

Estudios Sobre la Biología y Conservación de Tortugas de México

Coordinador
Rodrigo Macip-Ríos





ESTUDIOS SOBRE LA BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE TORTUGAS DE MÉXICO

Primera edición: 2 de septiembre de 2024

D.R. © 2024, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.
Instituto de Biología, Circuito exterior
Copilco-Universidad, 04360 Coyoacán
Ciudad de México

D.R. © 2024, S y G editores
Cuapinol 52, Pedregal de Sto. Domingo
Coyoacán 04369, Ciudad de México
sygeditorespress@gmail.com

ISBN 978-607-26526-0-6

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Diseño de portada: Antonio Hernández Gómez
Formación: Rosa Alicia Castillo Jaén
Edición y revisión: Arturo Sánchez y Gándara / S y G editores

Hecho en México / Made in Mexico

Contenido

Prefacio	4
Prólogo	5
I. Diversidad de tortugas de México: retos y oportunidades de investigación	
Rodrigo Macip-Ríos	7
II. Estructura y tamaño poblacional de <i>Kinosternon scorpioides abaxillare</i> en un sistema lagunar en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México	
Luis Antonio Muñoz Alonso, María del Carmen Juárez Hernández, Alondra Berenice González Navarro, Marina Alba Chau Cortez y Jorge Nieblas Camacho	19
III. Temperaturas operativas para la tortuga <i>Gopherus evgoodei</i> en un bosque tropical caducifolio al sur de Sonora	
Rafael Alejandro Lara-Reséndiz	35
IV. Estudios sobre la Ecología de <i>Rhinoclemmys rubida</i>	47
Taggert G. Butterfield, Alejandra Monsiváis-Molina, José Garrido, Nicholas DeHollander, Cameron Cupp, Jessica Luna, Eduardo Reyes-Grajales, Rodrigo Macip-Ríos y Daniel D. Beck	
V. Evaluación del estado poblacional de <i>Kinosternon oaxacae</i> en la Costa de Oaxaca	
Alma G. Vázquez-Gómez e Ivette Enriquez Mercado	71
VI. Madrigueras de la tortuga de Sinaloa, un refugio distinto	
Fabiola J. Gandarilla-Aizpuro y Fausto R. Méndez-De la Cruz	91
VII. Variaciones de los parámetros reproductivos de <i>Dermatemys mawii</i> en condiciones de manejo ex situ	
Claudia Elena Zenteno Ruiz, Casiano Alberto Méndez Sánchez, José David Peregrino Reyes, Diana Ivette Triana Ramírez y Gustavo Enrique Luna de la Cruz	103
VIII. Las tortugas dulceacuícolas y terrestres en la genética del paisaje	
Xochiquetzal Cortés Rodríguez y Ella Vázquez Domínguez	123

PREFACIO

La publicación de *Estudios sobre la biología y conservación de tortugas de México* responde a la necesidad de visibilizar la relevancia de la biología y conservación de las tortugas de México. Grupo taxonómico poco estudiado en y desde el territorio nacional, debido a que la mayor parte de las investigaciones que conocemos hoy en día han sido realizadas por investigadores extranjeros que radican fuera del país.

Aunque históricamente se le ha prestado poca atención a su estudio a nivel nacional, eso no significa que no se hayan realizado investigaciones al respecto. Este volumen rescata parte del conocimiento sobre la biología y conservación de tortugas de México realizada por investigadores nacionales, con la pretensión de alentar la publicación de trabajos que están en curso o que aún no han sido publicados, para engrosar el corpus científico sobre este importante grupo a nivel regional y nacional.

La Sociedad Herpetológica Mexicana junto con la Revista Latinoamericana de Herpetología lanzaron una convocatoria en 2019 para la publicación de un libro sobre temas relevantes sobre la herpetofauna de México. Como respuesta a dicha convocatoria se conforma la edición y publicación de este volumen, reconociendo el esfuerzo de la Sociedad Herpetológica Mexicana, en el fomento, difusión y divulgación de la investigación en anfibios y reptiles de México y desde México.

En la elaboración de este volumen se involucraron numerosos colaboradores, tanto mexicanos como extranjeros, quienes acordaron llevar a cabo sus investigaciones con especies mexicanas. Además, en todos los casos, los líderes de las investigaciones están fincados y desarrollan su carrera académica en México. Por diferentes razones, algunas contribuciones originalmente planeadas no llegaron para su publicación, es por ello que el volumen no contempla a todos los estudiosos de las tortugas en México, sin embargo, abre la puerta a nuevas ediciones o actualizaciones.

Invaluable ha sido la participación del doctor Oscar Flores Villela, con su propuesta de revisores, revisión de materiales y edición, así como de la doctora Leticia Ochoa Ochoa, editora en jefe de la *Revista Latinoamericana de Herpetología*, por su participación en la corrección de estilo y en la edición técnica del volumen.

Los capítulos de este libro fueron dictaminados por al menos dos revisores, agradecemos la revisión a las siguientes personas: Claudia P. Ceballos Fonseca, Fabio Germán Cupul Magaña, Germán Forero Medina, Gracia González Porter, Jennifer S. del Río García, Marco Antonio López Luna, Saúl López Alcaide, Vivian P. Páez, Julián Andrés Velasco Vinasco, Oscar Flores Villela, Leticia Margarita Ochoa Ochoa, John Carr, Bruce Bury, David Germano, Rogelio Cedeño y Rene Calderón Mandujano.

El doctor John B. Iverson, gran entusiasta del proyecto, contribuyó generosamente con el prólogo.

Finalmente, quiero mencionar que mucho del trabajo de revisión y edición se llevó a cabo durante el confinamiento sanitario por pandemia entre 2020 y 2021, por lo cual agradezco a mi entidad académica, la Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, UNAM, por las facilidades otorgadas para llevar a cabo el trabajo a distancia. De la misma manera, me gustaría agradecer la paciencia y trabajo de todos los colaboradores de este volumen, quienes en plena emergencia sanitaria contestaron correos electrónicos y trabajaron en las correcciones de sus manuscritos. Espero que este volumen sea útil para todos los interesados en herpetología de México, así como de la biología y conservación de tortugas.

Rodrigo Macip-Ríos
Morelia, Michoacán, 2021

PRÓLOGO

La riqueza de especies de tortugas terrestres y de agua dulce en México sólo es superada por la de los Estados Unidos de América, aun cuando la superficie terrestre de México es menor a la cuarta parte del área de la Unión Americana. Cerca de la mitad de las especies de tortugas (no marinas) de México son endémicas. Sorpresivamente y a pesar de esta gran diversidad, aún sabemos poco sobre la biología y conservación de las tortugas de México. Macip-Ríos *et al.* (2015) estimaron que de la mitad de las tortugas continentales de México no existe información sobre su historia natural. Aunado a esto, la diversidad conocida de tortugas en México puede aún ser incompleta, dado que en la última década cuatro especies (tres endémicas) han sido descritas y otros cinco taxa se han elevado de subespecies a especies en el mismo tiempo (TTWG, 2021).

Desafortunadamente, la lenta acumulación de conocimiento sobre las tortugas de México limita nuestra posibilidad de evaluar su estado de conservación y protegerlas adecuadamente. Esto es un problema relevante, el cual se ha acentuado con el incremento del 30% de la población de México (ahora cerca de 128 millones de habitantes) en los últimos 20 años, lo cual, asociado con la modificación del hábitat y la explotación de la vida silvestre, constituyen graves amenazas para la fauna del país. Para el caso de las tortugas, cerca de un tercio de las tortugas de México presentan un nivel de amenaza, habiéndose extinguido una especie endémica; como ejemplo de esta problemática están los dos decomisos de animales extraídos del medio silvestre en México durante el año 2020. De estos organismos, aproximadamente 30,000 ejemplares fueron tortugas de agua dulce. La mayoría murió poco tiempo después de ser confiscadas (PROFEPA, 2020; *Excélsior*, 2020).

Los hechos antes narrados hablan de la necesidad inmediata de concentrar estudios de campo y laboratorio en las tortugas de México. De esta forma será posible entender su biología y protegerlas adecuadamente. Es por ello que este compendio de nuevos estudios sobre tortugas es particularmente oportuno, ya que, atrae la atención sobre un grupo de fauna poco estudiado y apreciado en México.

El volumen que a continuación se presenta empieza con un artículo que recorre los retos del estudio de tortugas en México, así como las muchas oportunidades de investigación que existen; en los siguientes siete capítulos, cada uno de ellos se enfoca en la historia natural de algunas de las especies menos estudiadas en México. El capítulo final evalúa los estudios de genética de paisaje y su potencial en la conservación de la historia genética de las tortugas de México. Cada una de estas contribuciones provee evidencia para la ya desesperada necesidad de realizar más trabajo profesional en las tortugas de México, así como las prometedoras oportunidades de investigación que existen para el estudio de este grupo de reptiles.

Me gustaría felicitar de corazón a todos los autores por estas nuevas contribuciones al conocimiento de las tortugas de México.

John B. Iverson
Earlham College, Indiana

LITERATURA CITADA

- Excelsior*. 2020. Estos son los animales rescatados tras decomiso histórico en Iztapalapa. <https://www.excelsior.com.mx/comunidad/estos-son-los-animales-rescatados-tras-decomiso-historico-en-iztapalapa/1419311>. [Consultado el 5 de enero del 2021]
- Macip-Ríos, R., Ontiveros, R., López-Alcaide, S., & G. Casas-Andreu. 2015. The conservation status of the freshwater and terrestrial turtles of Mexico: a critical review of biodiversity conservation strategies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:1048-1057.
- Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA). 2020. Profepa asegura precautoriamente más de 15 mil tortugas que pretendían exportarse de manera ilegal a China. <https://www.gob.mx/profepa/prensa/profepa-asegura-precautoriamente-mas-de-15-mil-tortugas-que-pretendian-exportarse-de-manera-ilegal-a-china?idiom=es>. [Consultado el 5 de enero del 2021]
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group, Rhodin, A.G.J., J.B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H.B. Shaffer, & P.P. van Dijk). 2021. Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (9th Ed.). *Chelonian Research Monographs* 8:1-486.



I. Diversidad de tortugas de México: retos y oportunidades de investigación

Rodrigo Macip-Ríos¹

¹Laboratorio de Ecología Evolutiva. Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, 58341, México.

*Correspondencia: rmacip@enesmorelia.unam.mx

Resumen. México es el segundo país más diverso en especies de tortugas en el mundo, más de la mitad de estas son endémicas, incluso con distribuciones restringidas a una sola localidad. Pese a que se ha reportado a las tortugas como el grupo de vertebrados más amenazado en el mundo, la investigación en México sobre estos reptiles sigue siendo limitada, sin embargo, eso permite numerosas oportunidades de investigación, desde estudios de taxonomía alfa, hasta pruebas de hipótesis en estudios ecológicos, evolutivos y funcionales. Las tortugas de México son un grupo muy importante en términos de los servicios ambientales que proveen, así como su función en el ecosistema. La investigación en este grupo de reptiles es fundamental para asegurar su conservación, no obstante, es necesario que se identifique y coordine al grupo de investigadores que trabajan con tortugas para dirigir los esfuerzos hacia las especies prioritarias, utilizando métodos estandarizados y bajo el marco de la legislación ambiental mexicana.

Palabras clave: especies crípticas, genética de poblaciones, microendemismo, taxonomía.

Abstract. México is the second richest country of turtle species. More than half of the species are endemic, with several species restrained to only one locality. Turtles have been considered the most threatened vertebrate group, however scientific research on Mexican turtles still limited, nevertheless, a lot of opportunities emerge to research on basic taxonomy and hypothesis testing in ecological, functional, or/and evolutionary studies. Mexican turtles are a very important group of reptiles, providing several environmental services and an important source of direct resources for local people. Research on this group of reptiles is crucial to assure their conservation, however it is necessary to identify and coordinate efforts through the priority species, for that, standardized methods and follow Mexican environmental law and procedures should be considered by all turtle research community.

Key words: cryptic species, population genetics, microendemism, taxonomy.



MÉXICO es el segundo país con mayor riqueza de reptiles en el mundo (Flores-Villela & García-Vázquez, 2013), por lo tanto, no raro, aunque sí sorprendente para muchos, que ocupe el segundo lugar en riqueza de especies tortugas (incluyendo las especies marinas) (TWWG, 2017). Si consideramos sólo hasta nivel de especie, la diversidad de tortugas de México (incluyendo las siete especies marinas –se incluye a *Chelonia agassizii* porque el Gobierno de México reconoce siete especies, PROFEPA, 2021) asciende a 52 especies, siendo superado sólo por los Estados Unidos de América (62). Al considerar las subespecies, la riqueza de tortugas mexicanas alcanza 68 taxones (Tabla 1), siendo sólo superado de nuevo por los Estados Unidos de América. Juntos, como una parte muy importante de Norteamérica, México y Estados Unidos forman un bloque sumamente relevante en cuanto riqueza de especies de tortugas, ya que, comparten hasta 12 especies en los 3144 km kilómetros de línea fronteriza, donde existen fenómenos de linajes microendémicos como *K. sonoriense longimeforale* en la cuenca del río Sonoytia (Iverson, 1981).

Las familias de tortugas de agua dulce o terrestre más diversa de México es Kinosternidae con 19 especies (11 subespecies), seguida por Emydidae con 13 especies (16 subespecies), mientras que otras familias como Testudinidae (cuatro especies) y Geoemydidae (tres especies y cinco subespecies) tienen pocos representantes en comparación de otras regiones del mundo (TWWG, 2017). Las familias menos diversas de tortugas dulceaúcolas y terrestres son Trionychidae con dos taxones y Dermatemydidae con una especie.

Tal como en otros grupos de vertebrados no voladores, el endemismo en las especies de tortugas

mexicanas es muy alto. De la riqueza total de especies que habitan en México, un total de 37 taxones son endémicos, lo que representa el 54% (60% si sólo se toman en cuenta las tortugas dulceaúcolas y terrestres) de toda la riqueza de tortugas del país (Macip-Ríos *et al.*, 2015). De nuevo, este dato no es sorprendente para los herpetólogos, sin embargo, contrasta con el limitado conocimiento que existe sobre las tortugas de México. Para el biólogo de campo promedio, las tortugas en México están limitadas a cuerpos de agua del sureste o bien a encuentros esporádicos durante el trabajo de campo. Las tortugas son un grupo que ha sido relativamente poco estudiado por los herpetólogos mexicanos y, por lo general, la mayoría de los inventarios herpetofaunísticos reportan pocos individuos de tortugas en sus resultados (Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005; Castro-Franco & Bustos-Zagal, 2006; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009; entre otros), inclusive en regiones del país donde son relativamente diversas y abundantes (Calderón-Mandujano, 2005).

El estudio profesional de las tortugas en México, al igual que otros grupos herpetofaunísticos, se puede trazar desde los trabajos de Dugès (Flores-Villela *et al.*, 2019), en algunas observaciones de Gadow (Gadow, 2011), así como de los estudios de Edward Taylor (Smith & Taylor, 1996) y los Smith a mediados del siglo XX (Smith & Smith, 1979). Entre otros esfuerzos, se incluye también la documentación y descripción de nuevos taxones (Hartweg, 1934; Schmidt & Owens, 1944; Glass & Hartweg, 1951), lo cual sentó las bases para que otra generación de herpetólogos americanos exploraran en México en busca de nuevas especies, datos ecológicos y otro tipo de estudios. Fue en la segunda mitad del siglo XX cuando

Tabla 1. Diversidad taxonómica de las tortugas de México.

Se incluyen las especies marinas.

Modificado de Macip-Ríos *et al.* (2015).

Categorías taxonómicas	Riqueza	Endemismo
Familias	9	0
Género	19	1
Especies y subespecies	68	37

se iniciaron otros tipos de estudio sobre tortugas de México, los cuales fueron conducidos por John Legler, David Morfka, así como por James Berry, John B. Iverson y Richard C. Vogt, este último radicándose en México durante las décadas de 1980 y 1990, generando una escuela de estudiosos de la biología de las tortugas dulceacuícolas (Guzmán-Guzmán & Vogt, 1988; Morales-Verdeja & Vogt, 1997).

Comparado con la cantidad de científicos y naturalistas dedicados al estudio de otros grupos de reptiles, las tortugas siguen estando poco estudiadas, quizá por que no tienen altos valores de diversidad local (alfa), por la idea de que son organismos poco susceptibles para estudios poblacionales o funcionales, o por que a pesar de ser abundantes en la naturaleza, no son organismos conspicuos o tienen una distribución fragmentada a lo largo del país. También es posible que sus poblaciones hayan sido diezgadas por el consumo humano a lo largo de siglos (Lovich *et al.*, 2018; Stanford *et al.*, 2020).

Las tortugas de México están distribuidas por todo el territorio nacional, incluso en las islas oceánicas (Casa-Andreu, 1992). Como ya se mencionó, el endemismo y el microendemismo es una de las características más importantes de la riqueza de tortugas de México (Ippi & Flores, 2001; Ennen *et al.*, 2020). Existen taxones limitados a una sola cuenca o cuerpo de agua (Iverson, 1981). Algunas otras están en áreas confinadas y bajo niveles de amenaza como pocas especies en el mundo, por ejemplo: *Kinosternon hirtipes hirtipes* del Valle de México, la que no se ha reportado en literatura científica en varias décadas; *Terrapene coahuila* de Cuatrociénegas, una especie limitada sólo a ese valle y que enfrenta severos problemas de conservación; *Kinosternon vogti* y *Kinosternon cora* que han sido recientemente descubiertas y descritas (López-Luna *et al.*, 2018; Loc-Barragán *et al.*, 2020) y están limitadas al “área” de Puerto Vallarta como localidad tipo y al sur de Sinaloa, respectivamente. Ejemplos como estos se pueden documentar cuando se estudia la distribución y endemismo de las tortugas. Macip-Ríos *et al.* (2015) mencionan que existen numerosos taxones (*Kinosternon oaxacae*, *K. alamosae*, *Trachemys n. nebulosa*, *T. n. hiltoni*, *Terrapene n. nelsoni* y *T. n. klauberi*) con una distribución limitada y nula información sobre su historia natural.

Es el sureste de México donde se concentra la mayor diversidad taxonómica y dónde se encuentra

el mayor número especies por área (Iverson, 1992). Estados como Tabasco (9 especies), Campeche (11 especies), Veracruz (13 especies), y Chiapas (13 especies) concentran una alta diversidad, además, Ippi y Flores (2001) reconocen a la parte sur de la Península de Yucatán y las tierras bajas del Golfo de México como una zona de importante endemismo.

El objetivo de este capítulo es indagar sobre los retos y las oportunidades de investigación en la biología de tortugas de México. En este grupo de reptiles existen buenas oportunidades para contestar preguntas relevantes sobre la ecología, evolución, fisiología, entre otros temas; además, el conocimiento sobre su diversidad taxonómica es aún incompleto, habiendo espacio para la descripción de nuevas especies. A lo largo de este capítulo intentaré describir los problemas básicos de conservación de las tortugas en México, así como la perspectiva para programas de conservación y proponer algunas directrices y prioridades para la investigación en este grupo de reptiles. La estructura de este capítulo, más allá de seguir una estructura monográfica o de reporte científico, tiene como finalidad ser la introducción a este volumen, el cual está pensado para difundir el trabajo realizado en estudios biológicos o de conservación y manejo de las tortugas (no marinas) de México y desde México.

PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN

Las tortugas son un grupo particularmente longevo de reptiles. De hecho, se han considerado como el paragon de la longevidad (Gibbons, 1987). Sin embargo, la longevidad de las tortugas también está relacionada con sus problemas de conservación, ya que, al presentar tiempos generacionales muy largos dificulta la recuperación de sus poblaciones, ya que, la madurez sexual en muchas especies se alcanza después de varios años. Al igual que otros grupos de vertebrados, las tortugas tienen como principales amenazas la pérdida y la degradación del hábitat, la sobreexplotación, la especies exóticas o invasoras y los depredadores subsidiados (Mitchell & Klemens, 2000). De hecho, entre los reptiles, las tortugas se encuentran como el linaje más amenazado (Böhm *et al.*, 2013). Dentro de las tortugas, algunos linajes presentan problemas más severos de conservación que otros (Rhodin *et al.*, 2018). Recientemente se ha publicado una lista

donde se encuentran las 25 (+ 40) especies más amenazadas en el mundo (Stanford *et al.*, 2018). Dentro de esta lista se encuentran sólo tres especies que se distribuyen en México: *Dermatemys mawii*, *Terrapene coahuila* y *Gopherus flavomarginatus*. No obstante, en una publicación anterior, Macip-Ríos *et al.* (2015) puntualizaron las discrepancias entre las listas internacionales como la Lista Roja de la IUCN, el nivel de protección del Gobierno Federal y el escaso conocimiento sobre los taxones que se distribuyen en México. En la Tabla 2 se muestra una lista de todas las especies de tortugas distribuidas en México y su categoría de protección (Modificado y actualizado de Macip-Ríos *et al.*, 2015).

Para México, uno de los principales problemas de conservación que enfrentan las tortugas es el reducido conocimiento que existe sobre su biología básica, incluso sobre la diversidad taxonómica real, con excepción de algunos esfuerzos locales como el de Cázares (2015), o bien esfuerzos de gran envergadura como el Legler y Vogt (2013), así como el escaso vínculo entre la actualización en la taxonomía y sistemática de las tortugas mexicanas y el nivel de protección por parte de las autoridades mexicanas (Macip-Ríos *et al.*, 2015). Si se consultan las fuentes oficiales, como el Sistema Nacional de Biodiversidad (SNIB) de CONABIO, la NOM-059-SEMARNAT-2010 (lista de especies protegidas por el Gobierno Mexicano) o alguna otra fuente que cubra a la mayoría de las tortugas de México como el trabajo de Ernst y Barbour (1989) o el extenso volumen publicado por Legler y Vogt (2013), destacan las discrepancias taxonómicas entre los listados de tortugas. Esto limita los esfuerzos de conservación, ya que, la autoridad facultada para establecer categorías de protección y políticas de conservación, no necesariamente está informada de la diversidad taxonómica más reciente, ni consulta a la autoridad científica competente. Esfuerzos como el Grupo de Especialistas en Tortugas Terrestres y de Agua Dulce de la UICN (IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialists Group), quienes publican una lista anotada cada cierto tiempo, o bien como The Reptile Database de Uetz *et al.* (2020), quienes actualizan los nombres reconocidos y las sinonimias de especies de reptiles pueden representar un punto de partida interesante.

Como consecuencia de lo imperfecto, o más bien, limitado del conocimiento sobre la diversidad

taxonómica de las tortugas de México, hoy en día se siguen describiendo especies nuevas (Murphy *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2016; López-Luna *et al.*, 2018; Loc-Barragán *et al.*, 2020) o esclareciendo las relaciones entre linajes poco estudiados (Iverson *et al.*, 2013). No es descabellado pensar que en los siguientes años se puedan descubrir nuevas especies, ya sean crípticas, o completamente nuevas para la ciencia, por otro lado, cabe destacar que especies como: *Kinosternon creaseri*, *K. durangoense*, *K. chimalhuaca*, *Trachemys nebulosa* y algunas subspecies de *T. venusta* no presentan ningún tipo de protección a pesar de tener distribuciones restringidas o muy pequeñas, lo cual refleja el limitado vínculo entre el la autoridad competente y la información disponible.

Al igual que otros grupos de vertebrados, las tortugas enfrentan problemas específicos de conservación como son el tráfico de especies. Recientemente se documentó un decomiso de 15, 000 tortugas en el Aeropuerto Internacional de la Ciudad de México (PROFEPA, 2020), dentro de las cuales se identificaron organismos de los géneros *Kinosternon*, *Staurotypus*, *Trachemys* y *Caludius angustatus*. Las estadísticas sobre el número y especies que se trafican de México son escasas o inexistentes, no obstante, de manera anecdótica es común tener información sobre decomisos, oferta de animales en las redes sociales, colecciones privadas, así como la presencia de fotografías y listas de coleccionistas en Europa y Estados Unidos. El mismo tráfico o venta de tortugas para el mercado de mascotas también ha generado la presencia de especies exóticas en varios cuerpos de agua del país. Es común ver *Trachemys scripta* en Xochimilco y en algunos otros cuerpos de agua en el sur y centro de Mexico.

La sobrexplotación de tortugas de México se consideraba limitada hacia las especies de uso comercial o de consumo humano. Estas son generalmente las tortugas de tamaño mediano o grande en el sureste de México (Ocampo-González *et al.*, 2018). *Dermatemys mawii* ha sido explotada hasta el punto de la extinción local, lo mismo que otras especies pequeñas y medianas como *Claudius angustatus*, *Staurotypus triporcatus* y *Chelydra rossignonii* (Beauregard-Solis *et al.*, 2010), principalmente en las costas de Tabasco y Veracruz. Sin embargo, la captura accidental es un verdadero problema para las especies pequeñas. En Michoacán y Jalisco se ha “pescado” de manera acci-

Tabla 2. Tortugas de agua dulce y terrestres de México (no se incluyen especies marinas) y su nivel de protección nacional, categoría de riesgo por la Lista Roja de la IUCN y CITES. Top 24+40-TFTSG es una lista de las 25 tortugas más amenazadas +40 especies extra en el mundo. MER = Método de Evaluación de Riesgo (SEMARNAT). Información actualizada de Macip-Ríos *et al.* (2015)

Taxa	Endemismo	NOM-059	Lista Roja (IUCN)	CITES	CONABIO, Top 25+40-TFTSG, comentarios
<i>Actinemys pallida</i>	N		Vulnerable A1cd		
<i>Apalone atra</i>	E	P	Critically Endangered A2abd+2c		
<i>Apalone spinifera emoryi</i>	N	Pr	Least Concern		
<i>Chelydra rossignonii</i>	N		Vulnerable A2d		
<i>Chrysemys picta bellii</i>	N	A	Least Concern		MER
<i>Claudius angustatus</i>	E	P	Near threatened		
<i>Dermatemys mawii</i>	N	P	Critically Endangered A2abd+4d	II	Prioridad para CONABIO, Top 25
<i>Gopherus berlandieri</i>	N	A	Least concern	II	Prioridad para CONABIO
<i>Gopherus evgoodei</i>	E		Vulnerable A2ce		
<i>Gopherus flavomarginatus</i>	N	P	Critically Endangered A2bcd	I	Prioridad para CONABIO, + 40
<i>Gopherus morafkai</i>	N				
<i>Kinosternon abaxilare</i>	E	Pr			
<i>Kinosternon acutum</i>	E	Pr	Near threatened		
<i>Kinosternon alamosae</i>	E	Pr	Data deficient		
<i>Kinosternon stejnegeri (arizonense)</i>	N		Least Concern		
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	E		Least Concern		
<i>Kinosternon creaseri</i>	E		Least Concern		
<i>Kinosternon durangoense</i>	E		Data deficient		
<i>Kinosternon flavescens</i>	N		Least Concern		
<i>Kinosternon herrerai</i>	E	Pr	Near Threatened		
<i>Kinosternon hirtipes chapalense</i>	E	Pr	Least Concern		
<i>Kinosternon h. hirtipes</i>	N	Pr	Least Concern		
<i>Kinosternon h. magdalense</i>	E	Pr	Least Concern		
<i>Kinosternon h. megacephalum</i>	E	Pr	Extinct		
<i>Kinosternon h. murrayi</i>	E	Pr	Least Concern		
<i>Kinosternon h. tarascense</i>	E	Pr	Least Concern		
<i>Kinosternon integrum</i>	E	Pr	Least Concern		

ESTUDIOS SOBRE LA BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE TORTUGAS DE MÉXICO

<i>Kinosternon leucostomum leucostomum</i>	N	Pr			
<i>Kinosternon oaxacae</i>	E	Pr	Data deficient		
<i>Kinosternon scoriooides cruentatum</i>	E	Pr			
<i>Kinosternon sonoriense longifemorale</i>	N	P	Near Threatened		MER
<i>Kinosternon s. sonoriense</i>	N		Near Threatened		
<i>Kinosternon vogti</i>	E				
<i>Kinosternon cora.</i>	E				
<i>Pseudemys gorzugi gorzugi</i>	N	A	Near Threatened		MER
<i>Rhinoclemmys areolata</i>	N	A	Near Threatened		
<i>Rhinoclemmys pulcherrima incisa</i>	N	A			
<i>Rhinoclemmys p. purlquerrima</i>	E	A			
<i>Rhinoclemmys p. rogerbarbouri</i>	E	A			
<i>Rhinoclemmys rubida perixantha</i>	E	Pr	Near Threatened		
<i>Rhinoclemmys rubida rubida</i>	E	Pr	Near Threatened		
<i>Staurotypus triporcatus</i>	N	A	Lower Risk/near threatened		
<i>Staurotypus salvinii</i>	N	Pr	Lower Risk/near threatened		
<i>Sternotherus odoratus</i>	N		Least Concern		
<i>Terrapene mexicana</i>	E	Pr	Vulnerable A1acde+2cde	II	
<i>Terrapene m. yucatanana</i>	E	Pr	Vulnerable A1acde+2cde	II	
<i>Terrapene coahuila</i>	E	A	Endangered A2c+4c; B1ab(i,ii,iii,iv,v)+2b(i,ii,iii,iv,v)	I/w	40
<i>Terrapene nelsoni nelsoni</i>	E	Pr	Data deficient	II	
<i>Terrapene n. klauberi</i>	E	Pr	Data deficient	II	
<i>Terrapene ornata luteola</i>	N	Pr	Near Threatened	II	
<i>Trachemys gaigeae gaigeae</i>	N		Vulnerable A2ce+4ce		
<i>Trachemys gaigeae hartwegi</i>	E		Vulnerable A2ce+4ce		
<i>Trachemys grayi</i>	N				
<i>Trachemys nebulosa hiltoni</i>	E				
<i>Trachemys n. nebulosa</i>	E				
<i>Trachemys ornata</i>	E		Vulnerable B1ab(iii)+2ab(iii)		
<i>Trachemys taylori</i>	E		Endangered A4e; B1ab(iii,v)+2a-b(iii,v)		
<i>Trachemys venusta cataspila</i>	E				
<i>Trachemys v. iversoni</i>	E				
<i>Trachemys v. venusta</i>	N				
<i>Trachemys yaquia</i>	E		Vulnerable B1ab(iii)+2ab(iii)		

dental a *Kinosternon hirtipes* por décadas, esto debido a las artes de pesca (redes agalleras) utilizadas en los lagos de las cuencas endorreicas del centro de México (Macip-Ríos *et al.*, 2021). Las tortugas terrestres del género *Gopherus* también presentan amenazas por la sobreexplotación para el mercado de mascotas, sin embargo, recientemente se documentó que especies del género *Kinosternon* también son explotadas con fines comerciales (PROFEFA, 2020). No obstante, sin lugar a dudas, el mayor problema de conservación de las tortugas de México es la reducción, fragmentación y deterioro de su hábitat. La mayoría de los cuerpos de agua superficiales de México presentan algún grado de contaminación, algunas de las cuencas de México son prácticamente inhabitables como la del río Lerma (Sedeño-Díaz *et al.*, 2007), otras están altamente modificadas o bien se han perdido por completo. El caso mediático más reconocido sobre el efecto de la pérdida del hábitat en tortugas mexicanas es el del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, donde la reducción de los humedales compromete a tres especies microendémicas (*Terrapene coahuila*, *Apalone ater* y *Trachemys taylori*) (McGaugh, 2012). No obstante, otras regiones del país menos mediatizadas como Puerto Vallarta (*Kinosternon vogti*), Chapala (*Kinosternon hirtipes chapalense*) y el Valle de México (*Kinosternon hirtipes hirtipes*) también enfrentan la potencial pérdida de sus especies endémicas.

OPORTUNIDADES DE INVESTIGACIÓN CON LAS TORTUGAS DE MÉXICO

Las tortugas de México son en sí una oportunidad de investigación formidable para los estudiosos de la conservación, así como para quienes diseñan y ejecutan programas de conservación, ya sea desde agencias internacionales o bien desde las instancias gubernamentales. Este grupo de reptiles ha sido poco visibilizado, a pesar de ser un grupo altamente carismático. Lo cual contrasta con las tortugas marinas, las cuales, a pesar de ser sólo seis (aunque el Gobierno de México reconoce siete; PROFEPA, 2021) especies las que anidan en México (con una distribución global), los recursos y la atención hacia las tortugas de agua dulce y terrestres no son siquiera comparables a los que se dedican a las especies marinas. La conserva-

ción de la biodiversidad se basa en tres ejes básicos: la parte científica o de datos duros, el soporte social (mediático y el involucramiento de los actores locales) y el soporte político (del estado) (Primack, 2012). La conservación de tortugas en México ha fallado en estos tres ejes, los cuales deben ser abordados por cada uno de sus especialistas.

Otra área de oportunidad de investigación para la biología de tortugas de México es la taxonomía y sistemática. Todavía en el año 2020, con la disponibilidad de herramientas de secuenciación masiva y análisis bioinformáticos, era necesario llevar a cabo trabajos de taxonomía alfa y estudiar las relaciones filogenéticas de muchas de las especies que habitan en México. Como ya se mencionó, en los últimos diez años se han descrito cuando menos cuatro especies nuevas para México (Murphy *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2016; López-Luna *et al.*, 2018; Loc-Barragán *et al.*, 2020), dos de ellas endémicas, con el potencial de describir otras o identificar especies crípticas en taxa ampliamente distribuidos. Sin duda, las herramientas moleculares de nueva generación serán cruciales para explorar de mejor manera la diversidad de tortugas de México. Algunos grupos de tortugas que necesitan atención son los 'grupos' *scorpioides* e *hirtipes* en la familia Kinosternidae, los emydidos de México, básicamente *Trachemys*. Otro grupo del cual es necesario entender sus relaciones filogenéticas es el género *Rhinoclemmys*, el cual es el único representante de la familia Geoemydidae en el Nuevo Mundo.

Recientemente, Lovich *et al.* (2018) llamaron la atención hacia los servicios ambientales facilitados por las tortugas, posteriormente Gibbons y Lovich (2019) sugieren diferentes oportunidades de investigación en la ecología de tortugas, donde destacan estudios sobre ecología poblacional básica en especies poco estudiadas o raras, de las cuales especies mexicanas son la mayoría. En este caso, los estudios a largo plazo son necesarios dada la longevidad de las tortugas, ya que, estudios en periodos cortos de tiempo pueden enmascarar efectos climáticos o ambientales. Otro tema sugerido por Gibbons y Lovich (2019) es el papel de la diapausa embrionaria y su importancia en procesos de adaptación local, variación y las particularidades de los huevos en las tortugas, forma, composición; así como la conducta de anidación y los mecanismos que permiten a las hembras seleccionar los nidos, así como sus implicaciones en la determinación del sexo.

Otros temas interesantes pueden ser la evolución de caracteres morfológicos complejos en las tortugas. La “concha” (referida coloquialmente como el conjunto del carapacho o caparazón y el plastrón) es considerada como un carácter clave en este grupo de reptiles (Cordero *et al.*, 2018). Todas las tortugas tienen concha, no obstante, la forma y cobertura es muy variable entre linajes, incluso existe variación dentro de una misma especie (Gaona-Murillo, datos sin publicar). Estudios que permitan entender la variabilidad y la evolución de los tipos de concha son relevantes y relativamente accesibles dada la cantidad de linajes de tortugas que se distribuyen en México.

La genética y ahora también la genómica de poblaciones y la filogeografía son áreas con mucho potencial para la investigación en las tortugas de México. Estas investigaciones son fundamentales para la conservación de estos organismos, además, existen muchas preguntas interesantes al respecto, dado que muchas especies tienen distribuciones disyuntas, lo cual permite comparar poblaciones bajo distintas condiciones ambientales. Por otro lado, muchas especies han experimentado la fragmentación de sus poblaciones por la urbanización, lo cual permite poner a prueba el efecto de este tipo de fragmentación (reciente) en la diversidad genética. González Porter *et al.* (2011) describieron la diversidad genética de *Dermatemys mawii*, documentando el flujo génico en poblaciones muy separadas, pero también identificando la posible existencia de un taxon críptico. Otros estudios interesantes han descrito la genética de poblaciones de las tortugas de Cuatrociénegas (Howeth *et al.*, 2008; McGaugh, 2012), no obstante, este tipo de estudios aún es escaso para las tortugas de México.

Investigaciones biomédicas en tortugas son un tema potencialmente relevante. Muchas especies son reservorios de *Salmonella* y otras bacterias patógenas (Back *et al.*, 2016). Entender los mecanismos inmunológicos de cómo las tortugas son resistentes a estas bacterias es de potencial interés médico. Estudios recientes sobre la microbiota bacteriana en tortugas revelan una diversidad considerable de grupos bacterianos, algunos de ellos con un potencial patógeno para las tortugas (García-De la Peña *et al.*, 2019). Pocos estudios de este tipo se han realizado en México, donde existe un gran potencial para trabajar con especies que habitan ambientes altamente perturbados o en presencia de organismos patógenos, tal es caso de los kinostérnidos y los emy-

didios. El uso generalizado de técnicas moleculares de nueva generación como la metagenómica facilitarían este tipo de estudios en el futuro.

Otros campos del conocimiento como la ecología evolutiva y la ecología funcional presentan oportunidades relevantes para la investigación con tortugas. La llegada del esperado árbol de la vida de las tortugas (Thomson *et al.*, 2021) y sus trabajos asociados (Barley *et al.*, 2010; Thomson & Shaffer, 2010) abren una serie de oportunidades, ya que, el contar con una filogenia casi completa del grupo, permitirá poner a prueba la evolución de caracteres funcionales, morfológicos y ecológicos de las tortugas. Ya se han realizado esfuerzos similares con filogenias parciales y los resultados son interesantes (Rodrigues *et al.*, 2019). Otro campo potencial son los estudios macroecológicos, los cuales también son relativamente sencillos de abordar, dado que las tortugas presentan una diversidad de especies menor a los 400 taxones y se cuenta con registros y mapas de su distribución desde 1992 (Iverson, 1992) y una versión actualizada (TTWG, 2017) más las iniciativas como el Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, por sus siglas en inglés) Algunos autores han interpretado los patrones macroecológicos de las tortugas de Norte América, pero con poca atención en México (Ennen *et al.*, 2016), así como la descripción de patrones macroecológicos del dimorfismo sexual a nivel global (Agha *et al.*, 2017), análisis que se podrían refinar dada la complejidad de la geografía de México.

OTROS RECURSOS NECESARIOS PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS DE MÉXICO

En México, las colecciones biológicas tienen una limitada colección de tortugas, ya sea en organismos preservados en líquido, así como en esqueletos y tejidos o muestras de ADN. Distintas colecciones e investigadores tienen colecciones de tejidos, no obstante, la información sobre disponibilidad de tejidos es de difícil acceso, incluso las bases de datos como HerpNET (hoy dentro de la iniciativa GBIF) y el Sistema Nacional de Biodiversidad (SNIB) de CONABIO que permiten acceder a información de registros sobre biodiversidad, el acceso a los tejidos asociados a determinada colección sigue siendo limitado. Un esfuerzo

interesante en México sería consolidar una colección de tejidos de tortugas, ya sea asociada a una de las colecciones principales, como la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM o a la Colección Herpetológica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, UNAM. No obstante, sigue estando pendiente en México la creación de un Museo Nacional de Historia Natural. Sin duda, el acceso a la información de biodiversidad es fundamental para la conservación y conocimiento de las tortugas de México.

Otro aspecto importante que vale la pena mencionar es la colaboración entre grupos de expertos, tanto nacionales, como internacionales. Esta colaboración es fundamental para identificar de manera más clara las necesidades de conservación más urgentes, así como para generar una agenda de investigación común que permita no duplicar esfuerzos y permitir la colaboración entre los grupos de investigadores, regiones del país y especialización de los investigadores. En México hay dos asociaciones de herpetólogos, una de especialistas en cocodrilos (tres especies en México), varios grupos de tortugas marinas (seis especies en México), pero ninguna asociación o grupo sobre tortugas de agua dulce y terrestres. No obstante, en las redes sociales existen grupos enfocados a las tortugas, sin embargo, muchas veces estos grupos están compuestos por individuos más interesados en acuarismo o “herpetocultura”, colectores furtivos y coleccionistas. Para el tiempo de publicación de este capítulo, la CONABIO está articulando lo que podría ser formalmente un grupo de expertos en tortugas de México.

Tomando en cuenta el punto de vista de grupos de investigadores y entusiastas de las tortugas de México, un aspecto importante, pero, con poca atención es la profesionalización del trabajo herpetológico en México. Es importante tener una estandarización de los métodos de colecta, manejo, medición de ejemplares y las medidas de bioseguridad, así como un adecuado flujo de información, además, algo que es poco mencionado, es el vacío legal en la práctica herpetológica, ya que, muchos entusiastas trabajan sin permisos de colecta. La solicitud y gestión de permisos de colecta en México puede ser un proceso complicado y altamente burocratizado. Es un trámite centralizado, el cual tarda semanas y requiere muchos papeles por parte del solicitante, además de ser un trámite con una validez anual y que hay que renovar o solicitar

prórrogas por escrito cada año en las oficinas regionales o centrales de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). No obstante, esto garantiza que el investigador esté debidamente acreditado y respaldado por una institución u organización, además, vincula responsabilidades éticas y de manejo de los ejemplares. No es trivial o meramente burocrático trabajar con permisos de colecta, es una obligación que los biólogos mexicanos debemos acatar por una mejor gestión de los recursos naturales.

CONCLUSIONES

Es evidente que aún existen muchas oportunidades de líneas de investigación usando a las tortugas de México como modelo, sistema o simplemente es necesario seguir documentando su diversidad en México. Parece extraño que a dos décadas del siglo XXI aún no se haya catalogado y descrito toda la diversidad de tortugas de México, no obstante, es importante reconocer que ha sido un grupo parcialmente estudiado en comparación con los otros grupos de reptiles que habitan en el país, sin embargo, existe literatura que compila información sobre la mayoría de las especies descritas (Legler & Vogt, 2013). Afortunadamente, nuevas generaciones de herpetólogos están interesados en trabajar en este grupo de reptiles. Es interesante, que, pese a que las tortugas son un grupo muy carismático de animales, hayan sido subestudiados o hayan recibido poca atención, lo que ha generado problemas importantes de conservación en el grupo.

AGRADECIMIENTOS

Esté capítulo no hubiera sido posible sin el apoyo de la Sociedad Herpetológica Mexicana, quien tuvo la oportuna idea convocar a la publicación de este libro. Dos revisores anónimos han hecho un trabajo excepcional en las versiones previas de este capítulo.

LITERATURA CITADA

Agha, M., J.R. Ennen, A.J. Nowakowski, J.E. Lovich, S.C. Sweat & B.D. Todd. 2017. Macroecological patterns of sexual size dimorphism in tur-

- bles of the world. *Journal of Evolutionary Biology* 31:336-345.
- Back, D.S., G.W. Shin, M. Wendt & G.J. Heo. 2016. Prevalence of *Salmonella* spp. in pet turtles and their environment. *Laboratory Animal Research* 32:166-170.
- Barley, A.J., P.Q. Spinks, R.C. Thomson & H.B. Shaffer. 2010. Fourteen nuclear genes provide phylogenetic resolution for difficult nodes in the turtle tree of life. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55:1189-1194.
- Beauregard-Solís, G., C.E. Zenteno-Ruíz, R. Armiijo-Torres & E. Guzmán-Juárez. 2010. Las tortugas de agua dulce: Patrimonio zoológico y cultural de Tabasco. *Kuxulkab'* 17:5-19.
- Böhm, M., B. Collen, J.E.M. Baillie, P. Bowles, J. Chanson, N. Cox, G. Hammerson, M. Hoffmann, S.R. Livingstone, M. Ram, et al. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157:372-385.
- Calderón-Mandujano, R., H. Bahena-Basave & S. Calmé. 2005. *Guía Anfibios y Reptiles de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an y Zonas Aledañas*. CONABIO, ECOSUR, Sian Ka'an. Chetumal, Quintana Roo, México.
- Casas-Andreu, G. 1992. Anfibios y reptiles de las islas Mariás y otras islas adyacentes a la costa de Nayarit, México. Aspectos sobre su biogeografía y conservación. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 63:95-112.
- Castro-Franco, R. & M.G. Bustos-Zagal. 2006. *Herpetofauna de la Áreas Naturales Protegidas Corredor Biológico Chichinautzin y Sierra de Huautla, Morelos, México*. UAEM-CONABIO, México D.F., México.
- Cázares-Hernández, E. 2015. *Guía de las Tortugas Dulceacuícolas de Veracruz*. Instituto Tecnológico Superior de Zongolica. Zongolica, Veracruz, México.
- Cordero, G.A., K. Quinteros & F.J. Jenzen. 2018. Delayed trait development and the convergent evolution of shell kinesis in turtles. *Proceedings of the Royal Society Series B*. 285:20181585.
- Edwards, T., A. Karl, M. Augh, P. Rosen, C. Meléndez-Torres & R.W. Murphy. 2016. The desert tortoise trichotomy: Mexico host a third new sister-species of tortoise in the *Gopherus morafkai-G. agassizii* group. *Zookeys* 562:131-158.
- Ennen, J.R., M. Agha, W.A. Matamoros, S.C. Hazard & J.E. Lovich. 2016. Using climate energy, and spatial-based hypotheses to interpret macroecological patterns of North America chelonians. *Canadian Journal of Zoology* 84:453-461.
- Ennen, J.R., M. Agha, S.C. Sweat, W.A. Matamoros, J.E. Lovich, A.G.J. Rhodin, J.B. Iverson & C.W. Hoagstrom. 2020. Turtle biogeography: global regionalization and conservation priorities. *Biological Conservation* 241:108323.
- Ernst, C.H. & R.W. Barbour. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA.
- Flores-Villela, O.A. & U.O. García-Vázquez. 2013. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:S467-S475.
- Flores-Villela, O.A., V.H. Reynoso & G.E. Magaña-Cota. 2019. La herpetología de Alfredo Dugès I. Taxonomía y Biogeografía. Pp. 157-182. En O.A. Flores-Villela, G.E. Magaña-Cota & E.B. Chávez-Galván (Coord.). Alfredo Dugès. *La Zoología en México del Siglo XIX*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- Gadow, H.F. 2011. *Viajes de un Naturalista por el Sur de México*. Fondo de Cultura Económica. México D.F., México.
- García-De la Peña, C., M. Rojas-Domínguez, A. Ramírez-Bautista, F. Vaca-Paniagua, C. Díaz-Velásquez, V. Ávila-Rodríguez, L.M. Valenzuela-Núñez & C.A. Meza-Herrera. 2019. Microbiota bacteriana oral de la tortuga del bolsón *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90:e902683.
- Gibbons, J.W. 1987. Why do turtles live so long? *BioScience* 37:262-269.
- Gibbons, J.W. & J.E. Lovich. 2019. Where has turtle ecology been, and where is it going? *Herpetologica* 73:4-20.
- Glass, B. & N. Hartweg. 1951. *Kinosternon murrayi*, a new musk turtle of the hirtipes group from Texas. *Copeia* 1951:50-52.

- González-Porter, G.P., F. Hailer, O.A. Flores-Villela, R. García-Anleu & J.E. Maldonado. 2011. Patterns of genetic diversity in the critically endangered Central American river turtle: Human influence since the Mayan age? *Conservation Genetics* 12:1229-1242.
- Guzmán-Guzmán, S. & R.C. Vogt. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47.
- Hartweg, N. 1934. Description of a new kinosternid from Yucatan. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan. Ann Arbor.* 277:1-2.
- Howeth, J.G., S.E. McGaugh, & D.A. Hendrickson. 2008. Contrasting demographic and genetic estimates of dispersal in the endangered Coahuilan box turtle: A contemporary approach to conservation. *Molecular Ecology* 17:4209-4221.
- Ippi, S. & V. Flores. 2001. Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 84:49-63.
- Iverson, J.B. 1981. Biosystematics of the *Kinosternon hirtipes* species group (Testudines: Kinosternidae). *Tulane Studies in Zoology and Botany* 23:1-74.
- Iverson, J.B. 1992. *A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World*. Privately Printed. Richmond, Indiana, USA.
- Iverson, J.B., M. Le & C.M. Ingram. 2013. Molecular phylogenetics of the mud and musk turtles family Kinosternidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:929-939.
- Legler, J. & R.C. Vogt, R. 2013. *Turtles of Mexico: Land and Freshwater Forms*. University of California Press. Berkeley, California, USA.
- Loc-Barragán, J.A., J. Reyes-Velasco, G.A. Woolrich-Piña, C.I. Grünwald, M. Venegas de Anaya, J.A. Rangel-Mendoza & M.A. López-Luna. 2020. A new species of mud turtle of genus *Kinosternon* (Testudines: Kinosternidae) from the pacific coastal plain of northwestern Mexico. *Zootaxa* 4885:509-529.
- López-Luna, M.A., F. G. Cupul-Magaña, A. H. Escobedo-Galván, A.J. González-Hernández, E. Centenero-Alcalá, J.A. Rangel-Mendoza, M. M. Ramírez-Ramírez & E. Cázares-Hernández. 2018. A Distinctive New Species of Mud Turtle from Western México. *Chelonian Conservation and Biology* 17:2-13.
- Lovich, J.E., J.R. Ennen, M. Agha & J.W. Gibbons. 2018. Where have all the turtles gone, and why does it matter? *BioScience* 68:771-781.
- Macip-Ríos, R., R. Ontiveros, S. López-Alcaide & G. Casas-Andreu. 2015. The conservation status of the freshwater and terrestrial turtles of Mexico: a critical review of biodiversity conservation strategies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:1048-1057.
- Macip-Ríos, R., C. Anaya-Merchant, E. Gaona-Murillo, A. Montiel-Ugalde & M. De la Cruz-Merlino. 2021. Population viability analysis of *Kinosternon hirtipes murrayi* in Central México, with notes on the conservation status of the other three subspecies of the lineage. *Chelonian Conservation Biology* 20:50-59.
- McGaugh, S.E. 2012. Comparative population genetics of aquatic turtles in the desert. *Conservation Genetics* 13:1561-1576.
- Mitchell, J.C. & M.W. Klemens. 2000. Primary and secondary effects of habitat alteration. Pp. 5-32. En Klemens, W.M. (Ed.). *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA.
- Morales-Verdeja, S. & R.C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997:123-130.
- Murphy R.W., K.H. Berry, T. Edwards, A.E. Leviton, A. Lathrop & J.D. Riedle. 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* 113:39-71.
- Ocampo-González, P.J., J. Roda-Trejo, J. Hernández-Nava, D. Sólis-Marroquín & D. Chang-Gutiérrez. 2018. Consumo cultural y percepción social hacia las tortugas dulceacuícolas en el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, Campeche, México. *Agro-productividad* 11:60-65.
- Primack, R.B. 2012. *A Primer of Conservation Biology*. 5th edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA). 2020. Profepa asegura precautoriamente más de 15 mil tortugas que pretendían exportarse de manera ilegal a China. Comunicado de Prensa. Acceso al documento el 12 de mayo del 2020. <https://www.gob.mx/profepa/prensa/profepa-asegura-precautoriamente-mas-de-15-mil-tortugas-que-pretendian-exportarse-de-manera-ilegal-a-china?idiom=es>.
- Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA). 2021. Protección de la Tortugas Marinas en México. Blog. Acceso al documento 26 de mayo del 2021. <https://www.gob.mx/profepa/es/articulos/proteccion-de-las-tortugas-marinas-en-mexico?idiom=es>.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, U.O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique & L. Canseco-Márquez. 2009. *Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y Conservación*. UAEH-CONABIO. México, D.F., México.
- Rhodin, A.G.J., C.B. Stanford, P.P. van Dijk, C. Eiseberg, L. Luiselli, R.A. Mittermeier, R. Hudson, B.D. Horne, E.V. Goode, G. Kuchling, *et al.* 2018. Global conservation status of turtles and tortoises (Order Testudines). *Chelonian Conservation and Biology* 17:135-161.
- Rodrigues, J.F.M., F. Villalobos, J.B. Iverson & J.A.F. Finiz-Filho. 2019. Climatic niche evolution in turtles is characterized by phylogenetic conservatism for both aquatic and terrestrial species. *Journal of Evolutionary Biology* 32:66-75.
- Sedeño-Díaz, J.E. & E. López-López. 2007. Water quality in the Río Lerma, Mexico: An overview of the last quarter of the twentieth century. *Water Resources Management* 21:1797-1812.
- Schmidt, K.P. & D. Owens. 1944. Amphibians and reptiles of northern Coahuila, Mexico. *Field Museum of Natural History, Zoological Series, Chicago*. 29: 97-115.
- Smith, H.M. & R.B. Smith. 1979. *Synopsis of the herpetofauna of Mexico*, Vol. VI. Guide to Mexican turtles. John Johnson, North Bennington, Vermont, USA.
- Smith, H.M. & E.H. Taylor. 1966. Herpetology of Mexico: Annotated checklists and Keys to the Amphibians and Reptiles. A Reprint of Bulletins 187, 194, and 199 of the U.S. National Museum with a List of Subsequent Taxonomic Innovations. E. Lundberg, Ashton, Maryland, USA.
- Stanford, C., A.G.J. Rhodin, P.P. van Dijk, B. Horne, T. Blanck, E. Goode, R. Hudson, R. Mittermeier, A. Currylow, C. Eiseberg, M. Frankel, A. Georges, P. Gibbons, J. Juvik, G. Kuchling, L. Luiselli, S. Haitao, S. Singh & A. Walde. 2018. *Turtles in Trouble: The World's 25+ Most Endangered Tortoises and Freshwater Turtles – 2018*. Turtle Conservation Coalition. Ojai, California, USA.
- Stanford, B., J.B. Iverson, A.G.J. Rhodin, P.P. van Dijk, R.A. Mittermeier, G. Kuchling, K.H. Berry, A. Bertolero, K.A. Bjorndal, T.E.G. Blanck, K.A. Buhlmann, R.L. Burke, J.D. Congdon, T. Diagne, T. Edwards, C.C. Eiseberg, J.R. Ennen, *et al.* 2020. Turtles and tortoises are in trouble. *Current Biology* 30:R721-R735
- Thomson, R.C. & H.B. Shaffer. 2010. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: Taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. *Systematic Biology* 59:42-58.
- Thomson, R.C., P.Q. Spinks & H.B. Shaffer. 2021. A global phylogeny of turtles reveals a burst of climate-associated diversification on continental margins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118:e2012215118.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group, Rhodin, A.G.J., J.B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H. B. Shaffer & P.P. van Dijk). 2017. Turtles of the world: annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status (8th Ed.). *Chelonian Research Monographs* 7:1-292.
- Uetz, P., P. Freed & J. Hošek (eds). 2020. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>). Revisado el 25 de junio del 2021.
- Vázquez-Díaz, J. & G.E. Quintero-Díaz. 2005. *Anfibios y Reptiles de Aguascalientes*. 2da edición. CONABIO-CIEMA. México D.F.



II. Estructura y tamaño poblacional de *Kinosternon scorpioides abaxillare* en un sistema lagunar en la Reserva de la biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México

Luis Antonio Muñoz Alonso,¹ María del Carmen Juárez Hernández,¹
Alondra Berenice González Navarro,¹ Alba Marina Chau Cortéz¹
y Jorge Alberto Nieblas Camacho¹

¹El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Conservación de la Biodiversidad, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Colonia María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 29290, México.

*Correspondencia: amunoz@ecosur.mx

Resumen. Se presenta un estudio de la dinámica poblacional de la especie *Kinosternon scorpioides abaxillare* en un sistema lagunar dentro de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. Los muestreos se llevaron a cabo durante los meses de agosto 2011 a octubre 2013, a cada tortuga capturada se le midieron nueve caracteres corporales. Se capturó un total de 144 tortugas con 85 individuos recapturados (59%). El tamaño de la población se obtuvo por medio del modelo Jolly-Seber, estimando la población más alta para el mes de agosto del 2013 (210.94). Se encontró un mayor porcentaje de hembras ($n = 87$) que de machos ($n = 54$). La proporción de sexo fue de 1.6 hembras por cada macho en la población. La estructura por clase de tamaño muestra que en la población existe un alto porcentaje de individuos reproductores; 99 adultos, 41 juveniles y 4 crías. Los tamaños corporales de los adultos entran dentro del rango descrito para la especie (130.33 ± 13.52); los machos adultos (131.80 ± 13.42) son ligeramente más largos que las hembras adultas (129.32

± 13.54). Se hicieron observaciones de 18 individuos (8 machos y 10 hembras) realizando movimientos de una laguna a otra, demostrando la migración local causada por desecación de los cuerpos de agua.

