.
- Rosen PC, Vaughn ML, Cristina M, Torres M, Karl AE, Resendiz RL, Miguel D, Moreno A. 2014. Ecological Observations on Desert Tortoises in Mexico.
- Rostal DC, Wibbels T, Grumbles JS, Lance VA, Spotila JR. 2002. Chronology of sex determination in the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Chelonian Conservation*

and Biology **4**:313–318.

Sinervo B et al. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. Science **328**:894–899.

Sinervo B et al. 2017. Climate Change and Collapsing Thermal Niches of Mexican Endemic Reptiles.

Spotila JR, Standora EA. 1986. Sex Determination in the Desert Tortoise : A Conservative Management Strategy Is Needed **42**:67–72.

Spotila JR, Zimmerman LC, Binckley C a, Grumbles JC, Rostal DCEA. 1994. Effects of incubation conditions on sex determination, hatching succes and growth of hatclings desert tortoises *Gopherus agassizi*. Herpetological Monographs **8**:103–116.

Sullivan BK, Averill-Murray R, Sullivan KO, Sullivan JR, Sullivan EA, Riedle JD. 2014. Winter Activity of the Sonoran Desert Tortoise (*Gopherus morafkai*) in Central Arizona. Chelonian Conservation and Biology **13**:114–119. The Society for the Experimental Analysis of Behavior, Inc. Department of Psychology, Indiana University, Bloomington, Indiana 47405.

Sullivan KO, Kwiatkowski MA, Sullivan BK. 2013. Seasonal Variation in Refuge and Habitat Use in a Population of *Gopherus morafkai* at the Urban—desert Interface in Central Arizona. Page 37 Thirty-Seventh Annual Meeting and Symposium the Desert Tortoise Council.

- Tewksbury JJ, Huey RB, Deutsch C, Garland T. 2008. Putting the heat on lizards :
Climate , physiology and climate impacts across latitude. *Science* **320**:1–6.
- Thompson MB. 1988. Nest Temperatures in the Pleurodiran Turtle, *Emydura macquarii*.
Copeia **1988**:996.
- Tinoco-Ojanguren C, Díaz A, Martínez J, Molina-Freaner F. 2013. Species diversity and
regeneration of native species in *Pennisetum ciliare* (buffelgrass) pastures from the
thornscrub of Sonora, México. *Journal of Arid Environments* **97**:26–37. Elsevier Ltd.
- Van Devender TR. 2002. The Sonoran Desert tortoise : natural history, biology, and
conservation. University of Arizona Press.
- Van Devender TR, Felger RS, Búrquez AM. 1997. Exotic Plants in the Sonoran Desert
Region , Arizona and Sonora. California Exotic Pest Plant Council Symposium
Proceedings:1–6.
- Van Devender TR, Sanders AC, Wilson RK, Meyer S. 2000. Vegetation, flora and seasons
of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora. Page 259 in
R. H. Robichaux and D. A. Yetman, editors. *The Tropical Deciduous Forest of
Alamos. Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*, 1st edition. The
University of Arizona Press, Arizona, Estados Unidos.
- Vitousek PM, Mooney H a, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human Domination of Earth 's
Ecosystems. *Science* **277**:494–499.
- Vogt RC, Flores-Villela O. 1992. Effects of incubation temperature on sex determination

- in a community of neotropical freshwater turtles in southern Mexico. *Herpetologica* **48**:265–270.
- Walde AD, Currylow A, Walde AM. 2015. Discovery of a new burrow associate of the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*), the Long-nosed Leopard Lizard (*Gambelia wislizenii*). *Herpetology Notes* **8**:107–109.
- Walde AD, Walde AM, Delaney DK, Pater LL. 2009. Burrows of desert tortoises (*Gopherus agassizii*) as thermal refugia for horned larks (*Eremophila alpestris*) in the mojave desert. *The Southwestern Naturalist* **54**:375–381.
- Whittington-Jones GM, Bernard RTF, Parker DM. 2011. Aardvark burrows: a potential resource for animals in arid and semi-arid environments. *African Zoology* **46**:362–370.
- Wilson DS, Morafka DJ, Tracy CR, Nagy KA. 1999. Winter Activity of Juvenile Desert Tortoises (*Gopherus agassizii*) in the Mojave Desert. *Journal of Herpetology* **33**:496–501.
- Zimmerman LC, O'Connor MP, Bulova SJ, Spotila JR, Kemp SJ, Salice CJ. 1994. Thermal ecology of desert tortoises in the eastern Mojave Desert: seasonal patterns of operative and body temperatures, and microhabitat utilization. *Herpetological Monographs* **8**:45.
- Zimmerman LC, O'Connor MP, Kemp SJ, Spotila JR. 1992. Thermoregulation by Desert Tortoises (*Gopherus agassizii*) at the Desert Tortoise Conservation Center, Las Vegas, Nevada: Preliminary Results. Pages 103–111 *The Desert Tortoise Council*.