Palabras clave: ANP, tortuga, Chiapas, población, Kinosternidae.

Abstract. A study of the population dynamics of *Kinosternon scorpioides abaxillare* in a lagoon system within the Selva El Ocote Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico is presented. The samplings were carried out during the months of August 2011 to October 2013, nine characters of the shell were measured for each captured turtle. A total of 144 turtles were captured and 85 individuals recaptured (59%). The population size was obtained through the Jolly-Seber model, estimating the highest abundance in August 2013 (210.94 ± 19.9). A higher percentage of females ($n = 87$) than males ($n = 54$) was found. The sex ratio was 1.6 females for each male in the population. The



structure by size class indicated that there is a high percentage of reproductive individuals in the population; 99 adults, 41 juveniles and 4 young. The body size of the adults is within the range described for the species (130.33 ± 13.52); adult males (131.80 ± 13.42) are slightly longer than adult females (129.32 ± 13.54). 18 individuals (8 males and 10 females) make movements from a lagoon to another, demonstrating a local migration caused by the desiccation of ponds.

Key words: PNR, freshwater turtle, Chiapas, population, Kinosternidae.

EL ORDEN Testudines, comúnmente llamadas tortugas, es un grupo antiguo de reptiles. Se estima que se originaron hace aproximadamente 200 millones de años (Krenz *et al.*, 2005). En la actualidad el orden está representado por 467 taxa (Rhodin *et al.*, 2017). Dentro de este grupo, la familia Kinosternidae, con una distribución estrictamente americana congrega a 37 especies de tamaño generalmente pequeño y de hábitos acuáticos y semiacuáticos, destacando por su diversidad taxonómica el género *Kinosternon*. Este último se caracteriza por presentar un plastrón móvil, debido a la presencia de lóbulos plastrales con bisagras que se cierran contra la concha para proteger la cabeza y los miembros, cuando éstos se encuentran amenazados (Cázares-Hernández, 2015; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007).

Diversos estudios sistémicos sobre los caracteres morfométricos en las tortugas de este género han permitido evaluar la persistencia de las características anatómicas, fisiológicas y mecánicas en este grupo. Al parecer, la conformación morfológica que tienen les ha facilitado enfrentar condiciones adversas y variables del hábitat, razón por la cual han colonizado variados ambientes como estanques, lagos, arroyos, grandes ríos, estuarios, océanos, desiertos y bosques (Pérez & Alegría, 2009). Asimismo, han desarrollado varias adaptaciones en respuesta a cambios ambientales desfavorables, los cuales incluyen movimientos terrestres de larga duración en busca de refugios durante la época de sequía, y la tolerancia a altas concentraciones de salinidad acuática (Cordero & Swarth, 2010).

En México se encuentran distribuidas 10 especies y 11 subespecies de *Kinosternon* (Legler & Vogt, 2013;

Rhodin *et al.*, 2017), de ellas, cinco se distribuyen en el sureste de México con poblaciones relativamente abundantes y con una amplia distribución geográfica. Aunque muchas de las especies del género *Kinosternon* son muy parecidas morfológicamente, presentan diferencias que las caracterizan y son únicas. En el caso de *Kinosternon scorpioides*, ésta se diferencia del resto por tener una pequeña uña al final de la cola, característica que le da el nombre de tortuga escorpión (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Es la especie de mayor tamaño dentro del género y pueden medir hasta 270 mm, aunque ejemplares de estas tallas son muy raros, por lo común no superan los 205 mm (Berry & Iverson, 2001). Los machos tienen tallas superiores a las hembras y la cabeza más grande, además de una cola más larga y ancha. Su distribución es muy amplia, abarca desde México hasta el norte de Argentina, Paraguay, Bolivia, norte de Perú, y la isla de Trinidad (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007).

La especie *Kinosternon scorpioides* se compone actualmente de cuatro subespecies (TTWG: Turtle Taxonomy Working Group, 2017), *K. s. albogulare*, *K. s. scorpioides*, *K. s. cruentatum* y *K. s. abaxillare* (Iverson, 2010; Legler y Vogt, 2013); aunque algunos autores consideran a la subespecie *abaxillare* como una especie totalmente definida (Reyes, 2019). El *Turtle Taxonomic Working Group* en su edición de 2017, indica que mientras no exista un muestreo geográfico y molecular más completo, el grupo reconocerá ambas opciones como válidas, por lo anterior, en este trabajo la consideraremos como una subespecie del complejo *K. scorpioides*. Todas las subespecies de *K. scorpioides* tienen amplia distribución y han sido suficientemente estudiadas (Acosta *et al.*, 2013; Bedoya-Cañón *et al.*, 2018; Berry & Iverson, 2001; Forero-Medina *et al.*, 2007; Iverson, 1982, 2010; Moll, 1990), a excepción de *K. s. abaxillare*, la cual se distribuye en pocas localidades en la depresión central de Chiapas y Guatemala (Berry & Iverson, 2001; Rhodin *et al.*, 2017; TTWG, 2017). La información sobre su distribución completa, historia natural, aspectos ecológicos generales, así como la dinámica y estructura de sus poblaciones en sus distintos puntos de distribución es escasa. Por lo anterior, este trabajo describe la estructura, dinámica y tamaño de una población de *K. s. abaxillare* en un ambiente de pozas temporales y permanentes al extremo oeste de su área de distribución, con la finalidad de generar información para contribuir al conocimiento ecológico

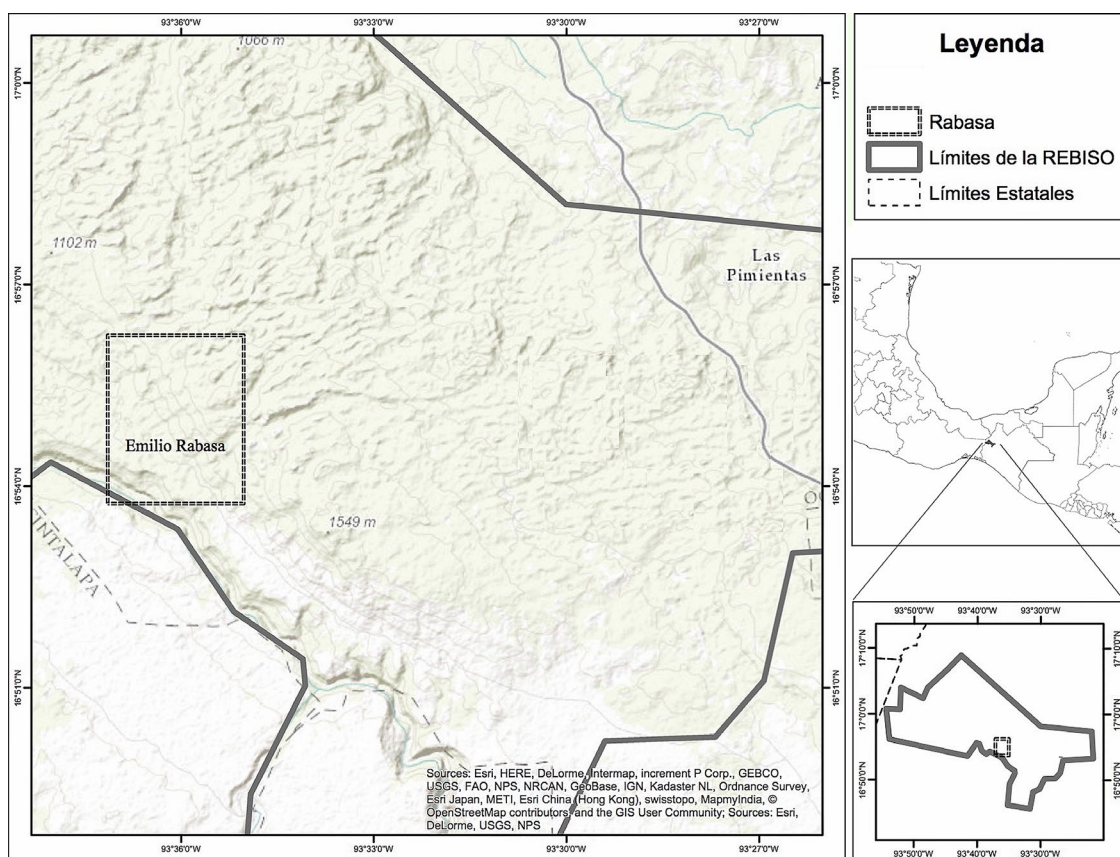


Figura 1. Localización de la zona de estudio.

y biológico de esta subespecie, el cual permitirá fortalecer estrategias para su conservación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. La investigación se realizó dentro de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, localizada en la porción occidental del territorio chiapaneco (Fig. 1). El sitio de estudio es un sistema lagunar conformado por ocho estanques; tanto temporales (con agua solo en la temporada lluviosa) como permanentes (con agua durante todo el año), localizados en las cercanías de la comunidad Emilio Rabasa (16.918611° N - 93.615556° O) en un área de aproximadamente 450 hectáreas, caracterizada por tener un suelo kárstico y una vegetación del tipo selva mediana perennifolia (Flamenco-Sandoval *et al.*, 2007).

Muestreo. El muestreo se realizó entre agosto de 2011 y octubre del 2013, con 18 muestreos de campo de siete días de duración, cubriendo la temporada de seca (noviembre a mayo) y de lluvias (junio a octubre); los cuerpos de agua estudiados son conocidos localmente como: laguna Makulish, laguna La Caoba, laguna Pomarrosa, laguna La Guayaba, laguna Potrero, laguna La gota, laguna La Gotita y laguna La Guayaba II (Tabla 1). En cada muestreo se aplicaron las técnicas de captura recomendadas por Legler y Vogt (2013), utilizando trampas de desvío y trampas tipo nasa; se colocó una trampa de desvío en la parte media de la laguna y tres trampas tipo nasa en los bordes, las cuales estuvieron activas durante 24 horas en los días de muestreo y fueron revisadas diariamente entre 09:00 y 11:00 y 20:00 y 22:00 horas.

Colecta de datos. Para cada ejemplar capturado se midieron los caracteres morfométricos propuestos por Cázares-Hernández (2015), Pérez y Alegría (2009)

Tabla 1. Características de los ocho cuerpos de agua muestreados en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (datos promedios). - = Sin datos disponibles.

Cuerpo de agua	Diámetro (m)	Profundidad (cm)	Temperatura del agua °C	N° de Individuos registrados	Tipo de laguna
Makulish	23.35	66	22.1	19	Temporal
Caoba	92.35	132.45	23.2	178	Permanente
Pomarrosa	48.81	92.50	23.2	46	Temporal
Guayaba	47.57	25.90	22.8	36	Temporal
Potrero	-	109.70	-	6	Temporal
La gota	64.25	130.54	21.3	31	Temporal
Gotita	17.83	70.70	25	1	Temporal
Guayaba II	11.70	66.70	22	3	Temporal
Otros (caminos)	-	-	-	8	-

Tabla 2. Clases de tamaño y peso para determinar la estructura de la población de *Kinosternon scorpioides abaxillare*.

Clase de tamaño	Longitud de caparazón (mm)	Clase de peso	Peso (g)
I	29.7 - 39.7	I	10.5 - 61.5
II	39.7 - 50.7	II	61.5 - 112.5
III	50.7 - 61.7	III	112.5 - 163.5
IV	61.7 - 72.7	IV	163.5 - 214.5
V	72.7 - 83.7	V	214.5 - 265.5
VI	83.7 - 94.7	VI	265.5 - 316.5
VII	94.7 - 105.7	VII	316.5 - 367.5
VIII	105.7 - 116.7	VIII	367.5 - 418.5
IX	116.7 - 127.7	IX	418.5 - 469.5
X	127.7 - 138.7	X	469.5 - 520.5
XI	138.7 - 149.7	XI	520.5 - 571.5
XII	149.7 - 160.7	XII	571.5 - 622.5
XIII	160.7 - inf		

y Vogt (1980), usando un calibrador con precisión de 0.01mm. Las variables obtenidas fueron: largo del caparazón (LC), ancho del caparazón (AC), alto del caparazón (ALC), largo plastrón (LP), ancho plastrón (AP), largo lóbulo anterior (LLA), largo lóbulo medio (LLM), largo lóbulo posterior (LLP) y largo puente derecho (LPD). Asimismo, se registró el peso (g) y se identificó el sexo a través del carácter secundario del largo de la cola (Legler y Vogt, 2013). Para la identificación de cada ejemplar se aplicó el método de marcaje individual siguiendo el modelo de Ferner (1979).

Análisis de datos. Para la estructura poblacional se agruparon los datos de peso y longitud del caparazón en clases de tamaño y peso, clasificándolos mediante intervalos de talla a cada 11 mm y de peso a cada 55 g (Tabla 2), los organismos menores o iguales a 105 mm (clase VI) de LC fueron considerados juveniles y los que superaban los 105 mm (clases VII) fueron clasificados como reproductores o adultos (Bury, 1979). La proporción de sexo se expresó como el número de hembras por cada macho de la población, utilizando la fórmula: número de machos/número de machos + número de hembras, y se aplicó una prueba de χ^2 para diferenciarla de una proporción 1:1 (Wilson & Hardy, 2002). La proporción de sexos fue estimada para cada clase de edad, para adultos y juveniles y para toda la población. Para determinar la existencia de dimorfismo sexual con base en la morfología del caparazón se compararon en forma independiente las medias morfométricas de LC, AC, ALC, LP, AP, LLA, LLM, LLP y LPD entre hembras y machos adultos utilizando una prueba de t de Student a un 95% de confianza. Se examinó la influencia del tamaño, profundidad, temperatura del agua y la temporalidad (permanente o temporal) de las pozas en la abundancia de las tortugas, aplicando un análisis de regresión múltiple. Además, se determinó la abundancia de tortugas a lo largo del año en las distintas lagunas.

El tamaño de la población se estimó por medio del modelo general de captura-marcaje-recaptura de Jolly-Seber (Badii *et al.*, 2012; Lemos *et al.*, 2005), suponiendo que la población estuvo abierta a la natalidad, mortalidad, migración y emigración (Lemos *et al.*, 2005). El modelo fue analizado con el programa MARK versión 9.0 (White & Burnham, 1999).

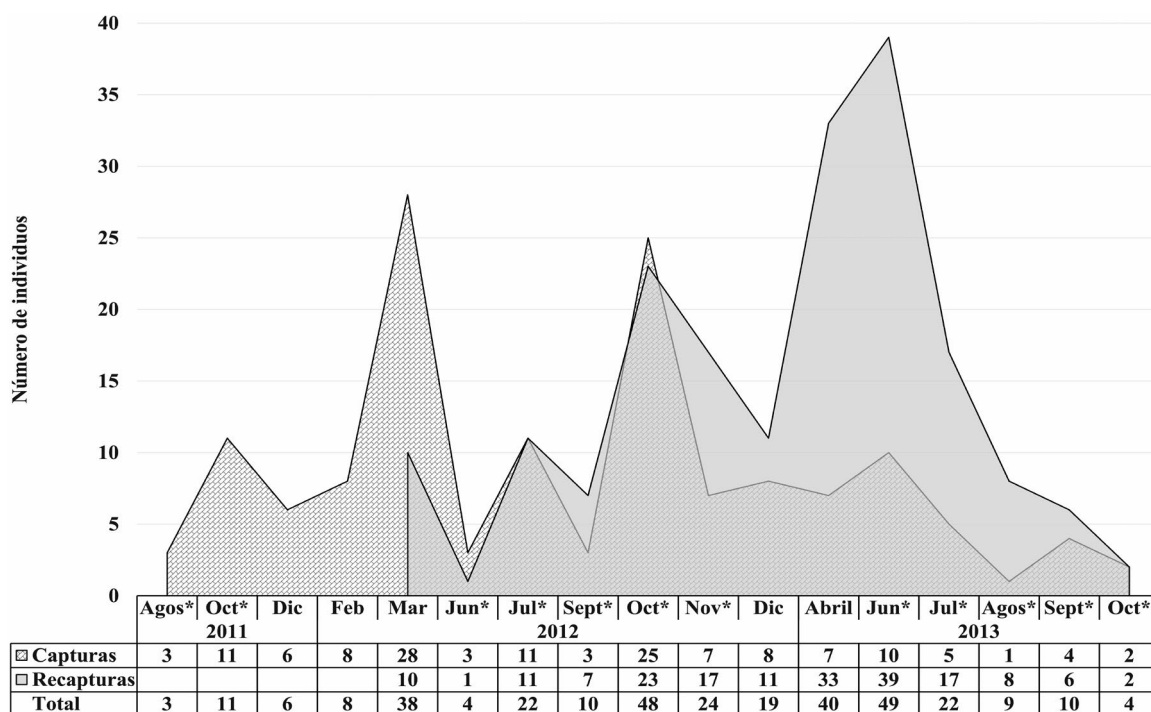
RESULTADOS

Características y parámetros de la población.

Durante el estudio se capturaron 144 individuos de *K. s. abaxillare*, con una tasa de recaptura del 59% (85 individuos recapturados). Las primeras recapturas se obtuvieron a partir del quinto mes de muestreo, posteriormente la frecuencia de capturas *versus* recapturas se mantuvo similar hasta el décimosegundo muestreo y al final del estudio predominaron las recapturas en proporciones de 5 a 1 (Fig. 2). Ochenta y cinco individuos fueron recapturados entre 1 y 8 veces a lo largo del estudio; 37 fueron capturados una sola vez, 46 fueron recapturados entre 2 y 7 meses de separación durante el muestreo, 84 tortugas fueron recapturadas entre 1 y 8 veces en la misma laguna y por último, 20 tortugas fueron recapturadas en dos lagunas distintas.

Las mayores abundancias se obtuvieron en los meses de marzo ($n = 38$) y octubre ($n = 48$) del 2012 y en abril ($n = 40$) y junio ($n = 49$) del 2013. Las abundancias más bajas fueron registradas en los meses de agosto y diciembre del 2011, febrero y junio del 2012 y octubre del 2013, además, la especie fue registrada en todos los meses de muestreo (Fig. 2). La comparación entre el número de registros por temporada de secas y lluvias indicó que hubo mayor promedio de observaciones en la época de lluvias (secas = 27.75, lluvias = 36.33). Sin embargo, la prueba de t de Student indicó que no hubo diferencias significativas ($t = -0.735$, $P = 0.483$) en los promedios de observaciones entre temporadas. No obstante, los datos de registros totales (capturas y recapturas) fueron mayores en el periodo lluvioso ($n = 218$) *versus* el periodo seco ($n = 111$).

En cuanto a la estructura de la población, se encontró que predominan las clases de tamaño de VIII a XII, es decir, organismos entre 106 a 161 mm de largo de caparazón que son individuos considerados como adultos reproductores (Fig. 3). Las clases de peso tuvieron un patrón menos evidente, predominando las clases I a la VII, que incluye principalmente a organismos juveniles (Fig. 3). A pesar de las diferencias entre ambas estructuras de edad, se encontró una alta correlación entre las variables largo del caparazón y peso de los individuos ($r = 0.92$, $P = 0.001$) y el resultado de regresión lineal indicó una relación positiva significativa entre el peso y largo del caparazón (peso = $-358.74 + 5.14$ largo del caparazón, $r^2 = 0.847$, $P = 0.001$).



* indica meses de temporada de lluvias.

Figura 2. Número de capturas y recapturas de *K. s. abaxillare* durante el muestreo dentro de un sistema de lagunas temporales y permanente en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

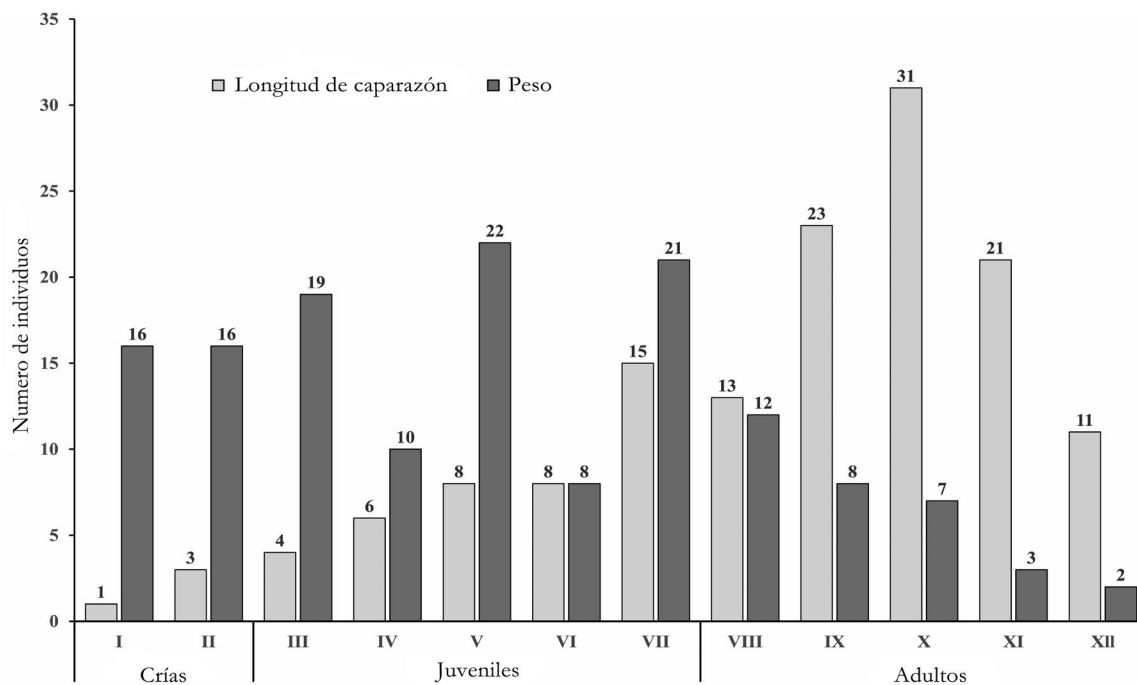


Figura 3. Número de individuos registrados en los diferentes estadios de edad por clases de tamaño (longitud del caparazón) y peso de *K. s. abaxillare*.

La proporción sexual de la población de *K. s. abaxillare* en la región de estudio indicó que existe un mayor porcentaje de hembras; en total se registraron 87 hembras y 54 machos (1:1.6, macho:hembra), el patrón se conservó en casi todas las clases de tamaño, así como en los estadios juvenil y adulto. La estimación de la proporción de sexos (macho:hembra) fue en juveniles de 1:3 y de 1:1.3, en organismos adultos, en este último estadio la proporción de sexos no fue estadísticamente distinta a la relación esperada 1:1 (Tabla 3).

Las hembras tuvieron una longitud media del caparazón de 129.32 mm y un peso promedio de 311.02 g. Los machos fueron en promedio más

grandes que las hembras, con una longitud media del caparazón de 131.80 mm y de menor peso con un promedio de 304.96 gr; en las otras características del caparazón y plastrón, las hembras fueron más largas y anchas (a excepción de los lóbulos anterior y posterior). Sin embargo, solo en el alto del caparazón (ALC), largo del lóbulo medio (LLM) y largo del puente derecho (LPD) la diferencia entre ambos sexos fue estadísticamente significativa. Todas las demás medidas, incluyendo el peso, no fueron significativamente diferentes entre hembras y machos (Tabla 4).

La abundancia de *Kinosternon* fue mayor en las lagunas de mayor diámetro y profundidad: Caoba,

Tabla 3. Proporción de sexos en las diferentes clases de tamaño en *Kinosternon scorpioides abaxillare*.

* = con diferencia significativa. - = no se observaron individuos de ese sexo o clase de tamaño.

Clase de tamaño	N	Hembra	Macho	Proporción de sexos (M:H)	Prueba de χ^2 para una proporción diferente 1:1
Crías					
I	1	-	1		
II	3	2	1	1:2	
Subtotal	4	2	2	1:1	No aplica
Juveniles					
III	4	3	1	1:3	
IV	6	5	1	1:5	
V	8	4	4	1:1	
VI	8	8	-		
VII	14	10	4	1:2.5	
Subtotal	40	30	10	1:3	$\chi^2 = 5.112, P < 0.025^*$
Adultos					
VIII	12	8	4	1:2	
IX	23	10	13	1:0.7	
X	30	19	11	1:1.7	
XI	21	11	10	1:1.1	
XII	11	7	4	1:1.7	
XIII	1	-	1		
Subtotal	98	55	43	1:1.3	$\chi^2 = 0.760, P > 0.25$
Total	142	87	55	1:1.6	$\chi^2 = 5.872, P < 0.025^*$

Tabla 4. Comparación de medidas corporales (mm) y peso (g) entre hembras y machos de *Kinosternon scorpioides abaxillare*. DE = desviación estándar, LI = intervalo de confianza inferior, LS = intervalo de confianza superior. * = con diferencias estadísticamente significativas.

		Intervalo de confianza (95%)					Valor de t	P
		N	Media	DE	LI	LS		
		Largo caparazón (mm)						
Juveniles		76	86.72	13.59	83.61	89.82		
Adultos	Hembra	139	129.32	13.54	127.05	131.59	-1.43	0.15
	Macho	107	131.80	13.42	129.23	134.37		
		Ancho caparazón (mm)						
Juveniles		76	60.28	8.08	58.43	62.12		
Adultos	Hembra	139	83.91	8.25	82.53	85.29	0.23	0.81
	Macho	106	83.67	7.42	82.24	85.10		
		Alto caparazón (mm)						
Juveniles		76	31.81	5.04	30.66	32.96		
Adultos	Hembra	139	50.45	7.61	49.17	51.72	3	0.003*
	Macho	107	47.77	5.91	46.63	48.90		
		Largo plastrón (mm)						
Juveniles		76	82.79	14.78	79.42	86.17		
Adultos	Hembra	139	129.40	15.48	126.80	131.99	0.59	0.55
	Macho	107	128.27	13.75	125.64	130.91		
		Ancho plastrón (mm)						
Juveniles		76	48.97	7.05	47.36	50.59		
Adultos	Hembra	139	67.87	7.46	66.62	69.13	0.45	0.64
	Macho	107	67.44	7.01	66.10	68.79		
		Largo lóbulo anterior (mm)						
Juveniles		76	28.24	5.07	27.08	29.40		
Adultos	Hembra	139	41.14	4.12	40.45	41.83	-1.23	0.21
	Macho	107	41.81	4.35	40.98	42.65		
		Largo lóbulo medio (mm)						
Juveniles		76	26.07	4.66	25.00	27.13		
Adultos	Hembra	139	42.51	6.33	41.45	43.58	2.08	0.03*
	Macho	107	40.93	5.24	39.93	41.94		

		Largo lóbulo posterior (mm)						
Juveniles		76	27.67	4.88	26.55	28.78		
Adultos	Hembra	139	41.86	4.51	41.10	42.61	-1.15	0.24
	Macho	107	42.51	4.23	41.70	43.32		
		Largo puente derecho (mm)						
Juveniles		76	22.72	4.73	21.64	23.81		
Adultos	Hembra	139	36.56	5.92	35.57	37.56	2.35	0.01*
	Macho	107	34.96	4.34	34.13	35.79		
		Peso (g)						
Juveniles		76	92.53	38.45	83.74	101.31		
Adultos	Hembra	139	311.02	117.94	291.24	330.80	0.42	0.67
	Macho	107	304.96	101.56	285.49	324.42		

Pomarrosa, Guayaba y la Gota (Tabla 1). Sin embargo, los resultados de la regresión múltiple indicaron que las características que tienen influencia en la abundancia de las tortugas fueron el tamaño (diámetro) y la propiedad de ser permanente ($r^2 = 0.972$, $P = 0.005$), el modelo final quedó como: abundancia = $-37.96 + 0.337$ diámetro + 42.42 tipo de laguna + -0.083 profundidad (Tabla 5). La abundancia también cambió a lo largo del año, en cuerpos de agua permanente las mayores abundancias se presentaron en los meses de marzo a julio y en el mes de octubre (laguna Caoba), mientras que en lagunas temporales la presencia de tortugas se inició en cuanto se forma el cuerpo de agua, en los meses de abril a junio (Fig. 4).

El tamaño promedio de la población fue de 114.41 individuos (L.I. = 87.39 y L.S. = 141.44), con una sobrevivencia promedio de 1.05 (L.I. = 0.77 y L.S. = 1.32) y un crecimiento promedio de 14.85 (L.I. = -12.08 y L.S. = 41.78). De acuerdo con los resultados, se estimaron los tamaños poblacionales (N_i) más altos en el mes de junio del 2012 (197.5 19.6) y en el mes de julio del 2013 (210.94 19.9). Asimismo, el mayor crecimiento queda establecido en los meses de diciembre del 2011 ($B_i = 93.33$) y marzo ($B_i = 76.17$) y septiembre del 2012 ($B_i = 55.25$). Las mayores tasas de sobrevivencia fueron en marzo 2012 y junio del 2013 (Tabla 6).

Tabla 5. Valores de r^2 y coeficientes de la regresión múltiple que explica la abundancia *Kinosternon scorpioides abaxillare* con base en las características de los estanques. * = con diferencias estadísticamente significativas.

	r^2		Coeficiente	Error estándar	t	P
	Acumulada	p				
Constante			-37.96	6.04	-6.28	0.008*
Diámetro	0.75	0.01*	0.33	0.10	3.25	0.04*
Tipo de laguna	0.97	0.005*	42.42	6.79	6.23	0.008*
Profundidad	0.98	0.26	-0.08	0.06	-1.36	0.26

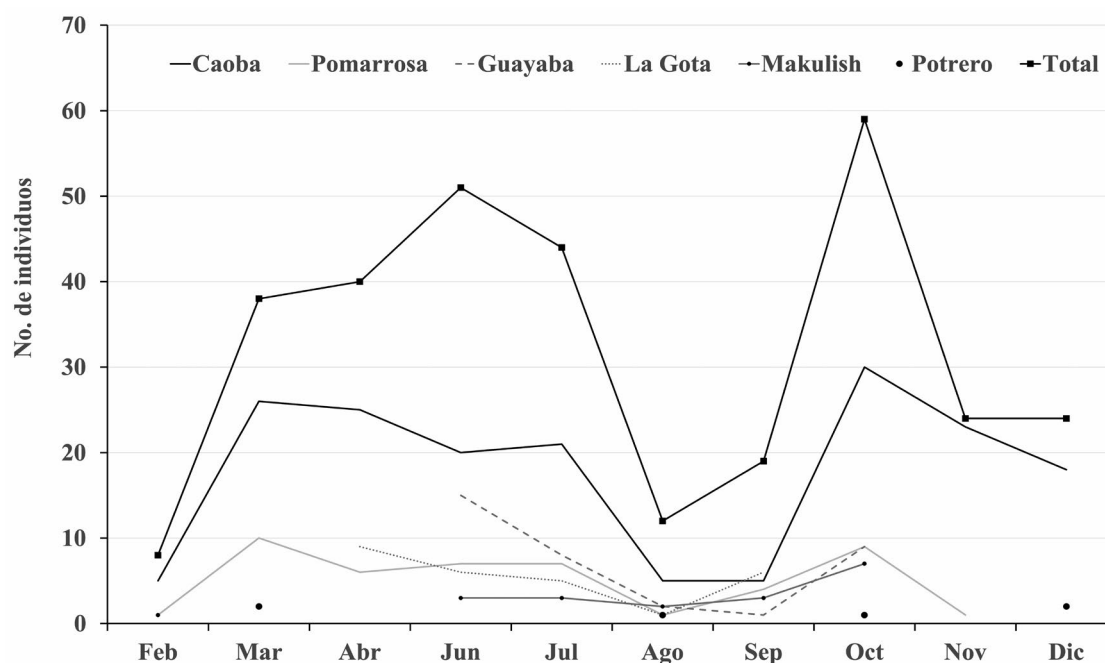


Figura 4. Número de individuos registrados de *K. s. abaxillare* en las lagunas estudiadas a lo largo del año.

DISCUSIÓN

El presente estudio es uno de los primeros en analizar la estructura y tamaño poblacional de la subespecie de *K. s. abaxillare*, taxón pobremente conocido dentro del gremio de las tortugas dulceacuícolas, Berry e Iverson (2001) la restringen a un solo punto en la Depresión Central de Chiapas (localidad tipo) en las cercanías de Tuxtla Gutiérrez. Sin embargo, desde la década de los 1960, Nelson y Nickerson (1966) mencionan registros en los municipios de Comitán y Cintalapa, al este y oeste de Chiapas. Muñoz *et al.* (2006) encontraron 63 registros en colecciones científicas de EUA y México para esta subespecie, distribuidos en varios puntos dentro de la depresión central de Chiapas. Recientemente, Legler y Vogt (2013) indicaron que esta tortuga se distribuye en una amplia zona en la parte central de Chiapas y está en simpatria con *K. s. cruentatum*, mientras que Rhodin *et al.* (2017) señalan que posiblemente su distribución se extienda hasta el extremo oeste de Guatemala en la frontera con Chiapas. Los datos anteriores apuntan a que la distribución de esta especie es más amplia que la reportada originalmente y es necesario realizar estudios de las diferentes pobla-

ciones dentro de su área de distribución para conocer su variación inter poblacional.

Por otra parte, según la literatura, se han realizado dos estudios previos sobre la estructura y tamaño poblacional de la especie, el primero de ellos, entre 1998 y 1999, reportando 75 y 90 individuos en dos zonas de humedales en el municipio de Ocozacoautla, El Vergel y la Soledad, con una tasa de recaptura del 57 y 42%, respectivamente (Sánchez-Montero *et al.*, 2000); el segundo se realizó entre 2018 y 2019 en una zona de pozas temporales cercanas a la ciudad de Villaflores, Chiapas, registrando un total de 168 tortugas con un porcentaje de recapturas del 38% (Reyes, 2019).

Nuestro estudio consiguió la captura de 144 individuos durante un periodo de 18 meses de muestreo, reportando mayor porcentaje de recapturas que los estudios mencionados anteriormente, con un 59%. Además, reportamos un tamaño poblacional al final del estudio (210.9 19.9) mayor que los estudios de Sánchez-Montero *et al.* (2000) y Reyes (2019). Sin embargo, para otras especies del mismo género se reportan tamaños poblacionales variables, por ejemplo, para *K. hirtipes*, en el centro de México, de 301

Tabla 6. Tamaño de la población y tasas de sobrevivencia de *Kinosternon scorpioides abaxillare* en la zona de estudio. M_i =Número de organismos marcados en la población antes del siguiente evento de muestreo, N_i =Tamaño de la población estimada, S_i = tasa de sobrevivencia, B_i = número de individuos que gana la población. EE= error estándar. * Datos no estimados por el método de Jolly-Seber.

Periodos de muestreo	M_i	N_i	EE _N	S_i	EE _S	B_i	EE _B
Agosto 2011				1.22	0.672		
Octubre 2011	3.67	44	17.549	0.55	0.033	32.00	*
Diciembre 2011	8.00	56	*	1.33	0.366	93.33	*
Febrero 2012	18.67	168	*	0.80	0.122	-58.95	*
Marzo 2012	21.40	75.87	16.071	1.60	0.809	76.17	418.3
Junio 2012	79.00	197.50	19.641	0.52	0.179	-20.87	20.290
Julio 2012	42.43	81.32	15.245	1.50	0.381	-11.81	47.475
Septiembre 2012	80.33	110.46	35.255	0.81	0.169	55.25	88.518
Octubre 2012	67.60	144.86	49.101	0.89	0.111	1.91	26.095
Octubre (2) 1012	67.32	130.90	23.265	1.06	0.150	-11.04	41.315
Noviembre 2012	89.18	127.39	22.586	0.87	0.160	39.45	74.892
Diciembre 2012	84.50	150.22	43.796	1.00	0.157	-40.08	55.168
Abril 2013	91.95	110.88	16.593	0.70	0.113	12.88	18.923
Junio 2013	68.86	90.04	15.221	2.07	1.945	24.82	300.747
Julio 2013	163	210.94	19.981	0.00	*	0	*
Agosto 2013		0	0				

individuos (Enríquez-Mercado *et al.*, 2018); para *K. integrum*, en el Estado de México, de 196.8 tortugas (Macip-Ríos *et al.*, 2009); para *K. creaseri*, en la Península de Yucatán, de 104.8 individuos (Macip-Ríos *et al.*, 2018) y de 402 y 272 individuos para dos sitios en la Costa del Pacífico de Oaxaca para *K. oaxacae* (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016), indicando que nuestra población se encuentra en un intervalo intermedio de abundancia entre las poblaciones del género *Kinosternon*.

La estructura por clase de tamaño de la población de *K. s. abaxillare* de la zona de estudio (Fig. 3) muestra un alto porcentaje de individuos adultos reproductores (68.7%), en este sentido, Espejel-González (2004)

menciona que es un indicador de la estabilidad de las poblaciones de *Kinosternon*, apuntando que la población estudiada probablemente no ha experimentado altas tasas de mortalidad asociada a la depredación natural ni a efectos drásticos por deterioro del hábitat. Asimismo, Giraldo *et al.* (2012) mencionan que las tortugas son organismos muy longevos con una maduración sexual tardía y una alta tasa de sobrevivencia de adultos, razón por la cual, en términos generales, en las poblaciones de quelonios predominan las etapas adultas. Además, al presentar un grado mínimo de perturbación, la población es relativamente saludable y se espera que a corto y mediano plazo la composición de adultos se mantenga constante.

Asimismo, la baja frecuencia de estadios juveniles en la población estudiada (Fig. 3), es otro indicador sobre la salud de la población. Bury (1979) menciona que la frecuencia de juveniles generalmente constituye un porcentaje variable, pero bajo en la mayoría de las tortugas de agua dulce, representando aproximadamente el 30% de la población. En nuestra población se presentó una proporción del 28.4% de juveniles, entrando en el porcentaje esperado para las poblaciones de tortugas dulceacuícolas.

El bajo porcentaje de crías registradas en el estudio (2.7%; 4 crías), puede deberse a dos factores, el primero debido a una alta mortalidad natural de los huevos y neonatos (Forero *et al.*, 2007) y en segundo lugar, debido a un error de muestreo (considerado como el factor principal), ya que nuestro sistema de muestreo estuvo dirigido a la captura de juveniles y adultos; el haz de luz de las redes de las trampas utilizadas fue de 50 mm, por donde pueden pasar las crías fácilmente y no quedar atrapadas, teniendo como resultado un submuestreo de los estadios más pequeños.

Por otra parte, según varios estudios realizados en distintas poblaciones del género *Kinosternon*, las hembras son más numerosas que los machos, presentando una proporción de sexos que van desde 1:1.5 (Reyes, 2019), 1:1.7 (Macip-Ríos *et al.*, 2009) y 1:2.2 (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016). En la población de *K. s. abaxillare* analizada también se comprobó una predominancia de hembras a una tasa de 1.6 hembras por cada macho. Según Gibbons *et al.* (1983) e Iverson (1991) los principales factores que sesgan la proporción de sexo son procesos demográficos locales, como la migración e inmigración diferencial, sobre todo de los estadios juveniles y adultos. Lo anterior se pudo comprobar en la zona de estudio, donde se registró el intercambio de 18 individuos entre las lagunas analizadas, siendo la mayoría de ellas hembras adultas. La distancia mínima lineal de recorrido registrada fue de 134 m y la máxima de 3.8 km. Se ha reportado el mismo comportamiento en distintas tortugas de la familia Kinosternidae. Hall y Steidl (2007) observaron movimientos de 500 m a 2.7 km en *Kinosternon sonoriense*, Stone (2001) reportó movimientos de individuos de *Kinosternon sonoriense* a distancias mayores de 1000 m, Morales-Verdeja y Vogt (1997) indicaron recorridos de hasta 600 m en *Kinosternon leucostomum* y Teska (1976) registró viajes de *Kinosternon scorpioides* a distancias mayores de 500 m. Cagle (1944) y Burke *et al.* (1995) mencionan que

la causa más evidente de migración local se debe a la desecación de los cuerpos de agua y la explotación de los hábitats ricos en recursos.

En *Kinosternon scorpioides abaxillare* no existe un dimorfismo sexual con base al tamaño de caparazón (LC) o del plastrón (LP), o de otras estructuras de la concha entre hembras y machos. Los tamaños corporales de la población que habita en la Reserva (Tabla 4) están dentro de los intervalos descritos por Iverson (2010) y Legler y Vogt (2013), solamente los machos son ligeramente más largos (131.80 ± 13.42) que las hembras (129.32 ± 13.54). El dimorfismo sexual en función del tamaño es una condición común reportada en las tortugas, generalmente ha sido asociado con el desarrollo de características sexuales secundarias como tamaño de la cola, coloración o tamaño corporal. Reyes (2019) encontró en otra población de la misma subespecie localizada a 87 km en línea recta al sureste de la zona de estudio, un dimorfismo sexual caracterizado por una cabeza más ancha, una cola más larga y una concavidad plastral más pronunciada en machos y una mayor masa corporal, un plastrón más amplio, un ancho curvo y una altura del caparazón mayor en hembras.

Por otra parte, según Macip-Ríos (2005), la actividad de las tortugas dulceacuícolas a lo largo del año está regida por los cambios de la temperatura ambiental y la precipitación, la mayor actividad se presenta en la temporada de lluvias (junio-septiembre), en su estudio indica que *K. integrum* estuvo activa desde junio a noviembre y posteriormente cuando los estanques se desecaron las tortugas estivarón. Sin embargo, *K. s. abaxillare* de la región de El Ocote estuvo activa durante todos los meses del año, presentando mayor actividad en dos periodos: el primero y más prolongado fue de marzo a julio, a finales de la época de secas y a principio de la temporada lluviosa, el segundo se presentó en el mes de octubre después del mes más lluvioso del año (Fig. 4). En otra población de la misma subespecie, Reyes (2019) reportó una actividad constante a lo largo del año, con tres picos de mayor actividad: mayo-junio (finales de la temporada de secas y principios de la lluviosa), septiembre-octubre (los meses más lluviosos) y diciembre-enero (meses secos y fríos).

El patrón de actividad constante de *K. s. abaxillare* podría explicarse por la presencia de lagunas permanentes, es decir, que tienen agua todo el año.

Lo anterior quedó demostrado en nuestro estudio, en laguna Caoba (laguna permanente) la especie fue registrada todo el año (Fig. 4) y fue más abundante en los meses más secos (marzo-abril), cuando las otras lagunas se encuentran inactivas. Indicando que las tortugas se concentran en lagunas permanentes; que generalmente son grandes, estables y con abundante vegetación acuática, siendo utilizadas como sitios de refugio y alimentación. El tamaño de la laguna y la característica de ser permanente, son las principales variables dentro de la zona de estudio, las cuáles están relacionadas con la mayor abundancia de tortugas (Tabla 5). Además, hay que recalcar que la región de la selva El Ocote se caracteriza por ser una zona kárstica donde los cuerpos de agua superficiales son escasos (González-Díaz *et al.*, 2017), reafirmando la importancia del tipo de lagunas (permanentes) para fauna en general y para las tortugas en particular.

En conclusión, la relevancia de este estudio fue generar información sobre la estructura y dinámica de una especie pobremente conocida, encontrando que la población de *Kinosternon scorpioides abaxillare* está representada en todas las clases de tamaño indicando una estabilidad y salud poblacional, que la proporción sexual de juveniles y adultos sesgado hacia las hembras puede ser positivo para el crecimiento poblacional y que el registro de movimientos de una charca a otra por parte de *K. s. abaxillare* señala un proceso de dinámica metapoblacional, el cual sería muy interesante estudiar para el mejor conocimiento de la especie a largo plazo.

LITERATURA CITADA

- Acosta, J.L., C. Calamante, & S.Y. Palomas. 2013. *Kinosternon scorpioides scorpioides* (Linnaeus, 1766). Primer registro para la provincia del Chaco (República Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 27:169.
- Badii, M.H., A. Guillen, J. Landeros, E. Cerna, Y. Ochoa, & J. Valenzuela. 2012. Muestreo por Método de Captura Recaptura. *International Journal of Good Conscience* 7:97-131.
- Bedoya-Cañón, M.A., J.A. Muñoz-Ávila, & F. Vargas-Salinas. 2018. Morphology and natural history of the Mud Turtle *Kinosternon scorpioides scorpioides* in populations of Northern Colombia. *Herpetological Review* 49:210-214.
- Berry, J.F. & J.B. Iverson. 2001. *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus) scorpion mud turtle. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 725:1-11.
- Burke, V.J., J.L. Green, & G.L. Whitfield. 1995. The effect of sample size and study duration on meta-population estimates for slider turtles (*Trachemys scripta*). *Herpetologica* 51:451-456.
- Bury, R.B. 1979. Population ecology of freshwater turtles. Pp. 571-602. En M. Harless y H. Morlock (Eds.). *Turtles: Perspectives and Research*. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Cagle, F.R. 1944. Home range, homing behavior, and migration in turtles. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology University of Michigan* 61:1-34.
- Cázares-Hernández, E. 2015. Monitoreo de poblaciones de tortugas dulceacuáticas como parte del proceso de restauración de un humedal del sitio RAMSAR La Mancha y El Llano, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México.
- Cordero, G.A. & C. W. Swarth. 2010. Notes on the movement and aquatic behavior of some kinosternid turtles. *Acta Zoológica Mexicana* 26:233-235.
- Enríquez-Mercado, I., A. Montiel-Ugalde, A. Aparicio, E.G. Murillo, T. Butterfield, & R. Macip-Ríos. 2018. Population ecology and home range of the Mexican Rough-footed Mud Turtle (*Kinosternon hirtipes murrayi*) in Central Mexico. *Acta Herpetologica* 13:109-115.
- Espejel-González V.E. 2004. Aspectos biológicos del manejo del Chopontil, *Claudius angustatus* (Testudines: Staurotypidae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Ferner, J.W. 1979. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and reptiles. *Herpetological Circular* 9:1-42.
- Flamenco-Sandoval, A., R.M. Martínez, & R.O. Maser. 2007. Assessing implications of land use and land cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rain forest. *Biological Conservation* 138:131-145.

- Forero-Medina, G., O.V. Castaño-Mora, & O. Montenegro. 2007. Abundance, population structure and conservation of *Kinosternon scorpioides albogulare* on the Caribbean Island of San Andrés, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 6:163-169.
- Gibbons, J.W., J.L. Greene, & J.D. Congdon. 1983. Drought-related responses of aquatic turtle populations. *Journal of Herpetology* 17:242-246.
- Giraldo, A., M.F. Garces-Restrepo, J.L. Carr, & J. Loaiza. 2012. Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaletera (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano. *Caldasia* 34:109-125.
- González-Díaz, A., R. Rodiles-Hernández, & M. Soria-Barreto. 2017. Ictiofauna de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Pp. 153-170. En Ruiz-Montoya, L., G. Álvarez-Gordillo, N. Ramírez-Marcia, & B. Cruz-Salazar (Eds.). *Vulnerabilidad Social y Biológica ante el Cambio Climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Hall, D.H. & R. Steidl. 2007. Movements, Activity, and Spacing of Sonoran Mud Turtles (*Kinosternon sonoriense*) in Interrupted Mountain Streams. *Copeia* 2007:403-412.
- Iverson, J.B. 1982. Biomass in turtle populations: a neglected subject. *Oecologia* 55:69-76.
- Iverson, J.B. 1991. Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Canadian Journal of Zoology* 69:385-391.
- Iverson, J.B. 2010. Reproduction in the Red-Cheeked mud turtle (*Kinosternon scorpioides cruentatum*) in Southeastern México and Belize, with comparisons across the species range. *Chelonian Conservation and Biology* 9:250-261.
- Krenz, J.G., G.J. Naylor, H.B. Shaffer, & F.J. Janzen. 2005. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular phylogenetics and Evolution* 37:178-191.
- Legler, J., & R.C. Vogt. 2013. *The turtles of Mexico: Land and Freshwater Forms*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Lemos E.J. A., G.R.I. Rojas, & J.J. Zúñiga. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. Universidad Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México, México.
- Macip-Ríos, R. 2005. Ecología poblacional e historia de vida de la tortuga *Kinosternon integrum* en la localidad de Tonatico, Estado de México. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México.
- Macip-Ríos, R., M.L. Arias-Cisneros, X. Aguilar-Miguel, & G. Casas-Andreu. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican Mud Turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México. *Western North American Naturalist* 69:501-510.
- Macip-Ríos, R., M.T. Jones, L.L. Willey, T.S. Akre, E. González-Akre, & L.F. Díaz-Gamboa. 2018. Population structure and natural history of Creaser's mud turtle (*Kinosternon creaseri*) in central Yucatán. *Herpetological Conservation and Biology* 13:366-372.
- Moll, D. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology* 24:48-53.
- Morales-Verdeja, S.A. & R.C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997:123-130.
- Muñoz, L.A. 2006. Actualización y enriquecimiento de las bases de datos del proyecto de evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. U014, San Cristobal de las Casas, Chiapas, México.
- Nelson, C.E. & M.A. Nickerson. 1966. Notes on some Mexican and Central American amphibians and reptiles. *The Southwestern Naturalist* 11:128-131.
- Pérez J.V. & J. Alegría. 2009. Evaluación morfométrica y dimorfismo sexual intra-poblacional de *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger, 1902) en una zona insular continental del Pacífico Colombiano. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 1:143-156.
- Reyes, E. 2019. Aspectos de la ecología poblacional y análisis morfológico de *Kinosternon abaxillare*

- (Baur *in* Stejneger 1925) en la localidad de Villa Hidalgo, municipio de Villaflores, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Rhodin, A.G., J.B. Iverson, R.O. Bour, U. Fritz, A. Georges, H.B. Shaffer & P.P. Van Dijk. 2017. Turtles of the World. Annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 7:1-292.
- Rueda-Almonacid, J.V., J.L. Carr, R.A. Mittermeier, J.V. Rodríguez-Mahecha, R.B. Mast, R.C. Vogt, A.G.J. Rhodin, J. de la Ossa-Velázquez, J.N. Rueda, & C.G. Mittermeier. 2007. *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Conservación Internacional. Bogotá, Colombia.
- Sánchez-Montero, P., C. Guichard, R.C. Vogt, N.P. López, & A.A. Dadda. 2000. Hábitos alimenticios de *Kinosternon scorpioides abaxillare* en Piedra Parada, Chiapas, México. Resumen. Sexta reunión de la Sociedad Herpetológica Mexicana. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México.
- Stone, P.A. 2001. Movements and demography of the Sonoran mud turtle, *Kinosternon sonriense*. *The Southwestern Naturalist* 46:41-53.
- Teska, W.R. 1976. Terrestrial Movements of Mud Turtle *Kinosternon scorpioides* in Costa Rica. *Copeia* 1976:579-580.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group, A.G.J. Rhodin, J.B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H.B. Shaffer, & P.P. van Dijk). 2017. Turtles of the world: annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status (8th Ed.). Pp. 35. En A.G.J. Rhodin, J.B. Iverson, P.P. van Dijk, R.A. Saurmure, K.A. Buhlmann, P.C.H. Pritchard y R.A. Mittermeier (Eds.). Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: a compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. *Chelonian Research Monographs*. Massachusetts, USA.
- Vázquez-Gómez, A.G., M. Harfush, & R. Macip-Ríos. 2016. Observations on population ecology and abundance of the micro-endemic Oaxaca mud turtle (*Kinosternon oaxacae*). *Herpetological Conservation and Biology* 11:265-271.
- Vogt, R. 1980. New methods for trapping aquatic turtles. *Copeia* 1980:368-371.
- Wilson, K. & I. C.M. Hardy. 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. Pp. 48-92. En I. C. W. Hardy (ed.), *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- White, G. C. & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study (Supplement)* 46:120-138.



III. Temperaturas operativas para la tortuga *Gopherus evgoodei* en un bosque tropical caducifolio al sur de Sonora

Rafael Alejandro Lara-Reséndiz^{1,2}

¹Instituto Tecnológico de Sonora, Ciudad Obregón, 85000, Sonora, México.

²Conservación de Fauna del Noroeste, A.C., Ensenada, 22897 Baja California, México

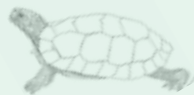
*Correspondencia: rafas.lara@gmail.com

Resumen. Las tortugas del género *Gopherus* evolucionaron en Norteamérica y han sobrevivido a grandes desafíos ambientales en los últimos 40 millones de años. Sin embargo, estas especies ahora enfrentan múltiples amenazas como el cambio climático, la introducción de especies invasoras y la destrucción y fragmentación del hábitat. La modificación del medio ambiente como resultado de estas amenazas presagia una alteración del paisaje térmico disponible. Por lo tanto, en este estudio se monitoreó la temperatura operativa ambiental (T_c) para examinar la oferta térmica disponible para la tortuga *Gopherus evgoodei* en un bosque tropical caducifolio conservado. Se caracterizó la T_c en un sitio de bosque cerca de Álamos, Sonora, durante cinco años. Los patrones temporales de T_c fueron analizados en relación con el periodo de actividad y a los requerimientos térmicos de *G. evgoodei* y se contrastaron con estudios previos de ecología térmica de las tortugas de los desiertos de Mojave y Sonora. En el bosque tropical caducifolio, la estructura y composición de la vegetación en verano y otoño ofrecen oportunidades de sombra

que pueden ser fácilmente utilizadas por *G. evgoodei*. Los resultados complementan la información existente sobre la ecología térmica de *Gopherus* al sur de su distribución y proporcionan un marco referencial para investigaciones futuras sobre su ecofisiología, conservación y calibración de modelos operativos.

Palabras clave: Álamos-Sonora, ambiente térmico, calibración de modelos operativos, periodo de actividad, Testudinidae.

Abstract. *Gopherus* tortoises evolved in North America and have survived major environmental challenges during the past 40 million years. However, these species now face multiple threats including climate change, the introduction of invasive species, and habitat destruction and fragmentation. Modification of the environment as a result of these threats portends an alteration of the available thermal landscape. Here, we monitored the operative environmental temperature (T_c) to examine the available thermal opportunities for the tortoise, *Gopherus evgoodei*, in a



pristine tropical deciduous forest. We characterized T_e at a forest site near Alamos, Sonora, for five years. The temporal patterns in T_e were analyzed in relation to the activity periods of activity and thermal requirements of *G. evgoodei* and contrasted with previous thermal ecology studies of the Mohave and Sonoran desert tortoises. In the tropical deciduous forest, the structure and composition of the vegetation in summer and autumn provide shade opportunities that can be easily used by *G. evgoodei*. The results complement the existing information on the thermal ecology of *Gopherus* in the southern part of its range and provide a reference framework for future research on its ecophysiology, conservation, and calibration of operative models.

Key words: activity period, Alamos-Sonora, calibration of operative models, Testudinidae, thermal environment.

LAS TORTUGAS del género *Gopherus* se distribuyen exclusivamente en México y Estados Unidos, con seis especies reconocidas (Edwards *et al.*, 2016b). Recientemente, *G. agassizii* fue dividido en tres especies: *G. agassizii*, *G. morafkai* y *G. evgoodei* (Edwards *et al.*, 2016a); por un lado, *G. agassizii* y *G. morafkai* habitan en el desierto de Mojave y Sonora, respectivamente, mientras que *G. evgoodei* habita en el bosque tropical caducifolio (BTC) y en el matorral espinoso en el sur de Sonora, Chihuahua y norte de Sinaloa. Gran parte del hábitat de *G. evgoodei* exhibe una marcada estacionalidad y está constituido por especies vegetales tropicales, de hasta 12 metros de altura, las cuales le brindan cobertura vegetal durante buena parte del año (Edwards *et al.*, 2016b; Lara-Reséndiz, 2018). Esto significa mayor sombra y características térmicas particulares, diferentes de las especies que viven en el desierto.

Particularmente, *G. morafkai* está asociada con especies vegetales típicas del desierto de Sonora como el saguaro (*Carnegiea gigantea*), palo fierro (*Olneya tesota*) y la gobernadora (*Larrea tridentata*), las cuales no crecen en el BTC cerca de Álamos en el sur de Sonora. En cambio, las principales especies vegetales donde habita *G. evgoodei* son mauto (*Lysiloma divaricatum*), amapa (*Handroanthus impetiginosa*) y palo brasil (*Haematoxylum brasiletto*). Además, comparte este ambiente tropical con otros reptiles como

la tortuga de monte pintada (*Rhinoclemmys pulcherrima*), lagartijas anolis (*Anolis nebulosus*), escorpión (*Heloderma horridum exasperatum*), iguana de cola espinosa (*Ctenosaura macrolopha*) y algunas serpientes como boa constrictor (*Boa sigma*), coralillo (*Micrurus distans*), serpiente índigo (*Drymarchon melanurus*) y la serpiente loro (*Leptophis diplotropis*) (Schwalbe & Lowe, 2000; Bury *et al.*, 2002). Esto subraya diferencias significativas entre los hábitats desérticos y tropicales para el género *Gopherus* de Sonora.

Los BTC albergan una enorme diversidad de especies y varios endemismos (Myers *et al.*, 2000), pero la fragmentación y pérdida del hábitat debido a factores naturales y antropogénicos están amenazando el potencial evolutivo de las especies que habitan este ecosistema (Trejo & Dirzo, 2000; Burgos & Maass, 2004). Entre estos factores, uno de mayor preocupación es la tala de bosques densos y continuos, tanto para la agricultura como para el ganado, lo que genera una escasa superficie de bosques intactos o con poca intervención (Ceballos & García, 1995; Burgos & Maass, 2004). Todas estas modificaciones en el hábitat tienen un efecto directo en la supervivencia y mantenimiento de la fauna silvestre y, por lo tanto, en las tortugas terrestres. Por lo que los estudios en este ecosistema deben ser considerados como prioritarios en términos de su conservación. Además, considerando que *G. evgoodei* es una especie “sombri-lla” recientemente descrita, catalogada por la UICN como Vulnerable (Edwards *et al.*, 2019), de la cual se conoce poco sobre su ecología, fisiología y conducta, en comparación con otras tortugas del mismo género, debe ser considerada como especie prioritaria para ampliar los esfuerzos de conservación (Bury *et al.*, 2002; Rosen, 2014; Edwards *et al.*, 2016a).

De acuerdo con Zimmerman *et al.* (1994), la ecología térmica es fundamental para la comprensión de la biología y la historia natural de los animales ectotermos, además, es esencial para el manejo efectivo de las especies y hábitats amenazados (véase también Spotila *et al.*, 2014). En este sentido, la temperatura operativa (T_e) es un índice que permite representar entornos térmicos complejos basados en la transferencia de calor (convección, conducción y radiación) entre el medio físico y el animal (Bakken, 1992). Esto puede ser medido directamente usando modelos operativos que simulan en forma y tamaño a los organismos de interés (Dzialowski, 2005), además,

exploran el ambiente térmico a la misma escala espacial que experimenta el organismo y pueden ser fácilmente replicados en varios sitios (Bakken *et al.*, 1985; Bakken, 1992). Esta metodología ha sido ampliamente utilizada en estudios herpetológicos (Tracy, 1982); por ejemplo, en lagartijas (Hertz *et al.*, 1993), serpientes (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001) y tortugas (Zimmerman *et al.*, 1994; O'Connor *et al.*, 2000).

En este trabajo se monitoreó la temperatura operativa para examinar la oferta térmica disponible para la tortuga *G. evgoodei* en un BTC en Álamos, Sonora, durante cinco años. Los resultados fueron analizados en relación con la biología de la tortuga, incluyendo su periodo de actividad, reproducción y requerimientos térmicos. Posteriormente, los resultados fueron contrastados y discutidos con estudios previos de ecología térmica de las tortugas del género *Gopherus* en los desiertos de Sonora y Mojave. Los resultados obtenidos aportan información novedosa sobre la ecología térmica de *Gopherus* y son un marco referencial para investigaciones futuras sobre su ecofisiología, conservación y calibración de modelos operativos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie de estudio. *Gopherus evgoodei* mide entre 250 y 300 mm de largo, su caparazón es más aplanado que otras tortugas de este género y de color naranja negruzco. Su área de distribución es de aproximadamente 24,000 km², aunque aún no son claros sus límites sur y sureste (Van Devender, 2002; Edwards *et al.*, 2016a; Lara-Reséndiz *et al.*, 2022). En la Sierra de Álamos, las tortugas se ven regularmente en hábitats de rocas de granito en pendientes pronunciadas y con un dosel cerrado. El periodo de actividad de las tortugas en el BTC inicia en julio con las primeras lluvias de verano, mientras que estivan a partir de octubre-noviembre hasta mayo-junio (Bury *et al.*, 2002; Edwards *et al.*, 2016a). Se conoce poco de su reproducción (e.g., tamaño de la nidada, la temporada de puesta, etc.), aunque se puede asemejar a su especie hermana *G. morafkai* en el desierto de Sonora debido a las similitudes en el patrón estival de actividad (Van Devender, 2002).

Sitio de estudio. Se seleccionó un sitio de bosque tropical caducifolio en buen estado de conservación en el rancho La Sierrita, Álamos, en la proximidad

del Área de Protección de Flora y Fauna Álamos-río Cuchujaquí, ubicado al sur de Sonora en las coordenadas 26.9714° N y 108.9472° O a una elevación de 550 metros. La vegetación es muy diversa en estructura y composición, ya que está representada por plantas perennes leñosas como *Bursera* spp., *Ceiba acuminata*, *Chloroleucon mangese*, *Heamatoxylum brasiletto*, *Ipomea arborescens* y *Handroanthus impetiginosus*, entre muchas otras especies arbóreas; los cactus columnares son *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Pilosocereus alensis*, *Stenocereus montanus* y *S. thurberi*; arbustos más grandes como *Croton lindquistii*, *Jatropha malacophylla* y *Montanoa rosei*; y el estrato subarborescente está dominado por *Ambrosia cordifolia* y *Senna pallida* (Martínez-Yrizar *et al.*, 2000; Van Devender *et al.*, 2000). En consecuencia, el dosel del bosque alcanza hasta los 12 m de altura con microclimas cálidos, húmedos y sombreados en el sotobosque.

El clima del área de Álamos es tropical y las temperaturas de congelación son raras. La precipitación a una altura de 400 a 600 m es de aproximadamente 620-700 mm/año (Bury *et al.*, 2002). La principal estación lluviosa es el verano (julio a septiembre-noviembre), además, hay una temporada de lluvias secundaria en invierno (diciembre a enero-febrero). Debido a este patrón biestacional de lluvias, las sequías rara vez se extienden más allá de una temporada, por lo que estas lluvias proporcionan agua y alimento en la parte más calurosa del verano. La estación seca comienza a finales de enero o febrero y se extiende hasta el comienzo de las lluvias de verano a principios de julio. Durante la estación seca, cuando la luz del sol pasa a través del dosel, las condiciones a nivel del suelo son cálidas y secas, esencialmente similares a las del desierto de Sonora (Bury *et al.*, 2002). Mientras que después de las primeras lluvias de verano, la cobertura del dosel del bosque se recupera, la luz solar es mayormente interceptada por el dosel, y el sotobosque se vuelve sombreado, húmedo, cálido y altamente productivo en el crecimiento de plantas (Bury *et al.*, 2002).

Modelos operativos y calibración. Los modelos operativos fueron diseñados para imitar el tamaño y la forma del caparazón de *G. evgoodei*. Se construyeron de lámina de cobre (espesor: 0.66 mm), cortada, doblada, remachada y sellada con soldadura y silicona (véase también Rosen *et al.*, 2014a; Sinervo *et al.*, 2017 y Sinervo *et al.*, 2024). Las medidas de los modelos fueron: 250-300 mm de longitud, 200-230

mm de ancho y 150-180 mm de alto. Estos modelos abovedados, huecos y herméticos fueron pintados con aerosol verde-hoja (Rustoleum™) para aproximar la reflectividad de *Gopherus*. Los modelos para monitorear la T_c fueron previamente utilizados y descritos en Rosen *et al.* (2014a). Esta metodología ha sido utilizada en tortugas y ampliamente discutida (Zimmerman *et al.*, 1994; O'Connor *et al.*, 2000; Dzialowski, 2005; Bakken & Angilletta, 2014).

Se monitoreó la T_c utilizando 6 modelos con registradores de temperatura (Hobo® Pro v2) cada 30 minutos durante las 24 horas desde octubre de 2012 hasta septiembre de 2017. Cada sensor se colocó suspendido a la mitad del interior del modelo. Posterior a la colocación de los sensores, todos los modelos se sellaron con silicón y tornillos, para evitar la entrada de agua y viento. Antes de utilizar los modelos de cobre, se calibraron con una tortuga adulta al aire libre (cada 10 minutos durante 5 días consecutivos),

tanto en microhábitats soleados como sombreados (Dzialowski, 2005). Esto dio una correlación lineal altamente significativa entre la temperatura de la tortuga y la T_c ($r = 0.94$, $n = 623$, $P < 0.001$; $T_b = 6.875 + (0.783 * T_c)$; Fig. 1). Por lo tanto, podemos asumir que los modelos de cobre midieron con precisión la T_c disponible para la tortuga en condiciones de campo (véanse más detalles de los modelos en Rosen *et al.*, 2014a; Sinervo *et al.*, 2017).

La selección de los sitios de estudio y la ubicación de los modelos se basó en la observación de tortugas en trabajos de campo previos (Rosen, 2014), esto con la finalidad de conocer y caracterizar detalladamente la oferta térmica para *G. evgoodei*. Todos los modelos se colocaron directamente sobre el sustrato, los cuales se distribuyeron en microhábitats subjetivamente típicos incluyendo una variedad de microclimas potenciales con diferentes ángulos de exposición solar, condiciones de suelo y vegetación, pero siempre ubicados en las cer-

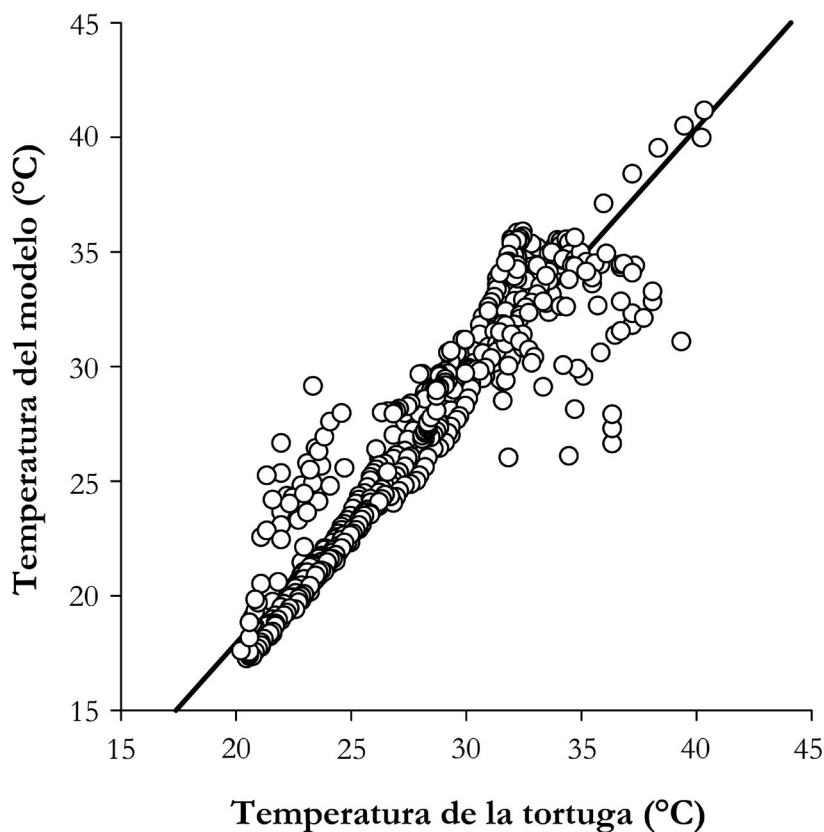


Figura 1. Comparación de las temperaturas experimentadas por *Gopherus evgoodei* y un modelo de tortuga de cobre. La línea diagonal es la línea de regresión calculada ($r = 0.94$, $n = 623$, $P < 0.001$).

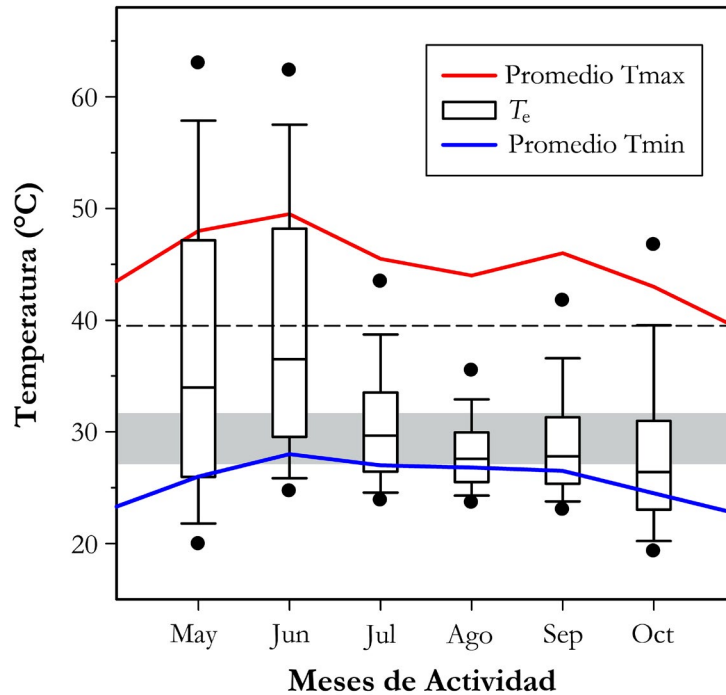


Figura 2. Temperatura diurna de los modelos operativos durante los meses de actividad de *Gopherus evgoodei* en un bosque tropical caducifolio en Álamos, Sonora. Las cajas muestran la mediana, error estándar y los percentiles del 5 y 95%. El área gris es el intervalo de temperatura preferida (27.1-31.6 °C; Sinervo *et al.*, 2017). La línea roja y azul son la temperatura ambiental máxima y mínima. La línea punteada es la temperatura crítica máxima de *G. agassizii* (39.5 °C; Brattstrom, 1965).

cañas de los refugios o áreas de descanso de tortugas y nunca en zonas completamente abiertas (Zimmerman *et al.*, 1994; Rosen *et al.*, 2014b; Sinervo *et al.*, 2024).

Según observaciones y trabajos previos, el periodo de actividad de *G. evgoodei* ocurre durante los meses de mayo y octubre, siendo una especie principalmente diurna, aunque puede extenderse desde 05:00 hasta 22:00 h (Rosen *et al.*, 2014a; Rosen *et al.*, 2014b; Edwards *et al.*, 2016a). Por lo tanto, únicamente se analizó la T_c durante esos periodos. Para los análisis estadísticos descriptivos y elaboración de gráficas se utilizó el programa SigmaPlot versión 11 (Systat Software, San Jose, CA). Los datos de T_c se agruparon por meses (mayo-octubre) y por horas (05:00-22:00 h). No se realizó ninguna prueba para analizar posibles diferencias entre años. Los resultados mostrados en las gráficas y en la tabla son de los cinco años de monitoreo. Los resultados de T_c se muestran con el promedio \pm desviación estándar.

RESULTADOS

La T_c durante los meses de actividad de *G. evgoodei* se muestra en la figura 2. En mayo y junio, los meses previos a las lluvias y con escasa cobertura vegetal, se registraron las temperaturas más altas y los mayores promedios (37.1 ± 13.6 y 39.4 ± 11.9 °C), mientras que los meses con cobertura vegetal (julio, agosto, septiembre y octubre) rara vez superaron los 33 °C (Tabla 1). Además, mayo y julio mostraron una amplia variabilidad térmica, ya que las temperaturas mínimas y máximas fueron de entre 26 y 48.2 °C, en comparación con el resto de los meses, donde la temperatura se mantuvo alrededor de 30 °C (Fig. 2), muy similar a los requerimientos térmicos de *G. evgoodei* previamente calculados por Sinervo *et al.* (2017).

La figura 3 muestra la T_c a lo largo del día durante los meses de actividad. En mayo y junio supera fácilmente los 40 °C a partir de las 9:00 h y supera los

Tabla 1. Temperaturas operativas durante los meses de actividad de *Gopherus evgoodei* en un bosque tropical caducifolio en Álamos, Sonora. Se muestra el promedio \pm desviación estándar.

Mes	Temperatura (°C)	Intercuartil 25-75% (°C)
Mayo	37.1 \pm 13.6	26.0-47.2
Junio	39.4 \pm 11.9	29.5-48.2
Julio	30.9 \pm 6.3	26.4-33.5
Agosto	28.3 \pm 4.1	25.5-29.9
Septiembre	29.4 \pm 6.2	25.3-31.3
Octubre	28.4 \pm 8.3	23.0-31.0

50 °C al medio día (Fig. 3a). Por otro lado, de julio a octubre, la vegetación amortigua las temperaturas extremas (> 40 °C) en el sotobosque, ya que las temperaturas se encuentran dentro de los requerimientos de *G. evgoodei* y hay una baja proporción de temperaturas operativas superiores a la temperatura crítica máxima de su especie hermana *G. agassizii* (Figs. 3b y 3c).

La figura 4 muestra la tendencia y la variabilidad de la T_e con respecto a los meses y al horario de actividad, donde destacan las temperaturas altas (> 40 °C) alrededor del mediodía de mayo, junio y principios de julio (véase también tabla 1). Asimismo, sobresa-

len las T_e en color azul (entre 28 y 32 °C) durante las primeras horas de la mañana y por la tarde en mayo, junio, septiembre y octubre, mientras que durante julio y agosto están representadas durante el mediodía. En septiembre y octubre, cuando disminuyen la lluvia y la cobertura vegetal, la luz solar llega directamente al suelo incrementando la temperatura a medio día (Fig. 4). La figura 5 muestra la T_e diaria y mensual, con un marcado cambio en las condiciones térmicas dentro del sotobosque debido a la estacionalidad.

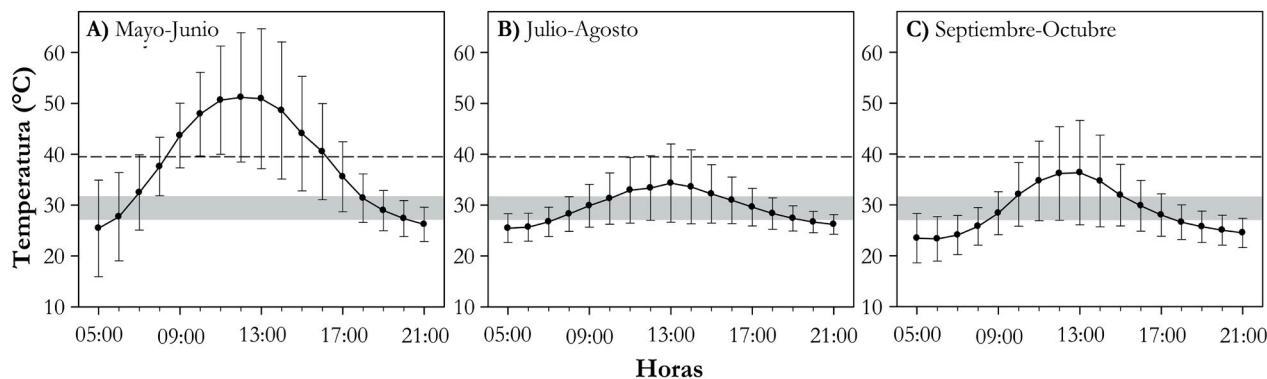


Figura 3. Temperatura operativa en un bosque tropical caducifolio en Álamos, Sonora para *G. evgoodei* a lo largo del día y durante los meses de actividad. Se muestra el promedio y desviación estándar. El área gris es el intervalo de temperatura preferida (27.1-31.6 °C; Sinervo *et al.*, 2017). La línea punteada es la temperatura crítica máxima de *G. agassizii* (39.5 °C; Brattstrom, 1965).

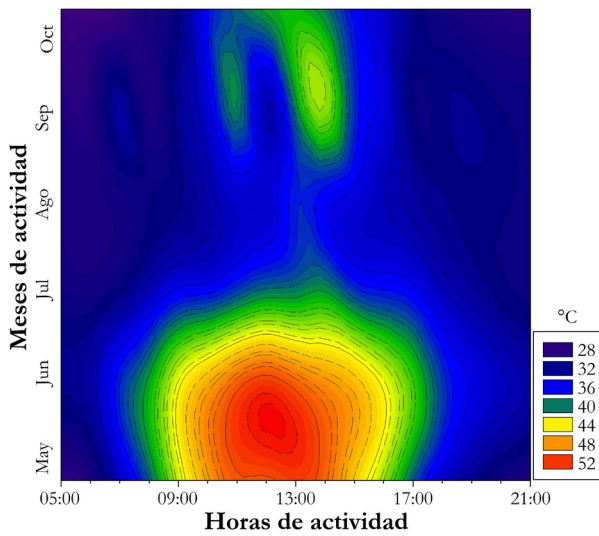


Figura 4. Temperatura operativa promedio a lo largo del día y durante los meses de actividad para *G. evgoodei* en un bosque tropical caducifolio en Álamos, Sonora. La escala de colores muestra en °C.

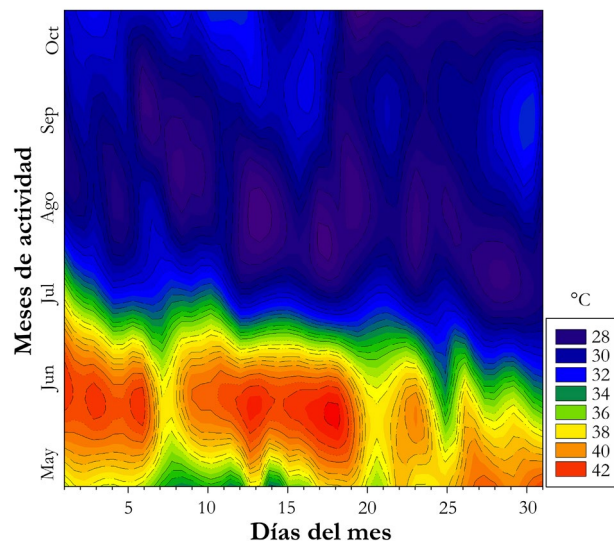


Figura 5. Temperatura operativa promedio diaria y mensual para *G. evgoodei* en un bosque tropical caducifolio en Álamos, Sonora. La escala de color se muestra en °C.

DISCUSIÓN

Las tortugas dependen completamente de la termorregulación conductual y de la temperatura ambiental disponible para mantenerse dentro de sus niveles óptimos. Dentro del BTC, las principales fuentes de energía térmica son la conducción a través de la superficie del suelo y la convección del aire; no obstante, en los parches soleados prevalece la radiación solar directa y la energía térmica irradiada/reflejada del cielo, el suelo y la vegetación (Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2014). Por lo tanto, las tortugas del BTC en el sotobosque regulan su temperatura transitando entre zonas “frías” y cálidas, lo que implicaría un menor costo en la termorregulación, ya que, trabajos previos muestran que los reptiles tropicales con frecuencia son pasivos con respecto a las condiciones ambientales (e.i., termoconformistas; Huey & Slatkin, 1976). Por otro lado, las tortugas del desierto, *G. morafskai* y *G. agassizii* termorregulan activamente, por un lado, tomando el sol o ubicándose en superficies cálidas (e.g., rocas o parches despejados) para aumentar la temperatura corporal, y por otro lado, usan la sombra de estructuras superficiales grandes (e.g., rocas o plantas) o directamente recurren a sus madrigueras o

refugios para protegerse de las temperaturas extremas durante el día y evitar el sobrecalentamiento (Zimmerman *et al.*, 1994; Averill-Murray *et al.*, 2002; Rosen *et al.*, 2014a; Spotila *et al.*, 2014).

Los riesgos fisiológicos ante la alteración de su nicho térmico por cambio climático son evidentes, ya que, las temperaturas superficiales podrían llegar a ser letales a corto y mediano plazo (Sinervo *et al.*, 2017; Lara-Reséndiz *et al.*, 2024; Sinervo *et al.*, 2024). Los modelos climáticos para el suroeste de Estados Unidos y noroeste de México indican que hacia finales del siglo XXI, los días con temperaturas extremas aumentarán, las temperaturas de junio a agosto aumentarán entre 3 y 6 °C, se prevé que en esta área habrá una disminución en la disponibilidad de agua, incluida la descarga de arroyos y la frecuencia de lluvias, afectando la humedad relativa y la humedad del suelo con periodos de sequía prolongados, las cuales afectarán directamente a la cobertura vegetal (Garfin *et al.*, 2013; Spotila *et al.*, 2014; Lara-Reséndiz *et al.*, 2019). Por un lado, se incrementa el riesgo de sobrecalentamiento, por ejemplo, las tortugas volcadas o atrapadas en áreas soleadas durante los meses cálidos se sobrecalientan rápidamente. Por otro lado, el periodo de actividad en la superficie se acorta debido a que la

temperatura ambiental está por encima de los requerimientos térmicos (Sinervo *et al.*, 2010). En otras palabras, la ventana de actividad térmica óptima se restringe y es insuficiente para realizar sus actividades biológicas fundamentales debido al estrés por calor directamente y también por el estrés osmótico (Zimmerman *et al.*, 1994; Spotila *et al.*, 2014; Sinervo *et al.*, 2017). De acuerdo con Hutchison *et al.* (1966) y Brattstrom (1965), la temperatura crítica máxima de *G. agassizii* ronda los 39.5 °C y la temperatura letal los 43.0 °C, es por esto que el aumento de la exposición a temperaturas extremas es un problema grave. En este trabajo, las temperaturas operativas muy rara vez superaron los 39 °C durante la estación con cobertura vegetal (Figs. 3b, 3c y 5).

Los resultados mostraron que, durante la estación seca, cuando la luz del sol pasa a través del dosel, las condiciones en el suelo son cálidas y secas, esencialmente similares a las del desierto de Sonora y con escasa actividad biológica (Van Devender, 2002). Después de las primeras lluvias de verano crece el dosel del bosque, la luz solar es mayormente interceptada por él y amortigua las temperaturas extremas diarias y mensuales (Figs. 4 y 5), por lo que el sotobosque se vuelve sombreado, y es en este periodo que las tortugas inician su actividad (Bury *et al.*, 2002; Edwards *et al.*, 2016a). Debido al dosel y a estas características térmicas particulares, las tortugas pueden desplazarse sin riesgo de exceder su temperatura corporal máxima tolerada de un punto a otro durante la alimentación, socialización o eventos reproductivos. Posteriormente, en otoño, cuando las lluvias disminuyen (septiembre y octubre), se abre el dosel y permite que entre más luz al suelo. A pesar de que la temperatura incrementa ligeramente (Fig. 4) hay una mayor producción de frutos de los que se alimenta (Bury *et al.*, 2002). Finalmente, antes de que el bosque llegue a estar completamente defoliado al final de las lluvias de invierno, entonces inicia la hibernación para algunas tortugas (octubre-noviembre) hasta las siguientes lluvias de verano. Este periodo puede durar entre 100 y 200 días (Nagy & Medica, 1986; Averill-Murray *et al.*, 2002). Es por esto que el estudio de los factores climáticos y características térmicas de las madrigueras se justifica, ya que las tortugas del género *Gopherus* pueden pasar inactivas en sus madrigueras hasta el 98.3% del año (Nagy & Medica, 1986). El hecho de pasar tanto

tiempo en las madrigueras las protege de los depredadores, del calor del verano, del frío del invierno y del fuego (Lara-Reséndiz, 2018).

En otro orden de ideas, las tortugas del género *Gopherus* han evolucionado y sobrevivido a grandes desafíos ambientales en los últimos 40 millones de años, sin embargo, ahora hacen frente al cambio climático contemporáneo y a diversas amenazas antropogénicas (Barrows, 2011; Sinervo *et al.*, 2024). Si bien se ha propuesto que el comportamiento termorregulador puede ser crucial para amortiguar el efecto del incremento en la temperatura ambiental (e.g., cambiar a la actividad nocturna, refugiarse más profundamente en la madriguera o mayor tiempo), sin embargo, para *G. evgoodei* y otros reptiles no aviares simpátridos también se enfrentan a la destrucción y la fragmentación del hábitat (Boarman & Sasaki, 2006; Lara-Reséndiz, 2024), y a la introducción de especies invasoras o depredadoras (Esque *et al.*, 2002; Lara-Reséndiz *et al.*, 2022). Por lo tanto, la suma de todas estas amenazas y efectos colaterales reducen sus posibilidades conductuales e incluso han provocado que algunas poblaciones ya estén extintas (o reducidas a un tamaño poblacional inviable), mientras que otras están catalogadas como amenazadas o vulnerables (Howland & Rorabaugh, 2002; Rostal *et al.*, 2014; Edwards *et al.*, 2019).

Con respecto al cambio climático, se han proyectado potenciales efectos negativos, principalmente en el desierto de Mojave debidos al estrés térmico y osmótico causados por el incremento de la temperatura y frecuencia de las sequías (Longshore *et al.*, 2003; Barrows, 2011; Spotila *et al.*, 2014). En el desierto de Sonora y en el BTC el régimen de lluvias es biestacional y, por lo tanto, las sequías son raras y no mayores a nueve meses, a diferencia del desierto de Mojave, donde las lluvias son invernales y rara vez en verano, por lo que las sequías pueden extenderse hasta 18 meses (Van Devender, 2002). Por lo tanto, las poblaciones de *G. morafkai* y *G. evgoodei* no enfrentan periodos prolongados de sequía, pero sí otros riesgos térmicos debidos a la modificación de su hábitat, particularmente *G. evgoodei*, cuya termorregulación y requerimientos térmicos y ambientales están ligados a la estacionalidad y cobertura vegetal (Sinervo *et al.*, 2017).

Adicionalmente, una de las principales amenazas en el centro y sur de Sonora es el pasto africano

conocido como zacate buffel (*Cenchrus ciliaris*), que se promueve con fuego y cambia significativamente la dinámica del ecosistema (Esque *et al.*, 2002) y el régimen térmico (Rosen *et al.*, 2014a), volviéndolo relativamente inhóspito para las tortugas. Se ha documentado que los incendios severos causan mortalidad directa de las tortugas debido a la exposición al fuego modificando la estructura y tamaño poblacional (Brooks & Esque, 2002); además, indirectamente se pierde la mayor parte de la cubierta de árboles y arbustos grandes, desapareciendo los sitios de protección y sombra; también se altera la disponibilidad futura de alimento (Esque *et al.*, 2003). El fuego nunca ha sido un proceso ecológico importante en el desierto de Sonora, matorrales espinosos o BTC, por lo tanto, los incendios recurrentes están convirtiendo vastas áreas de hábitat de tortugas en extensiones que se asemejan a la sabana africana (Bury *et al.*, 2002). El régimen térmico alterado provocado por la invasión y propagación de especies exóticas como el zacate buffel y otros pastos introducidos (e.g., zacate rosado, *Melinis repens*) representan una amenaza seria para *G. evgoodei* en el BTC y muy probablemente también en otros ambientes como los matorrales espinosos, pero los esfuerzos de conservación que faciliten procesos sucesionales, probablemente permitirían a estas dos comunidades bióticas restaurar un ambiente térmico más favorable para las tortugas terrestres.

Desafortunadamente, la termorregulación de las tortugas no puede entenderse únicamente a partir de las condiciones térmicas ambientales. La comprensión integral entre su ecología y comportamiento debe ser tomada en cuenta para futuros estudios, ya que, la termorregulación en ambientes caducifolios podría ser más compleja de lo que aquí se exploró. Por lo tanto, se necesita más información extensiva de *G. evgoodei* sobre su distribución, demografía, ecofisiología y la calidad de sus hábitats para evaluar su estado de conservación y establecer estrategias de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco y dedico este trabajo a la memoria de Philip C. Rosen (1955-2020) y Barry Sinervo (1960-2021), quienes fueron clave en este y otros proyectos sobre el estudio de la tortuga del desierto en México. Este trabajo fue financiado con el apoyo de David

J. Morafka (2016), Desert Tortoise Council. Agradezco la beca postdoctoral UC-MEXUS-CONACyT para la realización del trabajo de campo y la beca latinoamericana del CONICET-Argentina durante la escritura del manuscrito. Quiero agradecer especialmente a Fausto Méndez y Mercy Vaughn por su apoyo en esta parte del proyecto. Gracias a Martín Figueroa, Felix García, José Villa, Daniel Pinto, Isaí Valle, Yaredh Ramírez, Diego Arenas, Fabiola Gandarilla, Ana Gisel Pérez y Javier Verdugo por su ayuda en la construcción y colocación de los modelos. También a la familia Nieblas-Montes del rancho La Sierrita por el acceso y ayuda. A Bárbara Larraín, Donald Miles y dos revisores anónimos por las contribuciones al manuscrito. Finalmente, agradezco el apoyo logístico de NCI-Monte Mojino, CONANP-APFF-Álamos río Cuchujaqui y CEDES.

LITERATURA CITADA

- Averill-Murray, R.C., B.E. Martin, S.J. Bailey & E.B. Wirt. 2002. Activity and Behavior of The Sonoran Desert Tortoise in Arizona. Pp. 135-158. En T.R. Van Devender (Ed.). *The Sonoran Desert Tortoise. Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA.
- Bakken, G.S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32:194-216.
- Bakken, G.S. & M.J. Angilletta. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Functional Ecology* 28:96-107.
- Bakken, G.S., W.R. Santee & D.J. Erskine. 1985. Operative and standard operative temperature: tools for thermal energetics studies. *American Zoologist* 25:933-943.
- Barrows, C.W. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75:629-635.
- Blouin-Demers, G. & P.J. Weatherhead. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82:3025-3043.

- Boarman, W.I. & M. Sazaki. 2006. A highway's road-effect zone for desert tortoises (*Gopherus agassizii*). *Journal of Arid Environments* 65:94-101.
- Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist* 73:376-422.
- Brooks, M.L. & T.C. Esque. 2002. Alien plants and fire in desert tortoise (*Gopherus agassizii*) habitat of the Mojave and Colorado Deserts. *Chelonian Conservation and Biology* 4:330-340.
- Burgos, A. & J.M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104:475-481.
- Bury, B., D.J. Germano, T.R. Van Devender & B.E. Martin. 2002. The Desert Tortoise in Mexico. Distribution, Ecology, and Conservation. Pp. 86-108. En T.R. Van Devender (Ed.). *The Sonoran Desert Tortoise. Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA.
- Ceballos, G. & A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in western México. *Conservation Biology* 9:1349-1353.
- Díaz de la Vega-Pérez, A.H., R.A. Lara-Reséndiz & F.R. Méndez-De la Cruz. 2014. Comportamiento de lagartijas: termorregulación y antidepredación. Pp. 239-250. En M. Martínez-Gómez, R. A. Lucio & J. Rodríguez-Antolín (Eds.). *Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México.
- Dzialowski, E.M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30:317-334.
- Edwards, T., A. Karl, M. Vaughn, P. Rosen, C. Meléndez Torres & R. Murphy. 2016a. The desert tortoise trichotomy: Mexico hosts a third, new sister-species of tortoise in the *Gopherus morafkai*-*G. agassizii* group. *ZooKeys* 562:131-158.
- Edwards, T., M. Vaughn, P.C. Rosen, C. Meléndez Torres, A.E. Karl, M. Culver & R.W. Murphy. 2016b. 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.
- Edwards, T., A.E. Karl, P.C. Rosen, M. Vaughn, C. Meléndez Torres, A.R. Kiestler & E.V. Goode. 2019. *Gopherus evgoodei*, en: IUCN 2014. *IUCN Red List of threatened species 2018*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T90377823A144764819.en>. [Consultado en mayo 2020].
- Esque, T.C., A. Burquez, C.R. Schwalbe, T.R. Vandevender, P.J. Anning & M.J. Nijhuis. 2002. Fire ecology of the Sonoran Desert tortoise. Pp. 312-333. En T.R. Van Devender (Ed.). *The Sonoran Desert Tortoise. Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA.
- Esque, T.C., C.R. Schwalbe, L.A. Defalco, R.B. Duncan & T.J. Hughes. 2003. Effects of desert wildfires on desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and other small vertebrates. *The Southwestern Naturalist* 48:103-111.
- Garfín, G., A. Jardín, R. Merideth, M. Black & S. LeRoy. 2013. *Assessment of climate change in the Southwestern United States*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Hertz, P.E., R.B. Huey & R.D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142:796-818.
- Howland, J.M. & J.C. Rorabaugh. 2002. Conservation and protection of the desert tortoise in Arizona. Pp. 334-354. En T. R. Van Devender (Ed.). *The Sonoran Desert Tortoise. Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA.
- Huey, R.B. & M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Hutchison, V.H., A. Vinegar & R.J. Kosh. 1966. Critical thermal maxima in turtles. *Herpetologia* 22:32-41.
- Kearney, M., R. Shine & W.P. Porter. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warm-

- ing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 106:3835-3840.
- Lara-Reséndiz, R.A. 2018. Tortugas del desierto, en peligro. *Biodiversitas* 136:8-12.
- Lara-Reséndiz, R.A., P. Galina-Tessaro, A.G. Pérez-Delgadillo, J.H. Valdez-Villavicencio & F.R. Méndez-De La Cruz. 2019. Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90:e902888.
- Lara-Reséndiz, R. A., Rosen, P., Sinervo, B., Miles, D. B. & Méndez-De la Cruz, F. R. (2022). Habitat thermal quality for *Gopherus evgoodei* in tropical deciduous forest and consequences of habitat modification by buffelgrass. *Journal of Thermal Biology*, 104, 103192. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103192>
- Lara-Reséndiz, R.A., D. Miles, P. Rosen & B. Sinervo. 2022. Micro and macroclimatic constraints on the activity of a vulnerable tortoise: a mechanistic approach under a thermal niche view. *Functional Ecology* 36:2227-2239.
- Lara-Reséndiz, R.A., J.C. Álvarez-Yepiz, D.B. Miles, J. Joos, A.G. Pérez-Delgadillo & F.R. Méndez-de la Cruz. 2024. Climate change and reduced shading restrict the activity period of a threatened tortoise in tropical dry forest. *Global Ecology and Conservation* 50:e02841.
- Longshore, K.M., J.R. Jaeger & J.M. Sappington. 2003. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) survival at two Eastern Mojave Desert sites: death by short-term drought? *Journal of Herpetology* 37:169-177.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez & M. Maass. 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in Western Mexico. Pp. 19-35. En R. H. Robichaux & D. Yetman (Eds.). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nagy, K.A. & P.A. Medica. 1986. Physiological ecology of desert tortoises in Southern Nevada. *Herpetologica* 42:73-92.
- O'Connor, M.P., L.C. Zimmerman, E.M. Dzialowski & J.R. Spotila. 2000. Thick-walled physical models improve estimates of operative temperatures for moderate to large-sized reptiles. *Journal of Thermal Biology* 25:293-304.
- Rosen, P.C. 2014. *Conservation Status, Ecology, and Distribution of Desert Tortoises in Mexico. The Mexico Tortoise Project (2001-2013)*. United States Fish and Wildlife Service, Tucson, Arizona, USA.
- Rosen, P.C., R.A. Lara-Reséndiz, B. Sinervo, D.M. Arenas Moreno, C. Meléndez Torres & F.I. Valle Jiménez. 2014a. Preliminary report on operative temperatures for desert tortoises in tropical deciduous forest and desert scrub Mexico. Pp. 129-143. En P.C. Rosen (Ed.). *Conservation Status, Ecology, and Distribution of Desert Tortoises in Mexico. The Mexico Tortoise Project (2001-2013)*. United States Fish and Wildlife Service, Tucson, Arizona, USA.
- Rosen, P.C., M.L. Vaughn, M.C. Meléndez Torres, A.E. Karl, R. Lara-Reséndiz & D.M. Arenas Moreno. 2014b. Ecological observations on desert tortoises in Mexico. Pp. 144-161. En P.C. Rosen (Ed.). *Conservation Status, Ecology, and Distribution of Desert Tortoises in Mexico. The Mexico Tortoise Project (2001-2013)*. United States Fish and Wildlife Service, Tucson, Arizona, USA.
- Rostal, D.C., E.D. McCoy & H.R. Mushinsky. 2014. *Biology and Conservation of North American Tortoises*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Schwalbe, C.R. & C.H. Lowe. 2000. Amphibians and reptiles of the Sierra de Alamos. En R. H. Robichaux & D. Yetman (Eds.). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D.B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M.L. Calderón-Espinosa, R.N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L.J. Avila, M. Morando, I.J. De la Riva, P.V. Sepulveda, C.F.D. Rocha, N. Ibargüen-goytía, C.A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz,

- T.A. Oksanen, D.G. Chapple, A.M. Bauer, W.R. Branch, J. Clobert & J.W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Sinervo, B., R.A. Lara-Reséndiz, D.B. Miles, J.E. Lovich, J.R. Ennen, J. Müller, R.D. Cooper, P.C. Rosen, J.A.E. Stewart, J.C. Santos, J.W. Sites Jr, P.M. Gibbons, E.V. Goode, L.S. Hillard, L. Welton, M. Agha, G. Caetano, M. Vaughn, C. Meléndez-Torres, H. Gadsden, G. Casteñada-Gaytán, P. Galina-Tessaro, F.I. Valle-Jiménez, J. Valdez-Villavicencio, N. Martínez-Méndez, G. Woolrich-Piña, V. Luja, A. Díaz de la Vega-Pérez, D.M. Arenas-Moreno, S. Dominguez-Guerrero, N. Fierro, S. Butterfield, M. Westph, R.B. Huey, W. Mautz, V. Sánchez-Cordero & F.R. Méndez-De la Cruz, 2017. Climate change and collapsing thermal niches of Mexican endemic reptiles. White paper for the environmental working group of the UC-Mexico initiative. <http://escholarship.org/uc/item/4xk077hp> University of California, California. [Consultado en mayo 2020].
- Sinervo, B., R.A. Lara-Reséndiz, D.B. Miles, J.E. Lovich, P.C. Rosen, H. Gadsden, G.C. Gaytán, P.G. Tessaro, V.H. Luja, R.B. Huey, A. Whipple, V.S. Cordero, J.B. Rohr, G. Caetano, J.C. Santos, J.W. Sites & F.R. Méndez de la Cruz. 2024. Climate change and collapsing thermal niches of desert reptiles and amphibians: Assisted migration and acclimation rescue from extirpation. *Science of the Total Environment* 908:168431.
- Spotila, J.R., T.A. Radzio & M.P. O'Connor. 2014. Thermoregulation and energetics of North American tortoises. Pp. 30-36. En D. C. Rostal, E. D. McCoy y H. R. Mushinsky (Eds.). *Biology & Conservation of North American Tortoises*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Tracy, C.R. 1982. Biophysical modeling in reptilian physiology and ecology. Pp. 275-321. En C. Gans & F. H. Pough (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York, USA.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Van Devender, T.R., A.C. Sanders, R.K. Wilson & S.A. Meyer. 2000. Vegetation, flora, and seasons of the Rio Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora Pp. 36-101. En R. H. Robichaux y D. Yetman (Eds.). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Van Devender, T.R. 2002. *The Sonoran Desert Tortoise. Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA.
- Zimmerman, L.C., M.P. O'Connor, S.J. Bulova, J.R. Spotila, S.J. Kemp & C.J. Salice. 1994. Thermal ecology of desert tortoises in the eastern Mojave Desert: Seasonal patterns of operative and body temperatures, and microhabitat utilization. *Herpetological Monographs* 8:45-59.



IV. Estudios sobre la Ecología de *Rhinoclemmys rubida*

Taggert G. Butterfield,^{1,3,*} Alejandra Monsiváis-Molina,¹ José Garrido,² Nicholas DeHollander,^{2,3} Cameron Cupp,^{2,3} Jessica Luna,^{2,3} Eduardo Reyes-Grajales,⁴ Rodrigo Macip-Ríos¹ y Daniel D. Beck^{2,3}

¹Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701. Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta. Morelia, Michoacán, 58190, México.

²Department of Biological Sciences, Central Washington University, Ellensburg, WA 98926, USA.

³SOBRE Mexico, Central Washington University, Ellensburg, WA 98926, USA.

⁴Departamento de Biología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 29000, México.

*Correspondencia: taggertbutterfield3@gmail.com

Resumen. Las tortugas terrestres y de agua dulce del género *Rhinoclemmys* son las únicas representantes de la familia Geoemydidae en el Nuevo Mundo. En México, hay tres especies del género *Rhinoclemmys* y existe muy poca información sobre su ecología. Para llenar este vacío en 2014 iniciamos diferentes estudios con *R. rubida*. Mediante observaciones directas y una amplia gama de técnicas de campo, proporcionamos una primera visión integral sobre la ecología de la subespecie norteña, *R. r. perixantha*, en Chamelea, Jalisco, así como datos poblacionales básicos de la subespecie sureña *R. r. rubida*, cerca de Pochutla, Oaxaca. En suma, mostramos que *R. rubida* es una tortuga terrestre omnívora que vive estrechamente asociada con los nopales (*Opuntia* sp.). También reportamos que las poblaciones de *R. rubida* pueden existir en altas densidades y que son potenciales dispersores de semillas de varias especies de plantas. Esto

destaca el potencial de impacto que las poblaciones de *R. rubida* podrían tener en el ecosistema del bosque tropical seco. Por otro lado, el paso de un huracán de categoría cuatro a mitad de nuestro trabajo en el sitio de campo en Jalisco, nos permitió documentar que *R. r. perixantha* es resiliente a los daños drásticos del huracán y que continúa usando los mismos microhábitats que usaba antes del huracán, pero en diferente frecuencia. Aún queda mucho por ser estudiado de *R. rubida*, no obstante, la prioridad más importante es llevar a cabo censos a lo largo de su distribución en el norte y sur del país para comprender mejor el estado de conservación de esta especie.

Palabras clave: ámbito hogareño, biología térmica, dieta, ecología, huracán Patricia, microhábitat.

Abstract. The freshwater and terrestrial turtles of the genus *Rhinoclemmys* are the only representatives in the new world of the turtle family Geoemydidae. In



Mexico, there are three species of *Rhinoclemmys* and very little information exists on their ecology. To fill this gap of knowledge we began working with *R. rubida* in 2014. Using direct observation and diverse field techniques we provide a first comprehensive insight into the ecology of the northern subspecies, *R. r. perixantha* in Jalisco, Mexico, and provide basic population data on the southern subspecies *R. r. rubida* near Pochutla, Oaxaca. In sum, we show that *R. rubida* is a terrestrial and omnivorous turtle that is closely associated with the Nopal cactus (*Opuntia* sp.). We also show that populations of *R. rubida* can exist in high densities and that they are potential seed dispersers for several plant species. This underscores the potential impact that *R. rubida* populations can have on the seasonally dry tropical forest ecosystem. Furthermore, a category four hurricane hit our field site in Jalisco, Mexico in the middle of our studies and allowed us to document how *R. r. perixantha* responded. We show that *R. r. perixantha* is resilient to drastic hurricane damage and continued to use the same microhabitats that they did before the hurricane, but at different frequencies. Much remains to be studied on *R. rubida*, but perhaps the most important priority is to conduct population surveys throughout their northern and southern ranges to better understand the conservation status of this species.

Key words. diet, ecology, home range, hurricane Patricia, microhabitat, thermal biology.

GEOEMYDIDAE es la familia de tortugas más diversa en el mundo con un total de 96 taxones, la mayoría de estas especies y subespecies están distribuidas en el Viejo Mundo (Fig. 1). En el Nuevo Mundo, esta familia está representada por 14 especies y subespecies pertenecientes al género *Rhinoclemmys* (Fig. 1). Este género se distribuye desde el norte de México hasta Brasil y presenta una amplia variedad de estilos de vida (TTWG, 2017). Por ejemplo, *R. nasuta* en Colombia es altamente acuática y habita en cuerpos de agua permanentes (Garcés-Restrepo *et al.*, 2013), *R. areolata* en México es semi-terrestre y se encuentra tanto en tierra como en cuerpos de agua (Vogt *et al.*, 2009), mientras que *R. annulata* en Centroamérica es completamente terrestre (Ernst & Barbour, 1989). Esta gama de adaptaciones es única en la región ya que, desde el norte de México hasta Sudamérica, *Rhinoclemmys* es el único género de tortugas que ha evolucionado tanto en formas terrestres como acuáticas (Ernst & Barbour, 1989; Le & McCord, 2008). Esta característica única de evolucionar formas acuáticas y terrestres hace de este género un modelo ideal para responder preguntas sobre las causas que llevan a las especies a evolucionar diferentes ecologías. No obstante, para resolver dichas interrogantes se requiere de información ecológica detallada y hasta la fecha son pocos los estudios de campo se han centrado en las especies del género *Rhinoclemmys*.

En México existen seis especies y subespecies de *Rhinoclemmys*, las cuales se distribuyen a lo largo de las costas del Pacífico y Golfo de México (Fig. 2).

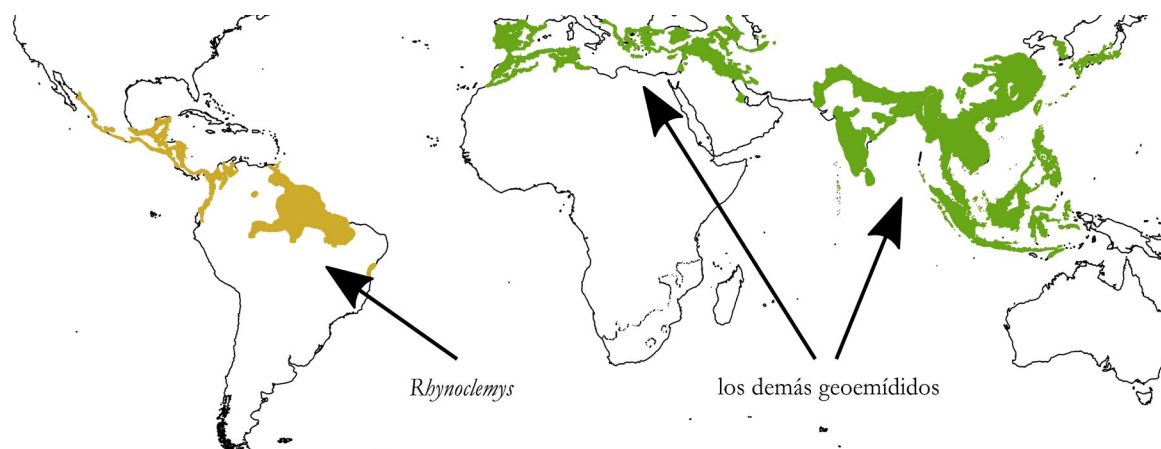


Figura 1. Distribución geográfica de los miembros actuales de la familia Geoemydidae en el mundo.

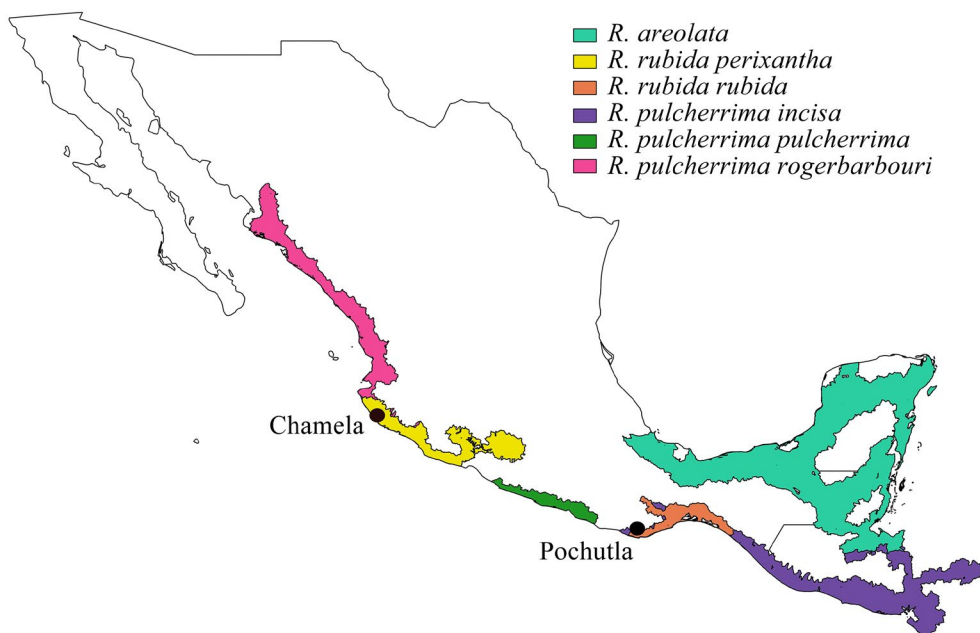


Figura 2. Mapa de las especies y subespecies de *Rhinoclemmys* en México y ubicación de nuestro principal sitio de campo en Chamela, Jalisco, así como de nuestro sitio de campo en 2018-2019 en Pochutla, Oaxaca.

Se ha sugerido que estas especies son semi-terrestres (*R. areolata* y *R. pulcherrima*) o terrestres (*R. rubida*) y que tienen dietas omnívoras (Vogt *et al.*, 2009; Legler & Vogt, 2013; Butterfield & Rivera-Hernández, 2014). Sin embargo, esta información proviene de observaciones de campo anecdóticas (Butterfield & Rivera-Hernández, 2014), individuos en cautiverio (Legler & Vogt, 2013) o información compilada (Ernst & Barbour, 1989; Legler & Vogt, 2013), sin embargo, no ha habido estudios de campo exhaustivos. De hecho, la información ecológica más completa de *Rhinoclemmys* en México antes del 2018 proviene de un reporte sobre *R. areolata* que sólo proporcionó una breve descripción de la ecología de la especie (Vogt *et al.*, 2009). Por esta razón, existe una urgente necesidad de generar información ecológica detallada sobre las especies mexicanas de *Rhinoclemmys*. Esto es especialmente importante considerando que *Rhinoclemmys* representa un modelo ideal para el estudio de interrogantes evolutivas y porque las tortugas, en general, contribuyen con una gran cantidad de servicios ecosistémicos a las comunidades biológicas, como el flujo de energía, reciclaje de minerales y dispersión de semillas (Lovich *et al.*, 2018).

Para aminorar la falta de conocimiento sobre *Rhinoclemmys* en México, en 2014 empezamos a estudiar la ecología de *Rhinoclemmys rubida*. Edward Drinker Cope fue el primero en describir la especie (Cope, 1869), desde entonces, las observaciones han sido extremadamente raras y durante todo el siglo XX fueron publicadas menos de seis observaciones en relación con la ecología de *R. rubida* (Oliver, 1937; Hartweg & Oliver, 1940; Schmidt & Shannon, 1947; Mosimann & Rabb, 1953; Ernst & Barbour, 1989). Aún así, se han logrado avances en su taxonomía y dos subespecies, *R. r. perixantha* y *R. r. rubida* ya han sido descritas (Mosimann & Rabb, 1953; Le & McCord, 2008). Estas subespecies existen en dos distribuciones disyuntas (Fig. 2). En el norte, *R. r. perixantha*, que localmente se conoce como “tortuga de monte” o “tortuga moteada” se distribuye desde la frontera sur de Nayarit hasta Guerrero (Fig. 2). En el sur, *R. r. rubida*, localmente conocida como “tortuga cabeza amarilla”, se distribuye en Oaxaca y Chiapas (Fig. 2). La distribución de ambas poblaciones está restringida al bosque tropical seco (BTS), así que, nuestro objetivo al inicio de nuestras investigaciones fue entender la ecología de *R. rubida* y su papel en el BTS.

Nuestro primer paso para descubrir la ecología de *R. rubida* fue medir el uso de su microhábitat, su ámbito hogareño y sus patrones de actividad. Esto lo hicimos colocando radio transmisores en individuos de *R. r. perixantha* en Chamela, Jalisco, y rastreándolos aproximadamente por un año (2014-2015). Desde entonces hemos llevado a cabo una variedad de estudios con esta población, como su demografía, tipo de dieta utilizando isótopos estables, germinación de semillas defecadas y biología térmica. Estos datos nos han permitido dar una visión a detalle sobre la ecología de *R. r. perixantha* en Chamela y su papel en el BTS. Además, dado que muchos de nuestros datos fueron obtenidos antes del huracán Patricia (categoría 4) que azotó a la región en 2015, nos fue posible evaluar los efectos del huracán sobre la ecología y el comportamiento de *R. r. perixantha*. Más tarde, en 2018 y 2019 tuvimos la oportunidad de realizar trabajo de campo con la subespecie sureña, *R. r. rubida*, cerca de Pochutla, Oaxaca. Los datos colectados durante estas temporadas de campo nos ofrecieron una visión clave sobre las diferencias y similitudes entre las dos subespecies de *Rhinoclemmys*. En conjunto, los datos colectados a lo largo de estos trabajos nos proporcionan un panorama amplio sobre la ecología de *R. rubida* y muestran que esta especie tiene un papel muy importante en el bosque como potencial dispersor de semillas. También obtuvimos los primeros datos empíricos sobre cómo las poblaciones terrestres de tortugas responden a cambios drásticos en la estructura del bosque después de un evento climático extremo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitios de estudio. Los datos que presentamos aquí fueron colectados en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, y en comunidades alrededor de San Pedro Pochutla, en Oaxaca (Fig. 2). En Chamela, las primeras tortugas fueron encontradas en julio de 2012, pero la mayoría del trabajo de campo se realizó cada año a partir del 2014 hasta el 2019, con temporadas de trabajo que duraron entre uno y once meses. En Oaxaca sólo hemos realizado dos temporadas de campo, en 2018 y 2019, un mes por cada año. La vegetación que predomina en ambos sitios es de bosque tropical seco, que se caracteriza por una larga temporada

de sequía (6-8 meses) y una temporada corta pero extremadamente húmeda (Murphy & Lugo, 1986). En Chamela y Pochutla la temporada de lluvias dura entre seis y cuatro meses con una precipitación anual de 800 mm y 894 mm, respectivamente (Maass *et al.*, 2018; Climate-Data, 2020). *Rhinoclemmys rubida* es endémica a este tipo de bosque y sus poblaciones están catalogadas como “casi amenazadas” debido a la destrucción acelerada y constante de su hábitat (van Dijk *et al.*, 2007).

El 23 de octubre de 2015 el huracán Patricia (categoría 4), el huracán de mayor intensidad nunca antes registrado en la zona, azotó directamente en nuestro sitio de campo en Chamela. Con una velocidad de viento de 345 km/h y el ojo del huracán ubicado directamente sobre Chamela. La vegetación de nuestro sitio de campo se vio severamente dañada (Kimberlain *et al.*, 2016). A pesar de lo devastador que fue para el bosque, esta tormenta nos dio una oportunidad única de estudiar los impactos de eventos climáticos extremos sobre la ecología y el comportamiento de las tortugas terrestres.

Uso del microhábitat, ámbito hogareño y patrones de actividad de *R. r. perixantha*. Rastreamos individuos de esta especie usando carretes de hilo nylon o radio transmisores desde noviembre 2014 hasta septiembre 2015 (Butterfield *et al.*, 2018). El rastreo cotidiano de las tortugas a lo largo de este periodo nos permitió documentar los microhábitat que los individuos usan y prefieren, su ámbito hogareño y sus patrones de actividad (Butterfield *et al.*, 2018). El uso del microhábitat se documentó de manera directa observando cuántas tortugas se refugiaban en la hojarasca, el material leñoso, la vegetación y madrigueras. La preferencia por el microhábitat fue evaluada comparando las características de los sitios usados por tortugas respecto a sitios aleatorios. Dentro de cada cuadrante estimamos el porcentaje de cobertura del suelo desnudo, vegetación, material leñoso, hojarasca y rocas. Para cada cuadrante también medimos el grado de inclinación de la pendiente con un clinómetro y medimos la cobertura del dosel a 10 cm y 150 cm usando un densiómetro esférico. Analizamos los sitios preferidos por las tortugas respecto a los sitios aleatorios empleando un modelo lineal generalizado (link = logit). Esto nos permitió determinar cuáles características del microhábitat explican mejor la presencia de las tortugas. También estimamos los ámbitos

hogareños calculando el área del Polígono Mínimo Convexo (PMC) que incluyó a todos los sitios únicos de un individuo en particular. También evaluamos los patrones de actividad calculando el porcentaje de tortugas que observamos activas durante cada hora del día. Los patrones de actividad anual fueron evaluados documentando la frecuencia con la que las tortugas se movieron a un nuevo sitio en el transcurso del año. Más detalles de estos métodos pueden consultarse en Butterfield *et al.* (2018).

Dieta de *R. r. perixantha* y su papel en la germinación de semillas. Para revelar las preferencias de dieta de *R. r. perixantha* nos basamos en observaciones directas de individuos forrajeando en el campo, muestras de heces fecales, e isótopos estables. Sólo pudimos identificar las especies que integran su dieta cuando encontramos a las tortugas forrajeando en el campo. Dado que no pudimos identificar las especies provenientes de muestras fecales, sólo usamos estas muestras para documentar la ocurrencia de tipos generales de alimento (p. ej. materia vegetal) en la dieta de las tortugas. Los valores de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) obtenidos en la queratina del carapacho se usaron para estimar la proporción de recursos alimenticios consumidos por *R. r. perixantha*. Dado que la queratina del carapacho es relativamente inerte, el valor de los isótopos estables de la muestra representa el valor de los isótopos estables de los recursos consumidos durante la síntesis de dicha muestra (Murray & Wolf, 2012). Tomamos muestras de 1 mg de queratina del carapacho y muestreamos la disponibilidad de recursos alimenticios en el ambiente que potencialmente podrían haber sido consumidos por las tortugas (Ben-David & Flaherty, 2012). A continuación, usamos un modelo mixto para estimar el porcentaje en el cual son incorporados diferentes recursos a la dieta de *R. r. perixantha* (Parnell *et al.*, 2013). En 2015 la queratina fue colectada de individuos seleccionados, plantas y artrópodos a lo largo del sitio de estudio en Chamela. Agrupamos a las plantas basándonos en la vía fotosintética que utilizan (C3, C4, CAM) y a los artrópodos según su clase taxonómica (Ehleringer & Osmond, 2000). Seleccionamos a las plantas basándonos en recursos alimenticios conocidos o potenciales, es decir, que estuvieran disponibles en el suelo del bosque para las tortugas. Los artrópodos fueron muestreados utilizando trampas embudo tipo Berlese y a mano. Todas

las muestras fueron secadas y homogeneizadas antes de ser enviadas al Centro de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (CSI.UNM.EDU) para medir la proporción de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Una precaución que debe tenerse es que los isótopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en los recursos alimenticios cambian durante la síntesis del tejido (Caut *et al.*, 2009). A esto se le llama discriminación trófica, y da como resultado que los valores isotópicos obtenidos en tejido del consumidor no empaten perfectamente con los valores de los recursos consumidos. Por lo tanto, corregimos nuestros datos usando los factores de discriminación trófica del carbono (0.8‰) y el nitrógeno (2.55‰) que se han determinado experimentalmente para los tejidos queratinosos en tortugas del desierto (*Gopherus agassizii*) (Murray & Wolf, 2012; 2013).

Para probar la hipótesis de que *R. r. perixantha* es un potencial dispersor de semillas, comparamos el éxito en la germinación de semillas provenientes de un recurso alimenticio conocido (el fruto del nopal *Opuntia puberula*), tanto de aquellas tomadas directamente del fruto (semillas no defecadas) como después de haber sido defecadas por tortugas (semillas defecadas). En julio 2015 capturamos tres adultos de *R. r. perixantha*, las llevamos al laboratorio de la Estación de Chamela y las alimentamos con frutos de *O. puberula* que fueron colectados de tres diferentes plantas. Las semillas fueron sembradas y plantadas en un invernadero después de haber sido defecadas. Las semillas no defecadas fueron extraídas directamente de los frutos de *O. puberula* como control. Las semillas defecadas y no defecadas fueron sumergidas en alcohol isopropílico al 10% para matar cualquier hongo presente, secadas con aire y finalmente plantadas. Las semillas secas fueron cubiertas individualmente con suelo del bosque local (< 0.5 cm) dentro de tubos de plástico (50 × 35 × 15 cm) en los que se aseguró su buen drenaje, posteriormente se pusieron en el invernadero de la estación científica y fueron regadas regularmente. La germinación acumulada de las semillas defecadas y no defecadas fue analizada gráficamente y la probabilidad de germinación se calculó con un análisis de supervivencia Kaplan-Meier (McNair *et al.*, 2012; Therneau, 2015). El nivel de significancia de la probabilidad de germinación entre las semillas defecadas y no defecadas fue analizado empleando una modificación Peto-Peto de la prueba Gehan-Wilcoxon (Herrington & Fleming, 1982).

Demografía de *R. r. perixantha* y *R. r. rubida*.

Para encontrar nuevas tortugas, caminamos a lo largo del hábitat potencial de estas especies en cada temporada de campo y cada uno de los individuos fue medido y marcado con una marca única. Estos datos fueron utilizados para estimar la densidad, la abundancia y el tamaño de la población en Chamela, y para comparar el tamaño y la estructura de las poblaciones de *R. r. perixantha* respecto a *R. r. rubida*. Los datos que colectamos al encontrarnos con un nuevo individuo incluyeron clase de edad, sexo, masa corporal, longitud de carapacho y longitud del plastrón. El sexo fue determinado según las características sexuales secundarias de los individuos (largo de la cola), la masa corporal fue medida con una precisión de 0.1 g usando una balanza digital, mientras que la longitud del carapacho y del plastrón fue medida con una precisión de 0.05 mm usando un calibrador análogo. En Chamela nuestro muestreo se extendió por varios años y tuvimos una cantidad substancial de recapturas. Esto nos permitió usar el método de captura-marca-recaptura para estimar la abundancia y la densidad de la población (Butterfield *et al.*, 2020). Esto lo hicimos dividiendo nuestras temporadas de campo en siete diferentes eventos de muestreo y usando un estimador de heterogeneidad (Mh) según Chao (1989) para estimar el tamaño poblacional. La densidad fue calculada dividiendo el tamaño total de la población estimada para *R. r. perixantha* entre el área total en la cual buscamos a las tortugas (24.6 ha). Calculamos el índice de dimorfismo sexual en ambas poblaciones dividiendo el tamaño promedio del sexo más grande entre el tamaño promedio del sexo más pequeño (Lovich & Gibbons, 1992).

Biología térmica de *R. r. perixantha*. Nos propusimos entender la temperatura preferida de *R. r. perixantha* cuando está activa, cómo regulan su temperatura en la temporada seca y la temporada húmeda y cómo regulan su temperatura corporal con respecto a las temperaturas disponibles en el ambiente. Para conocer la temperatura preferida durante el periodo de actividad de *R. r. perixantha* tomamos las temperaturas corporales de aquellas tortugas activas que encontramos durante la temporada húmeda (junio-septiembre) en 2016, 2017 y 2018, utilizando un termómetro cloacal de lectura rápida. Esta información solamente fue utilizada para comparar la temperatura cloacal de los machos y hembras activas

usando una prueba *t* de Student de dos colas, y para tenerla como referencia. Por otro lado, para entender cómo es que las tortugas regulan su temperatura corporal con respecto a las temperaturas disponibles en el ambiente, colocamos dataloggers de temperatura (iButtonLink, LLC.) sobre los carapachos de las tortugas y sobre modelos de tortugas hechos con cobre, los cuales fueron colocados aleatoriamente en el hábitat. Los modelos de cobre fueron moldeados para tener el tamaño y la forma de un carapacho de tortuga y pintados con color café oscuro para imitar su coloración natural. La ventaja de utilizar este tipo de modelos es que se ha demostrado que los modelos de cobre tienen un perfil térmico similar al de los reptiles (Shine & Kearney, 2001). Los dataloggers fueron sellados con PlastiDip® antes de ser pegados con masa epoxi a la parte posterior del carapacho de las tortugas, y en una zona similar en los modelos de cobre. En marzo 2019 colocamos dataloggers en los carapachos de seis tortugas que habían sido equipadas con radio transmisores en junio 2018 y en 12 modelos de cobre, los cuales registraron la temperatura superficial cada hora desde el 25 de marzo hasta el 10 de junio. Los datos registrados representan la información correspondiente a la temporada de sequía. En agosto 2019 pusimos nuevos dataloggers a las mismas seis tortugas y a sólo seis modelos de cobre (en vez de 12), los cuales registraron la temperatura cada hora desde el 3 de agosto hasta el 19 de octubre del 2019. Estos datos representan la información para la temporada húmeda. Utilizamos los promedios semanales para probar la hipótesis sobre si las temperaturas superficiales de las tortugas cambian entre temporadas y si difieren de las temperaturas ambientales aleatorias. Realizamos un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para probar la hipótesis de que las temperaturas superficiales de las tortugas son significativamente diferentes entre la temporada seca y la húmeda. Para este análisis la variable dependiente fue la temperatura semanal promedio de todas las tortugas juntas y la variable independiente la temporada. Posteriormente realizamos un ANOVA y una prueba *post-hoc* de Tukey para probar la hipótesis sobre si las temperaturas semanales promedio de las tortugas fueron diferentes de las temperaturas aleatorias en el ambiente (las temperaturas de los modelos), las temperaturas de un modelo en un microhábitat expuesto y las temperaturas en un microhábitat con material leñoso. Para este segundo análisis, la variable dependiente fue

la temperatura semanal promedio y las variables independientes fueron las tortugas, promedio de todos los modelos, modelo en microhábitat expuesto y modelo en microhábitat con material leñoso.

Efectos del huracán Patricia en *R. r. perixantha*. Una meta importante después del paso del huracán Patricia fue explorar cómo *R. r. perixantha* responde a los cambios drásticos en la estructura del bosque. Nuestros objetivos particulares fueron entender 1) cómo ha cambiado la disponibilidad de microhábitats desde el huracán, 2) cómo ha cambiado la selección de microhábitats hecha por las tortugas, 3) si ha sido afectado el tamaño del ámbito hogareño, 4) si ha cambiado el patrón de las actividades cotidianas y 5) cómo han influido los daños del huracán sobre el tránsito de las tortugas a través del bosque.

Para el primer objetivo regresamos a algunos microhábitats aleatorios que caracterizamos en 2015 (Butterfield *et al.*, 2018) y los medimos de nuevo en 2017 y 2018 usando los mismos cuadrantes (1 × 1 metro). Las diferencias en los hábitats antes y después del huracán fueron evaluadas usando un modelo lineal generalizado (link = logit), con el antes/después del huracán como la variable dependiente y los porcentajes de suelo desnudo, hojarasca, material leñoso, y vegetación como variables independientes. Aparte realizamos un modelo lineal generalizado para probar el nivel de significancia en los cambios de la cobertura del dosel a 10 cm y 150 cm. Los valores del microhábitat fueron transformados por medio de la función arcoseno antes de realizar los análisis para asegurar su normalidad. Interpretamos los modelos completos para elegir un modelo reducido en lugar de emplear una regresión gradual o una selección de AIC. Los valores de P fueron calculados usando una prueba de razón de similitud.

Para los objetivos dos y tres equipamos con radio transmisores a doce tortugas y monitoreamos sus movimientos. Seis individuos fueron rastreados de junio a septiembre 2017 y otras seis tortugas fueron rastreadas durante el verano de 2018 y 2019. Los microhábitats que usaron las tortugas cuando estuvieron inactivas durante este periodo fueron registrados y comparados con los valores pre-huracán usando una prueba χ^2 . Las ubicaciones GPS de los movimientos de las tortugas de 2017 a 2018 fueron usadas para calcular el tamaño del ámbito hogareño post-huracán. El tamaño del ámbito hogareño fue calculado

usando el método del Polígono Mínimo Convexo (PMC; Anderson, 1982). Utilizamos una prueba t de Student para probar los efectos del huracán Patricia en el tamaño del ámbito hogareño comparando los ámbitos hogareños calculados en 2015 (Butterfield *et al.*, 2018), respecto a los ámbitos hogareños generados con los datos del 2017 al 2019. Comparamos los ámbitos hogareños antes y después del huracán para todas las tortugas, para los machos y para las hembras.

Para nuestro cuarto objetivo comparamos el patrón cotidiano de las actividades antes y después del huracán, investigando cómo cambia la frecuencia de observación de las tortugas activas de una hora a la siguiente. Esto lo hicimos dividiendo el número de observaciones de actividad ocurridas en una hora entre el número de observaciones de actividad ocurridas a lo largo de todas las horas. Probamos el nivel de significancia utilizando una prueba χ^2 .

Para medir si los daños del huracán han influido en la forma en que las tortugas transitan por el bosque, objetivo número cinco, comparamos la sinuosidad de las trayectorias recorridas por las tortugas antes y después del huracán, así como la tendencia de las tortugas de atravesar trayectos sencillos o difíciles. Al inicio de nuestros estudios en Chamela durante 2014 no tuvimos financiamiento para adquirir radio transmisores, así que solamente usamos carretes de hilo nylon para monitorear los movimientos de las tortugas (Butterfield *et al.*, 2018). Este tipo de carretes de hilo nylon se utilizan en máquinas de coser industriales y tienen 250 metros de hilo. Los carretes fueron atados al carapacho de las tortugas usando masa epoxi y conforme la tortuga se desplaza a través del bosque el hilo va desenredándose (Boonstra & Caraine, 1986). El hilo que yace en el suelo permite saber exactamente la distancia total recorrida por un individuo entre el punto de inicio y el punto final de medición. La diferencia en distancia entre el trayecto real recorrido y la línea recta desde el punto de inicio al punto final fue considerada como la medida de "sinuosidad". De esta forma, los valores cercanos a cero nos indicaron cuándo un individuo tomó trayectos rectos mientras caminaban y valores elevados correspondieron a individuos que serpenteaban más entre dos puntos. Nosotros esperábamos que los daños del huracán incrementarían la sinuosidad de las trayectorias. En 2014-2015, nueve individuos fueron equipados con carretes de hilo nylon y monitoreados a lo largo

de seis meses. En ese periodo sólo estimamos la distancia completa de hilo desenredado entre el punto A y el punto B (dos ubicaciones de GPS consecutivas). Sin embargo, el trayecto de una tortuga entre un punto A y un punto B nunca es directo pues consiste en varios desplazamientos en línea recta y de giros. Por lo tanto, en 2018 atamos carretes a nueve tortugas y en vez de medir solamente la distancia total entre los puntos A y B, medimos tanto la distancia como la dificultad de cada segmento en línea recta recorrido por la tortuga entre los puntos A y punto B. Estas tortugas fueron rastreadas por veinticuatro horas y la suma de la distancia de esos segmentos fue usada para evaluar el tipo de hábitats en los que las tortugas prefieren desplazarse. Los segmentos fueron categorizados basados en la dificultad de los obstáculos en el trayecto, de manera que un segmento con un nivel de dificultad uno correspondió a un trayecto con pocos obstáculos, y un segmento con un nivel de dificultad cuatro a un trayecto con muchos obstáculos (Fig. 3). Comparamos la dificultad de los segmentos escogidos por las tortugas respecto a la dificultad de segmentos

aleatorios que pudieron haber sido recorridos por las tortugas, pero que no fueron elegidos. Estos segmentos aleatorios se establecieron colocando un transecto de 30 metros de largo a cada lado del camino recorrido por las tortugas utilizando una cinta métrica. El transecto se dividió en quince segmentos (cada uno de 2 m de longitud) y en cada uno se categorizó su nivel de dificultad. La dificultad de los segmentos recorridos por las tortugas fue comparada con la dificultad de los segmentos aleatorios para probar si *R. r. perixantha* prefiere transitar por hábitats fáciles o difíciles. Las diferencias en la sinuosidad antes y después del huracán fueron analizadas utilizando una *t* de Student y las diferencias en la dificultad de los segmentos recorridos y aleatorios fueron analizadas utilizando una prueba χ^2 cuadrada.

RESULTADOS

Uso del microhábitat, ámbito hogareño y patro-



Figura 3. Ejemplos de los niveles de dificultad en los segmentos: uno (A), dos (B), tres (C) y cuatro (D).



Figura 4. *Rhinoclemmys r. perixantha* refugiándose en material leñoso (A), hojarasca (B), vegetación (C) y un hueco de un árbol (D).

nes de actividad de *R. r. perixantha*. De noviembre 2014 a septiembre 2015 realizamos 704 observaciones independientes de las tortugas rastreadas con hilo nylon y con radio transmisores. En 248 de estas observaciones los individuos estuvieron activos sobre la superficie y 456 veces los individuos estuvieron inactivos, refugiándose en algún tipo de microhábitat. Las tortugas utilizaron como refugio la hojarasca ($n = 273$), material leñoso ($n = 102$), vegetación ($n = 48$), rocas, árboles o guaridas en el suelo ($n = 33$; Fig. 4; Butterfield *et al.*, 2018). Los resultados de la regresión lineal mostraron que los microhábitats seleccionados por las tortugas son significativamente diferentes de los cuadrantes aleatorios respecto a la inclinación de la pendiente, cantidad de material leñoso, suelo desnudo y vegetación (Butterfield *et al.*, 2018). Las tortugas prefirieron microhábitats a lo largo de pendientes con gran cantidad de material leñoso, baja cantidad de suelo desnudo y vegetación (Butterfield *et al.*, 2018). El tamaño del ámbito hogareño promedio ($\pm 95\%$ intervalo de confianza) para los machos fue de 1.02 ± 0.65 ha ($n = 6$), para las hembras de 0.5 ± 0.26 ha ($n = 6$) y para todas las tortugas de 0.92 ± 0.41 ha ($n = 12$; Butterfield *et al.*, 2018). Las tortugas fueron

observadas estando activas con mayor frecuencia entre las 9:00 horas y 15:00 horas, con un pico de actividad alrededor de las 12:00 horas (Butterfield *et al.*, 2018). Anualmente, las tortugas fueron más activas durante la temporada de lluvias (junio a septiembre), cambiando de sitio entre el 94% de todas las observaciones consecutivas (445 de 474) durante este periodo. Durante la temporada de sequía (noviembre a mayo), las tortugas sólo cambiaron de sitio el 28% de todas las observaciones (79 de 366; Butterfield *et al.*, 2018).

Dieta de *R. r. perixantha* y su papel en la germinación de semillas. Las tortugas fueron observadas comúnmente comiendo pequeñas hierbas, plántulas, o frutos caídos y flores que se encontraban dispersos sobre el suelo del bosque. Algunas de estas especies incluyeron a *Commelina erecta*, *Clusia salvinii*, *Schefflera* sp. y *Erythrina* sp. Observamos tortugas comiendo los frutos de la papaya silvestre *Jacaratia mexicana* (Fig. 5a) y los cladodios del nopal *Opuntia excelsa* (Fig. 5b). Incluso algunos individuos fueron encontrados en la misma *O. excelsa* año tras año. Las tortugas también forrajearon en otra especie de nopal de Chamela, *Opuntia puberula*, pero estas observaciones fueron menos comunes. Al inicio de



Figura 5. Recursos alimenticios de *R. r. perixantha*. A) papaya silvestre (*Jacaratia mexicana*), B) nopal (*Opuntia excelsa*), frutos de *Guapira macrocarpa*, D) caracoles arbóreos (*Orthalicus* sp.). Nota: sólo hemos observado tortugas consumiendo conchas de caracoles muertos de *Orthalicus* sp.

la temporada húmeda, los frutos del árbol *Guapira macrocarpa* son un recurso alimenticio importante (Fig. 5c; Butterfield & Rivera-Hernández, 2015). Cuando *G. macrocarpa* está fructificando es común encontrar a diferentes individuos forrajeando bajo el mismo árbol. Incluso hemos visto algunas tortugas comiendo conchas de caracoles muertos pertenecientes al caracol arbóreo *Orthalicus* sp. (Fig. 5d). En julio 2017 observamos una tortuga comiendo una especie de oruga no identificada, lo cual representa la única observación a lo largo de todo nuestro estudio de *R. r. perixantha* alimentándose de invertebrados vivos.

Separamos los contenidos de 38 muestras fecales de *R. r. perixantha*. De estas muestras, 36 contenían materia vegetal, 20 tuvieron invertebrados y 19 tuvieron tanto materia vegetal como invertebrados. Nueve muestras fecales contuvieron restos de caracoles (*Orthalicus* sp.), en cinco muestras encontramos larvas de milpiés (Diplópoda) y en ocho muestras encon-

tramos semillas. Las únicas semillas que pudimos identificar fueron de *Ficus* sp. (tres muestras) y de *Opuntia* sp. (una muestra); el resto de las semillas no fueron identificadas.

Colectamos y procesamos muestras para analizar los isótopos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de un total de quince tortugas, 83 plantas C3, 16 plantas C4, 36 plantas CAM, 13 diplópodos, 7 isópodos y 16 gasterópodos. Los resultados de los modelos mixtos de isótopos estables revelaron que la dieta de *R. r. perixantha* está compuesta en un 40% de plantas C3, 20.9% de isópodos, 16.7% de diplópodos, 9.6% de gasterópodos, 7.3% de plantas CAM y 6% de plantas C4 (Fig. 6).

La comparación en el tiempo de germinación de 120 semillas defecadas de *O. puberula* respecto a 120 semillas no defecadas mostró que hubo una mayor germinación en las semillas defecadas. De las semillas defecadas, 88/120 germinaron dentro de la duración del experimento, en contraste con 77/120 de las

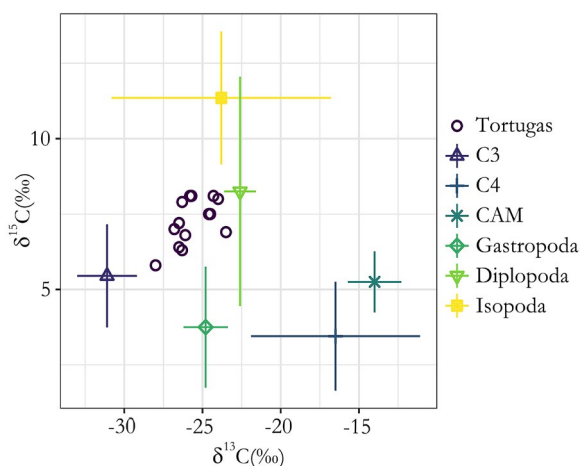


Figura 6. Valores gráficos de los isótopos estables de *R. r. perixantha* ($n = 13$) y promedio (\pm error estándar) de las plantas e invertebrados disponibles en el ambiente.

semillas no defecadas. Además, las semillas defecadas germinaron a un ritmo más acelerado que las semillas no defecadas (Fig. 7a). El análisis del tiempo hasta un evento reveló que la probabilidad de que las semillas germinen fue significativamente más alta en semillas defecadas que en las semillas no defecadas (Prueba Gehan-Wilcoxon, $\chi^2 = 5.1$, $P = 0.02$; Fig. 7b).

No tuvimos datos sustanciales sobre la dieta de *R. r. rubida* para reportar. Sin embargo, en septiembre 2018 observamos a un individuo forrajeando una

plántula de un cactus columnar (*Acanthocereus* sp.) y también observamos individuos forrajeando *Opuntia decumbens*, tanto en 2018 como en 2019. La ocurrencia de *R. r. rubida* parece estar estrechamente asociada con la ocurrencia de *O. decumbens* porque la mayoría de los individuos que encontramos estuvieron asociados con este cactus.

Demografía de las poblaciones de *R. r. perixantha* y *R. r. rubida*. En Chamela realizamos una estimación de la población usando datos de individuos marcados y recapturados a lo largo de siete eventos de muestreo: julio 2012, agosto 2014, octubre 2014-mayo 2015, junio 2015-septiembre 2015, julio 2016-septiembre 2016, junio 2017-julio 2017 y agosto 2017-septiembre 2017 (Butterfield *et al.*, 2020). Un total de 234 individuos de *R. r. perixantha* fueron capturados y 29 fueron recapturados (11.46%). El modelo Mh de Chao estimó que existen 1050.6 (\pm SE 217.4) individuos dentro de las 24.6 hectáreas muestreadas. Por lo tanto, la densidad estimada de esta población es de 43 individuos por hectárea (Butterfield *et al.*, 2020).

A lo largo de todo nuestro periodo de estudio en Chamela encontramos 251 tortugas de las cuales 129 fueron machos, 83 hembras y 39 juveniles o crías. En Oaxaca, encontramos un total de 53 individuos de los cuales 25 fueron machos, 18 hembras y 10 juveniles o crías. La mayor parte de las tortugas en Chamela tuvo una longitud del carapacho de entre 90-100 mm (Fig. 8), mientras que en Oaxaca la mayor parte de

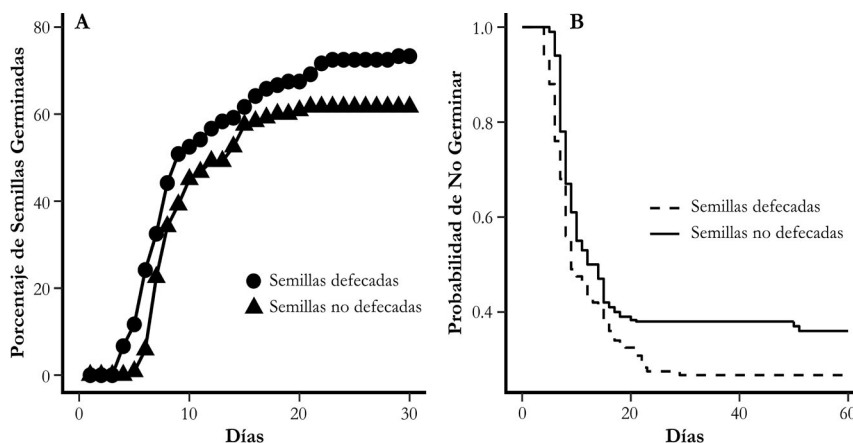


Figura 7. Germinación acumulada (A) y probabilidad de supervivencia (B) calculada con el análisis de supervivencia Kaplan-Meier. Las semillas defecadas están representadas por los círculos (izquierda) y la línea punteada (derecha). Los triángulos (gráfica izquierda) y la línea continua (gráfica derecha) representan a las semillas no defecadas.

las tortugas tuvo una longitud del carapacho de entre 130-150 mm (Fig. 8). *Rhinoclemmys r. perixantha* es más pequeña que *R. r. rubida* (Fig. 8; Tabla 1). Las hembras son más grandes que los machos según la longitud del carapacho en ambas poblaciones (Tabla 1), con un índice de dimorfismo sexual de 1.22:1 y 1.09:1 en Chamela y Oaxaca, respectivamente.

Biología térmica de *R. r. perixantha*. Entre 2016 y 2018 medimos la temperatura cloacal de 101 individuos diferentes. Todas estas tortugas fueron encontradas activas sobre la superficie del bosque y el 54% de éstas tuvo una temperatura corporal de entre 28-31 °C (Fig. 9). El promedio de la temperatura corporal (\pm desvest), es decir, de la temperatura corporal preferida, fue de 29.98 ± 2.4 . No hubo diferencias significativas en el promedio (\pm desv. est.) de la temperatura corporal entre machos (30.05 ± 2.4) y hembras (29.92 ± 2.2 ; $t = -0.25$, $P = 0.8$; Fig. 9).

En 2019 equipamos seis individuos con dataloggers que registraron su temperatura superficial cada hora durante doce semanas en la temporada de sequía (marzo-junio) y húmeda (agosto-octubre). Dos de los doce dataloggers que instalamos sobre las tortu-

gas se desprendieron en cada temporada. Por lo tanto, sólo tuvimos instalados dataloggers en tres machos y una hembra tanto en el periodo de sequía como en el de lluvias. Los doce modelos de cobre que dejamos en el campo durante la temporada de sequía fueron recuperados con éxito, mientras 5/6 de los modelos fueron recuperados en la temporada húmeda. La temporada de sequía estuvo representada por 8,192 registros de temperatura tomados de cuatro diferentes tortugas y 24,576 registros obtenidos de los modelos de cobre. Los datos de la temporada húmeda están representados por 8,192 temperaturas de tortugas y 10,240 registros derivados de los modelos de cobre. Para analizar estos datos, usamos los promedios de temperatura semanales de todas las tortugas juntas (tortugas), todos los modelos de cobre juntos (modelos), un modelo de cobre en material leñoso (material leñoso), y un modelo de cobre en un microhábitat expuesto (expuesto). Encontramos una relación significativa entre las temperaturas superficiales de las tortugas (\pm desviación estándar) durante la temporada de sequía (25.98 ± 1.85) y durante la temporada húmeda (28.07 ± 0.97 ; $F = 12.47$, $P < 0.01$; Fig. 10).

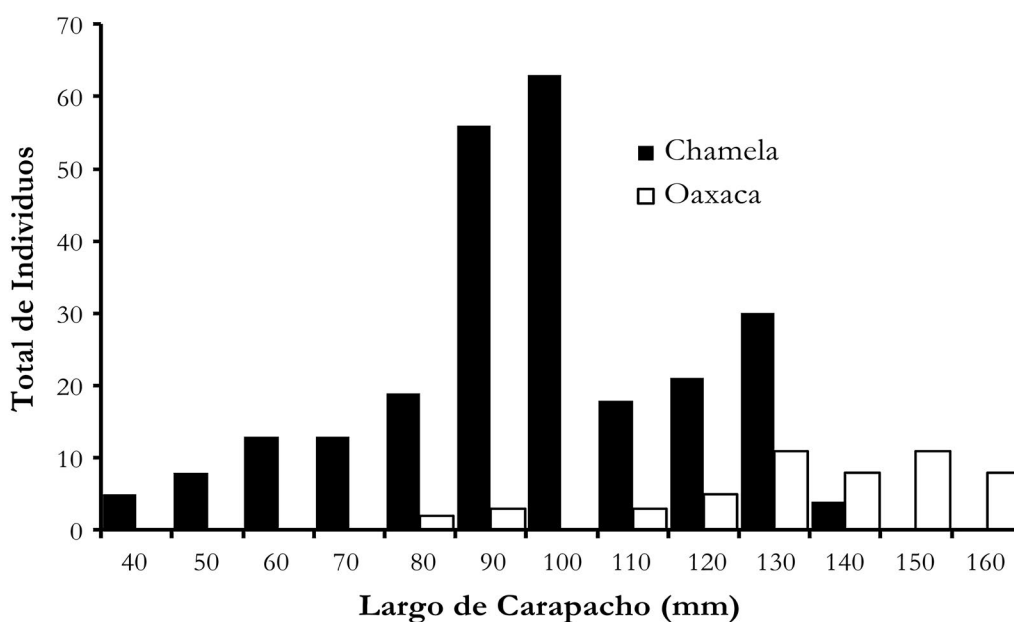


Figura 8. Histograma de la estructura de tamaños de *R. r. perixantha* en Chamela y de *R. r. rubida* en Oaxaca. La frecuencia se refiere al número de tortugas encontradas en cada categoría.

Tabla 1. Promedio \pm desviación estándar del peso, longitud del carapacho y longitud del plastrón de todos los individuos, machos, hembras en Chamela y Oaxaca.

Localidad	Sexo	<i>n</i>	Peso (g)	Carapacho (mm)	Plastrón (mm)
Chamela	Todos individuos	251	171.4 \pm 10	101.3 \pm 21.9	91.7 \pm 21.4
	Machos	129	139.5 \pm 31	99.1 \pm 8	87.7 \pm 6
	Hembras	83	279.8 \pm 93	121.6 \pm 16	113.5 \pm 16
Oaxaca	Todos individuos	53	438.7 \pm 21	135.6 \pm 29	124.7 \pm 22
	Machos	25	434.2 \pm 15	140.8 \pm 11	126.5 \pm 12
	Hembras	18	568.8 \pm 19	153.1 \pm 12.54	140.4 \pm 0

También encontramos una relación significativa entre el promedio semanal de temperatura superficial de la tortuga, el promedio de los modelos, el material leñoso, y el hábitat expuesto ($F = 6.02$, $P < 0.001$; Fig. 10). Realizamos una prueba *post-hoc* de Tukey que mostró que estas diferencias sólo fueron significativas entre el material leñoso-hábitat expuesto y el promedio de los modelos-material leñoso (Tabla 2). La diferencia entre las tortugas y el hábitat expuesto fue marginalmente significativa (Tabla 2).

Efectos del huracán Patricia en *R. r. perixantha*.

En 2017 y 2018 regresamos a los 30 cuadrantes aleatorios medidos en 2015 y revaluamos las características de los microhábitat usando las mismas técnicas empleadas en 2015 (Butterfield *et al.*, 2018). Los resultados de los modelos lineales generalizados revelaron un efecto significativo del huracán sobre el suelo desnudo, el material leñoso, la hojarasca y el dosel a 10 cm y a 150 cm (Tabla 3). La vegetación no se vio afectada significativamente. El resultado más importante de estos análisis es que hubo un incremento significativo en el material leñoso y una disminución en la cobertura del dosel después del huracán Patricia.

Entre 2017-2019 acumulamos 459 observaciones de las 12 diferentes tortugas que equipamos con radio transmisores. Durante 148 de las observaciones las tortugas estuvieron activas y en 311 observaciones las tortugas estuvieron inactivas. Cuando activas las tortugas pasaron el 22.5% del tiempo en hojarasca, 54.3% en material leñoso, 3.5% en vegetación y

19.6% en refugios (Fig. 11). Al comparar estos totales respecto a los datos obtenidos antes del huracán encontramos que hubo una diferencia significativa ($\chi^2 = 39.9$, $P < 0.0001$). Las tortugas se escondieron en el material leñoso y en los refugios con una frecuencia mucho mayor respecto a los años antes del huracán.

Usando 333 diferentes reubicaciones de 12 individuos de *R. r. perixantha* que rastreamos en 2017 y 2018, calculamos los ámbitos hogareños según el PMC y encontramos que el logaritmo del tamaño del ámbito hogareño fue significativamente menor

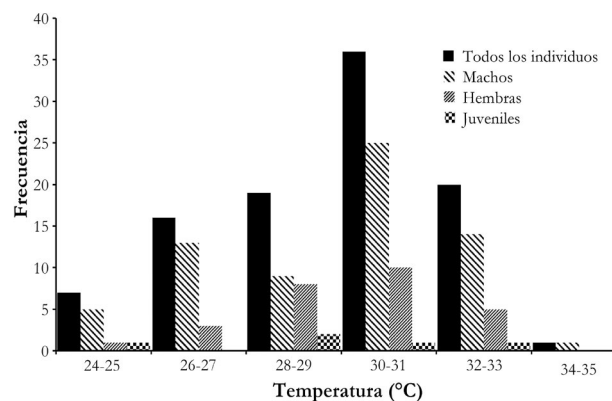


Figura 9. Histograma de la frecuencia en la que fueron observadas diferentes temperaturas en todas las tortugas, machos, hembras y juveniles. No hubo diferencia significativa entre hembras y machos.

Tabla 2. Resultados de la prueba *post-hoc* de Tukey que compara las diferencias en la temperatura promedio semanal entre pares de variables independientes: todas las tortugas, todos los modelos de cobre, un modelo de cobre en material leñoso y un modelo de cobre en un microhábitat expuesto. Los códigos de significancia son: marginalmente significativo (*), 0.01 (**), y 0.001 (***)

Variables independientes	Promedio de diferencia	Límite inferior	Límite superior	P
Material leñoso-expuesto	-0.07	-0.12	-0.02	<0.001***
Promedio de modelos-expuesto	-0.01	-0.06	0.03	0.92
Tortuga-expuesto	-0.05	-0.98	0.002	0.06*
Promedio de modelos-Material leñoso	0.06	0.01	0.11	<0.01**
Tortuga-Material leñoso	0.02	-0.03	0.07	0.57
Tortuga-Promedio de modelos	-0.04	-0.09	0.01	0.25

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generalizados (link = logit) utilizando el antes y después del huracán como la variable dependiente, y las variables del microhábitat como variables independientes. El efecto del huracán sobre la cobertura del dosel fue analizado de manera separada. Estos sitios representan sitios aleatorios, no sitios usados por tortugas.

Variables del microhábitat	Coficiente	Razón de Verosimilitud	P
Intercepto	9.78		
Suelo desnudo	-7.22	10.86	<0.001
Material leñoso	-9.20	12.49	<0.001
Vegetación	5.80	3.80	0.05
Hojasca	-5.98	3.87	<0.05
Intercepto	-50.53		
Cobertura del dosel a 10 cm	24.47	28.77	<0.001
Cobertura del dosel a 15 cm	15.33	12.90	<0.001

después del huracán, respecto a su tamaño antes del huracán ($t = 2.08$, $P < 0.05$; Fig. 12). Antes del huracán, el tamaño promedio (\pm desvest) del ámbito hogareño fue de 0.92 ± 0.6 ha (Butterfield *et al.*, 2018) y después del huracán fue de 0.50 ± 0.2 ha.

El tamaño del ámbito hogareño de las hembras no se vio significativamente afectado por el huracán (0.55 ± 0.24 ha; $t = 0.48$, $P = 0.64$; Butterfield *et al.*, 2018). En cambio, el tamaño del ámbito hogareño de los machos fue significativamente más pequeño después

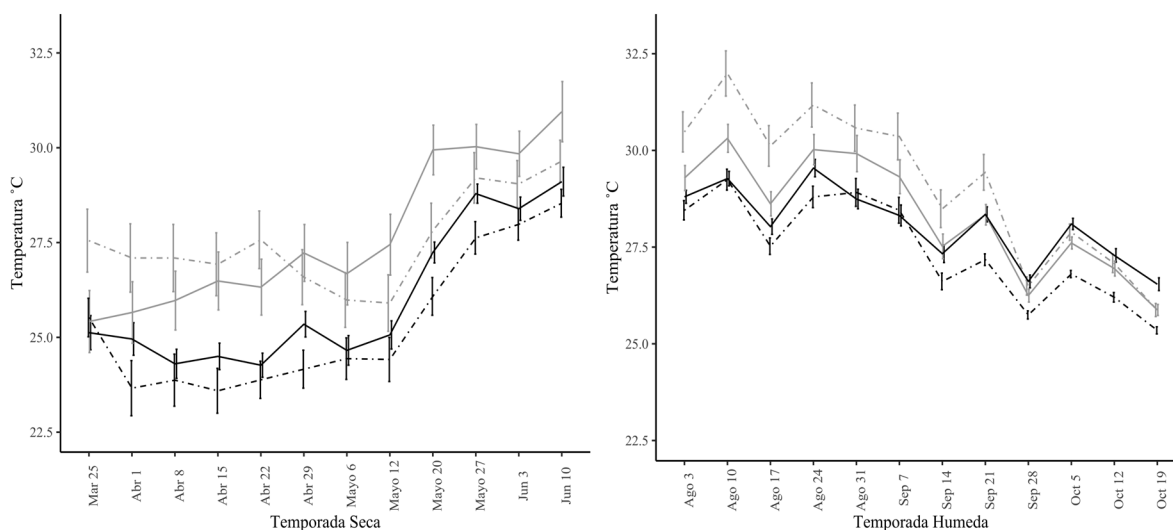


Figura 10. Promedios semanales (\pm error estándar) de todos los datalogger de temperatura pegados a las tortugas, los modelos de cobre, el modelo de cobre en un hábitat expuesto y un modelo de cobre en material leñoso en la temporada seca (izquierda) y húmeda (derecho).

del huracán (0.48 ± 0.16 ha; $t = 2.24$, $P < 0.05$).

El pico de actividad cambió de 12:00-13:00 horas antes del huracán, a 10:00-11:00 horas después del huracán (Fig. 13). No tuvimos suficientes datos post huracán para el periodo de las 14:00 horas para incluir en la comparación. Las diferencias en la actividad diaria antes y después del huracán no fueron significativas ($\chi^2 = 24$, $P = 0.22$).

Cuando comparamos la sinuosidad antes y después del huracán, encontramos que las tortugas caminaron menos entre dos puntos antes del huracán que después del huracán, pero no es estadísticamente significativo ($t = 0.71$, $P = 0.47$; Fig. 14). Este resultado está basado en 65 observaciones antes del huracán (2014-2015) y en nueve observaciones después del huracán (2018). En promedio, el camino real recorrido entre dos ubicaciones antes del huracán fue 2.3 veces más largo que la distancia en línea recta entre los mismos dos puntos, y después del huracán fue 2.7 veces más largo. Con las nueve tortugas a las que les atamos carretes de hilo nylon en el 2018, categorizamos el nivel de dificultad de 293 segmentos en los cuales las tortugas caminaron antes de hacer un giro. Estos datos fueron complementados con 232 segmentos aleatorios por los cuales las tortugas pudieron haber transitado, pero, no fueron elegidos. Nuestros resultados muestran que las tortugas prefie-

ren transitar por segmentos sencillos (dificultad uno y dos; Fig. 15). Sin embargo, esto no fue significativamente diferente ($\chi^2 = 4.99$, $P = 0.17$).

DISCUSIÓN

El entendimiento de cómo los organismos inter-

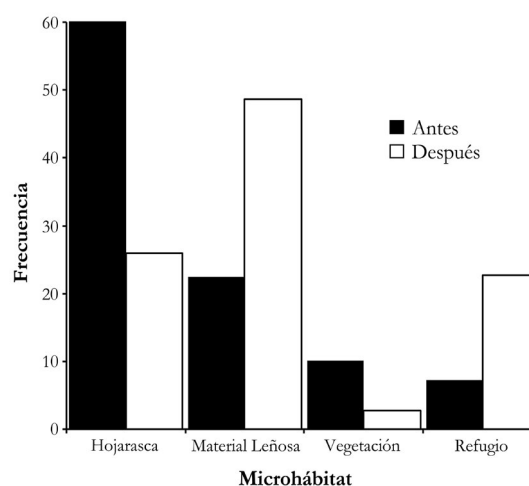


Figura 11. Porcentaje de observaciones en las cuales se observaron a las tortugas inactivas en hojarasca, material leñoso, vegetación y algún tipo de refugio antes ($n = 456$) y después del huracán ($n = 311$).

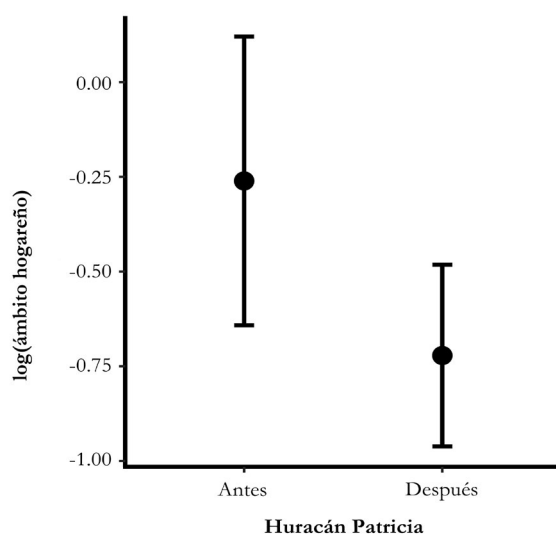


Figura 12. Promedio (\pm 95%) e intervalo de confianza del Polígono Mínimo Convexo (PMC) para estimar el tamaño del ámbito hogareño antes ($n = 12$) y después ($n = 12$) del huracán. Los datos fueron transformados a logaritmo.

actúan con el ambiente es central en la biología (Greene, 2005). En este capítulo, usando observaciones directas y una amplia gama de técnicas de campo, ofrecemos una primera visión integral sobre cómo las especies del género *Rhinoclemmys* interactúan con su ambiente. Destacamos las observaciones más sig-

nificativas de nuestro trabajo y colocamos nuestros resultados dentro de un contexto más amplio para discutir cómo nuestros resultados se corresponden con otros estudios de tortugas. Concluimos con la discusión sobre el impacto potencial que *R. rubida* tiene en los servicios ecosistémicos, sus perspectivas de conservación a futuro y los vacíos en el conocimiento que aún faltan por ser cubiertos.

Uso del microhábitat, ámbito hogareño y patrones de actividad en *R. r. perixantha*. Encontramos que *R. r. perixantha* prefiere refugiarse en hojarasca y material leñoso a lo largo de pendientes y en la cima de los cerros del BTS, tiene ámbitos hogareños pequeños y está más activa al mediodía durante la temporada húmeda. Se han hecho observaciones similares sobre otras especies terrestres de tortugas. Por ejemplo, *R. r. perixantha* es muy similar a *Vijayachelys sylvatica* en el uso del microhábitat (Deepak *et al.*, 2014) y a *Cuora flavomarginata* en los patrones de actividad y el ámbito hogareño (Lue & Chen, 1999). Sin embargo, una diferencia clave que separa a *R. r. perixantha* de otras tortugas terrestres es que éstas no usan con la misma frecuencia los refugios. Si bien esto ha cambiado ligeramente desde el huracán Patricia (Fig. 11), nunca hemos observado tortugas en madrigueras en el suelo y raras veces hemos encontrado tortugas en otro tipo de refugios. En cambio, otras especies similares como *Cuora mouhotii* en Hainan, China, y *Terrapene*

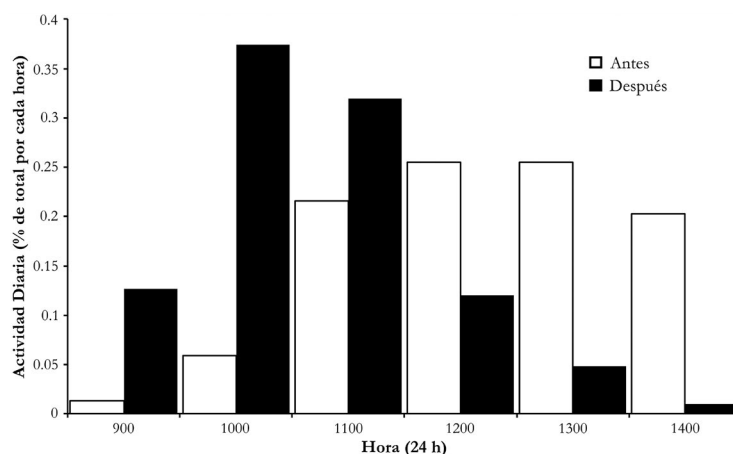


Figura 13. Patrones de actividad diaria antes ($n = 153$) y después ($n = 307$) del huracán. Estos datos representan el porcentaje de tortugas observadas que estuvieron activas cada hora respecto a todas las actividades observadas. Los datos poshuracán fueron insuficientes para comparar después de las 1400 horas.

ornata en el sur de Arizona, Estados Unidos dependen mucho más de los refugios (Plummer, 2003; Xiao *et al.*, 2017). La tendencia a no usar refugios podría ser un resultado de la poca abundancia de éstos en el ambiente, o a una diferencia distintiva en el comportamiento de *R. rubida*, respecto a aquellas especies que utilizan los refugios con mayor frecuencia.

Dieta de *R. r. perixantha* y su papel en la germinación de semillas. Nuestras observaciones sobre la dieta corroboran otras observaciones sobre la omnivoría de *R. rubida* obtenidas con individuos en vida silvestre y en cautiverio (Alvarado-Días *et al.*, 2003; Legler & Vogt, 2013; Butterfield & Rivera-Hernández *et al.*, 2015). No obstante, la observación más importante durante el transcurso de nuestros estudios de campo es que la ocurrencia de *R. rubida* parece estar estrechamente asociada con *Opuntia* sp. Hay dos especies en Chamela, *O. excelsa* y *O. puberula*, y *R. r. perixantha* ha sido encontrada frecuentemente al lado de estas cactáceas, especialmente junto a la especie más común (*O. excelsa*). En Oaxaca, la única especie que hemos identificado es *O. decumbens* y una gran parte de las tortugas que encontramos en Oaxaca estuvieron asociadas con este cacto. Esta observación, aunada con el experimento de germinación de semillas, sugiere que hay una relación mutualista entre *R. rubida* y *Opuntia* sp. En esta relación *R. rubida* se beneficia del alimento que le provee *Opuntia* sp., mientras que el cacto se beneficia de tener un agente

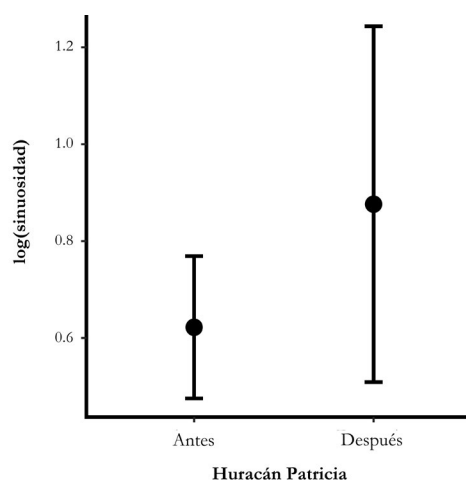


Figura 14. Promedio de la sinuosidad del camino en escala logarítmico antes ($n = 65$) y después ($n = 9$) del huracán Patricia. La sinuosidad es la diferencia del trayecto real recorrido respecto a la distancia en línea recta entre el punto de inicio y final.

dispersor de sus semillas.

Otra observación significativa que obtuvimos a lo largo de nuestros estudios es que al parecer *R. r. perixantha* forrajea únicamente conchas de caracoles vacías (*Orthalicus* sp.). Nuestra primera observación de tortugas forrajeando *Orthalicus* sp. en campo fue en noviembre 2014, cuando encontramos a una hembra *R. r. perixantha* consumiendo una concha vacía de *Orthalicus* sp. Desde este registro hemos observado

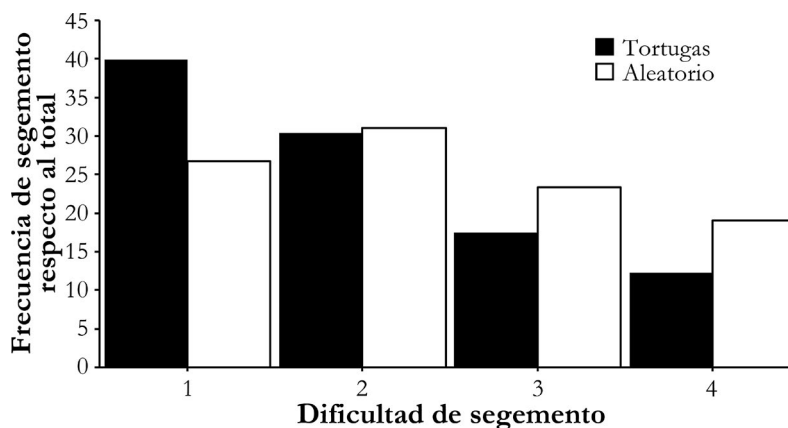


Figura 15. Gráfica de barras mostrando la proporción de segmentos transitados por las tortugas en los diferentes niveles de dificultad, y la proporción de segmentos aleatorios disponibles en el ambiente con diferentes niveles de dificultad. Las tortugas eligieron navegar por segmentos más sencillos (1 y 2) en proporción con su disponibilidad.

otras *R. r. perixantha* consumiendo conchas vacías. Los individuos vivos de *Orthalicus* sp. que hemos observado en el campo se han encontrado sobre árboles, pero lo más común es encontrar sus conchas vacías dispersas en el piso del bosque. Los resultados de nuestros isótopos estables corroboran estas observaciones y sugieren que el tejido vivo de los caracoles (que es el que utilizamos para muestrear los isótopos de los caracoles) no contribuye significativamente a la dieta de *R. r. perixantha*. En conjunto, las observaciones sugieren que *R. r. perixantha* consume conchas vacías por alguna otra razón más allá del alimento. Por ejemplo, es posible que el consumo de estas conchas ayude a *R. r. perixantha* a digerir parte de su comida, particularmente *Opuntia* sp., la cual tiene un tejido fibroso muy grueso. Los estudios futuros deberían intentar demostrar por qué *R. r. perixantha* consume conchas vacías y determinar si este mismo patrón existe en la subespecie sureña *R. r. rubida*.

Demografía de *R. r. perixantha* y *R. r. rubida*.

El resultado más sorprendente a lo largo de nuestros estudios fue la densidad poblacional de *R. r. perixantha*. Si nuestra estimación de 43 tortugas/hectárea es correcta, esta es la densidad más alta de una población de tortuga terrestre nunca antes documentada. La estimación más cercana de tortugas terrestres que se había documentado es de *Terrapene carolina* en Missouri, Estados Unidos, con una densidad de entre 17.3 y 34.6 individuos/hectárea (Schwartz & Schwartz, 1974). Este resultado demuestra que las especies pequeñas de tortugas terrestres pueden alcanzar altas densidades en el BTS y sugiere que contribuyen en gran medida a la biomasa de este ecosistema (Iverson, 1982). La presencia de esta población de tortugas con este nivel de densidad podría tener impactos significativos en el bosque. De entrada, la alta densidad de tortugas, aunada a su potencial como dispersores de semillas para varias plantas (Butterfield & Rivera-Hernández, 2014), sugiere que estas tortugas podrían tener un papel significativo en el mantenimiento de la composición vegetal del bosque. Los futuros trabajos deberían profundizar en el potencial impacto de *R. r. perixantha* en la composición y estructura del bosque.

Observamos diferencias importantes entre las subespecies del norte y el sur de *R. rubida*. Las diferencias principales son que *R. r. perixantha* es sustancialmente más pequeña en tamaño y que su dimorfismo sexual en tamaño (DST) es más acentuado. En cambio, en la

subespecie sureña los individuos son mucho más grandes y el DST es cercano a 1:1. El hecho de que estas subespecies presenten marcadas diferencias en el DST las hace un organismo modelo ideal para abordar la interrogante sobre cuáles son los procesos ecológicos que guían la evolución del dimorfismo sexual en talla (Berry & Shine, 1980). En las tortugas se han explorado a profundidad los patrones del DST y se han propuesto varias hipótesis para explicar sus causas (Berry & Shine, 1980; Ceballos *et al.*, 2013; Agha *et al.*, 2018).

La hipótesis que destaca entre ellas plantea que la selección sexual para machos más móviles es la causa principal del sesgo hacia las hembras en el DST, y que la selección por machos que pelean con otros machos es la principal causa del sesgo hacia los machos en el DST (Berry & Shine, 1980). Tal parece que esta hipótesis está respaldada por la evidencia obtenida con *R. rubida*, según la cual, la selección sexual sobre machos más móviles conduciría a un sesgo hacia las hembras en el DST. Observamos que el DST es más pronunciado en Chamela, donde la vegetación del sotobosque es más densa, mientras que en Oaxaca el sotobosque está más despejado (Fig. 16). Por lo tanto, la movilidad podría ser un impulsor del DST en *R. rubida* si la vegetación del sotobosque previniera que las tortugas macho encontraran a las hembras. Estos datos, sin embargo, sólo representan dos puntos de datos dentro de lo que es más probablemente un continuo en el BTS. La investigación futura tendría que enfocarse en documentar las diferencias en la vegetación y en el DST a lo largo de la distribución de *R. rubida*. Esto podría ayudar a fortalecer nuestra comprensión sobre cuáles son los procesos que influyen en la evolución del DST.

Biología térmica de *R. r. perixantha*. Encontramos que el promedio de la temperatura cloacal de *R. r. perixantha* en campo cuando está activa fue de 29.98 °C. Se han observado temperaturas similares en los periodos de actividad de poblaciones silvestres de *Terrapene ornata* y *Cuora flavomarginata*, y en poblaciones en cautiverio de *R. p. pulcherrima* (Plummer, 2003; Chen & Lue, 2008; Téllez-Rodríguez, 2015). Por lo tanto, mantener una temperatura corporal en actividad cercana a los 30 °C podría ser un patrón general en tortugas terrestres.

El montaje de los *dataloggers* sobre las tortugas nos mostró que las temperaturas de las tortugas empatan estrechamente con las temperaturas de los modelos

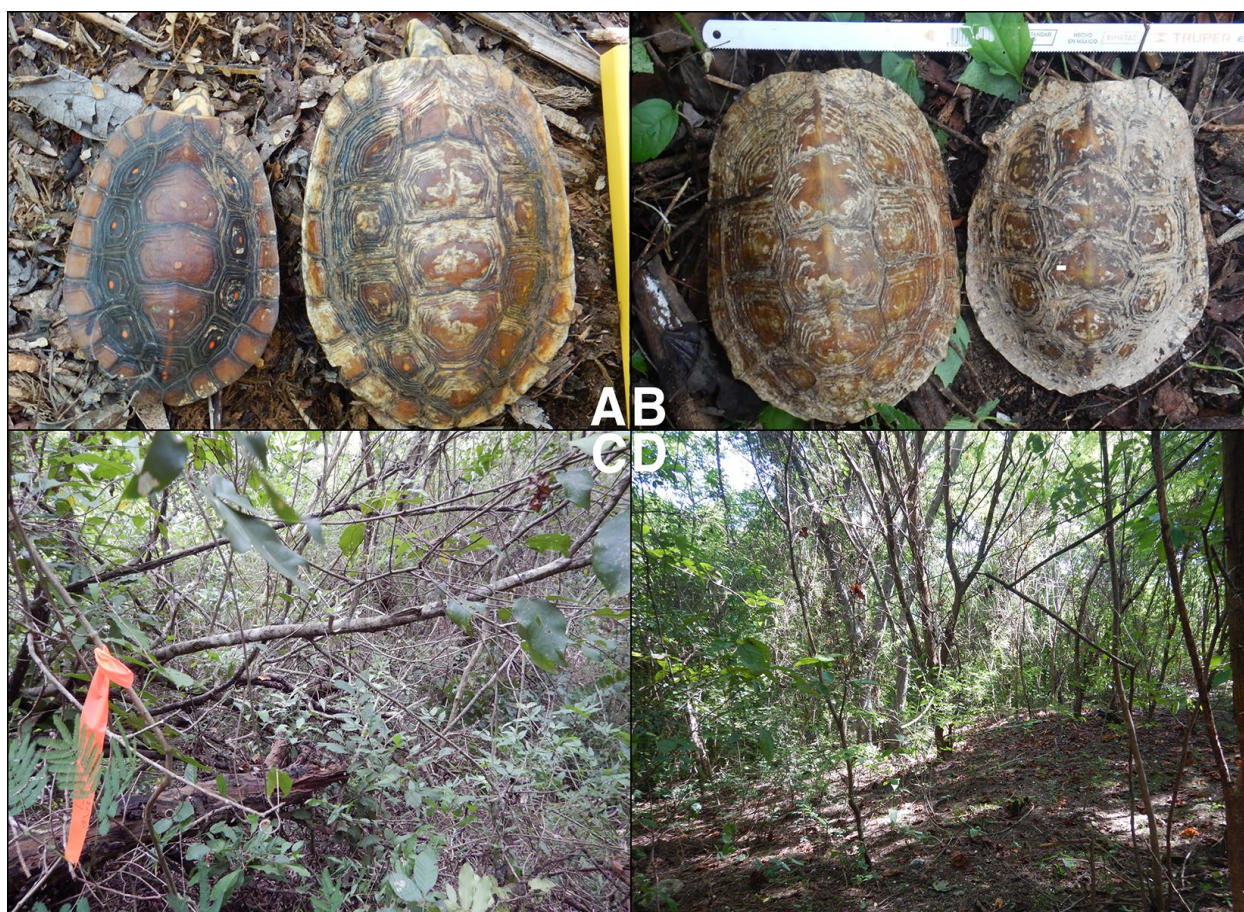


Figura 16. Macho y hembra de *R. r. perixantha* (A) y una foto tomada a la altura del pecho de su hábitat típico (C). Hembra y macho de *R. r. rubida* (B) y una foto tomada a la altura del pecho de su hábitat típico (D).

de cobre colocados en material leñoso (i.e. no hubo diferencia significativa entre la temperatura semanal promedio de las tortugas y el material leñoso). Los datos obtenidos también muestran que las temperaturas de las tortugas fueron sustancialmente menores que en los modelos de cobre en los hábitats expuestos (Fig. 10; Tabla 2). Este hallazgo apoya nuestras observaciones de que las tortugas prefieren microhábitat con una gran cantidad de hojarasca y material leñoso, así como una baja cantidad de suelo desnudo (Butterfield *et al.*, 2018). Esto sugiere que el material leñoso y la hojarasca son hábitats importantes para termorregular en *R. r. perixantha*, y que las tortugas evaden el suelo desnudo en hábitats abiertos porque experimentan temperaturas significativamente más elevadas. Estos resultados reflejan parcialmente aquellos que se

han encontrado en otras especies de *Rhinoclemmys*. Por ejemplo, el estudio de Morrone (2017) sobre la ecología termal de *R. nasuta* encontró que la temperatura de esta especie refleja muy estrechamente la temperatura del agua donde pasan la mayor parte de su tiempo de vida. Además, las temperaturas en actividad observadas en *R. p. pulcherrima* con individuos en cautiverio, entre los 24.6-32.4 °C, corresponden a las temperaturas observadas en este estudio (Téllez-Rodríguez, 2015).

Una diferencia importante que documentamos en este estudio es que la temperatura registrada en los dataloggers es significativamente diferente entre la temporada seca y húmeda. Por ejemplo, el promedio de temperatura de los dataloggers durante la temporada de sequía (25.98 ± 1.85) fue significativamente

menor a la temporada húmeda (28.07 ± 0.97). Este cambio de temperaturas empata con el aumento natural de temperatura en el ambiente desde la temporada seca hacia la húmeda. No obstante, es interesante que la temperatura de las tortugas y de todos los dataloggers disminuyó significativamente en septiembre 2019, lo cual sucedió después de un evento extremo de lluvia durante el cual Chamela recibió cerca de 300 mm de lluvia en el transcurso de dos días. Este evento extremo de lluvia promovió un crecimiento intenso de la vegetación en el sotobosque. Por lo tanto, la caída en la temperatura de todos los dataloggers en septiembre fue resultado del incremento de la vegetación, la cual promovió temperaturas más frías en todo el bosque.

Hay mucho que resta por aprender de la ecología termal de *R. r. perixantha*. Una cuestión particular que nosotros no exploramos es cómo han cambiado las temperaturas del material leñoso y de los hábitats expuestos desde el huracán Patricia. Si bien no tenemos registros de temperatura en los dataloggers de las tortugas antes del huracán, sí tenemos datos de las temperaturas del sotobosque antes del huracán. Por ende, es posible comparar las temperaturas del bosque antes y después del huracán y entender cómo los cambios en la estructura del bosque han influido la ecología termal de *R. r. perixantha*.

Efectos del huracán Patricia en *R. r. perixantha*.

En el marco del estado actual del cambio climático global se espera que los desastres naturales ocurran con mayor frecuencia (Webster *et al.*, 2005). En Chamela esto ha empezado a convertirse en realidad y en los diez años pasados han ocurrido dos huracanes de intensidad considerable: el huracán Jova y el huracán Patricia, los cuales han devenido en oportunidades para investigar cómo es que los organismos responden a dichos eventos. Los estudios que siguieron a estos huracanes han mostrado que los organismos son resilientes a las tormentas destructivas. Por ejemplo, Novais *et al.* (2018) documentaron un efecto positivo en la comunidad de insectos en Chamela tras el huracán Patricia. Martínez-Ruiz y Rentón (2018) documentaron una reducción en la densidad de las aves rapaces en una parte del bosque severamente dañada y un incremento en la riqueza de especies y equitatividad de las rapaces en otros microhábitats como los manglares. Esto sugiere que las rapaces responden a los desastres naturales utilizando con una mayor frecuencia hábitats menos dañados.

En este estudio mostramos que los daños provocados por el huracán cambian el tamaño del ámbito hogareño, los patrones de actividad diaria y el uso del microhábitat por *R. r. perixantha*. Estos cambios parecen estar fuertemente correlacionados con los cambios en la estructura del bosque. Por ejemplo, las tortugas usan con mayor frecuencia el material leñoso y los refugios en la base de los árboles después del huracán. Además, nuestra comparación del microhábitat en los cuadrantes antes y después del huracán sugiere que esto podría ser resultado del incremento en el material leñoso y de los refugios en los árboles a través del paisaje. El incremento de estas características del microhábitat podría ser la razón de por qué las tortugas redujeron su ámbito hogareño. Mostramos que las tortugas prefieren navegar por caminos fáciles en proporción a su disponibilidad en el ambiente. Esta preferencia por los caminos más sencillos podría reducir el ámbito hogareño al forzar a los individuos a invertir más energía para evadir caminos difíciles. Más aún, el cambio en los patrones de actividad diaria podría ser una respuesta al incremento de las temperaturas superficiales sobre el piso del bosque tras el huracán. Por ejemplo, antes del huracán, observamos que las tortugas estuvieron más activas entre las 11:00-13:00 h, mientras que después del huracán, la mayoría de las tortugas estuvieron más activas entre las 9:00-10:00 h. Podría ser que el dosel del bosque haya moderado las temperaturas del suelo del bosque antes del huracán, y que ahora gran parte del piso del bosque ha quedado expuesto a la luz directa durante el día. El estar más activas durante la mañana permitiría a las tortugas evadir las temperaturas extremas del mediodía. En suma, nuestros estudios muestran que las tortugas respondieron al huracán Patricia usando los mismos hábitats que usaron antes del huracán, pero con una frecuencia diferenciada acorde con su disponibilidad. En este trabajo ofrecemos una evidencia parcial de que las tortugas están invirtiendo más energía (al recorrer caminos más sinuosos) para atravesar el bosque respecto a lo que invirtieron anteriormente.

CONCLUSIÓN

En este capítulo ofrecemos una primera visión inte-

gral de la historia natural de *R. rubida*. Quizá el mensaje más importante es que *R. rubida* es una tortuga terrestre omnívora que depende en gran medida de la presencia de nopales (*Opuntia*), las poblaciones pueden existir en altas densidades y que esta especie es un dispersor de semillas para varias especies de plantas. En conjunto, estos datos sugieren que *R. rubida* tiene un papel importante en el mantenimiento de la estructura y la composición del BTS. Otro hallazgo importante es que las tortugas responden a los daños del huracán usando los mismos microhábitat que usaron antes del huracán, pero a una frecuencia que corresponde con los cambios en el paisaje. Esto sugiere que los desastres naturales que ocurran en el futuro probablemente no amenazarán las poblaciones de *R. rubida*.

La mayor amenaza sobre las poblaciones futuras de *R. rubida* es la destrucción de su hábitat y al parecer esto tiene particular relevancia en nuestros sitios de campo cerca de Pochutla, Oaxaca. En Oaxaca trabajamos en cuatro diferentes comunidades y cada una difirió en la cantidad de suelo usado para la agricultura o la ganadería. En Xonene, una de estas localidades, el hábitat estuvo muy fragmentado y una técnica común es deforestar las laderas de los cerros para la agricultura y dejar con vegetación la cima del cerro para el pastoreo. La gran mayoría de sitios que muestreamos en Xonene fueron parches aislados de bosque en la cima de los cerros y la presencia de las tortugas fue muy rara (Fig. 17). En contraste, en una comunidad diferente llamada El Aguacate, una gran cantidad del bosque aún permanece intacto y las tor-



Figura 17. Fotografía del hábitat cerca de Pochutla, Oaxaca, en el cual las laderas del cerro han sido deforestadas mientras que en la cima del cerro el bosque se ha dejado intacto.

tugas son abundantes. Estas observaciones sugieren que la deforestación puede tener efectos drásticos en las poblaciones de *R. r. rubida*. Este efecto podría exacerbarse de continuarse con las técnicas agrícolas empleadas en la región, de las cuales resultan parches aislados de bosque en la cima de los cerros. Nuestro trabajo con *R. r. perixantha* ha mostrado que esta especie no se mueve largas distancias y que evade los hábitats expuestos. Por lo tanto, aislar parches de bosque, aún a 500 m podría evitar el flujo génico al interior de la población.

Aún resta mucho por conocer de *R. rubida* pero, la prioridad más importante es llevar a cabo censos a lo largo de su área de distribución al norte y al sur para comprender mejor el estado de conservación de esta especie. Un desafío adicional por superar es el estudio del cortejo y la reproducción en vida silvestre. Esta especie es muy huidiza y cuando uno se acerca a las tortugas en el campo casi siempre buscan el escondite más cercano. Hasta ahora no se han observado hembras con huevos o anidando y el comportamiento de cortejo ha sido observado en contadas ocasiones (p. ej. Butterfield, 2015).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a J. Iverson y a A. Rhodin por proporcionarnos los mapas de distribución de las especies que utilizamos para generar las Fig. 1 y Fig. 2. Este proyecto estuvo financiado en gran medida por la Rufford Foundation, la Central Washington University School of Graduate Studies y la National Science Foundation (Proyecto #:1559447; IRES SOBRE Mexico). Agradecemos a todo el personal de la Estación de Biología Chamela por la ayuda a lo largo de este proyecto. Agradecemos también a Martha Harfush por todo el apoyo logístico en Oaxaca.

LITERATURA CITADA

Agha, M., J.R. Ennen, A.J. Nowakowski, J.E. Lovich,

S.C. Sweat & B.D. Todd. 2018. Macroecological patterns of sexual size dimorphism in turtles of the world. *Journal of Evolutionary Biology* 31:336-345.

Alvarado-Díaz, J., A. Estrada-Virgen, D. García-Parra & I. Suazo-Ortuno. 2003. *Rhinoclemmys rubida* (Mexican spotted wood turtle). *Diet. Herpetological Review* 34:363.

Anderson, D.J. 1982. The home range: A new non-parametric estimation technique: Ecological archives. *Ecology* 63:103-112.

Ben-David, M. & E.A. Flaherty. 2012. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of Mammalogy* 93:312-328.

Berry, J.F. & R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia* 44:185-191.

Boonstra, R. & I.T. Craine. 1986. Natal nest location and small mammal tracking with a spool and line technique. *Canadian Journal of Zoology* 64:1034-1036.

Butterfield, T.G. & O.F. Rivera-Hernández. 2014. Natural history notes: *Rhinoclemmys rubida perixantha* (diet). *Herpetological Review* 45:320-321.

Butterfield, T.G. 2015. Natural history notes: *Rhinoclemmys rubida perixantha* (Courtship and Mating Behavior). *Herpetological Review* 46:620.

Butterfield, T.G., A. Scoville, A. García & D.D. Beck. 2018. Habitat use and activity patterns of a terrestrial turtle (*Rhinoclemmys rubida perixantha*) in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Herpetologica* 74:226-235.

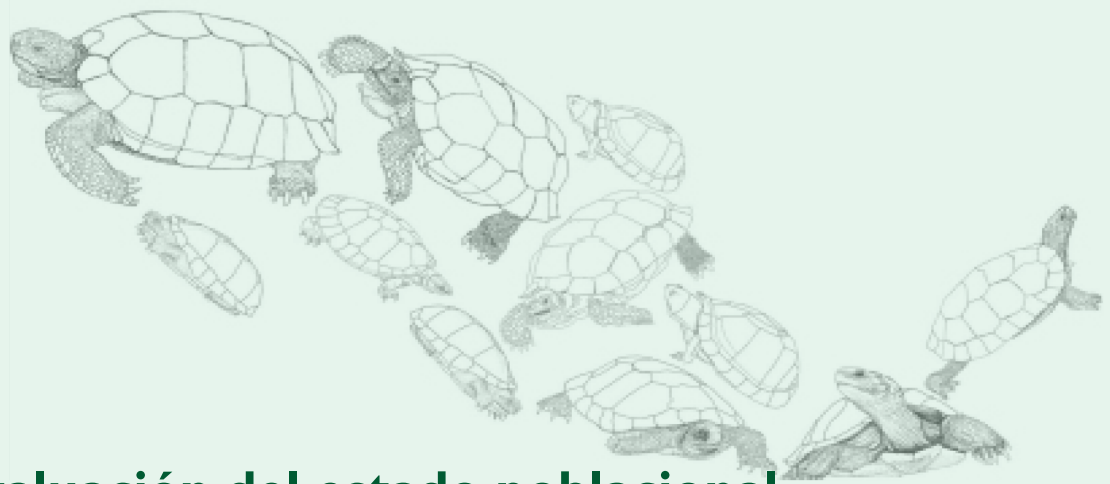
Butterfield, T.G., D.D. Beck & R. Macip-Ríos. 2020. Population Characteristics of the Mexican Spotted Wood Turtle (*Rhinoclemmys rubida perixantha*) on the Pacific Coast of Mexico. *Herpetological Conservation and Biology* 15:79-86.

Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp. 2009. Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46:443-453.

Ceballos, C.P., D.C. Adams, J.B. Iverson & N. Valenzuela. 2013. Phylogenetic patterns of sexual size dimorphism in turtles and their impli-

- cations for Rensch's rule. *Evolutionary Biology* 40:194-208.
- Chao, A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics* 45:427-438.
- Climate-Data. 2020. Climate-Data.Org. <https://en.climate-data.org/>. [Consultado en febrero 2020]
- Cope, E.D. 1869. Seventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of American Philosophical Society* 11:147-169.
- Deepak, V., P. Praschag & K. Vasudevan. 2014. *Vijayachelys silvatica* (Henderson 1912)—Cochin forest cane turtle. *Chelonian Research Monographs* 5:1-7.
- Ehleringer, J.R. & C.B. Osmond. 2000. Stable isotopes. Pp. 281-300. En R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H. Mooney & P.W. Rundel (Eds.). *Plant Physiological Ecology*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Ernst, C.H. & R.W. Barbour. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Garcés-Restrepo, M.F., A. Giraldo & J.L. Carr. 2013. Population ecology and morphometric variation of the Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) from two localities on the Colombian Pacific coast. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 17:160-171.
- Greene, H.W. 2005. Organisms in nature as a central focus for biology. *Trends in Ecology and Evolution* 20:23-27.
- Herrington, D.P. & T. R. Fleming. 1982. A class of rank test procedures for censored survival data. *Biometrika* 69:553-566.
- Hartweg, N. & J.A. Oliver. 1940. *A Contribution to the Herpetology of the Isthmus of Tehuantepec, IV*. University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, USA.
- Iverson, J.B. 1982. Biomass in turtle populations: A neglected subject. *Oecologia* 55:69-76.
- Kimberlain, T.B., E.S. Blake & J.P. Cangialosi. 2016. *Hurricane Patricia*. National Hurricane Center Tropical Cyclone Report. Miami, Florida, USA.
- Le, M. & W.P. Mccord. 2008. Phylogenetic relationships and biogeographical history of the genus *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835 and the monophyly of the turtle family Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153:751-767.
- Legler, J. & R.C. Vogt. 2013. *The Turtles of Mexico: land and freshwater forms*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Lovich, J.E. & J.W. Gibbons. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Development and Aging* 56:269-269.
- Lovich, J.E., J.R. Ennen, M. Agha & J.W. Gibbons. 2018. Where have all the turtles gone, and why does it matter? *Bioscience* 68:771-781.
- Lue, K.Y. & T.H. Chen. 1999. Activity, movement patterns, and home range of the yellow-margined box turtle (*Cuora flavomarginata*) in northern Taiwan. *Journal of Herpetology* 33:590-600.
- Maass, M., R. Ahedo-Hernández, S. Araiza, A. Verdusco, A. Martínez-Yrizar, V.J. Jaramillo, G. Parker, F. Pascuala, G. García-Méndez & J. Sarukhán. 2018. Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: Management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management* 426:7-17.
- Morrone, S.C. 2017. Biologging the Behavior of the Chocoan River Turtle, *Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae). Tesis de Maestría. University of Louisiana at Monroe, Monroe, Louisiana, USA.
- Martínez-Ruiz, M. & K. Renton. 2018. Habitat heterogeneity facilitates resilience of diurnal raptor communities to hurricane disturbance. *Forest Ecology and Management* 426:134-144.
- McNair, J.N., A. Sunkara & D. Frobish, D. 2012. How to analyze seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Science Research* 22:77-95.
- Moll, D. & K.P. Jansen. 1995. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica* 1995:121-127.
- Mosimann J.E. & G.B. Rabb. 1953. A new subspecies of the turtle *Geoemyda rubida* (Cope) from western Mexico. *Occasional Papers of The Museum of Zoology University of Michigan* 548:1-7.

- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics* 17:67-88.
- Murray, I.W. & B.O. Wolf. 2012. Tissue carbon incorporation rates and diet-to-tissue discrimination in ectotherms: tortoises are really slow. *Physiological and Biochemical Zoology* 85:96-105.
- Murray, I.W. & B.O. Wolf. 2013. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) dietary specialization decreases across a precipitation gradient. *PLoS One* 8:e66505.
- Novais, S., L.E. Macedo-Reis, E.J. Cristobal-Peréz, G. Sánchez-Montoya, M. Janda, F. Neves & M. Quesada. 2018. Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Scientific Reports* 8:1-9.
- Oliver, J.A. 1937. Notes on a collection of amphibians and reptiles from the State of Colima, Mexico. *Occasional Papers of The Museum of Zoology University of Michigan* 360:1-28.
- Parnell, A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, A.L. Jackson, J. Grey, D.J. Kelly & R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24:387-399.
- Plummer, M.V. 2003. Activity and thermal ecology of the box turtle, *Terrapene ornata*, at its southwestern range limit in Arizona. *Chelonian Conservation and Biology* 4:569-577.
- Télez-Rodríguez, P.R. 2017. Comportamiento termorregulatorio y ecología térmica de la tortuga sabanera (*Rhinoclemmys pulcherrima pulcherrima*) bajo condiciones de cautiverio en la costa de Oaxaca, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México.
- Schmidt, K.P. & F.A. Shannon. 1947. *Notes on amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico*. Natural History Museum, Washington, D.C., USA.
- Schwartz, C.W. & E.R. Schwartz. 1974. The three-toed box turtle in central Missouri: its population, home range and movements. *Missouri Department of Conservation Terrestrial Series* 5:1-28.
- Therneu, T. 2015. A Package for Survival Analysis in S. Version 2.38. <http://CRAN.R-project.org/package=survival> [consultado en febrero 2020]
- van Dijk, P.P., L. Canseco-Márquez & A. Muñoz. 2007. *Rhinoclemmys rubida* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2007:e.T19508A97376969. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T19508A8941198.en>. [Consultado en febrero 2020]
- Vogt, R.C. & S.G. Guzman. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47.
- Vogt, R.C., S.G. Platt & T.R. Rainwater. 2009. *Rhinoclemmys areolata* (Duméril and Bibron 1851), furrowed wood turtle, black-bellied turtle, mojina. *Chelonian Research Monographs* 5:22-27.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group, Rhodin, A.G.J., J.B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H.B. Shaffer, and P.P. van Dijk). 2017. Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (8th Ed.). *Chelonian Research Monographs* 7:1-292.
- Webster, P.J., G.J. Holland, J.A. Curry & H.R. Chang. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309:1844-1846.
- Xiao, F., J. Wang, H. Shi, Z. Long, L. Lin & W. Wang. 2017. Ecomorphological correlates of microhabitat selection in two sympatric Asian box turtle species (Geoemydidae: *Cuora*). *Canadian Journal of Zoology* 95:753-758.



V. Evaluación del estado poblacional de *Kinosternon oaxacae* en la Costa de Oaxaca

Alma G. Vázquez-Gómez^{1*} e Ivette Enriquez Mercado²

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510, México.

²Escuela Nacional de Estudios Superiores-Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, 58190, México.

*Correspondencia: vazquez.gomez.alma@gmail.com

Resumen. México es mundialmente reconocido por su biodiversidad con una proporción del 10 al 15% de las especies que existen en el planeta, incluyendo un alto porcentaje de especies endémicas. De las 38 especies que están consideradas en alguna categoría de riesgo por la legislación nacional ambiental vigente en la NOM-059-SEMARNAT-2010, *Kinosternon oaxacae* es una especie endémica de México que se distribuye en la Costa de Oaxaca entre los ríos Colotepec y Tonameca, de la cual se cuenta con muy poca información. El objetivo principal de este trabajo fue realizar una evaluación de la ecología poblacional de la especie en diferentes localidades de su distribución. Se llevaron a cabo tres temporadas de trabajo de campo durante la época de lluvias, entre los años 2013, 2015 y 2016 en las localidades de El Aguacate y San Roque del municipio de San Pedro Pochutla; Escobilla y Paso las Garzas del municipio de Santa María Tonameca. Se realizaron monitoreos por recorridos a pie y búsqueda activa con un esfuerzo de captura de (2184 h/ persona) y el uso de dos trampas de desvío con nazas

(fike net) y ocho trampas de embudo colocadas de manera alternada en 16 cuerpos pequeños de agua (estacionales y perennes). Se capturó un total de 590 tortugas, la estructura de la población consistió en 12 crías, 137 juveniles, 435 adultos y seis adultos viejos en las localidades evaluadas. La proporción de sexos fue de 1:2 (machos:hembras), lo cual favorece el reclutamiento de las poblaciones en la Costa de Oaxaca.

Palabras clave: *Kinosternon oaxacae*, demografía, ecología poblacional, endémica.

Abstract. Mexico is recognized for its biodiversity with between 10 and 15% of the species that exist on the planet, with a high percentage of endemic species. The 38 freshwater turtles which are considered under some risk category by the Mexican Environmental Legislation (NOM-059-SEMARNAT-2010), *Kinosternon oaxacae* is an endemic and understudied species of Mexico that is distributed along the Coast of Oaxaca, between the Colotepec and Tonameca



Rivers basins. The aim of this work has to carry out an evaluation of the population ecology, demography, and conservation of the species in different locations of its distribution. Three seasons of fieldwork have been conducted between 2013, 2015, and 2016 at the localities of El Aguacate and San Roque in the municipality of San Pedro Pochutla, and at Escobilla and at Paso las Garzas, in Santa María Tonameca municipality. Transect monitoring and active search were conducted through visual encounters (2184 h/person), also, we used fike nets and funnel traps in 16 small seasonal and perennial bodies of water. A total of 590 turtles were caught with a structure of 12 offspring, 137 juveniles, 435 adults, and six old adults. The population of *Kinosternon oaxacae* in the locations evaluated are mainly adults (breeding) and skewed towards females with a sexual rate of (1:2) in the localities in the coast of Oaxaca.

Key words: *Kinosternon oaxacae*, demography, ecology population, endemic.

México es reconocido mundialmente como uno de los países más importantes por su biodiversidad, con una representación de aproximadamente entre el 10 y 15% de las especies que existen en el planeta, sin embargo, no sólo es diverso en términos de especies, sino que cuenta con una riqueza importante en comunidades y ecosistemas (CONABIO, 2019). México se distingue por el alto porcentaje de especies endémicas o exclusivas, ocupando el tercer lugar mundial en mamíferos, el octavo lugar en especies de aves, el segundo en reptiles y el tercero en anfibios endémicos (Ceballos & Oliva, 2005; CONABIO, 2019); a su vez, representa el segundo lugar en diversidad de tortugas en el mundo (TTWG, 2017). Esta enorme biodiversidad es el resultado de la compleja topografía del territorio y la posición de nuestro país en el continente, donde convergen diversos climas y confluyen las dos grandes regiones biogeográficas de América: la Neártica y la Neotropical (CONANP, 2019).

Actualmente la biodiversidad enfrenta una serie de riesgos que ponen en peligro la preservación de las especies y sus poblaciones; entre estos problemas se destaca el impacto que tienen las actividades humanas como la sobreexplotación, la destrucción y frag-

mentación de hábitats para actividades productivas, la introducción de especies exóticas, la contaminación y en algunos casos, los desastres naturales (Cervantes, 1998; Zenteno, 1999; CONANP, 2019). En el marco de las políticas públicas para la conservación de la biodiversidad, se han desarrollado una serie de diversos instrumentos legales y reglamentarios para la protección y aprovechamiento sostenibles para lograr la conservación de las especies silvestres. Del mismo modo, se han desarrollado instrumentos de carácter técnico como la norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), la cual indica el estado de conservación en algunas especies e incorpora el método de evaluación de riesgo, que contiene elementos de información sobre el estado del hábitat de la especie en cuestión (CONANP, 2019). La legislación ambiental de la NOM-059-SEMARNAT-2010 declara que en la República Mexicana existen 38 especies de tortugas de agua dulce y que en su mayoría están consideradas con alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010). A pesar de representar un recurso con un alto valor de uso cultural y económico, las tortugas de agua dulce no han sido aprovechadas de manera sustentable, ya que, las poblaciones naturales y sus hábitats han disminuido drásticamente debido a las amenazas referidas anteriormente (Cervantes, 1998; Zenteno, 1999). Esta alteración y degradación del hábitat genera la necesidad de desarrollar y actualizar planes de manejo basados en la investigación de la biología y ecología de especies de tortugas dulcea-cuícolas (Galicia, 2007).

El género *Kinosternon* en México está representado por 12 especies de las cuales siete habitan la Costa Pacífica (Legler & Vogt, 2013). En este sentido, *Kinosternon oaxacae* se describió para la costa de Oaxaca a principios de los años ochenta, con una distribución restringida a los ríos Colotepec y Tonameca, entre los 100 y 800 metros de elevación. Esta especie es identificada como miembro del complejo *scorpioides* junto con las especies *K. integrum* y *K. scorpioides*, entre otras, aunque difiere de estas dos especies debido a características morfológicas evidentes: plastrón reducido, carapacho estrecho y escudos axilares e inguinales en contacto muy extensos (Berry & Iverson, 1980).

El desarrollo de instrumentos legales y reglamentarios para la protección, conservación y aprovechamiento sostenible de las especies silvestres, así como la imple-

mentación de programas federales en las regiones del Estado de Oaxaca, han logrado que las poblaciones humanas vean a las poblaciones silvestres con un alto valor cultural y se genere su aprovechamiento con fines turísticos, de investigación y conservación. El presente estudio se refiere a parámetros básicos poblacionales de esta especie endémica de la Costa de Oaxaca, estimando su tamaño poblacional e incrementando el conocimiento sobre su historia natural, lo cual es necesario para asegurar su conservación.

Kinostérnidos. Actualmente se reconoce a la superfamilia Kinosternoidea con 28 especies (Rhodin *et al.*, 2018) y 38 subespecies (van Dijk *et al.*, 2014) que incluyen la familia monotípica Dermatemydidae y la familia Kinosternidae, la cual incluye a cuatro géneros representativos con dos grupos ancestrales: Kinosterninae = *Kinosternon*, *Sternotherus* y Staurotypinae = *Claudius* y *Staurotypus* (Zug, 1993; TTTWG, 2017). Kinosternidae es una familia de tortugas medianas y pequeñas nativas del Nuevo Mundo, a las cuales comúnmente se les conoce como tortugas de lodo o tortugas almizcleras. Se distribuyen desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina (Iverson *et al.*, 2013; TTTWG, 2017; Rhodin *et al.*, 2018). En México, se han reconocido 21 especies en toda la familia, dos pertenecientes a *Staurotypus*, una al género monotípico *Claudius*, una a *Sternotherus* y 17 a *Kinosternon* (Macip-Ríos, 2010; van Dijk *et al.*, 2014; véase primer capítulo de este libro). No obstante, recientemente se ha creado una controversia sobre las relaciones filogenéticas de la familia Kinosternidae: en el año 2013 se propuso dividir a la familia en 3 clados parafiléticos: *Kinosternon*, *Cryptocheys* y *Sternotherus*; sin embargo, en 2014 esta propuesta fue rechazada debido a que la distribución geográfica habitada no era un reflejo de la variación geográfica de las especies, respetando de esta manera a los clados originales: *Kinosternon* y *Sternotherus* (Ramírez, 2016).

México es el país que cuenta con más taxa de este grupo de tortugas, con 25 de las 32 especies descritas a la fecha (Iverson *et al.*, 2013; Legler & Vogt, 2013; TTTWG, 2017). En el Estado de Oaxaca se distribuyen cinco especies del género *Kinosternon*, así como *Claudius angustatus* y las dos especies del género *Staurotypus* (Casas-Andreu *et al.*, 1996).

Las tortugas del género *Kinosternon* presentan como característica distintiva un plastrón móvil en sus dos lóbulos, cuentan con 10-11 escudos en el plas-

trón y glándulas de almizcle en el puente de la concha (Ernst *et al.*, 1994; Iverson, 1999). Se caracterizan por tener un carapacho más o menos redondeado en la región posterior y una cola corta y papilosa (Legler & Vogt, 2013). El carapacho tiene diez huesos periféricos, uno nuczal y 23 marginales (Ernst *et al.*, 1994; Iverson, 1999); los escudos inframarginales son aproximadamente tres veces más largos que anchos (Casas-Andreu & McCoy, 1979). La coloración del carapacho va desde tonos casi negros hasta tonos verdosos y cafés nacarados. Presentan una serie de barbelas en la zona gular. Los machos son por lo general más grandes que las hembras y tienen una cola notoriamente más larga con una uña o púa en la punta (Legler & Vogt, 2013). Habitan en ambientes acuáticos, ya sea lénticos o lóticos, se encuentran en cuerpos de agua perennes o estacionales, pues su actividad está básicamente relacionada con la temporada de lluvias en el trópico seco y con la disponibilidad de temperaturas adecuadas en las zonas templadas (Ernst & Barbour, 1989; Ernst *et al.*, 1994; Legler & Vogt, 2013).

Las poblaciones de especies de la familia Kinosternidae suelen ser abundantes, aunque poco conspicuas, debido a que sus representantes son más caminadores del fondo que nadadores en la columna de agua. Sin embargo, muchas especies, como las del grupo *scorpioides* hacen incursiones importantes en tierra, desplazándose entre cuerpos de agua (Legler & Vogt, 2013). La amplia distribución de estas tortugas puede ser explicada como consecuencia de su habilidad de estivación, su compleja historia biogeográfica, sus diversas estrategias reproductivas y sus hábitos alimentarios (Macip-Ríos *et al.*, 2010). En la actualidad, no existen registros publicados de tortugas de agua dulce sobre algunas porciones de la Costa del Pacífico (TTWG, 2017), pero este es el resultado de una falta de exploración o de los datos inciertos de las localidades (López-Luna *et al.*, 2018).

Kinosternon oaxacae. Los estudios demográficos y de historia de vida de *Kinosternon oaxacae* son limitados. Parte de la información que se tiene de ellas ha sido elaborada a partir de los estudios realizados en sus especies emparentadas como *K. integrum* (Iverson, 1999; Macip-Ríos *et al.*, 2009, 2010, 2011), *K. leucostomum* (Ramírez, 2016), *K. scorpioides* (Forero *et al.*, 2007; Berry & Iverson, 2011), *K. scorpioides cruentatum* (Iverson, 2010), *K. scorpioides abaxillare*

(Iverson, 2008), *K. leucostomum postinguinale* (Ceballos *et al.*, 2016) y *K. sonoriense* (Hensley *et al.*, 2010). *Kinosternon oaxacae* es una especie endémica que habita en la Costa de Oaxaca (y posiblemente la zona más al sureste de Guerrero) desde la cuenca baja del río Papagayo hasta el Istmo de Tehuantepec entre los ríos Colotepec y Tonameca (Iverson, 1986; Carr, 1993). Su límite altitudinal es de 0 a 800 msnm (Legler & Vogt, 2013). Es una especie de tortuga dulceacuícola, pero con incursiones terrestres importantes (van Dijk & Canseco, 2007) que habita en aguas quietas y turbias incluyendo charcas estacionales, estanques permanentes, terrenos pantanosos y fangosos. Generalmente estas tortugas son localizadas en ríos, corrientes perennes e intermitentes y otros cuerpos de agua de bajo volumen (Berry & Iverson, 1980; Iverson, 1986). Esta especie ha sido conocida a partir de únicamente 44 organismos en 15 localidades (Iverson, 1986).

Kinosternon oaxacae es miembro del complejo *scorpioides* (junto con *K. integrum*), pero difiere de esta especie por su plastrón reducido, caparazón estrecho y sus escudos axilares que entran en contacto con los escudos inguinales (Berry & Iverson, 1980). Otras características que diferencian a *K. oaxacae* de *K. integrum* es la presencia de una depresión grande en el carapacho, un plastrón relativamente pequeño (más corto longitudinalmente en machos que en hembras) que no cierra por completo la abertura ventral del caparazón. El lóbulo anterior y posterior del plastrón pueden moverse libremente, el lóbulo posterior del plastrón presenta una muesca anal distintiva más marcada en machos que en hembras con una porción del plastrón fija y con escudos axilares e inguinales en contacto (Berry & Iverson, 1980). La longitud máxima de *K. oaxacae* es de 175 mm en machos y 157 mm LC (largo del carapacho) en hembras. Los machos llegan a la madurez entre los 113 y 125 mm de LC y a una edad entre los 7 y 10 años, mientras que la madurez de las hembras se encuentra a los 115 mm de LC entre los 8 y 9 años (Iverson, 1986). La púa o uña en la cola está presente en ambos sexos, aunque está más desarrollada en los machos. Presenta dos o más pares de bárbulas gulares, además de dos pares extra en la región de la garganta (Legler & Vogt, 2013). Iverson (1986) publicó las primeras notas sobre la historia natural de la especie, no obstante, fue hasta el año 2006 que la M. en C. Martha Harfush,

responsable del área de sanidad del Centro Mexicano de la Tortuga (CMT) inició con los monitoreos de la especie en la comunidad de Xonene, Oaxaca (Harfush *com. pers.*). La metodología utilizada por el personal del CMT fue muy variada, desde trampas con cebos, captura directa, y pago de jornales a los pobladores de la zona para capturar tortugas directamente en sus localidades, financiados por programas federales para el desarrollo social como PROCODES (Programa de Conservación para el Desarrollo Sostenible).

El esfuerzo de muestreo reportado por Iverson (1986) señala una colecta de 20 tortugas en sólo seis horas de trapeo (3.67/trampa × hora) en aguas turbias y someras (menos de 50 cm). Vázquez-Gómez *et al.* (2015) reportaron para *K. oaxacae* una actividad reproductiva extensa, basada en la época de lluvias para la Costa de Oaxaca: junio a octubre/noviembre. Se sabe que *K. oaxacae* estiva durante condiciones de poca agua, tal como lo hacen otras especies del grupo *scorpioides* como *K. integrum* y *K. scorpioides* en el sur de México (Iverson, 1986). La especie se alimenta de manera oportunista; con una dieta dominada por plantas y en menor proporción de escarabajos, crustáceos, renacuajos y peces (Iverson, 1986). La vitelogenénesis y el apareamiento ocurren entre junio y julio. La anidación inicia a mediados de julio y el tamaño estimado de nidada es entre dos y cinco huevos (Legler & Vogt, 2013). Iverson (1986) sugirió que el potencial reproductor de esta especie es de dos nidadas al año de dos a seis huevos; mientras que Vázquez-Gómez *et al.* (2015) reportaron nidadas de 1 a 4 huevos. En México, *K. oaxacae* está protegida de la explotación por la Legislación Mexicana bajo la categoría de Pr o “Sujeta a Protección Especial” (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016); no obstante, aun es necesario entender los rasgos poblacionales básicos de la especie para poder planear mejores estrategias de conservación (van Dijk & Canseco, 2007; IUCN, 2013; Vázquez-Gómez *et al.*, 2016).

Estudios ecológicos en tortugas dulceacuícolas.

Durante la década de 1990, Richard C. Vogt evaluó el estatus de las poblaciones de distintas especies de tortugas dulceacuícolas del sureste de México, indicando que la mayoría de las poblaciones de tortugas de agua dulce están desapareciendo principalmente en las comunidades rurales, donde han sido aprovechadas como recursos naturales, por lo que expuso la necesidad de respetar las leyes existentes sobre el

aprovechamiento de la fauna silvestre (Vogt, 1999). Por otro lado, el Centro Mexicano de la Tortuga en el Estado de Oaxaca ha orientado, con apoyo del Programa de Conservación para el Desarrollo Social (PROCODES), su trabajo en la protección y conservación de los géneros *Rhinoclemmys* y *Kinosternon* de poblaciones silvestres y en cautiverio, además de brindar apoyo a las comunidades vecinas a Mazunte al realizar monitoreos con especies endémicas de Oaxaca (ej. *K. oaxacae* y *R. pulcherrima pulcherrima* Harfush, *com. pers.*).

El género *Kinosternon* en México está representado por 17 especies (Legler & Vogt, 2013; véase primer capítulo de este libro), para las cuales se han reportado distintos estudios demográficos. Dean (1980) reportó una densidad de 0.0482 individuos/m² para *K. scorpioides*, Moll (1990) describió densidades de 0.0138 a 0.0021 tortugas/m² para *K. abaxillare* y Enríquez-Mercado *et al.* (2018) reportaron 0.211 tortugas/m² en *K. hirtipes*. En otros países también se han generado datos demográficos de kinostérnidos. En Colombia, Forero-Medina *et al.* (2007) reportaron una población de 1229 individuos para *K. scorpioides albogulare* en la isla de San Andrés durante los meses de marzo a junio de 2002, con un total de 81 recapturas, representada principalmente por tortugas adultas (110 a 140 mm de longitud del carapacho, LC), con una densidad poblacional de entre 0.770 a 0.254 tortugas por metro cuadrado.

En el Estado de México, Macip-Ríos *et al.* (2009) describieron los aspectos básicos de la ecología poblacional y la historia de vida de la tortuga *Kinosternon integrum* en Tonatico, siendo el primer estudio que documentó la ecología poblacional básica: tamaño de la población (197 individuos), abundancias más altas en el mes de septiembre, proporción de sexos (1:1.7) y características reproductivas como estación de reproducción (junio-octubre), tamaño promedio de la nidada (cuatro huevos), longitud promedio de los huevos (30.43 mm), peso promedio de los huevos (5.14 g) y esfuerzo reproductivo (0.043) de una única población de la tortuga de agua dulce más ampliamente distribuida en México. La estructura de la población, de acuerdo con la clasificación de clases de edad propuesta por Macip-Ríos *et al.* (2009), para *K. integrum* fue de 63% adultos (> 90 mm LC), 0.5% de crías (< 30 mm LC), 35% individuos inmaduros (30-90 mm LC) y 1% de adultos viejos (> 170 mm LC).

Posteriormente, Macip-Ríos *et al.* (2011) reportaron para dos poblaciones de *K. integrum* a diferentes elevaciones en el centro de México parámetros demográficos como la etapa específica de sobrevivencia, crecimiento y tasas de fecundidad y se construyó una matriz de proyección poblacional para ambas poblaciones. Los sitios con alta elevación presentaron la tasa de sobrevivencia anual más alta para los individuos reproductivos. Asimismo, el tamaño de la población disminuyó significativamente, hallando menor número de individuos cada año (2003-2008), mientras que la población a baja elevación presentó estabilidad demográfica. Sin embargo, ambas poblaciones presentaron signos claros de disturbios humanos.

El tamaño poblacional calculado para *K. oaxacae* fue de 402 (\pm 123) tortugas durante los meses de agosto a noviembre de 2013, con una estructura poblacional que corresponde principalmente a adultos y juveniles (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016). La población de *K. oaxacae* presentó una densidad de 1.75 tortugas/m², y una biomasa de al menos 0.523 kg/m² (Iverson, 1986), siendo éste el registro más alto para cualquier especie del género *Kinosternon*.

La proporción de sexos típica en los kinostérnidos es de 1:1 (Carr & Mast, 1988; Iverson, 1991), sin embargo, en poblaciones de *Sternotherus odoratus*, *Kinosternon hirtipes* y en *K. leucostomum* se han reportado sesgos hacia los machos (Edmonds & Brooks, 1996; Smith & Iverson, 2002; Ceballos *et al.*, 2016; Enríquez-Mercado *et al.*, 2018). La proporción de sexos para *K. scorpioides albogulare* en Colombia fue de 1:1.97 (Forero-Medina *et al.*, 2007), para *K. integrum* en el Estado de México de 1:1.7 (Macip-Ríos *et al.*, 2009) y para *K. oaxacae* fue de 1:2.2 (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016). Iverson (2010) reporta que la temporada de anidación de *K. scorpioides* en el sureste de México y Belize se extiende hasta por 10 meses: agosto a junio. La temporada de anidación de *K. abaxillare* puede ser más corta y extenderse de enero a mayo dentro de su hábitat que va desde ambientes acuáticos permanentes, semipermanentes y temporales (Berry & Iverson, 2011). Para *K. oaxacae* se reporta una reproducción estacional, predominantemente alta durante la estación de lluvias, que para la zona de la Costa de Oaxaca ocurre desde el mes de mayo a noviembre. Sin embargo, se ha observado que en zonas donde existen cuerpos de agua perennes como ríos, lagunas y pozas,

existe actividad durante todo el año (Vázquez-Gómez *et al.*, 2015).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. El Estado de Oaxaca está situado en el sureste de la República Mexicana; colinda al norte con Puebla y Veracruz, al este con Chiapas, al sur con el Océano Pacífico y al oeste con el Estado de Guerrero. Su ubicación geográfica exhibe la presencia de un amplio abanico climático, así como la existencia de diversos ecosistemas (González, 2011), presentando la flora y fauna más diversa de México (CONABIO, 2019). La región de la costa se sitúa entre las coordenadas: 15.861942 N y 97.067219° O. Forma parte de la gran provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur que se extiende a lo largo de la Costa del Pacífico, desde la Faja Volcánica Transmexicana hasta el Istmo de Tehuantepec (Rodarte, 1997); presenta una precipitación pluvial promedio anual de 800 a 1000 mm, entre los meses de mayo a octubre (García, 1990; Rodarte, 1997).

Con el objetivo de determinar los parámetros poblacionales que permitieran conocer la dinámica de la población de *K. oaxacae*, se realizaron monitoreos en la región de la Costa de Oaxaca en las siguientes localidades:

Paso las Garzas. Se localiza en el municipio de Santa María Tonameca, (15.7933111° N y 96.726992° O) a una altura de 120 metros sobre el nivel del mar (INEGI, 2013).

El Aguacate. Se localiza en el municipio de San Pedro Pochutla, (15.736108° N y 96.427497° O) a una altura media de 40 msnm (INEGI, 2013).

Escobilla. Se localiza en el municipio de Santa María Tonameca, (15.731942° N y 96.737778° O) a una altura media de 10 msnm (SEMARNAT, 2009; INEGI, 2013).

San Roque. Se localiza en el municipio de San Pedro Pochutla, (15.788056° N y 96.460556° O) a una altura media de 180 msnm (Ricárdez, 2008; INEGI, 2013).

Captura de tortugas y obtención de datos. Se llevaron a cabo tres temporadas de trabajo de campo durante la época de lluvias de los años 2013, 2015 y 2016, donde el tipo de muestreo se determinó de acuerdo con las condiciones físicas de cada localidad.

En la comunidad de El Aguacate en el año 2013 se llevaron a cabo cinco monitoreos por captura manual a partir de recorridos y búsqueda activa de individuos por encuentros visuales, en una extensión de aproximadamente 4 kilómetros a lo largo del arroyo que conforma a la comunidad, con horario de 9:00



Figura 1. Tipos de colecta utilizados para cada una de las localidades de acuerdo con las condiciones físicas del cuerpo de agua. A. Habitantes de la localidad de El Aguacate, captura manual a partir de recorridos y búsqueda activa. B. Colocación de la trampa de desvío con nazas (*fike net*) en un cuerpo de agua de la localidad de Escobilla. C. Colecta de tortugas en trampas tipo embudo. Fotos: A: Richard Vogt, B: Martha Harfush, C: Ivette Enríquez.

a 13:00 h y de 15:00 a 19:00 h (ocho horas diarias). Para ello se contó con la ayuda de 38 habitantes de la comunidad, quienes en ese año eran beneficiarios del Programa Federal de Conservación para el Desarrollo Social (Fig. 1a). Se hicieron equipos entre los habitantes y cada uno constó de 12 personas con horarios repartidos aleatoriamente entre la zona. Por decisión de la comunidad, los equipos fueron separados en hombres y mujeres.

El segundo método de colecta consistió en el uso de dos trampas de desvío con nazas tipo *fyke nets* de 10 m largo × 50 cm altura × 50 cm diámetro y ocho trampas tipo embudo con un diámetro de 50 cm y longitud de 95 cm. Las trampas de desvío fueron colocadas y revisadas periódicamente en el año 2013 desde las 9:00 hasta las 17:00 h, en el año 2015 se colocaron de las 10:00 hasta las 13:00 h y en el año 2016 desde las 15:00 hasta las 17:30 h en la zona de mayor extensión de los cuerpos de agua como lagunas, charcos temporales y pozas poco profundas de la localidad; asegurándolas de la parte externa de la red (Fig. 1b). Las trampas de desvío con nazas se utilizaron en los sitios con cuerpos de agua lénticos de extensiones mayores a los 10 m y una profundidad menor a 50 cm, mientras que las trampas de tipo embudo (Fig. 1c) se colocaron en pozas temporales de una extensión menor a los dos metros de longi-

tud y una profundidad menor a 50 cm. El número de monitoreos para cada localidad fue variable durante los años de colecta. En San Roque se hicieron 17 monitoreos entre 2013, 2015 y 2016; en El Aguacate se llevaron a cabo ocho monitoreos entre 2013 y 2015; en Paso las Garzas se hicieron tres monitoreos en 2016; finalmente, en Escobilla se llevaron a cabo nueve monitoreos entre 2013 y 2015. Ningún tipo de cebo fue utilizado para atraer a las tortugas.

Se registraron los datos de temperatura de los cuerpos de agua donde se colectó a las tortugas a través de un termómetro (Fluke, modelo 53 II). Esto se hizo para tener un parámetro físico del agua para su posterior descripción del área, también se calculó el volumen del cuerpo de agua por medio de mediciones batimétricas y de área cubierta por el cuerpo de agua. Se tomó el registro de coordenadas de cada individuo colectado por medio de un sistema de geoposición GPS (Magellan, modelo 315).

Trabajo de laboratorio. Las tortugas capturadas fueron trasladadas a las instalaciones de sanidad del Centro Mexicano de la Tortuga en la localidad de Mazunte, donde se registraron las medidas morfológicas típicas: largo y ancho del carapacho, largo y ancho del plastrón, peso, altura y longitud del puente superior y posterior (Zenteno, 1999) por medio de un vernier (Truper, modelo MT712-01 de 6"-150



Figura 2. Determinación del sexo por características sexuales secundarias (izq. Hembra, der. Macho). Foto: Alma Vázquez.

mm) y una balanza mecánica de triple brazo 750-SO (Ohaus, modelo Junior TJ611). Cada tortuga capturada fue marcada y se tomó un registro fotográfico. Se determinó el sexo de las tortugas con caracteres sexuales secundarios típicos presentes en kinostérnidos (Smith & Smith, 1979); los cuales incluyen una cola visiblemente larga y abultada, la presencia de escama cónica (uña o púa) en la punta de la cola y una concavidad pronunciada en el plastrón de los machos (Fig. 2) (Carr, 1952; Ernst *et al.*, 1994). En el caso de los individuos juveniles (30-90 mm, Macip-Ríos *et al.*, 2009), donde no existe dimorfismo sexual conspicuo, se categorizaron como inmaduros.

Las tortugas capturadas fueron marcadas con muescas pequeñas en los escudos marginales del capacho (Cagle, 1939). Esta técnica permite marcar un gran número de tortugas, facilitando su identificación en recapturas sucesivas (González, 2010; Aguirre-León, 2011). Todas las tortugas capturadas fueron reintegradas a su ambiente natural en el mismo punto de la captura, entre tres y cinco días después de su colecta. Ningún individuo murió durante los procedimientos de colecta, marcaje y toma de datos.

Análisis estadísticos. Se evaluó el esfuerzo de colecta para cada localidad de acuerdo con el tipo de muestreo: horas/hombre para la colecta por encuentros visuales y horas/trampa para trampas de desvío con nazas y embudo. Para estimar el tamaño poblacional de las diferentes localidades se construyeron los modelos para poblaciones cerradas propuestos por Otis *et al.* (1978) en el software MARK 8.1 (White & Burnham, 2016), donde las historias de captura se rigen por las probabilidades de encuentro y pueden variar de acuerdo con el tiempo (Mt), comportamiento (Mb), los individuos (Mh), o pueden ser

constantes (Mh). La selección del modelo se basa en el valor más bajo con base al criterio de información de Akaike corregido o ajustado (AICc) (Lebrenton *et al.*, 1992), que permite elegir el modelo más parsimonioso. Al mismo tiempo, el tamaño poblacional fue comparado con el método de Schumacher-Eschmeyer para estimar poblaciones cerradas con pocas recapturas y cuando los desvíos de la aleatoriedad a causa del tipo de muestreo son probables (Begon, 1989):

$$N = \sum_{d=1}^n \frac{C_d M_d^2}{R_d M_d}$$

Donde: N es la población estimada en número; C_d es el número total de capturas durante el día.

$C_d = Ud + Rd$ y Ud es el número de organismos nuevos capturados (no marcados); Rd es el número de recapturas durante el muestreo (organismos marcados); M_d es el número de organismos marcados disponibles para comenzar la recaptura del muestreo d ; d número de la muestra (día) que va desde el primer muestreo al último (Ricker, 1975). La estructura de la población se obtuvo por medio del porcentaje de cada una de las clases de talla: adultos viejos, adultos, juveniles y crías durante los años de muestreo de acuerdo con los intervalos de clase de edad propuesto por Macip-Ríos *et al.*, 2009 para *K. integrum* (Tabla 1).

La comparación de talla y peso de los adultos entre sitios y años se realizó a través de una ANOVA de una sola vía con una prueba de Tukey como prueba *post hoc* y una prueba de t de Student (cuando sólo se compararon dos sitios). Para determinar si la proporción de sexos estaba desviada del 1:1 esperado se llevó a cabo una prueba de χ^2 . Esta proporción

Tabla 1. Intervalos de tamaño de clase de edad propuestos por Macip-Ríos *et al.*, 2009 para *Kinosternon integrum*.

Estructura de la población (edad)	Intervalos de tamaño de clase (mm) LC
Crías	<30 mm
Juveniles o inmaduros	30-90 mm
Adultos	>90 mm
Adultos viejos	>170 mm

Tabla 2. Esfuerzo de muestreo en las localidades durante los años de estudio, total de capturas y recapturas.

Localidad	Año	Tipo de captura	Esfuerzo de muestreo	Total de capturas	Recapturas
San Roque	2013	Una trampa de desvío con nazas	276 h/trampa	154	28
	2015	Dos trampas de desvío y ocho tipo embudo	180 h/trampa	136	16
	2016	Tres trampas de desvío	30 h/trampa	134	16
El Aguacate	2013	Captura manual por búsqueda activa y una trampa de desvío con nazas	2184 h/hombre y 24 h/trampa	71	8
	2015	Ocho trampas embudo	72 h/trampa	16	0
Escobilla	2013	Una trampa de desvío con nazas y tres trampas embudo	336 h/trampa	47	0
	2015	Dos trampas de desvío y ocho trampas embudo	120 h/trampa	1	0
Paso las Garzas	2016	Tres trampas de desvío	18 h/trampa	31	0

está expresada como el número de hembras por cada macho de la población (hembras:machos). Se calculó la densidad de la población mediante el número de organismos encontrados bajo un área determinada, tomando como unidad de muestreo el área de cada cuerpo de agua (m²) donde se encontraron tortugas durante el tiempo de muestreo para las localidades donde se calculó el tamaño poblacional.

RESULTADOS

Esfuerzo de muestreo, capturas y recapturas.

Durante los tres años de muestreo se colectó un total de 590 tortugas con los métodos de muestreo empleados: captura manual a partir de recorridos y búsqueda activa y captura por medio de trampas de desvío con nazas y embudo. La localidad de San Roque obtuvo el mayor número de colectas en los tres años de muestreo (424 tortugas), esto debido a que fue la única zona que tuvo monitoreos consecutivos durante el periodo de muestreo. En Paso las Garzas la única época de colecta fue en el año 2016 (Tabla 2).

El tipo de muestreo utilizado generalmente en los tres años de estudio fue con el uso de redes de desvío y nazas, así como trampas de embudo. La única loca-

lidad en la que se utilizó la captura manual fue en El Aguacate y sólo durante el primer año de muestreo. El mayor esfuerzo de muestreo ocurrió en la localidad de la Escobilla en el año 2013, sin embargo, no fue la localidad con el mayor número de tortugas si no la temporada con mayor número de capturas para el sitio. La localidad que presentó éxito con el mayor número de capturas-recapturas fue la localidad de San Roque para todos los años de muestreo.

Tamaño poblacional. Los tamaños poblacionales en El Aguacate en el año 2015, en San Roque y Paso las Garzas en el año 2016 y Escobilla no fueron calculados debido a que no hubo recapturas durante dichos años de muestreo. La tabla 3 muestra el tamaño de la población calculada con el método de Schumacher-Eschmeyer para El Aguacate (2013) y San Roque en los años 2013 y 2015, donde la mayor estimación se presenta en la localidad de San Roque en el año 2015 con 414.02 y el 8.55% de recapturas. El cálculo del tamaño poblacional de acuerdo con los modelos de Otis *et al.* (1978) y presentados en la tabla 4 demuestra que el modelo que presentó mejor ajuste fue el de Mt ($f = 0$, $p(\cdot) = c(\cdot)$) en el que las probabilidades de captura son igual a las de recaptura y son constantes en todos los eventos de muestreo. El tamaño poblacional de San Roque fue mayor que

Tabla 3. Tamaño de la población calculado para El Aguacate y San Roque con el método de Schumacher-Eschmeyer.

Localidad	Año	Tamaño de la población	Error estándar	Recapturas
El Aguacate	2013	202.05	90.81	13.33%
San Roque	2013	402.42	123.59	15.30%
San Roque	2015	414.02	215.29	8.55%

en El Aguacate durante el 2013, donde el modelo de mejor ajuste para los datos fue el de $Mt (f = 0, p(t) = c(t))$, mientras que la probabilidad de captura más alta fue en la primera ocasión de muestreo. El mayor tamaño poblacional calculado en San Roque fue en el año 2015, coincidiendo con el valor más alto calculado con el método de Schumacher-Eschmeyer.

Estructura poblacional. En 2013 en la población de El Aguacate se colectaron cuatro crías, 36 juveniles, 29 adultos y dos adultos viejos. En el 2015, ocho crías, siete juveniles y un adulto, por lo cual sugerimos se debe a la emigración de los individuos hacia otra zona. Fueron los juveniles quienes conformaron la mayor población (Fig. 3). En la localidad de

San Roque los adultos conformaron la mayor parte de la población. En 2013 se capturaron 137 adultos y 17 juveniles. En el año 2015 se encontraron 102 adultos y 34 juveniles. En el año 2016 se encontraron 101 adultos, un adulto viejo y 32 juveniles (Fig. 4). En Paso las Garzas se colectaron únicamente 30 adultos y un adulto viejo. De acuerdo con la prueba de ANOVA no se encontraron diferencias significativas ($F = 1.603, p = 0.2405$) en la estructura poblacional del Aguacate, San Roque, Escobilla y Paso las Garzas.

Comparación entre la longitud del carapacho y peso en los años de monitoreo. Los resultados del ANOVA para el largo del carapacho en las poblaciones de El Aguacate, Escobilla y San Roque para el año

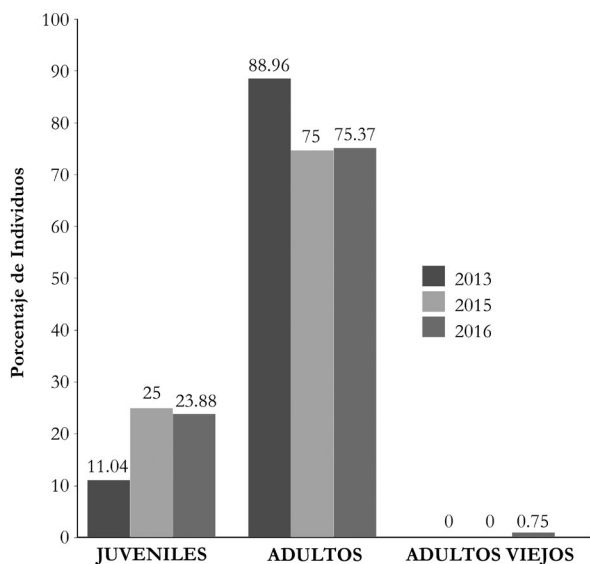


Figura 3. Estructura poblacional en las localidades en San Roque en los años 2013, 2015 y 2016. Los datos están expresados en porcentajes.

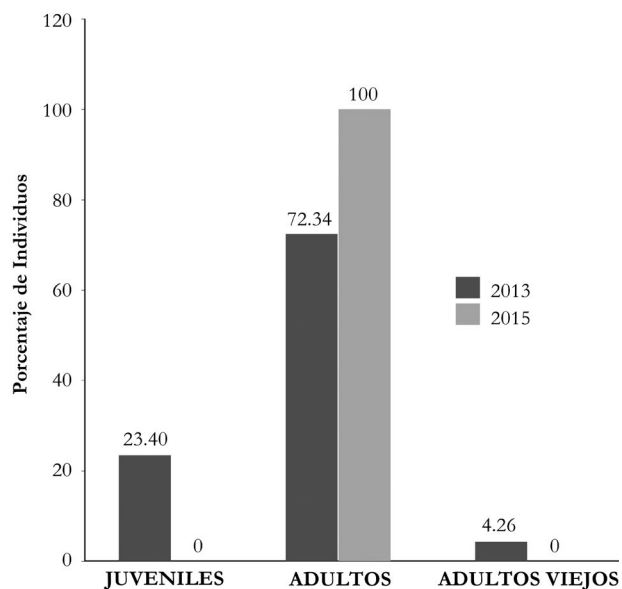


Figura 4. Estructura poblacional en las localidades en San Roque en los años 2013, 2015 y 2016. Los datos están expresados en porcentajes.

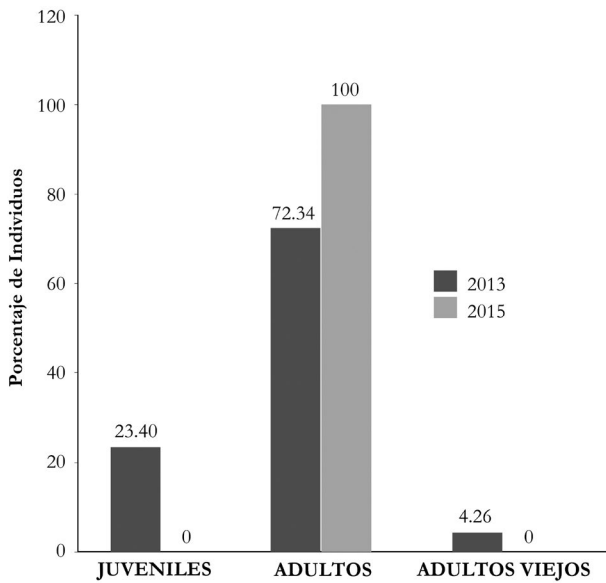


Figura 5. Estructura poblacional en la localidad Escobilla en los años 2013 y 2015. Los datos están expresados en porcentajes.

2013 mostraron diferencias significativas ($F = 14.71$, $p < 0.05$). La población de San Roque fue la más pequeña de las tres, mientras El Aguacate y Escobilla fueron del mismo tamaño (Fig. 6).

La longitud media del carapacho en las localidades de muestreo se presentó de la siguiente manera: 132

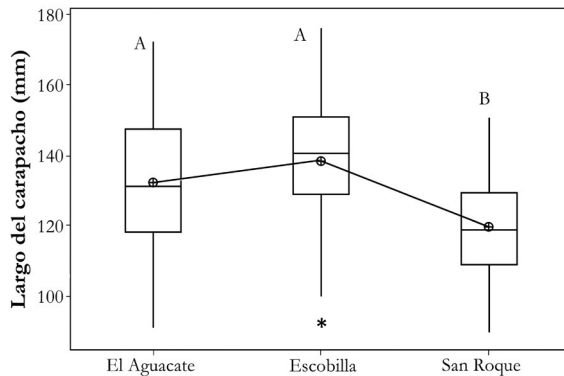


Figura 6. Gráfico de barras y bigotes del largo del carapacho (LC) en las localidades de muestreo para el año 2013. Las líneas dentro de las cajas indican la media, los bigotes indican valores máximos y mínimos en la muestra. Las letras muestran diferencias significativas entre localidades.

(± 19.63) mm para El Aguacate, 138.4 (± 19.42) mm para Escobilla y 119.61 (± 14) mm para San Roque. El peso de las tortugas en las localidades de El Aguacate, Escobilla y San Roque en el año 2013 también presentaron diferencias significativas ($F = 233.59$, $p < 0.05$). San Roque fue significativamente más pequeña que la de El Aguacate y que Escobilla, mientras que estas últimas localidades no presentaron variación (Fig. 7). El peso promedio de los organismos en las localidades de muestreo se presentó de la siguiente manera: 242 g (± 1.733) para El Aguacate, 168 g (± 0.845) para Escobilla y 232 g (± 1.529) para San Roque.

Para el 2016 sólo se comparó el largo del carapacho para las poblaciones de San Roque y Paso las Garzas, siendo de mayor longitud las de Paso las Garzas ($t = 7.68$, $P < 0.05$) (Fig. 8). El largo promedio de carapacho para San Roque en 2016 fue de 108.1 (± 18.3) mm, mientras que para Paso de la Garzas fue de 135.7 (± 15.6) mm. El peso de las tortugas en las localidades de San Roque y Paso las Garzas en el año 2016 también fue diferente entre las poblaciones ($t = -6.39$, $p < 0.05$) (Fig. 9). De igual modo, la masa corporal de la población de Paso de las Garzas fue de 342 g (± 119) fue más pesada que la de San Roque de 227.5 g (± 94.9).

Proporción de sexos. De las tortugas capturadas 142 fueron machos y 295 hembras, con una proporción de sexos de 1:2 ($\chi^2 = 53.56$, $P < 0.001$).

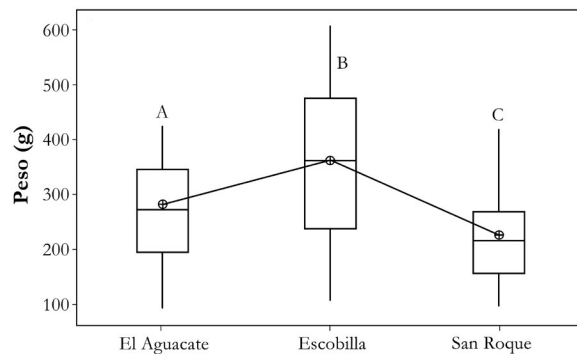


Figura 7. Gráfico de barras y bigotes del peso de tortugas en las localidades de muestreo para el año 2013. Las líneas dentro de las cajas indican la media, los bigotes indican valores máximos y mínimos en la muestra. Las letras muestran diferencias significativas entre localidades.

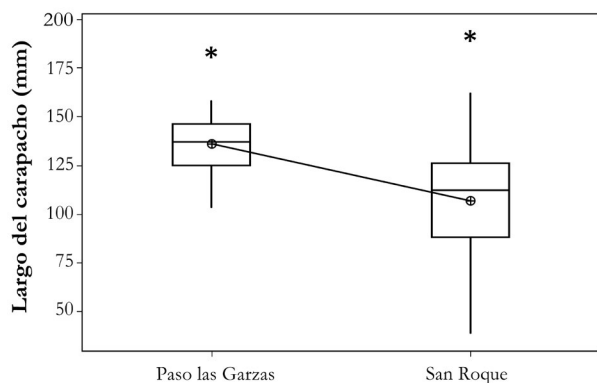


Figura 8. Gráfico de barras y bigotes del largo del carapacho en las localidades de San Roque y Paso las Garzas en el año 2016. Las líneas dentro de las cajas indican la media, los bigotes indican valores máximos y mínimos en la muestra.

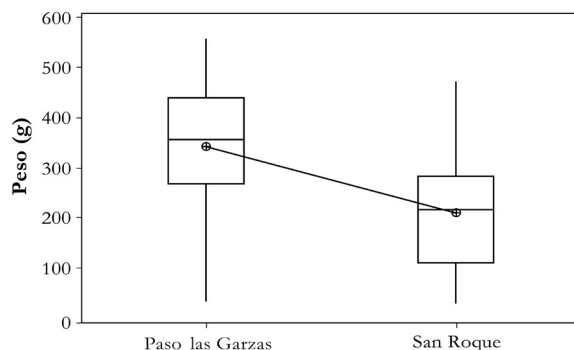


Figura 9. Gráfico de barras y bigotes del peso de las tortugas en las localidades de San Roque y Paso las Garzas en el año 2016. Las líneas dentro de las cajas indican la media, los bigotes indican valores máximos y mínimos en la muestra.

Las poblaciones de El Aguacate en el año 2015 y Escobilla 2015 no contaron con la estimación debido al bajo número de tortugas. La población de San Roque mostró una proporción de sexos diferente a 1:1 en todos los años de muestreo (Tabla 5).

Densidad poblacional. La densidad de la población calculada para las localidades donde se evaluó el tamaño poblacional revela la mayor densidad para la localidad de San Roque en el 2015 de acuerdo con el tamaño poblacional de Otis (1.87 tortugas/m² de agua en la zona), mientras que la menor densidad calculada para ambos métodos fue también para la localidad de San Roque en el año 2013 (Tabla 6).

DISCUSIÓN

El mayor esfuerzo de muestreo calculado para la localidad de San Roque fue en el año 2013 con 276 horas/trampa, asimismo, se reporta el mayor éxito de capturas con seis eventos de muestreo y el uso de una trampa de desvío. Posteriormente, en el 2015, se realizó un esfuerzo de muestreo de 180 horas-trampa y, aunque el esfuerzo de muestreo fue menor, también colectó un alto número de tortugas (136), lo que atribuimos a un mayor uso de trampas de desvío y trampas embudo, ya que se realizó el mismo número de eventos. Finalmente, en el año 2016 se realizaron cinco eventos de muestreo con el menor esfuerzo calculado para la

Tabla 4. Tamaño de las poblaciones del Aguacate y San Roque con el estimador de máxima verosimilitud. Se especifica el modelo seleccionado con base en el criterio de información Akaike corregido (AICc) más bajo en el software MARK 8.1 (White & Burnham, 2016). Mo = p constante, Mt= p variable con el tiempo.

Población/año	Modelo	AICc	Tamaño poblacional	Error estandar	IC 95%	No. Individuos	Recapturas
Aguacate 2013	Mt	-86.47	154.45	46.15	96.12-289.92	52	13.33%
San Roque 2013	Mt	-229.83	158.9	21.13	128.2-214.01	154	15.30%
San Roque 2015	Mt	-582.29	481.07	107.89	325.5-763.6	136	8.55%

Tabla 5. Proporción de sexos en las poblaciones del Aguacate, San Roque, Escobilla y Paso las Garzas. * $p < 0.05$. - = sin datos suficientes.

Poblaciones	Aguacate			Escobilla			Paso las Garzas		
	Años	2013	2015	2013	2015	2016	2013	2015	2016
Machos		12	1	44	28	32	14	0	11
Hembras		19	0	91	74	68	22	1	20
Proporción de sexos		1:1.5	-	1:2*	1:2.3*	1:2.1*	1:1.5	-	1:1.8
Estadísticos		$\chi^2 = 1.2$ $P = 0.20$		$\chi^2 = 16.3$ $P < 0.001$	$\chi^2 = 20.7$ $P < 0.001$	$\chi^2 = 12.9$ $P < 0.001$	$\chi^2 = 1.7$ $P = 0.182$		$\chi^2 = 2.6$ $P = 0.10$

localidad (30 h/trampa), sin embargo, el número de trampas de desvío fue el mayor para los años de colecta con un éxito de captura alto (134).

En la localidad de El Aguacate, el mayor esfuerzo de muestreo fue reportado en el año 2015 con 72 h/trampa, sin embargo, no fue el año en que se tuvo la mayor colecta de tortugas ya que en el año 2013 con los monitoreos de captura manual aunado al uso de una trampa de desvío, se obtuvo el mayor número de tortugas capturadas (71), concordando con lo reportado por Hulse (1982) para las capturas manuales, donde afirma que es más eficiente el uso de las trampas en hábitats de arroyos poco profundos (Hensley *et al.*, 2010). La captura manual fue más eficiente en un sitio como El Aguacate, donde los puntos de muestreo se localizaron a lo largo del arroyo de poca profundidad y charcos permanentes de bajo volumen. Para el

año 2015 la captura manual por búsqueda activa ya no se llevó a cabo debido a que el apoyo del programa federal para el desarrollo social (PROCOCODES) había terminado para esa localidad, lo cual pudo afectar el éxito de captura.

En la localidad de Escobilla, el mayor esfuerzo de muestreo se reportó en el año 2013 (336 h/trampa) con el mayor éxito de capturas (47) durante cinco eventos de muestreo. Mientras que en el año 2015, a pesar de llevar a cabo cuatro monitoreos, únicamente se colectó una tortuga adulta; esto lo atribuimos a que los sitios de colecta fueron charcos estacionales. En el año 2015 los charcos en los que anteriormente se habían colectado las tortugas se secaron. Generalmente en la localidad de la Escobilla la selección de los sitios de captura resultó difícil por tratarse de charcos efímeros. Además de la dificultad de selección

Tabla 6. Densidad de *K. oaxacae* en los cuerpos de agua con base en cada modelo de tamaño poblacional estimado (tortugas/m²).

Localidad	Año	Área total (m ²)	M. Schumacher-Eschmeyer	M. Otis
El Aguacate	2013	125.79	1.6	1.22
San Roque	2013	412.81	0.62	0.38
San Roque	2015	256.2	1.61	1.87

de los sitios de monitoreo, los charcos estacionales donde se localizaron a estas tortugas se encontraban físicamente cercanos a la desembocadura de los ríos de alta corriente, donde se contaba de la presencia de cocodrilos, lo que sugerimos como otra posible causa de la falta de colectas.

Paso las Garzas fue el sitio de colecta menos monitoreado, con únicamente tres eventos de muestreo para el año 2016. En esta localidad se capturó un número considerable de individuos (31) en 18 h/trampa y considerando que sólo se utilizaron tres trampas de desvío, lo cual sugiere que es un sitio con una importante población para la especie en la región. Comparados con el esfuerzo de captura reportada por Iverson (1986), donde colectó un total de 20 tortugas en sólo seis horas de trapeo en aguas turbias y someras, nuestros resultados sugieren que el uso de trampas en los cuerpos de agua turbia y con profundidad mayor a los 30 cm proporcionan un alto éxito de captura independiente a las horas de muestreo. No siendo así con la presencia de charcos estacionales para los años 2015 y 2016, donde las capturas fueron escasas, por lo cual se infiere que el éxito de captura se encuentra relacionada directamente con la cantidad de agua disponible en la zona. La eficiencia del muestreo depende de la disponibilidad de agua y consecuentemente del tipo de cuerpo de agua, tipo de muestreo, presencia de depredadores y la dinámica poblacional de los organismos.

Independientemente del método seleccionado (para poblaciones cerradas), el tamaño poblacional calculado para *Kinosternon oaxacae* muestra resultados similares. Con base al criterio de Akaike para los modelos propuestos por Otis (1978), en las tres localidades se seleccionó al modelo que es variable con el tiempo (Mt), en el cual las probabilidades de capturas-recapturas varían con el tiempo, lo cual se explica debido a que el estudio se realizó en diferentes meses, ya que, al encontrarse las tortugas en cuerpos de agua efímeros, las probabilidades de captura son dependientes de la precipitación.

La población de mayor tamaño con un intervalo de confianza del 95% se encontró en San Roque para el año 2015: 414.02 (Schumacher-Eschmeyer) y 481.07 (Otis), aun a pesar de no ser el sitio con el mayor número de tortugas colectadas. El tamaño de la población coincide con el bajo número de recapturas, debido a que hay un mayor número de individuos y las

probabilidades de recapturarlos son menores. Consecutivamente, en el año 2013 la localidad de San Roque fue la que presentó el mayor número de tortugas colectadas (154) y el mayor porcentaje de recapturas (15.30%), con un tamaño poblacional igual a 402.42 individuos con el método de Schumacher-Eschmeyer y 158.9 individuos con el método de Otis.

Finalmente, en la localidad de El Aguacate en el año 2013 se obtuvo un 13.33% de recapturas del total de 52 tortugas colectadas. Esta localidad presentó el menor tamaño poblacional calculado para las localidades muestreadas (202.05 individuos con Schumacher-Eschmeyer y 154.45 individuos con Otis). Nuestros resultados fueron muy similares a los de Vázquez-Gómez *et al.* (2016) (402 ± 123 individuos con el método de Schumacher-Eschmeyer). Estos resultados proporcionan información demográfica valiosa para las poblaciones de esta especie de tortuga endémica, de la cual se asegura es una especie común y abundante en el sureste de Oaxaca (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016); sin embargo, es necesaria mayor investigación demográfica para lograr una evaluación de gran alcance de las localidades en que se distribuye.

El tamaño poblacional calculado para *K. oaxacae* en todas las temporadas de captura muestra un tamaño similar a otros estudios realizados con otras especies del género: *K. integrum* = 197 individuos (Macip-Ríos *et al.*, 2009), *K. leucostomum postinguinale* = 80 tortugas (Ceballos *et al.*, 2016), *K. hirtipes* = 301 tortugas (Enríquez-Mercado *et al.*, 2018). Por otro lado, dos poblaciones de *K. integrum* a diferentes elevaciones en el centro de México con signos claros de disturbios humanos mostraron resultados contrarios, donde la población a alta elevación presentó una disminución en el tamaño de su población en años consecutivos, mientras que la población a baja elevación presentó una estabilidad demográfica (Macip-Ríos *et al.*, 2011). Estos resultados no pueden ser comparados con nuestro estudio debido a que no presentamos poblaciones a distintas elevaciones; sin embargo, la degradación del hábitat es un parámetro que consideramos interesante de evaluar y describir a largo plazo.

La estructura poblacional de *Kinosternon oaxacae* en las localidades de San Roque, Escobilla y Paso las Garzas presentó el mayor porcentaje de tortugas en el intervalo de tamaño correspondiente a tortugas adultas, coincidiendo con la estructura de la población de

K. scorpioides albogulare (Forero-Medina *et al.*, 2007), *K. integrum* (Macip-Ríos *et al.*, 2009), *K. sonorensis* (Hensley *et al.*, 2010), *K. oaxacae* (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016), *K. leucostomum postinguinale* (Ceballos *et al.*, 2016) y *K. hirtipes murrayi* (Enríquez-Mercado *et al.*, 2018); seguido del intervalo de tamaño correspondiente a juveniles o individuos inmaduros como en *K. integrum* (Macip-Ríos *et al.*, 2009), *K. oaxacae* (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016); con unas pocas que pertenecen a las clases de tamaños más pequeños o más grandes: *K. scorpioides albogulare* (Forero-Medina *et al.*, 2007), *K. integrum* (Macip-Ríos *et al.*, 2009), *K. leucostomum postinguinale* (Ceballos *et al.*, 2016) y *K. oaxacae* (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016). Estos resultados pueden estar relacionados con las técnicas de trapeo utilizadas (Ceballos *et al.*, 2016), ya que las crías y los adultos viejos tienen una baja tasa de captura, o bien las mallas de las trampas permiten escapar a los más pequeños, sin embargo, como se discutió anteriormente, las diferencias de hábitats también pueden afectar de la misma manera estos resultados.

Por otro lado, la población de El Aguacate en el año 2013 presentó el mayor porcentaje en juveniles: 50.70%, seguida de adultos: 40.85% y muy bajo porcentaje en los intervalos de crías (5.63%) y adultos viejos (2.82%). La presencia de juveniles y crías, así como el bajo número de recapturas sugiere que la población se encuentra en constante movimiento, lo puede estar asociado al tipo de ambiente acuático (lótico), el cual presenta cambios continuos en la profundidad del arroyo en que fueron localizadas las tortugas. El bajo número de adultos en esta zona se puede deber a que los adultos tienen un ámbito hogareño definido, donde la fuente de alimento está asegurada, mientras que las crías y juveniles ocupan un territorio diferente y con las condiciones de un ambiente que puede ser cambiante.

La comparación de la longitud del carapacho y peso de los organismos entre las localidades demuestra que la talla y el peso de los organismos en cada localidad se presenta de manera independiente, donde observamos que las tortugas en ambientes lénticos como Escobilla y San Roque presentaron mayor longitud en el carapacho que las tortugas de la comunidad de El Aguacate, donde existe un ambiente lótico (arroyo). Estos resultados podrían estar asociados con las diferencias en la dieta, ya que se observó

una mayor disponibilidad de alimento como peces y crustáceos en las charcas temporales de San Roque y Escobilla, que en el arroyo principal de El Aguacate, donde las tortugas requieren mayor gasto de energía en localizar a sus presas, como se reporta para *K. leucostomum postinguinale*, donde el tamaño corporal estuvo asociado al hábitat de origen con diferencias geográficas (Ceballos *et al.*, 2016), así como variaciones en la talla a partir de la genética y la dieta (Vogt & Guzmán, 1988; Moll, 1990).

A partir de los resultados presentados en el presente capítulo, donde observamos capturas y recapturas de tortugas a lo largo de los años de muestreo (principalmente en la localidad de San Roque), es posible inferir que cada una de las poblaciones presenta una dinámica diferente, en la que las poblaciones de El Aguacate y Escobilla se mueven extensivamente en el área de estudio, debido a la naturaleza del hábitat. Mientras que en San Roque posiblemente existiera un hábitat de mayor estabilidad y con pocos movimientos migratorios. Sugerimos continuar con el estudio demográfico para *Kinosternon oaxacae* en los mismos sitios de colecta, donde se ha obtenido un significativo éxito de captura, sobre todo para tener un seguimiento a largo plazo y generar tasas de crecimiento de los individuos a partir de la longitud del carapacho y el peso de las tortugas, lo que permitiría describir mejor la historia de vida de esta especie.

La proporción de sexos durante las temporadas de muestreo mostró un sesgo dirigido hacia las hembras, con diferencias significativas en las localidades de San Roque para todos los años de muestreo ($p < 0.001$), de manera similar a los distintos estudios realizados en otras especies del género *Kinosternon*: *K. integrum* 1:1.7 (Macip-Ríos *et al.*, 2009), *K. scorpioides albogulare* 1:1.97 (Forero-Medina *et al.*, 2007) y *K. oaxacae* 1:2.2 (Vázquez-Gómez *et al.*, 2016). Los resultados anteriores contrastan con la propuesta de Carr y Mast (1988) e Iverson (1991), donde se documenta que la proporción de sexos típica en los kinosternidos es de 1:1; sin embargo, en pocas poblaciones de *Sternotherus odoratus*, *Kinosternon sonoriense*, *K. hirtipes* y en *K. leucostomum* se han reportado sesgos hacia los machos (Edmonds & Brooks, 1996; Smith & Iverson, 2002; Stone *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Platt *et al.*, 2016; Enríquez-Mercado *et al.*, 2018).

La densidad máxima calculada en las localidades se presentó en la localidad de San Roque en el año

2015 (de 1.61 a 1.87 tortugas/m²), en un área total igual a 256.2 m², presentando para este momento el registro más alto para cualquier especie del género *Kinosternon*, muy cercano a la densidad anteriormente reportada por Iverson (1986) de 1.75 tortugas/m², seguida de la localidad de El Aguacate en el año 2013 con una densidad de 1.6 a 1.65 tortugas/m² y contrastando con las poblaciones de *K. scorpioides* = 0.0482 tortugas/m² (Dean, 1980), *K. abaxillare* = de 0.0138 a 0.0021 tortugas/m² (Moll, 1990) y *K. hirtipes murrayi* = 0.211 tortugas/m² (Enríquez-Mercado *et al.*, 2018). Finalmente, la menor densidad calculada en el presente estudio correspondió a la localidad de San Roque en el año 2013: de 0.38 a 0.62 tortugas/m² para la mayor área total de los cuerpos de agua evaluados igual a 256.2 m²; estos resultados se presentan de manera similar que en *K. scorpioides albogulare* en Colombia, con una densidad de 0.254 a 0.77 tortugas/m² (Forero *et al.*, 2017). Posiblemente nuestros resultados están relacionados directamente con la disponibilidad de agua en la zona, como fue reportado para *K. sonoriense* (Hensley *et al.*, 2010).

CONCLUSIONES

La distribución de *Kinosternon oaxacae* abarca algunas de las zonas de importancia turística en la Costa de Oaxaca, principalmente por la presencia de especies de tortugas marinas, las cuales se encuentran bajo la protección de las normas oficiales mexicanas y, a nivel mundial, dentro de algunas de las categorías más importantes de conservación. El desarrollo y la generación de temas de investigación, como el desarrollo económico de los pobladores de la región, se ha centrado principalmente en las tortugas marinas, ignorando la protección de otras especies, especialmente aquellas endémicas de la región. Tal es el caso de *Kinosternon oaxacae*. Aunado a ello, el difícil acceso a los sitios de colecta, la desecación de las charcas de agua temporales y la discontinuidad de los programas de apoyo regionales no han permitido generar datos suficientes para esta especie de tortuga endémica de la Costa de Oaxaca.

El desarrollo de proyectos regionales donde existía financiamiento para el monitoreo de las especies y el desarrollo de las localidades rurales, como el programa federal para el desarrollo social (PRO-

CODES), fue implementado durante muchos años en el Centro Mexicano de la Tortuga permitió integrar a las comunidades aledañas a la localidad de Mazunte al monitoreo de especies de tortugas de agua dulce representativas de la región, formando entre los pobladores una conciencia sólida sobre la importancia del cuidado de estas especies, para asegurar su conservación. Un aspecto importante para *K. oaxacae* es que en las comunidades donde ha sido localizada, las tortugas no son utilizadas para consumo humano. En este sentido, consideramos de vital importancia la inclusión de los pobladores de las comunidades donde habitan especies endémicas como *Kinosternon oaxacae* en los programas de conservación y monitoreo, lo cual implica tanto el desarrollo económico de la comunidad, como el aseguramiento de la protección y conservación de las poblaciones de especies de tortugas silvestres.

Actualmente existen pocos datos publicados disponibles sobre *Kinosternon oaxacae*. En consecuencia, la UICN Lista Roja no tiene un estado poblacional de la especie, debido a que los datos no han sido suficientes, por lo que aún queda mucho trabajo de investigación acerca de la historia de vida de esta especie endémica. El presente estudio que se refiere a la ecología poblacional de *K. oaxacae* otorga bases de importancia demográfica que nos permiten incrementar el conocimiento básico de algunas poblaciones de esta especie. En este análisis concluimos que las poblaciones de *K. oaxacae* son estables, ya que de manera general presentaron un tamaño poblacional grande, con una proporción sexual sesgada hacia las hembras e incluso con presencia de crías y juveniles, lo que indica que las poblaciones reclutan y crecen. Un aspecto a considerar es que las tortugas se capturaron en diferentes meses del año, coincidiendo con Vázquez-Gómez *et al.* (2016) de que las poblaciones están activas la mayor parte del año. Debido a que las tortugas son organismos de larga vida, la colecta de datos demográficos presentan un cambio porque su esperanza de vida puede alcanzar muchas décadas y las poblaciones de tortugas pueden migrar, disminuyendo la probabilidad de recaptura. Recomendamos un monitoreo sistemático continuo de la demografía de la población y sobre su biología reproductiva, factores climáticos, dieta, así como un seguimiento a los individuos por medio de radiotelemetría, esto con la finalidad de que se permita el conocimiento

de su dinámica poblacional durante los meses de baja actividad fluvial donde los cuerpos de agua efímeros tienden a desaparecer.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Centro Mexicano de la Tortuga (CMT-CONANP) quienes nos han otorgado las facilidades para la realización de los monitoreos en cada una de las temporadas de muestreo. De manera especial a la M. en C. Martha Harfush Meléndez, quien ha dado un seguimiento a la evaluación de esta especie y a Jimena Pérez quien contribuyó con los muestreos en 2016. Al Dr. Rodrigo Macip Ríos por permitirnos realizar estos estudios en la zona y por brindarnos la oportunidad de reportar los resultados de nuestro estudio en este capítulo. Las tortugas fueron colectadas bajo el permiso SGPA/DGVS/0445572/13 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales).

LITERATURA CITADA

- Aguirre-León, G. 2011. Métodos de estimación, captura y contención de anfibios y reptiles. En Gallina-Tessaro, S. & C. López-González. (Eds.). *Manual de Técnicas para el Estudio de la Fauna*. Volumen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología AC, Jalapa, Veracruz, México.
- Begon, M. 1989. *Ecología Animal. Modelos de cuantificación de poblaciones*. Trillas, México DF, México.
- Berry, J. & J. Iverson. 1980. A new species of mud turtle, genus *Kinosternon*, from Oaxaca, México. *Journal of Herpetology* 14:313-320.
- Berry, J. & J. Iverson. 2011. *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus, 1766). Scorpion Mud Turtle.
- Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises. *Chelonian Research Monographs* 5:1-15.
- Cagle, F. 1939. A System of Marking Turtles for Future Identification. *Copeia* 3:170-173.
- Carr, J. & R. Mast. 1988. Natural history observations of *Kinosternon herrerai* (Testudines: Kinosternidae). *Trianea* 1:87-97.
- Carr, J. 1993. Geographic distribution: *Kinosternon oaxacae* (Oaxaca Mud Turtle). *Herpetological Review* 24:108.
- Casas-Andreu, G. & C.J. McCoy. 1979. *Anfibios y Reptiles de México. Claves Ilustradas para su Identificación*. Limusa, México D.F., México.
- Casas-Andreu G., F. Méndez de la Cruz & J.L. Camarillo. 1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* 69:1-35.
- Ceballos, C., D. Zapata, C. Alvarado & E. Rincón. 2016. Morphology, diet, and population structure of the southern White-lipped mud turtle *Kinosternon leucostomum postinguinale* (Testudines: Kinosternidae) in the Nus river drainage, Colombia. *Journal of Herpetology* 50:374-380.
- Cervantes, M. 1998. Programa Nacional de zonas húmedas. Manual para el manejo y conservación de la SEMARNAP, U.S. Fish and Wildlife Service, Arizona Game and Fish Department and Wetlands International the Americas-Program. México, D.F., México.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2019. Programa de Conservación de Especies en Riesgo. PROCER. CONANP, México D.F., México
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2019.
- Coordinación de Corredores y Recursos Biológicos. Informe de Evaluación Ambiental. Proyecto: Sistemas Productivos Sostenibles y Biodiversidad. CONABIO, México DF, México.
- Dean, R. 1980. Selected aspects of the ecology of the central conservation biology of freshwater turtles and tortoises. American mud turtle *Staurotypus salvinii*. M.S. Thesis. Texas A&M University, College Station, Texas, USA.
- Edmonds, J. & R. Brooks. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). *Canadian Journal of Zoology*. 74:918-925.
- Enríquez-Mercado, I., A. Montiel-Ugalde, A. Aparicio, E.G. Murillo, T. Butterfield & R. Macip-Ríos. 2018. Population ecology and home range of the Mexican rough-footed turtle (*Kinosternon hirtipes murrayi*) in Central Mexico. *Acta Herpetológica* 13:109-115.

- Ernst, C. & R. Barbour. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- Ernst, C., J. Lovich & R. Barbour. 1994. *Turtles of the United States and Canada*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, USA.
- Espejel, G.E. 2004. Aspectos biológicos del manejo del Chopontil, *Claudius angustatus* (Testudines: Staurotypidae). Tesis de Maestría, Instituto de Ecología AC, Jalapa, Veracruz, México.
- Forero-Medina, G., O. Castaño-Mora & O. Montenegro. 2007. Abundance, population structure and conservation of *Kinosternon scorpioides albogulare* on the Caribbean Island of San Andrés, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 6:163-169.
- Galicia, P. 2007. Monitoreo de las poblaciones de *Trachemys venusta*, *Staurotypus triporcatus* y *Kinosternon leucostomum* en la laguna experimental del Colegio de Posgraduados, Campus Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- García, E. 1990. Clasificación de climas. 1:4000 000. IV.4.10 (A). *Atlas Nacional de México*. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México D.F., México.
- Goode, J. 1994. Reproduction in captive neotropical musk and mud turtles (*Staurotypus triporcatus*, *S. salvinii* and *Kinosternon scorpioides*). Pp. 275-295. En Murphy, J.B. & K. Adler (Eds.). *Captive Management and Conservation of Amphibians and Reptiles*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Lawrence, Kansas, USA.
- González Porter, G. 2010. *Manejo y crianza de Tortugas en Cautiverio: Manual de capacitación*. Gobierno del Estado de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- González, R. 2011. *Diagnóstico Socio-Ambiental: Oaxaca 2011*. Grupo Mesófilo A.C. Gestión y Operación de Comités Regionales de Recursos Naturales, Villahermosa, Tabasco, México.
- Hensley, F., R. Jones, S. Maxwell, J. Adams & N. Stevenson. 2010. Demography, terrestrial behavior, and growth of Sonora mud turtles (*Kinosternon sonoriense*) in an extreme habitat. *Herpetological Monographs* 24:174-193.
- Hulse, A. 1976. Food habits and feeding behavior in *Kinosternon sonoriense* (Chelonia: Kinosternidae). *Journal of Herpetology* 8:195-199.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, INEGI, 2020. <http://www.inegi.org.mx> [Consulta en noviembre de 2020]
- Iverson, J. 1986. Notes on the natural history of the Oaxaca mud turtle, *Kinosternon oaxacae*. *Journal of Herpetology* 20:119-123.
- Iverson J. 1991. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47:373-395.
- Iverson, J. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology* 33:144-148.
- Iverson, J. 2008. *Kinosternon scorpioides abaxillare* (Central Chiapas Mud Turtle). Size, growth, and reproduction. *Herpetological Review* 39:217-218.
- Iverson, J. 2010. Reproduction in the red-cheeked mud turtle (*Kinosternon scorpioides cruentatum*) in southeastern Mexico and Belize, with comparison across the species range. *Chelonian Conservation and Biology* 9:250-261.
- Iverson, J., M. Le & C. Ingram. 2013. Molecular phylogenetics of the mud and musk turtle family Kinosternidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:929-939.
- Lebrenton, J.D., K.P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals. A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Legler, J.M. & R. C. Vogt. 2013. *Turtles of Mexico: Land and Freshwater forms*. Berkeley: University of California Press, Berkeley, California, USA.
- López-Luna, M., F. Cupul-Magaña, A. Escobedo-Galván, A. González-Hernández, E. Centeno-Alcalá, J. Rangel-Mendoza, M. Ramírez-Ramírez & E. Cázares-Hernández. 2018. A distinctive new species of mud turtle from western Mexico. *Chelonian Conservation and Biology* 17:2-13.
- Macip-Ríos, R., M. Arias-Cisneros, X. Aguilar-Miguel & G. Casas-Andreu. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican mud turtle

- (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de Mexico. *The Western North American Naturalist* 64:501-510.
- Macip-Ríos, R., V. Sustaita-Rodríguez, G. Barrios-Quiroz & G. Casas-Andreu. 2010. Alimentary habits of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México. *Chelonian Conservation and Biology* 9:90-97.
- Macip-Ríos, R., P. Brauer-Robleda, J. Zúñiga-Vega & G. Casas-Andreu. 2011. Demography of two populations of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in central Mexico. *Herpetological Journal* 21:235-245.
- Moll, D. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology* 24:48-53.
- Otis, D.L., K. P. Burnham, G. C. White & D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:3-135.
- Platt, S., D. Miller, T. Rainwater & J. Smith. 2016. Notes on the reproductive ecology of the rough-footed mud turtle (*Kinosternon hirtipes*) in Texas, USA. *Acta Herpetológica* 11:221-225.
- Pritchard, P. & P. Trebbau. 1984. *The Turtles of Venezuela*. Ithaca, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, New York, USA.
- Ramírez, G.N. 2016. Caracterización filogenética de la tortuga tapaculo: *Kinosternon leucostomum postinguinale* (Testudines: Kinosternidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
- Rhodin A.G., C. Stanford, P. van Dijk, C. Eisemberg, L. Luiselli, R. Mittermeier, R. Hudson, B. Horne, E. Goode, G. Kuchling, A. Walde, E. Baard, K. Berry, A. Bertolero, T. Blanck, R. Bour, K. Buhlmann, L. Cayot, S. Collet, S. Currylow, I. Das, T. Diagne, J. Ennen, G. Forero-Medina, M. Frankel, U. Fritz, G. García, J. Gibbons, P. Gibbons, G. Shiping, J. Guntoro, M. Hofmeyr, J. Iverson, E. Moll, V. Páez, R. Palomo-Ramos, S. Platt, P. Pritchard, H. Quinn, S. Rahman, S. Randrianjafizanaka, D. Schaffer, S. Haitao, S. Singh, R. Spencer, K. Stannard, S. Sutcliffe, S. Thompson & R. Vogt. 2018. Global conservation status of turtles and tortoises (Order testudines). *Chelonian Conservation and Biology* 17:135-161.
- Ricárdez, L. 2008. Plan Municipal de Desarrollo. H. Ayuntamiento Constitucional de San Pedro Po-chutla, Oaxaca, México.
- Ricker, W. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin* 191. Department of the Environment Fisheries and Marine Service, Ottawa, Canada.
- Rodarte, G. 1997. Ecosistemas y Biodiversidad en la Costa Oaxaqueña. Acercamiento descriptivo altitudinal. *Ciencia y Mar* 1:44-48.
- SEMARNAT. 2010. NOM-059-ECOL-2001. Diario oficial de la Federación. México D.F., México.
- Smith, H. & R. Smith. 1979. *Synopsis of the herpetofauna of Mexico*. Vol. VI. Guide to Mexican Turtles, Bibliographic Addendum III. John Johnson, North Bennington, Vermont, USA.
- Smith, G. & J. Iverson. 2002. Sex ratio in common musk turtles (*Sternotherus odoratus*) in a North-Central Indiana lake: a long-term study. *American Midland Naturalist* 148:185-189.
- Stone, P., K. Locey, S. Laverty, B. Stanila & M. Stone. 2015. Conservation implications of male-biased movements in Sonoran mud turtles (*Kinosternon sonoriense*) inhabiting intermittent aquatic habitats. *Herpetological Conservation and Biology* 10:728-739.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group. Rhodin, A.G., J. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H. Shaffer & P. van Dijk). 2017. Turtles of the World: Annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution and conservation status, 8th Edition. Chelonian Research Foundation and Turtle Conservancy, *Chelonian Research Monographs* 7:1-292.
- van Dijk, P. & L. Canseco-Márquez. 2007. *Kinosternon oaxacae*. In: *IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.
- van Dijk, P., J. Iverson, A.G. Rhodin, H.B. Shaffer, & R. Bour. 2014. Turtles of the world, 7th edition: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status.

- Chelonian Research Monographs* 5:329-479.
- Vázquez-Gómez, A., M. Harfush & R. Macip-Ríos. 2015. Notes on the reproductive ecology of the Oaxaca mud turtle (*Kinosternon oaxacae*) in the vicinity of Mazunte, México. *Acta Herpetológica* 10:121-124.
- Vázquez-Gómez, A., M. Harfush & R. Macip-Ríos. 2016. Observations on population ecology and abundance of the micro-endemic Oaxaca mud turtle (*Kinosternon oaxacae*). *Herpetological Conservation and Biology* 11:265-271.
- Vogt, R. 1999. Ecología de las comunidades y estatus de las poblaciones de tortugas dulceacuícolas del sureste de México. *Gaceta Regional SIGOLFO* 1:7-8.
- Vogt, R. & S. Guzmán. 1988. Food partitioning in a Neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47.
- White, G.C. & Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:S120-S139.
- World Conservation Monitoring Centre. 1992. *Global Biodiversity: Status of the Earth's living Resources*. Chapman & Hall, London, UK.
- Zenteno, R. 1999. Caracterización demográfica de la tortuga pinta (*Trachemys scripta venusta*) y sus potencialidades de aprovechamiento en la laguna experimental del Campus Veracruz. Tesis de Maestría, Colegio de Posgraduados, Altamirano, Veracruz, México.
- Zug, G.R., L.J. Vitt, & J.P. Caldwell. 1993. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego, California, USA.



VI. Madrigueras de la tortuga de Sinaloa, un refugio distinto

Fabiola J. Gandarilla-Aizpuro^{1*} y Fausto R. Méndez-De la Cruz²

¹Programa Estatal de Enfermedades Transmitidas por Vector, Servicios de Salud Sonora. Hermosillo, Sonora, 83270, México.

²Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-153. Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México.

*Correspondencia: fabiolaj.gandarilla@gmail.com

Resumen. La capacidad de las tortugas de desierto para construir madrigueras las reconoce como ingenieras del paisaje. Estas estructuras son espacios adecuados para tolerar cambios en la temperatura ambiental como el experimentado en zonas áridas. No obstante, la sobrevivencia de las tortugas del desierto en estas zonas de Norteamérica se observa cada vez más comprometida debido a la introducción de especies exóticas invasoras, efectos del cambio climático y degradación de la tierra. Las madrigueras de tortuga se caracterizan por ser construcciones subterráneas extensas, sin embargo, particularmente los refugios de la Tortuga de Sinaloa *Gopherus evgoodei* se ven afectados por dichos factores, ya que habitan colinas rocosas y suelos poco profundos de SBC del noroeste de México. Estudios indican que puede existir un amortiguamiento térmico hasta de 30 °C dentro de estos espacios durante la temporada de anidación; situación relevante dado el efecto de determinación del sexo por temperatura (DST) en los embriones. Un aspecto fundamental es que son refugios que por lo general son poco considerados para la conservación aun cuando son altamente necesarios.

El presente trabajo aborda una revisión sobre los refugios de las tortugas del desierto *Gopherus agassizii* y *G. morafkai*, así como del ambiente térmico de las madrigueras utilizadas por la Tortuga de Sinaloa.

Palabras clave: refugios, ambiente rocoso, ingenieras del paisaje, noroeste mexicano.

Abstract. The ability of desert tortoises to build burrows recognizes them as landscape engineers. These structures are suitable places where they can tolerate changes in environmental temperature such as those experienced in arid zones. However, the survival of desert tortoises in these areas of North America is increasingly compromised due to the introduction of invasive exotic species, effects of climate change, and land degradation. Tortoise burrows are characterized by extensive subterranean constructions, yet particularly the refugia of the Sinaloan Tortoise *Gopherus evgoodei* are affected by these factors, as they inhabit rocky hills and shallow soils of the SBC of northwestern Mexico. Studies have shown that there can be a thermal buffer of up to 30 °C within these areas



during the nesting season; a relevant situation given the effect of DST on embryos. A fundamental issue is shelters, which are generally little considered for conservation purposes, even though they are highly necessary. This paper reviews the refuges of the desert tortoises *Gopherus agassizii* and *G. morafkai*, as well as the thermal environment of the burrows used by the Sinaloa tortoise.

Key words: shelters, rocky hills, ecosystem engineers, Mexican northwestern

LOS PATRONES de distribución y el comportamiento de la tortuga del desierto *Gopherus agassizii* (Cooper, 1861) se han documentado ampliamente en las poblaciones localizadas en California y Arizona, seguidas de las poblaciones de Sonora (Agha *et al.*, 2013; Bailey *et al.*, 1995; Bulova, 2002; Edwards *et al.*, 2004; Ennen *et al.*, 2012; Mack *et al.*, 2015). Sin

embargo, hasta hace algunos años se estableció que su distribución, característica de las zonas áridas de Norteamérica y previamente reconocida como una sola especie, estaba compuesta por tres especies distintas cercanamente emparentadas: la del desierto de Mojave, *Gopherus agassizii*; la del desierto sonorense, *G. morafkai* Murphy *et al.*, 2011; y la de Sinaloa, *G. evgoodei* Edwards *et al.*, 2016, las dos últimas descritas recientemente (Edwards *et al.*, 2016; Murphy *et al.*, 2011; Fig. 1).

Se ha puesto mucho énfasis en la protección de los individuos como enfoque para la preservación de especies. Sin embargo, se ha mostrado poco interés en sus refugios que, en particular para las tortugas del desierto, también representan sus sitios de anidación. Tanto para las tortugas del desierto, como para muchos otros animales, es básico incrementar su esperanza de vida al invertir energía en la búsqueda de refugios para escapar de los depredadores, de las altas temperaturas, para descansar, reproducirse o incluso para almacenar los recursos alimenticios para toda

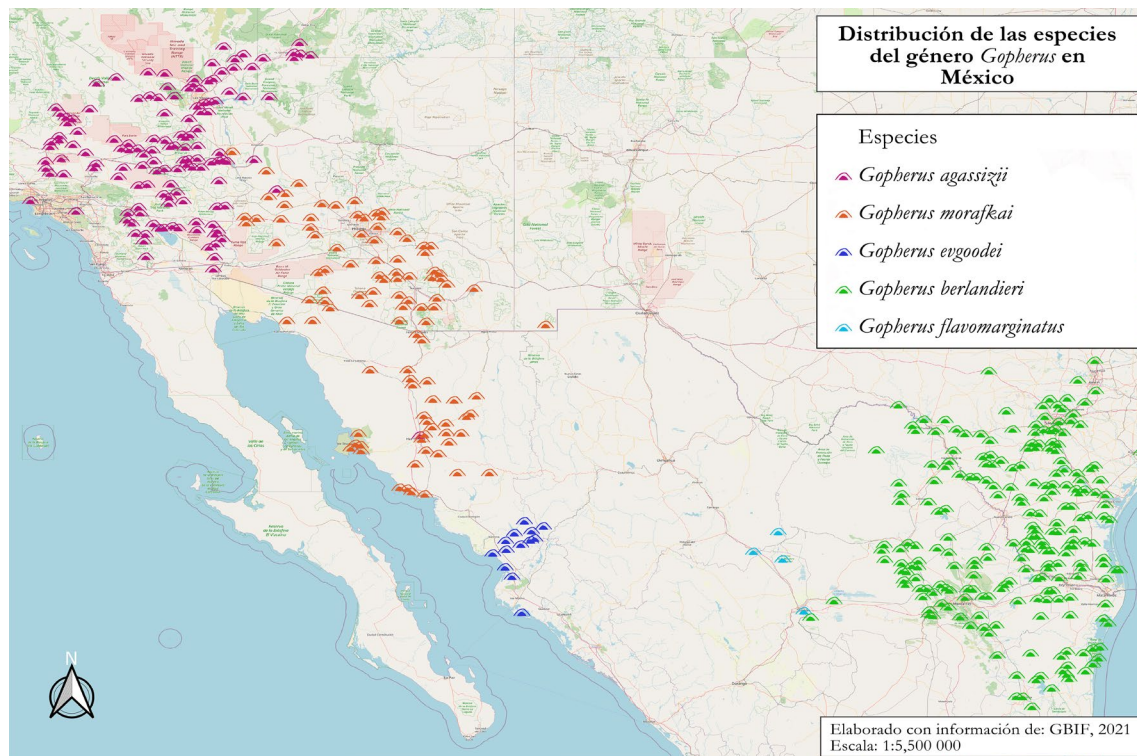


Figura 1. Distribución de las especies del género *Gopherus* en México. Elaboración propia de especímenes reportados en GBIF para 2021 y ESRI para National Geographic.

una temporada (Kinlaw, 1999; Wilkinson & South, 2002). Así, para aquellas especies de vertebrados o invertebrados que utilizan madrigueras como refugios se ha propuesto una clasificación en tres grupos (Kinlaw, 1999): 1) las excavadoras primarias, las cuales invierten una parte de sus recursos energéticos en la excavación de madrigueras por ser una actividad necesaria e indispensable para cumplir con su ciclo de vida; 2) las modificadoras secundarias, las que utilizan y modifican de acuerdo con sus necesidades las estructuras excavadas por las excavadoras primarias; y 3) las ocupantes simples, cuya participación es nula en la construcción o modificación de la madriguera y sólo la utilizan, tal como lo hacen ciertas especies de tarántulas del género *Aphonopelma* Pocock, 1901, lagartijas y sapos [*Gambelia wislizenii* (Baird & Girard, 1852) y *Anaxyrus terrestris* (Bonnaterre, 1789), respectivamente] o aves [(*Eremophila alpestris*, *Athene cunicularia*) (Conway, 2018; Lips, 1991; Walde *et al.*, 2015, 2009).

Las tres especies de tortugas de desierto previamente mencionadas se consideran dentro del grupo de los excavadores primarios, también 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 (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 encuentran, ya que muchas de las especies que utilizan las madrigueras como ocupantes simples han coevolucionado con esta asociación (Conway, 2018; Eubanks *et al.*, 2003; Kinlaw, 1999; Mukherjee *et al.*, 2017). Además, entre los elementos ambientales que definen la distribución de las poblaciones de tortugas terrestres están la vegetación con elementos subtropicales, la cercanía a arroyos o a cauces de ríos, la presencia de lomeríos o zonas con serranía que amortiguan de mejor manera la temperatura ambiental, así como la presencia de mejores condiciones de humedad; factores que en su conjunto favorecen que su temperatura corporal se mantenga, entre los 28° y 35 °C, siendo viable para el desempeño óptimo de sus actividades fisiológicas (Tabla 1; Berry, 1986; Zimmerman *et al.*, 1994; Averill-Murray, 2000).

Las tortugas de las zonas áridas de Norteamérica del género *Gopherus* comúnmente viven en sitios con condiciones ambientales extremas, donde la precipitación es escasa (se concentra en una temporada del año) y durante el resto del tiempo prevalece la sequía intensa (Martínez-Yrizar *et al.*, 2010). Se ha descrito que las madrigueras de *Gopherus* presentan ciertas características que favorecen mantener temperaturas estables en su interior que llegan a reflejar diferencias de hasta 30 °C con el exterior, construidas con la entrada hacia el norte o noroeste para evitar las altas temperaturas del este y del sur (Bulova, 1994; Walde *et al.*, 2009).

Pero, particularmente esta situación es diferente para las poblaciones de la Tortuga de Sinaloa, la cual

Tabla 1. Comparación de aspectos ambientales y ecológicos de las especies del grupo *Gopherus agassizii*. *Datos de los autores.

Aspecto	<i>G. agassizii</i>	<i>G. morafkai</i>	<i>G. evgoodei</i>	Referencias
Amortiguamiento térmico	30°	30°	30°*	Walde, 2009; Bulova, 2002
Tipo de construcción de madrigueras	Predominante en suelo de valles	En suelo de valle y bajo conjuntos de roca	En laderas y bajo conjuntos de roca	Murphy, 2011; Averill-Murray <i>et al.</i> , 2005; Edwards <i>et al.</i> , 2016
Hábitats ocupados	Desierto de Mojave	Desierto de Sonora	Selva baja caducifolia de Sonora	Murphy, 2011; Edwards <i>et al.</i> , 2016



Figura 2. Madriguera de la Tortuga de Sinaloa. Se muestra la vista trasera (a) de una hembra entrando a la madriguera construida bajo una pared de roca, mientras que en la vista frontal (b) se observa la misma hembra con registradores de datos utilizados para obtener información térmica de la madriguera.

habita en el límite más noroeste de la distribución de la selva baja caducifolia en México (Van Devender *et al.*, 2000). La zona mencionada está caracterizada por relieves escarpados y suelos poco profundos, los cuales influyen directamente sobre la excavación máxima que logran las tortugas al construir o modificar una madriguera (Fig. 2). Además, en este entorno, la disponibilidad de agua, así como de frutos y plantas carnosas para alimentarse favorece su desarrollo (Auffenberg, 1969; Averill-Murray *et al.*, 2002; Boarman, 2002).

En este trabajo se presenta una revisión documental de los factores bióticos y abióticos que definen la distribución de la Tortuga de Sinaloa, así como del papel que desempeñan las madrigueras en su fisiología y comportamiento, además del impacto que tienen en la ecología de la región que habitan.

Asimismo, se presentan algunos datos colectados por los autores durante el estudio de la caracterización térmica de las madrigueras de la Tortuga de Sinaloa en Álamos, Sonora, con el objetivo de documentar las condiciones de temperatura que encuentran los organismos que utilizan este tipo de refugios en una zona semi árida como lo es esta localidad al sur del estado de Sonora.

DISTRIBUCIÓN RESTRINGIDA

Uno de los factores críticos para la permanencia de las poblaciones noroesteñas de la Tortuga de Sinaloa es lo restringido de su distribución a las zonas de selva baja caducifolia (Edwards *et al.*, 2016), localizadas al sur del estado de Sonora. Dicha situación impulsó el decreto de la región como Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cachujaqui (Martínez-Yrizar *et al.*, 2010; CONANP, 2015). Así, dentro de las amenazas que enfrenta este sistema natural, está la presencia del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris* L.), especie invasora de los ambientes áridos de Norteamérica (Van Devender *et al.*, 1997; Búrquez-Montijo *et al.*, 2002; Castellanos-V *et al.*, 2002). Su invasión de la selva baja caducifolia promueve el incremento en la frecuencia de fuegos, situación que influye negativamente en la riqueza de especies e incrementa la temperatura de los suelos que, en conjunto, destruyen los recursos naturales aprovechados por las tortugas (Esque *et al.*, 2003; Castellanos *et al.*, 2013; Tinoco-Ojanguren *et al.*, 2013). De igual forma, estas amenazas repercuten en la vulnerabilidad de las comunidades naturales, al reducir su capacidad de enfrentar escenarios alterados a nivel local y regional, y al afectar la resiliencia de la flora y fauna nativas (Feddema *et al.*, 2005; Jorquera-Fontena & Orrego-Verdugo, 2010; Lambin *et al.*, 2013).

PÉRDIDA DE HÁBITAT

Durante las últimas décadas, los espacios habitados por las tortugas del género *Gopherus* se han reducido, situación que probablemente continúe durante los próximos años (Fritts & Jennings, 1994; IPCC, 2014; Agha *et al.*, 2015; Sinervo *et al.*, 2017). Por lo anterior y en virtud del tiempo que los quelonios des-

tinan a mantenerse refugiados del ambiente extremo en el interior de las madrigueras, es importante su caracterización (Vitousek *et al.*, 1997; Sinervo *et al.*, 2010; Flores-Villela & García-Vázquez, 2014).

De acuerdo con proyecciones de escenarios futuros por el cambio climático, la Tortuga de Sinaloa podría incrementar el número de horas dedicadas a la búsqueda de madrigueras, así como de las que permanecerá refugiada dentro de ellas (Beck & Jennings, 2003; Walde *et al.*, 2009, 2015; Sinervo *et al.*, 2010; Whittington-Jones *et al.*, 2011). Además, la capacidad de sobrevivencia proyectada en un escenario de cambio climático agresivo es sumamente reducida, debido, en parte, a lo limitado de su distribución (Sinervo *et al.*, 2017). Sin embargo, la temperatura estable dentro de las madrigueras disponibles podría ayudar a las poblaciones a permanecer en los sitios de distribución históricos de la selva baja caducifolia, pues estos espacios, aunque limitarán el tiempo que pasen fuera de ellos dedicadas al forrajeo y reproducción, ofrecerán un ambiente menos hostil hacia su interior.

AMBIENTES FOSORIALES

El comportamiento constructor de madrigueras, en conjunto con el plan corporal del grupo documentado en su registro fósil, permite argumentar que la actual morfología de las tortugas de desierto responde a la necesidad de explorar ambientes fosoriales en busca de protección ante diversas amenazas (Auffenberg, 1969). Se ha planteado que los ancestros del grupo buscaron establecerse en zonas de amortiguamiento (madrigueras como microhábitats) en respuesta a las temperaturas extremas del ambiente y para contar con niveles óptimos de humedad, independientemente de las condiciones del entorno (Lyson *et al.*, 2016).

El diseño de la madriguera como refugio construido o modificado depende principalmente del tipo de suelo en donde se encuentra; por lo que puede ser de gran longitud y poca profundidad en las planicies, donde el sedimento permite construir túneles extensos sin el colapso de las paredes (Mack *et al.*, 2015). Sin embargo, en ambientes rocosos como lomeríos y bajadas, la capa de sedimento es poco profunda, por lo que los refugios se construyen bajo rocas o en las cavidades formadas por conjuntos de rocas (Van Devender, 2002).

La protección ante las condiciones hostiles del ambiente es particularmente importante en las tortugas del desierto, pues son capaces de tolerar amplios intervalos de temperatura ambiental dentro de sus límites críticos (Zimmerman *et al.*, 1994). Además, la condición de dependencia con el ambiente en la regulación de su temperatura corporal, promueve que las tortugas del desierto requieran construir o encontrar sitios para evadir las condiciones ambientales adversas (Prieto & Whitford, 1971; Sinervo *et al.*, 2010).

Además del uso de las madrigueras como sitios de refugio ante la temperatura extrema, éstas también son utilizadas para la anidación, aunque los espacios empleados para este fin son distintos a los primeros (Ennen *et al.*, 2012; Lovich *et al.*, 2014). Las madrigueras generalmente albergan, además de las tortugas, un gran número de especies de vertebrados e invertebrados que dependen de estos espacios para el desarrollo y sobrevivencia de sus poblaciones (Beck & Jennings, 2003; Mukherjee *et al.*, 2017; Conway, 2018).

¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LAS MADRIGUERAS?

Los refugios construidos bajo el suelo tienen la particularidad de amortiguar las temperaturas ambientales; de esta forma, los localizados a cierta profundidad ofrecen ambientes térmicamente más estables (Mukherjee *et al.*, 2017). Sin embargo, las madrigueras bajo conjuntos de rocas también pueden ofrecer ambientes menos contrastantes (Barrows, 2011).

En el área de distribución de la Tortuga de Sinaloa se han identificado dos tipos de madrigueras: excavaciones poco profundas bajo paredes de roca; así como cavidades formadas por conjuntos de rocas, que, además, les proporcionan protección en contra de la irradiación solar y la pérdida de agua (Bulova, 2002), pero, independientemente de que estas últimas madrigueras no son profundas, el amortiguamiento promedio es de hasta 18 °C al interior del refugio en comparación a las temperaturas al exterior durante la temporada de anidación (Fig. 3). Por otro lado, la temperatura corporal diaria en las tortugas del desierto durante el verano puede variar entre 20 °C y 38 °C; de hecho, son más activas en las primeras y últimas horas de luz, por lo que buscan el resguardo de las madrigueras durante las horas de mayor tem-

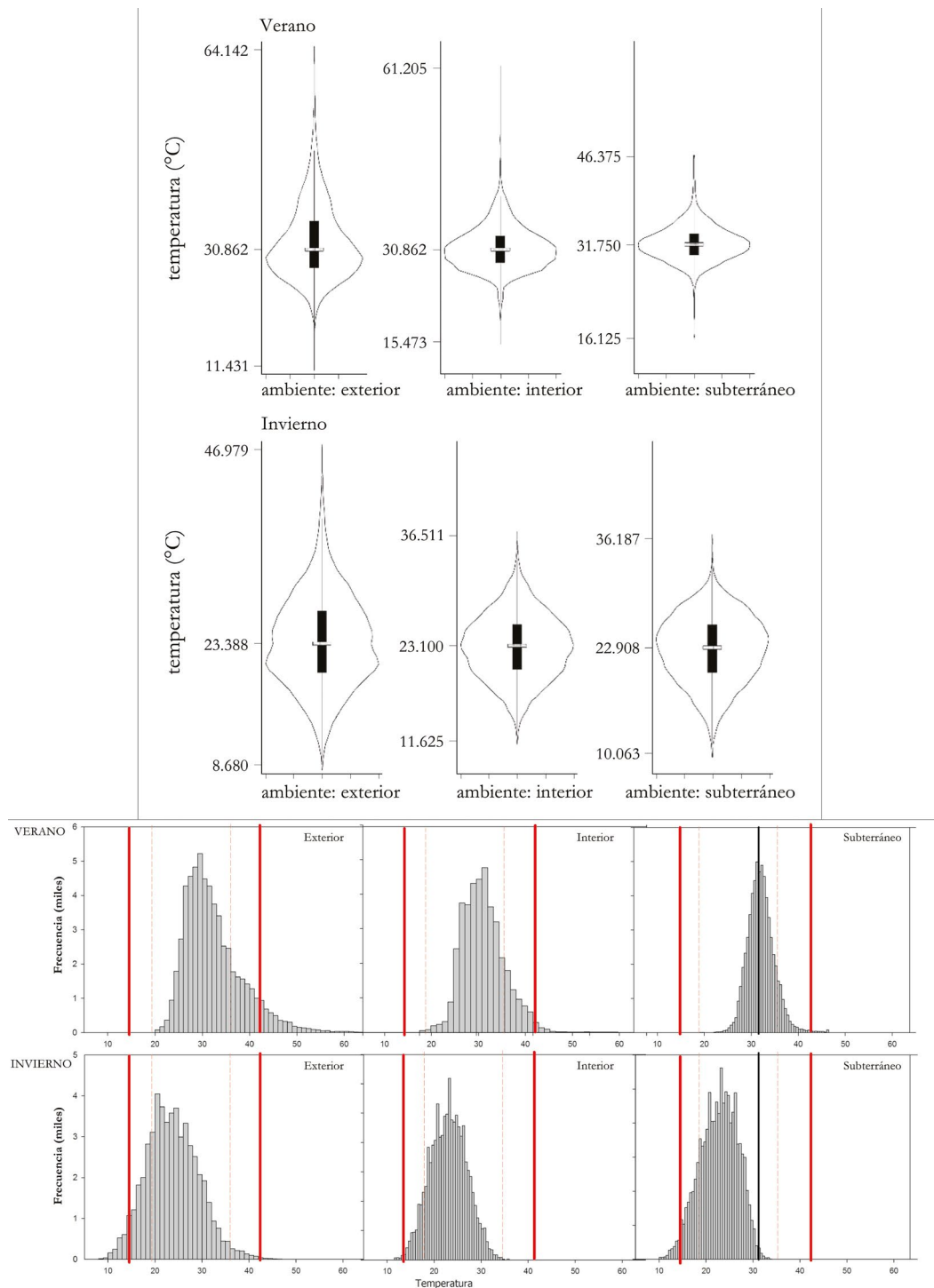


Figura 3. Temperaturas. En la gráfica de violín observamos a) la distribución de las temperaturas tanto en la superficie al exterior de las madrigueras, como al interior de estas y en una posición subterránea a profundidad semejante a la cual las hembras de *G. evgoodei* colocan los nidos (-5-10 cm). En los histogramas de distribución de temperaturas b) observamos que las líneas rojas representan los límites de tolerancia térmica reportadas para las especies del grupo *G. agassizii*. Las líneas punteadas representan el intervalo de temperaturas preferidas por los individuos de estas especies. La barra en negro en el ambiente subterráneo representa las temperaturas de viabilidad de incubación para las crías.

peratura (McGinnis & Voigt, 1971; Zimmerman *et al.*, 1994, 1992).

Por ejemplo, si una tortuga se encontrara fuera de su madriguera durante los días de verano en las horas de mayor temperatura experimentaría un calor de hasta 60 °C. Para las tortugas del desierto esta temperatura ambiental representaría alcanzar una temperatura corporal que pondría en riesgo su vida. Por eso, siempre que pueden, evitan estas circunstancias al refugiarse dentro de las madrigueras (Auffenberg, 1969; McMaster & Downs, 2013).

La estrecha relación que mantienen los reptiles entre su temperatura corporal y la del ambiente se manifiesta al momento de estudiar los refugios que utilizan. Aunque la temperatura del interior de la madriguera y la tortuga es diferente, el uso de refugios con ambientes que reducen su variabilidad permite a los quelonios la regulación de sus requerimientos térmicos corporales (Pike & Mitchell, 2013). Con base en el análisis del ambiente térmico de 17 madrigueras de uso actual por individuos de la Tortuga de Sinaloa durante 12 semanas en la temporada reproductiva y otras 16 semanas en la temporada de hibernación, se encontró que para la Tortuga de Sinaloa, en los días más calurosos (previos a la temporada de lluvias) la diferencia entre la temperatura dentro de la madriguera y el exterior llega a ser de hasta 30 °C (datos no publicados de los autores). De esta forma, la madriguera mantiene una temperatura por debajo de los 38 °C, en las horas críticas del día durante la temporada de verano, similar a lo que ofrecen los refugios documentados para las especies hermanas, que mantienen una temperatura entre los 33°C y los 37°C para esta misma temporada (Mack *et al.*, 2015; Fig. 3).

LOS NIDOS

Algunos estudios muestran que las madrigueras que las hembras seleccionan para ser utilizadas como nidos están influenciadas por factores como la temperatura que alcanza la superficie al interior (30.5 °C en promedio), el ángulo de construcción (entre 13° y 14°) y la humedad del suelo (entre 6 y 44%), lo cual influye en el tiempo de incubación de las crías y la probabilidad de éxito de desarrollo y eclosión (Bulova, 2002; Ennen *et al.*, 2012; Lovich *et al.*, 2014; Mukherjee *et al.*, 2017). Esto se vuelve más impor-

tante durante la temporada de anidación y es aún más significativo para las hembras preñadas de tortuga, debido a que estos factores intervienen directamente en la construcción de los nidos, mayormente cuando se encuentran en una pendiente, por ejemplo, si la entrada de la madriguera permite a la hembra cavar su nido con la cabeza elevada en lugar de bajada, implica una menor fatiga para la hembra (Radzio *et al.*, 2017).

Con esta misma finalidad, las hembras pueden realizar excavaciones poco profundas o caminatas en círculos antes de seleccionar una madriguera como sitio de anidación, lo cual se traduce en la colocación de los nidos de *G. morafkai* dentro de madrigueras construidas a una profundidad de 1 a 1.5 metros en el suelo, que conservan una temperatura promedio de 30 °C en la cámara de incubación y con variaciones que van desde los 15 °C hasta los 45 °C (Auffenberg, 1969; Averill-Murray *et al.*, 2002; Bjurlin & Bissone, 2004; Radzio *et al.*, 2017; Roberson *et al.*, 1985; Spotila *et al.*, 1994; Van Devender, 2002). Asimismo, se ha identificado que las variaciones en la fenología de la vegetación tiene influencia directa en la producción de huevos, así como en el número de nidos que una hembra coloca en un mismo año, debido a que estos organismos consumen los frutos disponibles y dependen de la productividad de la vegetación para asegurar los nutrientes y requerimientos suficientes para el desarrollo de los huevos que depositarán (Entz, 2009).

Gopherus evgoodei habita sitios en los cuales la capa de suelo es muy somera, lo que implica que puede haber repercusiones en el ambiente térmico de los nidos. A pesar de esto, las temperaturas en un nivel subterráneo dentro de las madrigueras de Tortuga de Sinaloa (aprox. 5-10 cm) se concentran entre los 29.0 °C y los 32 °C durante el mes de mayo, en el cual inicia la temporada de anidación conocida para estas especies (Ennen *et al.*, 2012). La relevancia de las temperaturas en el ambiente subterráneo en este mes radica en que esta especie presenta determinación sexual por temperatura, por lo que la proporción sexual de los embriones se ve influenciada por la temperatura que éstos alcanzan dentro de la cámara de incubación (Díaz-Hernández *et al.*, 2015; Pieau & Dorizzi, 2004); cuando las temperaturas descienden de los 31.3 °C la tendencia de los embriones es a la producción de machos, pero si las temperaturas se encuentran por encima de ésta, la tendencia se inclina hacia la producción de hembras (Rostal *et al.*, 2002; Spotila *et al.*, 1994).

A pesar de la amplia documentación que se tiene para este aspecto en este grupo de tortugas, específicamente en las poblaciones de *G. evgoodei*, el conocimiento sobre su comportamiento de anidación es escaso. Sin embargo, con la información con que se cuenta sobre la dependencia de las temperaturas de incubación para la determinación sexual de las crías de tortugas y otros reptiles. Cabe resaltar la inquietud que se produce al respecto de las especies que enfrentan los efectos del cambio climático y son particularmente vulnerables para mantener viables a sus poblaciones, al mantener una estrecha relación y gran dependencia a la temperatura ambiental para la determinación sexual de las crías (Lewis-Winokur & Winokur, 1995; Spotila & Standora, 1986). En tortugas marinas ya se ha documentado el sesgo hacia la producción de hembras que está ocurriendo debido al calentamiento del planeta (Flores-Aguirre *et al.*, 2020).

PROTECCIÓN DE SITIOS DE REFUGIO PRESENTES Y FUTUROS PARA TORTUGAS DE SINALOA Y OTROS GRUPOS

Los escenarios posibles ante el cambio climático no son muy esperanzadores, ni para las poblaciones humanas, ni para las áreas naturales (Chapin *et al.*, 2000; Kolbe *et al.*, 2012; Lovich *et al.*, 2012; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018; Vitousek *et al.*, 1997). Las zonas que pueden ser utilizadas como refugios se han identificado como altamente relevantes en proyecciones hacia el futuro sobre los efectos del cambio climático en las áreas naturales (Moulherat *et al.*, 2014; Sinervo *et al.*, 2017).

¿QUÉ MEDIDAS DEBEN INCLUIRSE EN LA REGULACIÓN GUBERNAMENTAL?

La Norma Oficial Mexicana 059 de la SEMARNAT publicada en 2010, plantea como parte de su objetivo (NOM-059-SEMARNAT-2010):

“...establecer los criterios de inclusión, exclusión o cambio de categoría de riesgo para las

especies o poblaciones, mediante un método de evaluación de su riesgo de extinción...”

Para tales efectos, se requiere hacer uso de herramientas como el Método de Riesgo de Extinción (MER) planteado por SEMARNAT, con el cual se construye un perfil de la especie de interés con datos de distribución geográfica, demografía, amenazas y registros que permiten analizar los factores de riesgo reales y potenciales para la especie o población (Macip-Ríos *et al.*, 2015).

Recomendamos realizar estimaciones sobre la vulnerabilidad de *Gopherus evgoodei* considerando la disponibilidad de refugios en estas zonas, las actividades que tienen lugar y los cambios climáticos a los que se enfrentan los individuos de esta especie. Asimismo, es relevante tomar en cuenta la continua pérdida del hábitat natural de estos organismos, tanto por deforestación, fragmentación e invasión de áreas naturales por actividad humana, como por la invasión por especies exóticas (p. ej. pasto buffel) que alteran el ambiente en el que se establecen como parte de los factores que influyen como amenazas hacia la especie de *Gopherus*.

Finalmente, consideramos indispensable realizar estudios específicos para esta especie acerca de la demografía, éxito de eclosión de crías, impacto de actividades antrópicas dentro de su área de distribución y/o efecto de cambio climático sobre las poblaciones actuales, con el objetivo de determinar la temperatura pivote de la especie, las temperaturas de los nidos y condiciones de amenazas naturales y por actividad humana, para así definir el grado de susceptibilidad ante el cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y al CONACYT por la beca otorgada (número 699259) para realizar los estudios de maestría de FGA y a los apoyos para el trabajo en campo de los Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica PAPIIT UNAM IN 210110 e IN 212119.

LITERATURA CITADA

- Agha, M., B. Augustine, J.E. Lovich, D. Delaney, B. Sinervo, M.O. Murphy, J.R. Ennen, J.R. Briggs, R. Cooper & S.J. Price. 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., J.E. Lovich, J.R. Ennen & E. Wilcox. 2013. Nest-guarding by female Agassiz's desert tortoise (*Gopherus agassizii*) at a wind-energy facility near Palm Springs, California. *Southwestern Naturalist* 58:254-257.
- Auffenberg, W. 1969. *Tortoise Behavior and Survival*. Randy McNally, Chicago, Illinois, USA.
- Averill-Murray, R.C., B.E. Martin, S.J. Bailey & E.B. Wirt. 2002. Activity and behavior of the sonoran desert tortoise in Arizona. Pp. 135-158. En T.R. Van Devender (Ed.). *The Sonoran Desert Tortoise: Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Bailey, S.J., C.R. Schwalbe & C.H. Lowe. 1995. Hibernaculum use by a population of desert tortoises (*Gopherus agassizii*) in the Sonoran Desert. *Journal of Herpetology* 29:361-369.
- Barrows, C.W. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75:629-635.
- Beck, D.D. & R.D. Jennings, 2003. Habitat use by Gila monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs* 17:111-129.
- Bjurlin, C.D. & J.A. Bissonette. 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, W.I. 2002. *Threats to Desert Tortoise Populations: A Critical Review of the Literature*, West Mojave Planning Team, Bureau of Land management. San Diego, California, USA.
- Bulova, S.J. 2002. How temperature, humidity, and burrow selection affect evaporative water loss in desert tortoises. *Journal of Thermal Biology* 27:175-189.
- Bulova, S.J. 1994. Patterns of burrow use by desert tortoises: Gender differences and seasonal trends. *Herpetological Monographs* 8:133-143.
- Búrquez-Montijo, A., M.E. Miller & Martínez-Yrizar, A. 2002. Mexican grasslands, thornscrub, and the transformation of the Sonoran Desert by invasive exotic buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). Pp 126-146. En B. Tellman (Ed.). *Invasive Exotic Species in the Sonoran Region*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Castellanos-V, A.E., G. Yanes & D. Valdez-Zamudio. 2002. Drought-tolerant exotic buffel-grass and desertification. En B. Tellman (Ed.). *Weeds across Borders. Proceedings of a North American Conference, Arizona-Sonora Desert Museum*. Tucson, Arizona, USA.
- Castellanos, A.E., H. Celaya, C. Hinojo, A. Ibarra & J.R. Romo. 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. Pp 191-196. En G.J. Gottfried, P.F. Ffolliott, B.S. Gebow, L.G. Eskew, L.C. Collins (Comps.). *Merging Science and Management in a Rapidly Changing World: Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago III*. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Tucson, Arizona, USA.
- Chapin, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack & S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- CONANP, 2015. Programa de Conservación y Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestres y Acuáticas Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui. Secretarí de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Área Naturales Protegidas. México, D.F., México.
- Conway, C.J. 2018. Spatial and temporal patterns in population trends and burrow usage of burrowing owls in North America. *Journal of Raptor Research* 52:129-142.
- Díaz-Hernández, V., A. Marmolejo-Valencia & H. Merchant-larios. 2015. Exogenous estradiol alters gonadal growth and timing of temperature

- sex determination in gonads of sea turtle. *Developmental Biology* 408:79-89.
- Edwards, T., A.E. Karl, M. Vaughn, P.C. Rosen, C.M. Torres & R.W. Murphy. 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., C.R. Schwalbe, D.E. Swann & C.S. Goldberg. 2004. Implications of anthropogenic landscape change on inter-population movements of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Conservation Genetics* 5:485-499.
- Ennen, J.R., J.E. Lovich, K.P. Meyer, C. Bjurlin & T.R. Arundel. 2012. Nesting ecology of a population of *Gopherus agassizii* at a utility-scale wind energy facility in Southern California. *Copeia* 2012:222-228.
- Entz, J.W. 2009. Effects of Habitat Quality on Reproduction in Two Georgia Populations of *Gopherus polyphemus*. Tesis de Maestría. Georgia Southern University. Statesboro, Georgia, USA.
- Esque, T.C., C.R. Schwalbe, L.A. DeFalco, R.B. Duncan & T.J. Hughes. 2003. Effects of desert wildfires on desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and other small vertebrates. *Southwestern Naturalists* 48:103-111.
- Eubanks, J.O., W.K. Michener & C. Guyer. 2003. Patterns of movement and burrow use in a population of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetologica* 59:311-321.
- Feddema, J.J., K.W. Oleson, G.B. Bonan, L.O. Mearns, L.E. Buja, G.A. Meehl & W.M. Washington. 2005. The importance of land-cover change in simulating future climates. *Science* 310:1674-1678.
- Flores-Aguirre, C.D., V. Díaz-hernández, I.H. Salgado-Ugarte, L.E. Sosa-Caballero & F.R. Méndez De la Cruz. 2020. Feminization tendency of Hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the western Yucatán Peninsula, Mexico. *Amphibian and Reptile Conservation* 14:190-202.
- Fritts, T.H. & R.D. Jennings. 1994. Distribution, habitat use and status of the desert tortoise in Mexico. Pp. 49-56. En R.B. Bury & D.J. Germano (Eds.). *Biology of North American Tortoises*. Fish Wildlife Research, Wahsington D.C., USA.
- Hutchison, V.H. & K.K. Spriestersbach. 1986. Diel and seasonal cycles of activity and behavioral thermoregulation in the salamander *Necturus maculosus*. *Copeia* 1986:612-618.
- IPCC. 2014. Cambio Climático 2014: Informe de Síntesis/Resumen para Responsables de Políticas. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/AR5_SYR_FINAL_SPM_es.pdf [Consultado en agosto del 2021]
- Jorquera-Fontena, E. & R. Orrego-Verdugo. 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 Environment* 41:127-145.
- Kolbe, J.J., P.S. VanMiddlesworth, N. Losin, N. Dapfen & J.B. Losos. 2012. Climatic niche shift predicts thermal trait response in one but not both introductions of the Puerto Rican lizard *Anolis cristatellus* to Miami, Florida, USA. *Ecology and Evolution* 2:1503-1516.
- Lambin, E.F., H.K. Gibbs, L. Ferreira, R. Grau, P. Mayaux, P. Meyfroidt, D.C. Morton, T.K. udel, I. Gasparri & J. Munger. 2013. Estimating the world's potentially available cropland using a bottom-up approach. *Global Environmental Change* 23:892-901.
- Lewis-Winokur, V. & R.M. Winokur. 1995. Incubation temperature affects sexual differentiation, incubation time, and posthatching survival in desert tortoises (*Gopherus agassizii*). *Canadian Journal of Zoology* 73:2091-2097.
- Lips, K.R. 1991. Vertebrates associated with tortoise (*Gopherus polyphemus*) burrows in four habitats in south-central Florida. *Journal of Herpetology* 25:477-481.
- Lovich, J., M. Agha, M. Meulblok, K. Meyer, J. Ennen, C. Loughran, S. Madrak & C. Bjurlin. 2012. Climatic variation affects clutch phenology in Agassiz's desert tortoise *Gopherus agassizii*. *Endangered Species Research* 19:63-74.
- Lovich, J.E., M. Agha, C.B. Yackulic, K. Meyer-wilkins, V. Bentley-Condit, J.R. Ennen, T.R. Arundel & M. Austin. 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.
- Lyson, T.R., B.S. Rubidge, T.M. Scheyer, K. de Queiroz, E.R. Schachner, R.M.H. Smith, J. Botha-Brink & G.S. Bever. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. *Current Biology* 26:1887-1894.
- Macip-Ríos, R., R. Ontiveros, S. López-Alcaide & G. Casas-Andreu. 2015. The conservation status of the freshwater and terrestrial turtles of Mexico: A critical review of biodiversity conservation strategies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 1048-1057.
- Mack, J.S., K.H. Berry, D.M. Miller & A.S. Carlson. 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.
- Martínez-Yrizar, A., R.S. Felger & A.M. Búrquez. 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. Pp. 129-156. En F. Molina Frenier & T. Van-Devender (Eds.). *Diversidad Biológica del Estado de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- McGinnis, S.M. & W.G. Voigt. 1971. Thermoregulation in the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 40:119-126.
- McMaster, M.K. & C.T. Downs. 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.
- Moulherat, S., V. Delmas, T. Slimani, E. Hassan, E. Mouden, T. Louzizi, F. Lagarde & X. Bonnet. 2014. How far can a tortoise walk in open habitat before overheating? Implications for conservation. *Journal of Nature Conservation* 22:186-192.
- Mukherjee, A., R. Pilakandy, H.N. Kumara, S.S. Manchi & S. Bhupathy. 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.
- Murphy, R.W., K.H. Berry, T. Edwards, A.E. Leviton, A. Lathrop & J.D. Riedle. 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.
- Pieau, C. & M. Dorizzi. 2004. Oestrogens and temperature-dependent sex determination in reptiles: all is in the gonads. *Journal of Endocrinology* 181:367-377.
- Pike, D.A. & J.C. Mitchell. 2013. Burrow-dwelling ecosystem engineers provide thermal refugia throughout the landscape. *Animal Conservation* 16:694-703.
- Pontes-da-Silva, E., W.E. Magnusson, B.R. Sinervo, G.H. Caetano, D.B. Miles, G.R. Colli, L.M. Diele-Viegas, J. Fenker, J.C. Santos & F.P. Werneck. 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology* 73:50-60.
- Prieto, A.A.J. & W. G. Whitford. 1971. Physiological responses to temperature in the horned lizards *Phrynosom cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia* 1971:498-504.
- Radzio, T.A., J.A. Cox & M.P. O'Connor. 2017. Behavior and conspecific interactions of nesting gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetological Conservation and Biology* 12:373-383.
- Roberson, J.B. B.L. Burge & P. Hayden. 1985. Nesting observations of free-living desert tortoises (*Gopherus agassizii*) and hatching success of eggs protected from predators. *Proceedings of the Desert Tortoise Council Symposium* 1985:91-99.
- Rostal, D.C., T. Wibbels, J.S. Grumbles, V.A. Lance & J.R. Spotila. 2002. Chronology of sex determination in the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Chelonian Conservation and Biology* 4:313-318.
- Sinervo, B., R.A. Lara-Reséndiz, D.B. Miles, J.E. Lovich, J.R. Ennen, J. Müller, R.D. Cooper, P.C. Rosen, J.A.E. Stewart, J.C. Santos, J.W. Sites Jr. P.M. Gibbons, E.V. Goode, L.S. Hillard, L. Welton, M. Agha, G. Caetano, M. Vaughn, C. Meléndez-Torres, H. Gadsden, G.G. Castañeda, P. Galina-Tessaro, F.I. Valle-Jiménez, J. Valdez-Villavicencio, N. Martínez-Méndez, G. Woolrich-Piña, V. Luja-Molina, A.H. Díaz

- de la Vega-Pérez, D.M. Arenas-Moreno, S. Domínguez-Guerrero, N. Fierro, S. Butterfield, M. Westpha, R.B. Huey, W.J. Mautz, V. Sánchez-Cordero & F.R. Mendez De la Cruz. 2017. *Climate Change and Collapsing Thermal Niches of Mexican Endemic Reptiles*. UC Office of the President: UC-México Initiative. <https://escholarship.org/uc/item/4xk077hp> [Consultado en agosto 2021]
- Sinervo, B., F. Méndez De la Cruz, D.B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M.V.S. Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M.L. Calderón-Espinoza, R.N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L.J. Avila, M. Morando, I.J. De La Riva, P.V. Sepúlveda, C.F.D. Rocha, N. Ibargüengoytía, C.A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T.A. Oksanen, D.G. Chappie, A.M. Bauer, W.R. Branch, J. Clobert & J.W. Sites, 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Spotila, J.R. & E.A. Standora. 1986. Sex determination in the desert tortoise: A conservative management strategy is needed. *Herpetologica* 42:67-72.
- Spotila, J.R., L.C. Zimmerman, C.A. Binckley, J.C. Grumbles & D.C.E.A. Rostal. 1994. Effects of incubation conditions on sex determination, hatching success and growth of hatchlings desert tortoises *Gopherus agassizii*. *Herpetological Monographs* 8:103-116.
- Tinoco-Ojanguren, C., A. Díaz, J. Martínez & F. Molina-Freaner. 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.
- Van Devender, T.R. 2002. *The Sonoran Desert tortoise : Natural History, Biology, and Conservation*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Van Devender, T.R., R.S. Felger & A.M. Búrquez. 1997. Exotic plants in the Sonoran Desert region, Arizona and Sonora. *California Exotic Pest Plant Council* 1997:1-6.
- Van Devender, T.R., A.C. Sanders, R.K. Wilson & S. Meyer. 2000. Vegetation, flora and seasons of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora. Pp. 36-101. En R.H. Robichaux & D.A. Yetman (Eds.). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos. Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco & J.M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Vogt, R.C. & O. Flores-Villela. 1992. Effects of incubation temperature on sex determination in a community of neotropical freshwater turtles in southern Mexico. *Herpetologica* 48:265-270.
- Walde, A.D., A. Currylow & A.M. Walde. 2015. Discovery of a new burrow associate of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*), the Long-nosed Leopard Lizard (*Gambelia wislizenii*). *Herpetological Notes* 8:107-109.
- Walde, A.D., A.M. Walde, D.K. Delaney & L.L. Pater. 2009. Burrows of desert tortoises (*Gopherus agassizii*) as thermal refugia for horned larks (*Eremophila alpestris*) in the Mojave desert. *Southwestern Naturalist* 54:375-381.
- Whittington-Jones, G.M., R.T.F. Bernard & D.M. Parker. 2011. Aardvark burrows: a potential resource for animals in arid and semi-arid environments. *African Zoology* 46:362-370.
- Wilkinson, G.S. & J.M. South. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Anging Cell* 1:124-131.
- Zimmerman, L.C., O'Connor, M.P. Bulova, S.J. Spotila, J.R. Kemp, S.J. & C.J. Salice. 1994. Thermal ecology of desert tortoises in the eastern Mojave Desert: seasonal patterns of operative and body temperatures, and microhabitat utilization. *Herpetological Monographs* 8:45-59.
- Zimmerman, L.C., O'Connor, M.P. Kemp, S.J. & J.R. Spotila. 1992. Thermoregulation by desert tortoises (*Gopherus agassizii*) at the Desert Tortoise Conservation Center, Las Vegas, Nevada: Preliminary Results. *The Desert Tortoise Council* 1992:103-111.



VII. Variaciones de los parámetros reproductivos de *Dermatemys mawii* en condiciones de manejo *ex situ*

Claudia Elena Zenteno Ruiz,^{1*} Casiano Alberto Méndez Sánchez,¹ José David Peregrino Reyes,¹ Diana Ivette Triana Ramírez¹ y Gustavo Enrique Luna de la Cruz¹

¹División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km. 0.5 carretera Villahermosa-Cárdenas, Centro, Tabasco, México.

*Correspondencia: angustatus2014@gmail.com

Resumen. La tortuga mesoamericana *Dermatemys mawii* es la única representante viviente de su familia (Dermatemyidae) y se encuentra en peligro crítico debido a la sobreexplotación y pérdida de su hábitat. Una de las dificultades para establecer acciones eficientes para su conservación es el desconocimiento de aspectos básicos de su historia de vida, en particular los relacionados con su reproducción en vida libre. Es por ello que las poblaciones cautivas de *D. mawii* representan una oportunidad para conocer más a la especie y hacer observaciones de largo plazo, las cuales son difíciles de seguir en poblaciones silvestres. El objetivo de este trabajo fue describir las variaciones en las características del cortejo, nido, huevos y conducta de anidación en dos colonias de tortugas cautivas (registradas oficialmente como Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre-UMA), para ello, se hizo una revisión exhaustiva de la información documental y de los reportes anuales sobre reproducción en las UMA, los cuales fueron complementados con entrevistas a manejadores de las UMA. Los resultados en relación al cortejo permitieron identificar que las señales químicas y visuales

juegan un papel importante durante esta etapa y conducen a la cópula, también se describen por primera vez las pautas conductuales de la construcción del nido y los diferentes tipos de nidos (subacuático, terrestre y descubierto). El periodo de anidación presentó amplia variación, encontrando diferencias de hasta tres meses entre algunos de los años. El periodo de incubación de los huevos varió entre 105 a 223 días con diferencias hasta de 59 días dentro del mismo nido.

Palabras clave: *Dermatemys mawii*, reproducción, Tabasco, comportamiento y nidos.

Abstract. The Mesoamerican River Turtle (*Dermatemys mawii*) is the only living representative of its family (Dermatemyidae) and it is critically endangered due to overexploitation and habitat reduction. One of the difficulties establishing efficient actions for its conservation is the lack of knowledge about the basic aspects of its life history, in particular those related to its reproduction in the wild. The captive populations of *D. mawii* represent an opportunity to learn more about the species and make long-term observations,



which are difficult to follow in wild populations. The objective of this work was to describe the variations in the characteristics of courtship, nest description, eggs, and the nesting behavior in two colonies of turtle in captivity (officially registered as Management Units for the Conservation of Wildlife-UMA). We conducted an exhaustive review of documents and official annual reports related on reproduction in the UMA, which were complemented with interviews with UMA managers. The courtship observations allowed us to identify the chemical and visual signals play an important role during this stage and lead to mating. The behavioral patterns on nest construction and the different types of nests time (subaquatic, terrestrial, and uncovered nests) are also described for the first. The nesting season showed wide variation, which could be extended up to three months in some years. The incubation period of the eggs ranged from 105 to 223 days with differences of up to 59 days within the same nest.

Key words: *Dermatemys mawii*, reproduction, Tabasco, behavior, nests.

LA TORTUGA blanca, tortuga mesoamericana o tortuga Tabasco (*Dermatemys mawii*) es la única especie de la familia Dermatemydidae (Vogt *et al.*, 2006). Se caracteriza por ser completamente acuática, habitante de ambientes limnéticos, permanentes y profundos. Durante la temporada de lluvias puede desplazarse hacia las zonas de inundación como las selvas inundables y áreas ribereñas (Polisar, 1995). En México se distribuye en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas, Campeche y Quintana Roo y en los países vecinos como Guatemala y Belice (Vogt *et al.*, 2011; Calderón-Mandujano, 2017). En Honduras existen reportes históricos, sin embargo, no se ha confirmado su presencia en la actualidad (Iverson & Mittermeier, 1980).

En los años cincuenta del siglo XX las poblaciones de la especie eran muy abundantes en los estados de Veracruz y Tabasco, pero, actualmente han sufrido una disminución muy acelerada (hasta el grado de desaparecer en algunas localidades) debido principalmente a la captura de individuos para el comercio y consumo humano (Vogt *et al.*, 2011). En México,

la normatividad ambiental incluye a la especie en la NOM-059-SEMARNAT-2010, ubicándola como en Peligro de Extinción (SEMARNAT, 2010). A nivel internacional, desde 2006 se clasifica como en Peligro Crítico (CR) en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2020) y en el Apéndice II del Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES, 2020).

Dermatemys mawii es una especie difícil de observar en el medio silvestre debido al tamaño de sus poblaciones y a sus hábitos crípticos, lo que dificulta establecer estrategias integrales para su conservación y para evaluar el estado de las poblaciones (CCA, 2017). Por lo tanto, las colonias mantenidas en cautiverio facilitan el seguimiento de la reproducción de la especie; además, permiten hacer evaluaciones de largo plazo y comparar parámetros reproductivos en diferentes condiciones de manejo. En México, los sitios que mantienen dichas colonias, así como todas las especies bajo alguna categoría de riesgo se encuentran constituidas como Unidades de Manejo para la Conservación de Vida Silvestre (UMA). Hasta el 2011, en Tabasco se encontraban registradas 56 UMA y en 12 de ellas se incluía el manejo de *D. mawii* con objetivos de investigación, educación ambiental, reproducción y aprovechamiento de la especie (Zenteno-Ruiz *et al.*, 2019a). Las investigaciones sobre aspectos generales de su reproducción en Tabasco datan de 1993 (Zenteno-Ruiz *et al.*, 2019b), sin embargo, poco se ha documentado sobre los aspectos de la conducta reproductiva o sobre los cambios en las temporadas de reproducción, a pesar de ser una de las especies con mayor valor cultural y económico en el estado (Beauregard-Solís *et al.*, 2010). Asimismo, existe evidencia de que en condiciones de cautiverio las colonias requieren realizar un manejo adaptativo que aborden variables funcionales (incluyendo las reproductivas), que son componentes claves en la producción animal y determinan el éxito de las UMA como una estrategia de conservación (Rangel-Mendoza *et al.*, 2015).

Por lo anterior, este trabajo documenta las variaciones de los parámetros reproductivos de *Dermatemys mawii* en condiciones de cautiverio en dos UMA, lo cual permitirá incrementar el conocimiento sobre la biología básica de la especie y mejorar algunas prácticas de manejo.

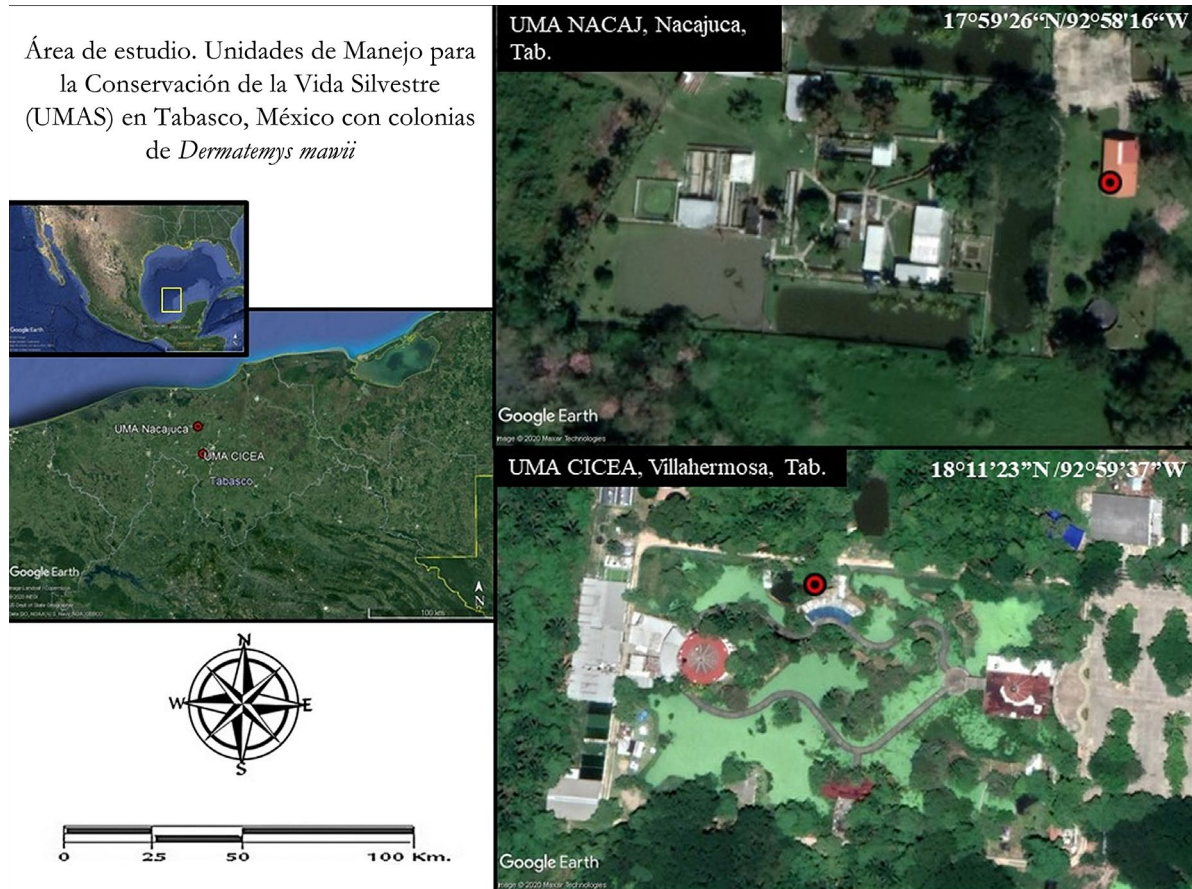
MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. El trabajo se realizó en dos Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) del estado de Tabasco, México (Fig.1):

a) UMA “Centro de Investigación para la Conservación de Especies Amenazadas” (CICEA). Se ubica en un área suburbana de la ciudad de Villahermosa, dentro del campus de la División Académica de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, entre las coordenadas: 17.990556° N y 17.988056° N; 92.971111° O y 92.993611° O. El clima del área es cálido-húmedo, con temperatura media anual de 27 °C y una precipitación anual de 2550 mm, con lluvias presentes durante el año, pero más abundantes entre junio y octubre.

b) UMA “Granja de Nacajuca”, denominada U Otot Ak (“Casa de la Tortuga” en lengua Maya-Chontal). Se ubica en la comunidad de Tucta, del municipio de Nacajuca, Tabasco, México, a 25 km de Villahermosa, en las coordenadas 18.189722° N y 92.993612° O. El manejo de la granja depende del Gobierno del Estado de Tabasco y fue fundada en 1970. Se considera el zoológico de tortugas de agua dulce más antiguo de México. El clima característico de la zona es también cálido húmedo con una temperatura media anual de 27.5 °C y precipitación que fluctúa entre 1.327 y 3.225 mm por año (Zenteno, 1993).

Toma de datos. La investigación documental comprendió la revisión de las bitácoras de los periodos de anidación y eclosión, así como los informes anuales que ambas UMA presentan ante la autoridad ambient-



tal. Los datos analizados incluyeron los registros históricos sobre la reproducción anual y descripciones documentadas en reportes técnicos. También se hicieron observaciones directas y entrevistas a los responsables técnicos del manejo de ambas unidades. En el caso de la UMA CICEA, la descripción de la conducta reproductiva se hizo a través de la observación directa usando el método *ad libitum* y animal focal (Maya-Elizarrarás & Schondube, 2019) para el cortejo y construcción del nido, respectivamente. Para determinar los sitios de oviposición se identificaron rastros e indicios de anidación en el suelo, sustrato y las partes removidas en los estanques (tanto en la orilla seca, como en los primeros 60 cm dentro del agua), así como las irregularidades del microrrelieve que son dejadas por las hembras en ambas zonas durante la construcción del nido (métodos modificados de Alvarado & Murphy, 2000).

La duración de las etapas de anidación se midieron a partir de la selección de nueve hembras grávidas (confirmadas por palpado inguinal) y colocadas individualmente en tinas con agua a una profundidad de 40 cm. Cuando las hembras presentaron mayor actividad e indicios de oviposición (intentos de escarbar), las tortugas fueron colocadas en tinas de 132 × 92.4 × 51 cm con arena (al 50% de la capacidad del contenedor) ligeramente humedecida. La obtención de los huevos fue mediante la búsqueda de nidos naturales y por inducción hormonal inyectándoles oxitocina en una dosis de 10 U.I./kg de peso corporal (Ewert & Legler, 1978). La morfología del nido se describió in situ mediante la identificación de rastros de la oviposición (no mayores a 48 h). Las dimensiones externas del nido se midieron utilizando un vernier de 0.1 mm de precisión complementado con un registro fotográfico; la morfología y medidas internas del nido (largo, ancho, altura de la cámara y la profundidad) fueron identificadas mediante la elaboración de moldes de yeso comúnmente utilizados para la caracterización de rastros en fauna silvestre (Aranda-Sánchez, 2012).

Para obtener las dimensiones de los huevos (largo y ancho) se utilizó un vernier de 0.1 mm de precisión y para el peso, una báscula electrónica de 0.1 g de precisión. La determinación del tamaño de las nidadas se realizó mediante el conteo manual de los huevos, considerando sólo los huevos de características normales y nidos intactos (sin rastros de depredación o modificación de la estructura del nido). El proceso de incubación

fue similar en ambas unidades, utilizando arena y/o vermiculita como sustrato de incubación en contenedores térmicos con un rango de temperatura entre 28 y 30 °C y humedad entre el 30 y 40% (Zenteno, 1993). Para cada ciclo reproductivo la temporada de oviposición comprendió el lapso desde que se identificó el primer nido hasta que se registró el último. El periodo de incubación fue calculado como el número de días entre la oviposición y la eclosión de los neonatos.

Análisis de datos. Análisis de datos. Se determinaron las medidas de tendencia central y dispersión para cada uno de los parámetros reproductivos. Para hacer comparaciones entre dos grupos de datos de variables se utilizó la prueba W de Mann-Whitney (Wilcoxon), mientras que para comparar entre más de dos grupos de datos se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Los resultados se presentaron como gráficas de cajas y bigotes (box-whiskers). Todos los análisis se realizaron con un nivel de significancia de ≤ 0.05 en el programa estadístico Statgraphics versión 18 (Statgraphics Technologies, Inc., 2017).

RESULTADOS

Comportamiento de cortejo y cópula. El cortejo y la cópula son eventos del comportamiento poco documentados de *Dermatemys mawii*, en parte debido a que sus hábitos son difíciles de observar, aun en condiciones de manejo *ex situ*, principalmente por las condiciones de visibilidad del agua en los estanques donde se reproducen. Las interacciones entre hembras y machos durante el cortejo y la cópula consisten en que el macho se desplaza hacia la hembra y establece contacto continuo con la cloaca y extremidades traseras de la hembra, donde ocasionalmente muerde sus escudos supracaudales. Esta interacción está mediada por señales olfatorias y visuales realizadas por ambos sexos (Mendyk & Eisele, 2016). Durante las interacciones, la hembra puede asumir dos reacciones: a) no ser receptiva al macho y desplazarse hacia otra zona del estanque y b) aceptar la proximidad del macho y realizar la cópula.

En la UMA de Nacajuca el comportamiento se describe de la siguiente manera: las hembras reproductoras se desplazan a las áreas poco profundas de los estanques rústicos donde los machos nadan lentamente con movimientos laterales, es decir, hunde un

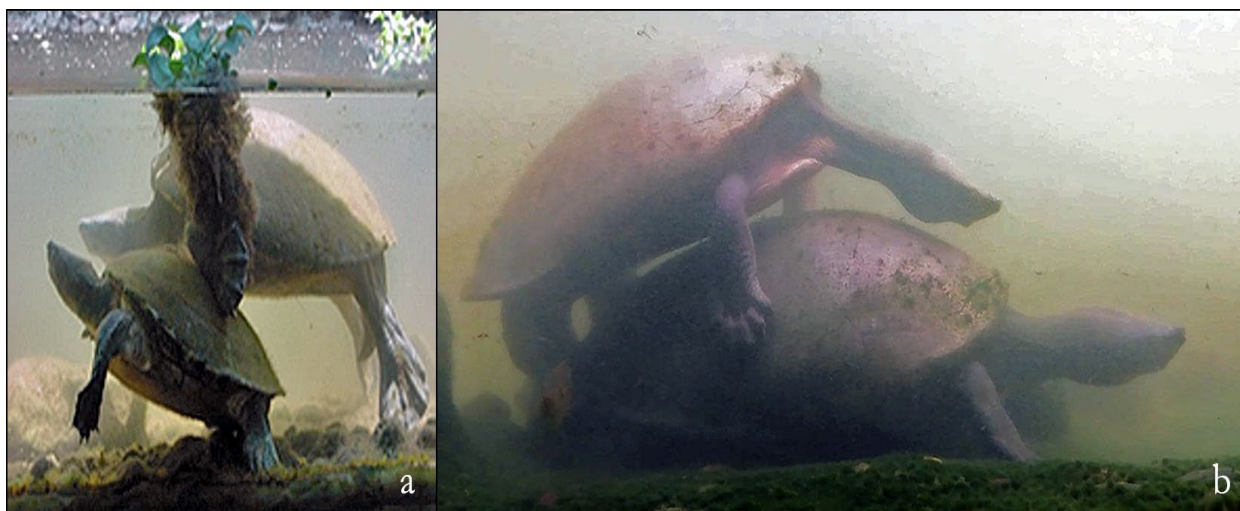


Figura 2. Cortejo y cópula de *Dermatemys mawii*. Fotografías de referencia tomadas por el Biol. Antonio Ramírez-Velázquez del Zoológico Miguel Álvarez del Toro, Chiapas, México.

lado su cuerpo al nadar cerca de la hembra. La monta consiste en que el macho se coloca sobre la hembra y permanece ahí con muy poco movimiento, mientras fija su cola a la de la hembra y las cloacas se encuentran en contacto; con ello inicia la cópula (Fig. 2). Una vez realizado el acoplamiento, la pareja puede permanecer en el fondo del estanque o flotar suavemente en las áreas poco profundas, ocasionalmente pueden moverse del lugar cuando la hembra extiende sus extremidades hasta tocar el fondo del estanque. Un registro histórico señala que en un día (26 de junio de 1991) se observaron cinco parejas con el mismo comportamiento para la cópula (cópulas sincrónicas). El evento duró entre 120 y 240 min. Algunas parejas observadas presentaron más movilidad que otras, desplazándose hacia las zonas más profundas del estanque y regresando a la orilla. Durante este lapso de tiempo las parejas se mantienen en la superficie del agua y la posición de monta del macho sobre la hembra no se interrumpe, aun cuando existan disturbios como sonidos fuertes, movimiento de personal o contacto directo con ellas, lo que normalmente provocarían desplazamiento al fondo del estanque. Otro aspecto observado en las colonias estudiadas fue la mortalidad de machos reproductores en la temporada de cortejo, presumiblemente debido al fuerte desbalance en la proporción de sexos y a la competencia por las hembras, ya que, al analizar los decesos, en todas

las ocasiones fueron machos que presentaron signos de agotamiento y contusiones.

Comportamiento de anidación y características de los nidos. En la UMA de Nacajuca se observó que *D. mawii* usa también las áreas adyacentes al estanque, cavando cerca de la barda perimetral del estanque a una distancia entre 8 y 15 cm y donde el suelo está cubierto de agua a una profundidad entre 2 a 10 cm. En la temporada de anidación los nidos están muy cercanos entre sí (hasta 2 cm de distancia; Figs. 3a y b). También se ha observado la reutilización de nidos en una misma temporada de anidación; al ser retirados los huevos de cada puesta (por el personal de la UMA), éstos son ocupados nuevamente para depositar más huevos. En el caso de la UMA del CICEA, los adultos reproductores de *D. mawii* tienen un patrón parecido al de la UMA de Nacajuca, sin embargo, también ha sido recurrente encontrar nidos parcialmente cubiertos tanto por agua como por tierra. La colonia de tortugas del CICEA tiene menos tiempo de establecida y es más pequeña (inició en 2011 con 87 individuos) en comparación con la de Nacajuca (inició en 1978 con 420 individuos). En ambas UMA, los movimientos de ejemplares de un estanque a otro (durante la época reproducción) influyen en la persistencia de nidos parcialmente descubiertos. De manera regular, las tortugas construyen nidos subacuáticos, sin embargo, desde 2012 se han



Figura 3. (a) Características de los rastros de anidación de *D. mawii* (sobre el talud del estanque), (b) *Dermatemyx mawii* construyendo un nido terrestre.

identificado cambios en el comportamiento de anidación y es cada vez más frecuente la construcción de nidos terrestres. A continuación, se describen los tres tipos de nidos.

Nidos subacuáticos. Estos nidos son construidos bajo el agua y se ubican a una profundidad promedio de 60 cm, generalmente en el talud más pronunciado del estanque. Los nidos se reconocen al tacto con las manos o con los pies de las personas que exploran los

sitios de anidación, identificándose como depresiones en el lecho del estanque cuyo sustrato es menos compacto. Una variante de este tipo de anidación ocurre durante la temporada de alta precipitación, cuando el estanque se desborda y se inundan las zonas terrestres y en las depresiones se forman charcas con una profundidad promedio de 40 cm (Figs. 4a y b).

Nidos en tierra. Se ubican en la parte seca del estanque, generalmente en áreas muy húmedas con textura arenosa (gruesa o fina) y desprovistas de vegetación herbácea. El rastro que deja la hembra es identificado cuando se cuenta con experiencia, el principal indicio cuando el nido está fresco es la presencia de irregularidad en el suelo que involucra remoción de las capas superficiales, la presencia de fragmentos de vegetación revueltos con arena y una mayor humedad aparente en comparación al resto del sitio. Cuando el nido tiene más de 8 h posteriores a su construcción únicamente es perceptible al tacto como una alteración de la estructura y compactación del suelo (Figs. 5a, b y c).

Nidos descubiertos. Pueden estar pobremente elaborados, dejando los huevos al descubierto sin alguna cobertura de sustrato o vegetación, además, únicamente se observan los huevos sobre una leve depresión en el suelo. Este tipo de nido puede darse de manera subacuática o en tierra (Figs. 6a y b).



Figura 4. (a) Búsqueda de nidos subacuáticos de *Dermatemyx mawii* por tacto a través de manos y pies del personal de la UMA, (b) colecta de nidos subacuáticos y acomodo de huevos de *D. mawii*.



Figura 5. (a) Nidos terrestres de *D. mawii*, se observan los rastros alrededor del nido), (b) detalle de colecta y distancia al agua, y (c) diversidad de formas de la cámara de incubación de *D. mawii* obtenidas mediante moldes de yeso.



Figura 6. (a) Nidos descubiertos de *D. mawii* en agua (ausencia de cámara de incubación) agua, (b) nido descubierto de *D. mawii* en tierra con vegetación seca circundante.



Figura 7. (a) Selección del sitio específico de anidación de *D. mawii*, (b) elaboración de cama de acomodo, (c) excavación de la cámara de incubación, (d-f) oviposición y acomodo de huevos, (g) tapado de nido, (h) desplazamiento, y (i) vista del nido destapado.

En lo referente a la conducta de anidación, en la UMA del CICEA se realizaron observaciones en estanques y en tinas acondicionadas con arena. Las pautas observadas fueron las siguientes:

Salida del estanque. Se observó que las tortugas salían del agua entre las 5:00 y las 9:00 h y se desplazaron a una distancia no mayor a los 2 m de la parte acuática, como se pudo observar por los rastros e intentos de construcción de nidos.

Selección de un sitio de anidación específico. Una vez fuera del agua, mientras se movía, la tortuga mantenía su cabeza pegada al suelo durante todo el tiempo hasta seleccionar el lugar y previo a la construcción del nido.

Remoción de arena para formar la “cama de acomodo”. Cuando la tortuga encuentra un lugar adecuado para realizar el nido, ésta gira el cuerpo hasta ubicar la cola y las patas traseras en el lugar donde anteriormente se ubicaba la cabeza. A partir

de ese momento se observa que entra en un estado de trance, pues a partir de este punto, la tortuga no mueve sus patas delanteras, la cabeza apenas la mueve y lo único que mantiene en movimiento son las patas traseras, aún cuando se presente algún disturbio.

Excavación de la cámara de incubación. Una vez que la tortuga está en la posición para empezar la construcción del nido, con cada pata empieza a excavar un hueco independiente con forma de riñón (con el tiempo las dos excavaciones terminan uniéndose). Cuando el nido tiene la profundidad y la forma necesaria empieza el proceso de oviposición. No se ha reportado que la tortuga orine en el sustrato como lo hacen las hembras de otras especies.

Oviposición. La hembra coloca sus patas a los extremos de nido y expulsa de uno a tres huevos, los cuales caen uno sobre el otro produciendo un leve sonido cuando chocan los huevos. Después de haber expulsado los primeros huevos, los acomodan

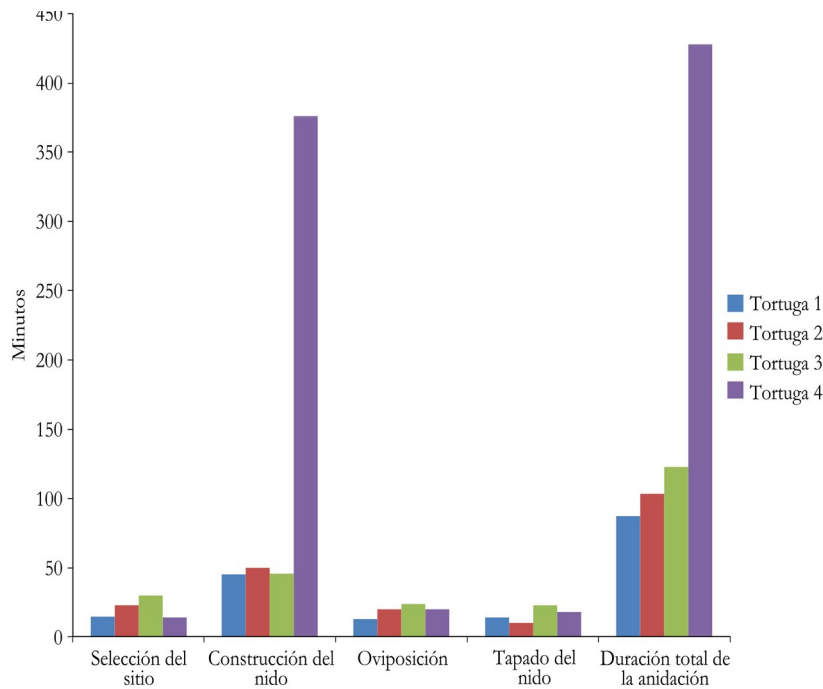


Figura 8. Duración en minutos de cada etapa de la construcción del nido de *D. mawii* observados en areneros de oviposición.

con movimientos suaves usando sus patas, luego la hembra coloca arena entre los huevos, rellena los espacios entre ellos. Posteriormente, expulsa más huevos y repite la acción anterior hasta terminar de expulsar todos los huevos.

Tapado del nido. Con las patas traseras toma arena y termina de cubrir el nido, luego, con las patas golpea la arena hasta que la superficie queda compacta y plana.

Regreso al agua. Una vez que termina de tapar el nido, la tortuga vuelve a reaccionar, sale de la condición (trance) en la que estuvo durante todo el proceso de anidación, hace algunos movimientos y se desplaza normalmente hacia el agua.

En las tinas-areneros artificiales no se presentaron todas las pautas descritas anteriormente, pero fue posible determinar el tiempo de anidación de cuatro hembras en la UMA del CICEA en el ciclo 2014 e incluyen las siguientes pautas: selección del sitio de anidación, formación de cama de acomodo, excavación de la cámara de incubación, oviposición y acomodo de huevos, tapado del nido y desplazamiento. Las evidencias y duración de cada pauta en

los cuatro ejemplares observados se presentan en las figuras 7 a-i y 8, respectivamente. También se observaron las variaciones anuales en los periodos de nidación y de eclosión de crías (Fig. 9).

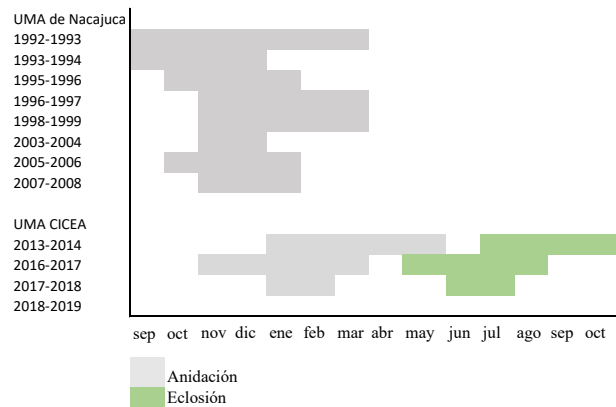


Figura 9. Temporada de anidación (en gris) y temporada de eclosión de crías (en verde) de *D. mawii*. Nota: Los datos de la temporada de eclosión en la UMA de Nacajuca no estuvieron disponibles.

Tabla 1. Parámetros reproductivos de la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) en dos UMA en Tabasco, México. DE = desviación estándar, CV = coeficiente de variación, Min = valor mínimo, Max = valor máximo, W de Mann Withney, *p* = nivel de significancia

Nido	UMA del CICEA						UMA de Nacajuca						W	P
	<i>n</i>	Pr	DE	CV	Min	Max	<i>n</i>	Pr	DE	CV	Min	Max		
Profundidad del nido (cm)	6	12.3	4	32	7.2	16.4	6	17	1.6	9.1	16	19	32	0.027
Diámetro del nido (cm)	6	12.3	2	17.5	10.0	16	6	8.8	1.2	12.0	7	10	1	0.007
Huevos por nido (cm)	17	7.7	2	32	4	13	31	6.6	2.0	31.0	3	13	196.5	0.144
Huevo														
Longitud (cm)	69	6.1	-	5.8	5.1	6.8	209	5.7	0	7.0	3.7	7.1	2562.5	<0.001
Ancho (cm)	69	3.9	-	3.5	3.6	4.2	209	3.5	0.2	7.6	2.5	4.1	1367.0	<0.001
Peso (g)	65	57.7	2	3.5	51	61	209	47	7.6	16	10	68	963.0	<0.001

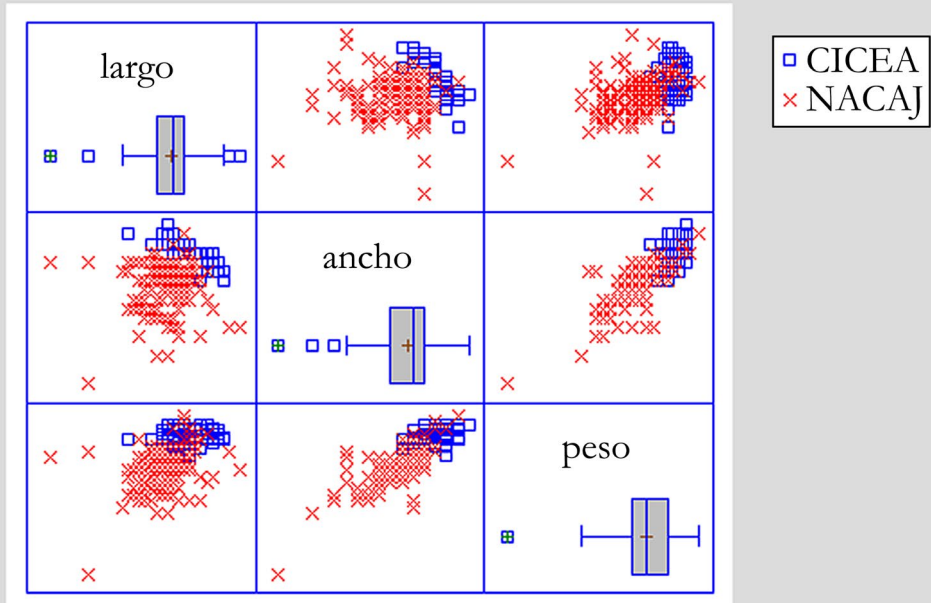
El nido de *Dermatemys mawii* consta de una cámara principal, un canal corto y una zona de acomodo de la hembra. En la figura 5c se pueden observar las formas que puede tomar la cámara, algunas pueden tener una ligera inclinación y ser más superficiales que otras e incluso tener doble lobulación, es decir, tienen dos cámaras donde depositar los huevos. Las dimensiones del nido son variables tanto en la profundidad (CICEA de 7.2 a 16.4 cm y Nacajuca de 16 a 19 cm) y el diámetro de la entrada o del nido (CICEA de 10 a 16 cm y Nacajuca de 7 a 10 cm) presentando diferencias significativas entre ambas UMA; el número de huevos por nido varió entre 3 y 13 huevos sin presentarse diferencias significativas entre las dos UMA ($W = 196.5$, $P = 0.144$). Sin embargo, las características de los huevos difieren entre UMA, siendo el CICEA el que presentó los huevos más grandes (Tabla 1, Fig. 10).

En la UMA del CICEA se comparó la variación anual (periodo 2014-2018) del periodo de incubación de los huevos, encontrándose que puede variar entre 105 a 223 días, con diferencias significativas entre años ($H = 24.69$, $P = 0.004$). En relación con las formas de obtención de los huevos-tipo de nido, también existen diferencias significativas ($H = 10.72$, $P = <0.001$), los periodos más cortos provinieron de

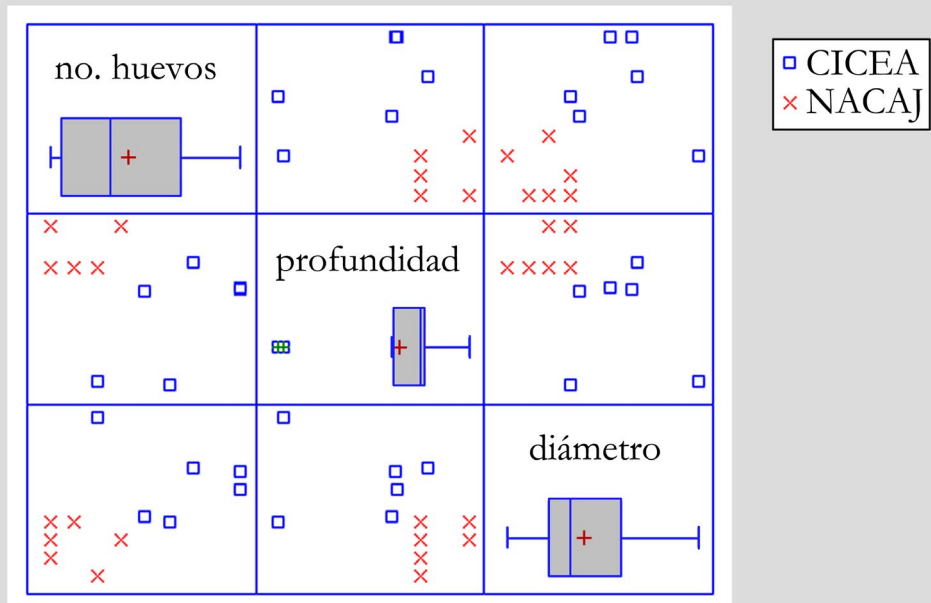
huevos obtenidos por oxitocina en comparación con los nidos subacuáticos y terrestres (Figs. 11a y b). Dentro de un mismo nido las variaciones pueden ser de hasta 59 días entre la eclosión de la primera cría y la última. Desde la ruptura del cascarón hasta la eclosión total de la cría pueden pasar hasta cinco días.

Experiencias en el manejo de la incubación.

Las experiencias en la incubación artificial usando vermiculita como material de incubación iniciaron en 1990 en la Unidad de Manejo de Nacajuca con la asesoría del Dr. Richard C. Vogt quien donó los primeros ejemplares reproductores de la especie, que a su vez provenían de un decomiso realizado en Chiapas y que presumiblemente provenían del río Lacantún (Legler & Vogt, 2013). Posteriormente, la técnica de incubación en vermiculita se utilizó por varios años en la UMA de Nacajuca y transferida a los nuevos manejadores de *Dermatemys*. Esas técnicas fueron modificándose y ajustándose en otras UMAS de acuerdo con los materiales y necesidades de los productores. Específicamente sustituyeron la vermiculita por arena de río como sustrato de incubación y usaron diferentes recipientes para contener el sustrato y los huevos. En el caso de la UMA de Nacajuca, cuando la población creció se donaron ejemplares reproductores



a



b

Figura 10. Comparación entre las variables morfométricas del huevo en imagen superior (a) y (b), comparación de las dimensiones del nido en imagen inferior (c) *D. mawii* en las UMA del CICEA y de Nacajuca (NACAJ).

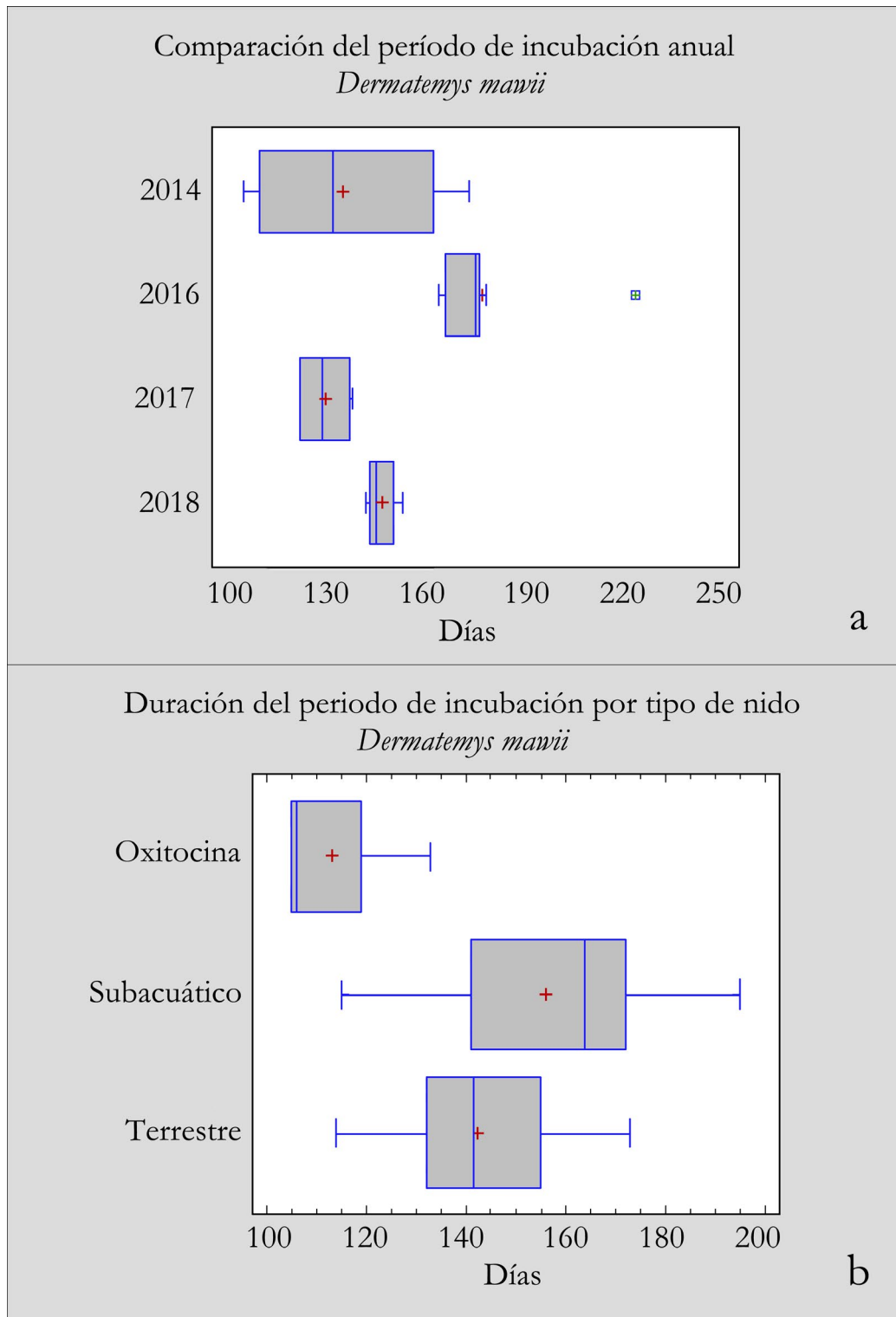


Figura 11. (a) Diferencias en la duración de la incubación de huevos de *D. mawii* en el periodo 2014 a 2018 (Datos UMA CICEA) ($P < 0.05$), (b) diferencias en la duración de la incubación por el origen de los huevos ($P < 0.05$) (Datos UMA CICEA, ciclo 2014).

a nuevas UMA y es el principal centro de producción de *Dermatemys mawii* en México. Sin embargo, surge ahora la necesidad de verificar el estado de variabilidad genética de estas colonias cercanamente relacionadas por proceder en su mayoría de la UMA de Nacajuca (Gallardo *et al.*, 2019).

Dentro de las experiencias en el manejo de estas tortugas se han probado diferentes contenedores para la incubación de los huevos, de los cuales se pueden destacar los siguientes:

Bolsas de plástico. Se llenan con 2 kg de arena de río o vermiculita previamente humedecida con agua limpia, colocando una primera capa del sustrato con un espesor aproximado de 5 cm donde se colocan los primeros huevos de la nidada (evitando el contacto de los huevos entre sí), después, una segunda capa humedecida y se colocan los huevos restantes del nido cubriéndolos con una última capa de sustrato y se hace un nudo a la bolsa (si es necesario se colocan en más de una bolsa). Las bolsas se colocan en un contenedor de unicel con tapa y se llevan al área de incubación.

Contenedores de térmicos grandes. Estos son llenados también con arena de río o vermiculita pre-

viamente humedecida con agua, el grosor de la capa del sustrato es entre 5 y 20 cm y se colocan los huevos de cada nido linealmente, pudiendo colocar tres a cuatro nidos.

Contenedores (cubetas) de plástico. Éstos se llenan con dos o tres litros del sustrato como se describió anteriormente y se cubre con plástico para evitar la pérdida de humedad.

En los casos antes mencionados, la calidad del sustrato y porcentaje de humedad puede variar a criterio del técnico de la UMA. En las UMA uno de los indicadores más utilizado para valorar la viabilidad del huevo es su coloración, ya que cambia con el avance del desarrollo embrionario, pudiendo identificarse el ensanchamiento de la banda opaca, la cual no es homogénea dentro de un mismo nido (Figs. 12a y b). En prácticas empíricas en la UMA de Nacajuca, para romper la diapausa se logró reducir el tiempo de incubación a menos de 100 días. Esto se repitió en cuatro nidos con un total de 35 huevos que fueron colectados del 28 de octubre al 30 de noviembre de 2015. De igual manera se hizo en la UMA del CICEA, donde se colectó un nido con 7 huevos el 29 de diciembre de 2018. Los intervalos de eclosión de

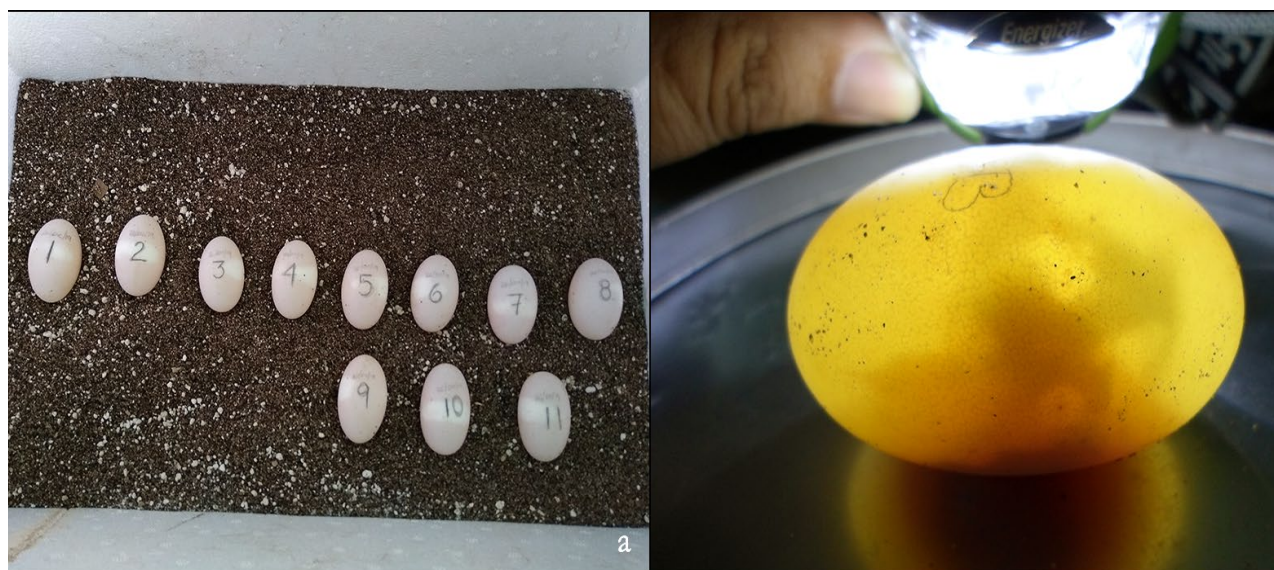


Figura 12. (a) Banda blanca opaca en huevos de *Dermatemys mawii*, evidencia de la viabilidad dentro de un nido, (b) alumbrado de los huevos para verificar el desarrollo del embrión.

las crías del mismo nido fueron entre dos y tres días. Los huevos fueron incubados inicialmente en bolsas con sustrato de arena y una humedad aproximada del 30%, teniendo un periodo de una semana en esas condiciones, posteriormente fueron extraídos y colocados en contenedores térmicos (tres nidos máximo), con arena seca como sustrato y un espesor de 20 cm, colocando los huevos en la superficie del sustrato sin cubrirlos, a los 60 días se retiraron los huevos para humedecer el sustrato con un atomizador y se colocaron nuevamente en la superficie en el mismo orden sin cubrirlos y un espacio entre cada huevo de 3 cm.

DISCUSIÓN

El comportamiento reproductivo en tortugas neotropicales es poco conocido más aún para *Dermatemys mawii*, la cual es una especie difícil de observar en su medio natural (Davy & Febton, 2013). Existen muchos vacíos de información para comprender completamente las estrategias para asegurar las oportunidades reproductivas y de supervivencia de la progenie, rasgos fundamentales de la historia de vida de las tortugas (Ferrara *et al.*, 2009; Bock & Restrepo, 2012; Briggs-González *et al.*, 2019). Las descripciones sobre cortejo y cópula para *D. mawii* en vida libre son muy escasas, no obstante, en este trabajo se identificaron interacciones por señales olfativas y visuales entre hembras y machos, las cuales ocurrieron durante el periodo de receptividad de la hembra. Estas observaciones coinciden con las descritas por Mendyk y Eisele (2016). Al igual que muchos animales, las tortugas dependen de una variedad de modos de comunicación, incluida la señalización química. Los comportamientos de apareamiento también pueden ser impulsados por señales químicas y dado que las tortugas acuáticas a menudo viven en hábitats turbios con poca visibilidad, la comunicación química puede ser uno de los medios más confiables para transmitir y recibir información. Mientras están en el agua, las tortugas parecen adquirir señales químicas principalmente a través del proceso de bombeo gular o expansión de la garganta, que mueve el agua cargada de señales a través de superficies químicamente sensibles (Gibbons *et al.*, 2017). Además de las antes señaladas, Liu *et al.* (2013) profundizan en las señales visuales, táctiles, olfativas y auditivas que funcionan

tanto en el reconocimiento de especies como de sexo y en la atracción de posibles parejas.

En las especies preferentemente acuáticas, son las hembras quienes escogen a los machos, con base en sus despliegues pre-copulatorios (Bock & Restrepo, 2012), y esto coincide con el comportamiento descrito por Mendyk y Eisele (2016), quienes se refieren a machos de *D. mawii* que usan su cola altamente musculosa para mantener una posición al fijarse a ramas y desarrollar despliegues precopulatorios, que probablemente cumple algún papel en el cortejo y/o la cópula como se observó en la prolongada cópula observada en la UMA de Nacajuca.

Las observaciones sobre copulas simultáneas en la UMA de Nacajuca en julio de 2005 (Legler & Vogt, 2013) hicieron referencia a 14 parejas copulando el mismo día de manera simultánea y que concuerdan con los datos encontrados para otros años en el presente trabajo. Existen aún muchas interrogantes sobre la cópula, ya que las hembras (dulceacuícolas y marinas) en la naturaleza pueden aparearse con más de un macho, sin embargo, es interesante profundizar en el papel del comportamiento de apareamiento y la escasa proporción de machos en especies con determinación de sexo por temperatura de incubación (DST) y a las potenciales implicaciones en una reducción en el tamaño efectivo de la población (N_e), aunado a los efectos negativos de la endogamia y aumento de la deriva genética en poblaciones pequeñas. Sin embargo, una estrategia alternativa es que las hembras pueden almacenar esperma de temporadas de reproducción anteriores para producir crías viables como se ha descrito para *Caretta caretta* (Wright *et al.*, 2012). La adaptación de la cola en relación a su musculatura, que fue descrita por Mendyk y Eisele (2016), además de contribuir a los despliegues conductuales, también forma parte de un mecanismo para asegurar una cópula exitosa e inseminación forzada y explica por qué en unidades de manejo el número de machos es muy reducido comparado con el de las hembras (p. ej. 5 machos por 205 hembras en la UMA Nacajuca en 2016), sin embargo, el número de nidos y hembras reproduciéndose es elevado relativamente, lo que indica que el macho copula con varias hembras y el semen activo puede almacenarse durante meses, e incluso años.

Las evidencias en las dos UMA sobre cambios recientes en la selección áreas de anidación, tran-

sitando de nidos subacuáticos a nidos terrestres y posiblemente también incrementando la profundidad del nido puede ser asociada a respuestas de su plasticidad adaptativa. El comportamiento de anidación de las tortugas hembra puede influir en el sexo, el estado físico y capacidad de emergencia de sus crías (Marco *et al.*, 2018). La selección de un sitio de anidación adecuado es un aspecto crítico, que puede influir directamente en la viabilidad de la progenie (Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil, 2013), asimismo, es un efecto materno conductual que puede tener influencia en la descendencia. Existen pruebas que apoyan la posible variación hereditaria para la elección del microclima del sitio de anidación, una razón obvia en tortugas marinas para realizar largas migraciones a los sitios de anidación. La decisión de la hembra tiene diversas implicaciones, además de ventajas microclimáticas, que incluyen la disponibilidad de alimento y competencia que las crías probablemente experimenten, y que a su vez afectan la viabilidad y supervivencia tras la eclosión (Hinostroza & Páez, 2012).

Como se ha reportado en otras especies, existen respuestas a cambios ambientales (de origen antrópico), los cuales pueden tener efectos en especies que tienen determinación del sexo por temperatura, como es el caso de *D. mawii*. Refsnider y Janzen (2016) mencionan tres rasgos claves relacionados con la adaptación y heredabilidad del DST ante los cambios térmicos antes mencionados y estos son: a) temperatura umbral, b) elección del sitio de nidación y c) fenología reproductiva; las dos últimas relacionadas con la plasticidad fenotípica más que con un proceso de microevolución termal. En la tortuga marina *Caretta caretta*, Marco *et al.* (2018) señalan que las hembras podrían reducir el impacto del calentamiento climático en el desarrollo embrionario al anidar en lugares más profundos. Los datos presentados en este trabajo sobre la selección de sitios de anidación y la variabilidad del periodo de anidación concuerdan con Refsnider y Janzen (2016) y Marco *et al.* (2018), ya que ambos aspectos están influenciados por cambios ambientales rápidos, mismos que representan señales próximas que pueden operar en la mediación del comportamiento reproductivo (Mendonça, 1987). Adicionalmente, la temperatura de la superficie del agua es un factor que también juega un papel en la anidación como se ha demostrado en tortugas marinas (Zavaleta-Lizárraga & Morales-

Mávil, 2013) y que también podría estar influyendo en la mayor frecuencia de nidos terrestres, dado que los estanques pueden exceder la temperatura óptima para nidos subacuáticos.

En relación con la construcción del nido (tiempo de construcción y forma del nido), en función de las características físicas del suelo y el comportamiento descrito en este trabajo, quizás también esté mediado por las señales químicas que la hembra reconoce en los sitios de anidación, así como la pauta descrita, similar al trance donde la nidación no se interrumpe aún en presencia de disturbios. Esto no es exclusivo de *D. mawii*, ya que también está descrito tanto en *Chelodina expansa* como en *Epictia signata* (Booth, 2010). Las concentraciones y la reocupación de los nidos por las hembras es un tema que debe profundizarse tanto por sus implicaciones para la protección de las poblaciones silvestres, como para el manejo de colonias cautivas. El único reporte sobre este aspecto lo realizaron Legler y Vogt (2013) en el río Tzendales en Chiapas (México).

Por otro lado, el inicio del periodo de anidación fue muy variable, reportándose diferencias de hasta tres meses entre algunos de los años (Fig. 9). De acuerdo con Refsnider y Janzen (2016) es una condición relacionada con la plasticidad fenotípica, lo cual tiene sentido en *D. mawii*, debido a que la precipitación representaba la señal ambiental que detonaba el inicio de la anidación durante los meses de septiembre a diciembre (Moll & Moll, 2004) y, previamente, se reconocía como la temporada de anidación típica, con periodos excepcionales hasta marzo (Legler & Vogt, 2013). Los datos registrados en este trabajo reportan nidos hasta mayo, lo cual indica que actualmente no sigue un patrón recurrente anual asociado con la precipitación como lo descrito por Polisar (1996) en Belice, y que quizás sean otras señales que disparen la anidación, aunado a que las condiciones del cautiverio como la manipulación y condiciones de los estanques imponen un elemento adicional a la respuesta de la especie y una presión más que es mediada por la expresión fenotípica del comportamiento reproductivo.

El periodo de incubación de los huevos responde a factores genéticos, propiedades físicas del sustrato de incubación como la humedad, temperatura, flujo de gas y factores endógenos que afectan el desarrollo embrionario (Sömnez, 2016). Para *D. mawii*, Vogt y Legler (2013) reportaron un rango entre 115 a

223 días con temperaturas entre 25 y 28° C, lo cual no difiere de lo encontrado en el presente trabajo. La comparación del periodo de incubación de huevos provenientes de la inducción con oxitocina *vs* nidos naturales (subacuáticos o terrestres) indican que existen diferencias significativas y que el ritmo de desarrollo del embrión está relacionado con el inicio de la diapausa. Cada ciclo es bastante variable aun cuando todos los individuos de esta especie tengan tallas correspondientes a su etapa reproductiva, en cautiverio, en algunas ocasiones los desoves en el agua sin cubrirlos con sustrato probablemente son indicios de una adaptación incompleta al estanque y estrés. El tamaño del nido obtenido artificialmente por inducción hormonal puede ser impreciso, ya que, puede ocurrir una expulsión parcial de la nidada. Este es un método recomendable sólo de manera alternativa cuando las hembras presentan problemas para ovipositar, o se requiere obtener datos de la relación hembra-huevos (Zenteno, 1993).

La capacidad de interrumpir o posponer temporalmente el crecimiento del embrión es una estrategia reproductiva empleada por muchos taxones, incluidas plantas, insectos y vertebrados amnióticos, lo que sugiere que ha evolucionado de manera independiente en numerosas ocasiones (Thom *et al.*, 2004). Las estrategias para detener el desarrollo son diversas, particularmente en reptiles ovíparos, pero todas pueden clasificarse como endógenas o facultativas: el control endógeno del desarrollo detenido asegura que el proceso ocurra en la misma etapa de desarrollo, independientemente de las condiciones ambientales circundantes. Por otro lado, la detención facultativa se produce en respuesta directa a variables ambientales que no favorecen el desarrollo exitoso (Andrews, 2004).

Los embriones de varios linajes de camaleones y de quelonios se someten a un periodo de diapausa embrionaria post-oviposicional cuando todavía son gástrulas (Ewert & Wilson, 1996). Si bien se ha documentado la diapausa en ambientes naturales, falta profundizar en la incubación *ex situ* de tortugas de agua dulce en las que no se ha documentado lo suficiente, es el caso de *D. mawii*, para establecer parámetros relacionados a la diapausa embrionaria. Sin embargo, las experiencias en los últimos años en Tabasco, México, ha sido a través de las Unidades de Manejo para la conservación de la vida silvestre (UMA).

La diversidad de técnicas de incubación empleadas y las condiciones físicas del área de incubación son aspectos que influyen en la interrupción del desarrollo embrionario de *D. mawii*, ya que varía el periodo de eclosión en las diferentes UMA del estado, por lo que es importante señalar que los cambios de temperatura pueden afectar el potencial hídrico del huevo y alterar la tasa metabólica y el periodo de desarrollo de un embrión (Ackerman, 1994). Esto es evidente a través de los cambios en las tasas de consumo de oxígeno embrionario y los patrones de desarrollo embrionario (Booth, 2000; Leshem *et al.*, 1991), por lo que es importante la estabilidad microambiental dentro del contenedor y el ambiente exterior del área de incubación en relación con la temperatura y la humedad.

Las características físicas de los huevos son otros elementos a considerar, en estudios con especies de reptiles indican que el grosor del cascarón de huevo es un foco principal en el debate que rodea la evolución del desarrollo y la fisiología embrionaria (Shine & Thompson, 2006). Las especies que ponen huevos con cascarón más delgado y flexible generalmente no usan detención del desarrollo después de la oviposición, como resultado tienen periodos de incubación más cortos que las que ponen huevos con cascarón más gruesos, más rígidos y quebradizos (Ewert, 1985), ejemplo de ello son los huevos de las especies del género *Trachemys* que son flexibles y se tornan turgentes al contacto con el ambiente y su desarrollo, a diferencia de los de *D. mawii* que tiene un cascarón grueso.

El bandeado de los huevos durante la incubación puede ser una herramienta para identificar el estadio del desarrollo embrionario y asociar esto con el adecuado manejo y optimizar los recursos humanos y materiales en las unidades de manejo. De tal manera que seguir realizando estudios relacionados con la diapausa es importante porque permitirá conocer en qué medida los factores ambientales y físicos intervienen en el proceso de interrupción del desarrollo embrionario. Esto es de gran relevancia para el sector productivo rural o privado en el manejo y aprovechamiento de esta especie, ya que podrían reducir el esfuerzo/horas y recursos económicos (p. ej. costo de energía eléctrica) al mantener los huevos en el área de incubación por un periodo de 120 a 190 días, además de optimizar otros procesos en la cadena productiva.

Por último, las variaciones de los aspectos reproductivos en *D. mawii* en vida silvestre constituye un campo poco explorado aún y debido a lo reducido de sus poblaciones, requiere de una inversión de recursos y tiempo mayor que en otras especies neotropicales. En ese sentido, las UMA son espacios que brindan ventajas para la investigación básica que se requiere para la conservación y manejo de la especie. Asimismo, son fundamentales para preservar colonias saludables para la reintroducción, siempre y cuando consideren programas genéticos que permitan optimizar la diversidad genética de los individuos y limitar la posible depresión endogámica como lo expresan Gallardo-Álvarez *et al.* (2019).

AGRADECIMIENTOS

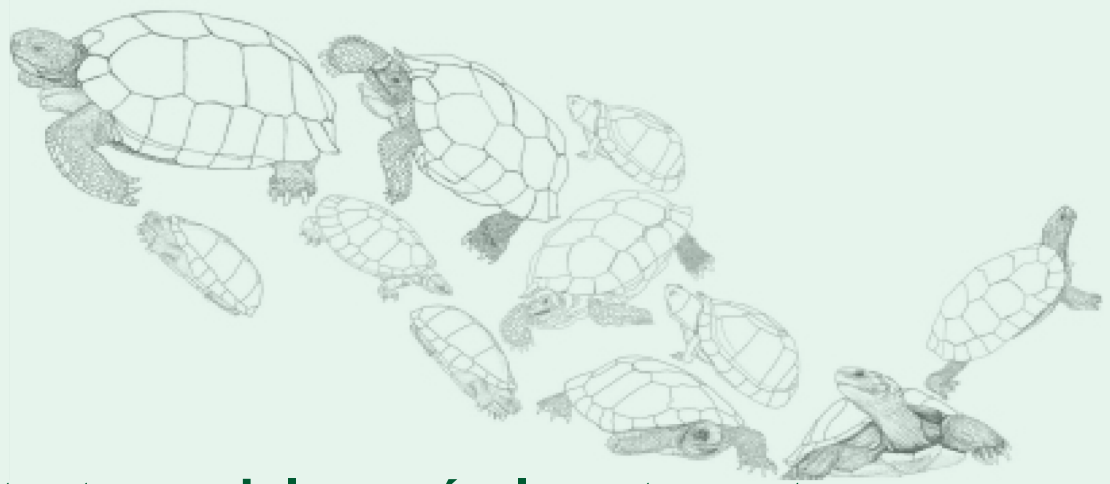
A la UMA U Otot Ak de Nacajuca (Secretaría de Bienestar, Sustentabilidad y Cambio Climático del Gobierno del Estado de Tabasco) y a la UMA del CICEA (División Académica de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco), por las facilidades brindadas para realizar el presente trabajo. Al Biól. Antonio Ramírez-Velázquez del Zoológico Miguel Álvarez del Toro por facilitar la fotografía de la cópula de *D. mawii*.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, R.A. 1994. Temperature, time, and reptile egg water exchange. *Israel Journal of Zoology* 40:293-306.
- Alvarado J. & T.M. Murphy. 2000. Periodicidad en la Anidación y el Comportamiento entre Anidaciones. Pp. 132-136. En K.L. Eckert, K.A. Bjorndal, F.A. Abreu-Grobois & M. Donnelly (Eds.). *Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas*. Grupo Especialista en Tortugas Marinas UICN/CSE. Washington DC, USA.
- Andrews, R.M. 2004. Patterns of embryonic development. Pp. 75-102. En D.C. Deeming (Ed.). *Reptilian Incubation Environment, Evolution and Behavior*. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Aranda-Sánchez, M. 2012. *Manual para el Rastreo de Mamíferos Silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México DF, México.
- Beauregard-Solís, G., C.E. Zenteno-Ruiz, R. Armiño-Torres & E. Guzmán-Juárez. 2010. Las tortugas de agua dulce: patrimonio zoológico y cultural de Tabasco. *Kuxulkab* 17:5-19.
- Bock, B.C. & A. Restrepo 2012. Sistemas reproductivos: Cortejo, selección sexual y paternidad múltiple. Pp. 137-145. En Páez, V.P., M.A. Morales-Betancourt, C.A. Lasso, O.V. Castaño-Mora & B.C. Bock (Eds.). *V. Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Booth, D.T. 2000. Incubation of eggs of the Australian broad-shelled turtle, *Chelodina expansa* (Testudinata: Chelidae), at different temperatures: effects on pattern of oxygen consumption and hatching morphology. *Australian Journal of Zoology* 48:369-378.
- Booth, D.T. 2010. The natural history of nesting in two Australian freshwater turtles. *Australian Zoologist* 35:198-203.
- Briggs-Gonzalez, V., S.C. Gonzalez, D. Smith, T.R. Rainwater & F.J. Mazzotti. 2019. Species bio-profile for the Hicatee (*Dermatemys mawii*). *Caribbean Naturalist* 2:156-176.
- Calderón-Mandujano R.R., H.A. Hernández-Arana & O. Flores-Villela. 2017. Distribution and abundance of the Central American river turtle, *Dermatemys mawii*, in southern Quintana Roo, Mexico: implications for a regional conservation strategy. *Journal of Biodiversity and Endangered Species* 5:1-6.
- CCA. 2017. Plan de acción de América del Norte para un comercio sustentable de especies de tortuga, Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal, Canadá.
- CITES. 2020. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. <https://cites.org/esp/disc/text.php> [Consultado en agosto del 2021].

- Davy, C.M. & M.B. Fenton. 2013. Nota técnica: el sonar de barrido lateral permite la detección rápida de reptiles acuáticos en sistemas de lotos turbios. *European Journal of Wildlife Research* 59:123-127.
- Ewert, M.A. 1985. Embryology of turtles. Pp 75-268. En: Gans, C., F. Billett, & P. Maderson (Eds.). *Biology of the Reptilia*. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Ewert, M. A. & J. M. Legler. 1978. Hormonal induction of the oviposition in turtles. *Herpetologica* 34:314-318.
- Ewert, M.A. & D.S. Wilson. 1996. Seasonal variation of embryonic diapause in the striped ud turtle (*Kinosternon baurii*) and general considerations for conservation planning. *Chelonian Conservation and Biology* 2:43-54.
- Ferrara, C. R., L. Schneider, R.C. Vogt & J. Burger. 2009. The role of receptivity in the courtship behavior of *Podocnemis erythrocephala* in captivity. *Acta Ethologica* 12:121-125.
- Gallardo-Alvarez, M.I., J.M.Lesher-Gordillo, S.Mackour-M'Rabet, C.E. Zenteno-Ruiz, L.D. Olivera-Gómez, M.R. Barragán-Vázquez, L. Ríos-Rodas, A. Valdés-Marín, H.G. Vázquez-López & S.L. Arriaga-Weiss. 2019. Genetic diversity and population structure of founders from wildlife conservation management units and wild populations of critically endangered *Dermatemys mawii*. *Global Ecology and Conservation* 19:1-14.
- Gibbons, J.W., J. Lovich & R.M. Bowden. 2017. Turtles: Freshwater. Pp. 242-250. En J.C. Chue (Ed.). *Encyclopedia of Animal Behavior*. 2nd Edition. Academic Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Hinostroza, L.M. & V.P. Páez. 2012. Efectos maternos y plasticidad fenotípica en tortugas. Pp. 125-135. En Páez, V.P., M.A. Morales-Betancourt, C.A. Lasso, O.V. Castaño-Mora & B.C. Bock (Eds.). *V. Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/RL-2001-001-2nd-s.pdf> [Consultado en agosto del 2021]
- Iverson, J. & R. Mittermeier. 1980. Dermatemydidae: River turtle. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 237:1-4.
- Legler, J. & R.C. Vogt. 2013. *Las tortugas de México: Formas Terrestres y de Agua Dulce*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Leshem, A., A. Ar & R.A. Ackerman. 1991. Growth, water, and energy metabolism of the soft-shelled turtle (*Trionyx triunguis*) embryos: effects of temperature. *Physiological Zoology* 64: 568-594.
- Liu, Y., C.M. Davy, H. Shi & R.W. Murphy. 2013. Sex in the half-shell: a review of the functions and evolution of courtship behavior in freshwater turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 12:84-100.
- Marco, A., E. Abella, S. Martins, O. López & J. Patino-Martínez. 2018. Female nesting behavior affects hatchling survival and sex ratio in the loggerhead sea turtle: implications for conservation programmes. *Ethology Ecology and Evolution* 30:141-155.
- Maya-Elizarrarás, E. & J.E. Schondube. 2019. El estudio de la conducta en tiempos de cambio global: conceptos, métodos y aplicaciones para la ecología urbana. Pp. 187-213. En I. Zuria, A.M. Olvera-Ramírez & P. Ramírez-Bastida (Eds.). *Manual de Técnicas para el Estudio de Fauna Nativa en Ambientes Urbanos*. Universidad Autónoma de Querétaro. Santiago de Querétaro, México.
- Mendonça, M.T. 1987. Timing of reproductive behavior in male musk turtles, *Sternotherus odoratus*: effects of photoperiod, temperature, and testosterone. *Animal Behavior* 35:1002-1014.
- Mendyk, R. W. & B. Eisele. 2016. Preliminary notes on caudal prehensility in the Hicatee, *Dermatemys mawii* (Testudines: Dermatemydidae). *Mesoamerican Herpetology* 3:1026-1029.
- Moll, D. & E.O. Moll. 2004. *The ecology, Exploitation*

- and *Conservation of River Turtles*. Oxford University Press, New York, USA.
- Rangel-Mendoza, J., M. Weber, J. Hernández-García & M.A. López-Luna. 2015. Manejo en cautiverio de la tortuga blanca (*Dermatemys mawii* Gray), estado actual e implicaciones para su conservación. *Agroproductividad* 8:80-85.
- Polisar, J. 1995. River turtle reproductive demography and exploitation patterns in Belize: implication for management. *Vida Silvestre Neotropical* 4:10-19.
- Polisar, J. 1996. Reproductive biology of a flood-season nesting freshwater turtle of the northern Neotropics: *Dermatemys mawii* in Belize. *Chelonian Conservation and Biology* 2:13-25.
- Refsnider, J.M. & F.J. Janzen. 2016. Temperature-Dependent Sex Determination under rapid anthropogenic environmental change: evolution at a turtle's pace? *Journal of Heredity* 107:61-70.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en Riesgo. *Diario Oficial de La Federación* 78.
- Shine, R. & M.B. Thompson. 2006. Did embryonic responses to incubation conditions drive the evolution of reproductive modes in squamate reptiles? *Herpetological Monographs* 20:159-171.
- Sönmez, B. 2016. An assessment of egg size in the green turtle (*Chelonia mydas*) on Samandağ Beach, Turkey. *Natural and Engineering Sciences* 1:33-41.
- Statgraphics Technologies, Inc. 2017. Statgraphics 18. Statgraphics Technologies, Inc. Plains, Virginia, USA.
- Thom, M.D., D.D.P. Johnson & D.W. Macdonald. 2004. The evolution and maintenance of delayed implantation in the Mustelidae (Mammalia: Carnivora). *Evolution* 58:175-183.
- Vogt, RC, G.P. Gonzalez-Porter & P.P. Van Dijk, 2006. *Dermatemys mawii* (versión de errata publicada en 2016). *La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2006*: e.T6493A97409830. [Consultado en agosto del 2021]
- Vogt, R., J. Polisar, D. Moll & G. Gonzalez-Porter. 2011. *Dermatemys mawii* Gray 1847 –Central American River Turtle, Tortuga Blanca, Hickatee. *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises* 58:1-12.
- Wright1, L.I., K.L. Stokes, W.J. Fuller, B.J. Godley, A. McGowan, R. Snape, T. Tregenza & A.C. Broderick. 2012. Turtle mating patterns buffer against disruptive effects of climate change. *Proceedings The Royal Society B* 279:2122-2127.
- Zavaleta-Lizárraga, L. & J.E. Morales-Mávil. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:927-937.
- Zenteno-Ruiz, C. E. 1993. Estudio de la reproducción de tres especies de tortugas de agua dulce en el estado de Tabasco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villermosa, Tabasco, México.
- Zenteno-Ruiz, C.E., C.A. Méndez-Sánchez, J.A. Hernández-Velázquez & C.M. Burelo-Jiménez. 2019a. Unidades de manejo para la conservación de la vida silvestre (UMA). Pp. 251-257. En. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Eds.). *La Biodiversidad en Tabasco: Estudio de Estado*. Vol. II. CONABIO, México D.F., México.
- Zenteno-Ruiz, C. E., J.A. Rangel-Mendoza, D.I. Triana-Ramírez & C.A. Méndez-Sánchez. 2019b. Aportaciones al conocimiento sobre tortugas dulceacuícolas desde la División Académica de Ciencias Biológicas: Una visión retrospectiva. *Kuxulkab* 25:13-25.



VIII. Las tortugas dulceacuícolas y terrestres en la genética del paisaje

Xochiquetzal Cortés Rodríguez^{1,2*} y Ella Vázquez Domínguez¹

¹Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México

²Doctorado en Ciencias Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México

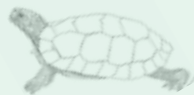
*Correspondencia: cortesrodriguezx@gmail.com.mx

Resumen. El estudio de las tortugas dulceacuícolas y terrestres, en particular sobre aspectos taxonómicos, filogenéticos, de genética poblacional y sistemas de apareamiento, se incrementó a partir del surgimiento de las técnicas moleculares. De las 341 especies existentes, 62 están dentro de la lista de la IUCN catalogadas como vulnerables, 44 en peligro de extinción y 49 en peligro crítico de extinción. Las principales amenazas son el tráfico ilegal de fauna, la pérdida y fragmentación de hábitat, el cambio de uso de suelo, el crecimiento urbano, la depredación y las carreteras. Por eso, es esencial conocer cuáles son los elementos del paisaje que determinan los procesos genéticos contemporáneos de sus poblaciones. La genética del paisaje (GP) es el área de investigación que nos permite abordar estos problemas. En esta revisión evaluamos exhaustivamente los trabajos publicados donde se hubiera estudiado la GP en tortugas, desde la aparición de la disciplina en 2003 hasta el 2021. De una primera lista general de 200 trabajos, 26 (11%) fueron del tema de la revisión y de estos últimos sólo nueve (34%) hicieron una evaluación estricta de GP, desde el análisis de la diversidad

y estructura genética hasta su correlación con factores del paisaje. Estos trabajos incluyen apenas el 5.8% de las especies vivientes, concentrados en cinco de las 12 familias de tortugas continentales. La distancia geográfica es la variable más analizada, seguida de la pendiente, montañas y hábitats fragmentados; sólo un trabajo incorporó variables específicas del medio acuático. Los efectos del paisaje están determinados mayormente por la capacidad de dispersión de las especies. Enfatizamos la necesidad de realizar estudios que incluyan las nuevas tecnologías y métodos analíticos de GP, así como la urgencia de incluir una mayor diversidad de especies. Ello redundará en diseñar esquemas adecuados de manejo y conservación para las múltiples especies en categorías de conservación.

Palabras clave: ADN, flujo génico, poblaciones, microsátelites, tortugas.

Abstract. Based on the advances of molecular techniques, freshwater turtles and tortoises have been widely studied about their taxonomy, phylogeny, population genetics, and mating systems. From the 341 recog-



nized turtle species, 62 are within the IUCN red list categorized as vulnerable, 44 are endangered and 49 are critically endangered. Their main threats are illegal wildlife trafficking, land use change, habitat loss and fragmentation, urbanization, predation, and road kills. Hence, it is crucial to learn which landscape elements determine contemporary genetic processes of their populations. Landscape genetics (LG) is the research area that enables to study these problems. In this review, we exhaustively evaluated published studies where LG analyses of turtles were performed, since the start of the discipline in 2003 until 2021. From an initial general list of 200 studies, 26 (11%) fulfilled the search criteria and in only nine (34%) a strict LG evaluation is performed, including from the analysis of genetic diversity and structure to their correlation with landscape factors. Barely, 5.8% of the living species are included, concentrated in five of the 12 families of continental turtles. Geographic distance is the most frequently analyzed variable, followed by slope, mountains and fragmentation; only one study incorporated specific variables from the aquatic realm. Landscape effects are mostly determined by the dispersal capacity of species. We emphasize the need to perform studies that make use of the novel LG technologies and analytical methods, and the urgency of including many more species. This will allow to develop adequate conservation and management schemes for the numerous species facing conservation threats.

Key words: DNA, gene flow, microsatellites loci, population genetics, turtles.

LA GENÉTICA del paisaje la definen por primera vez Manel *et al.* (2003), la cual tiene como objetivo evaluar la interacción de las características del paisaje y variables ambientales con procesos microevolutivos como flujo genético, deriva génica o selección natural. Posteriormente Holderegger y Wagner (2006) y Storfer *et al.* (2007) acotaron e incorporaron otros elementos a la definición, tales como la necesidad de evaluar y cuantificar la composición y configuración del paisaje. Así, considerando la aportación de varios autores, la genética del paisaje (GP) se puede definir como el área de investigación que combina la genética de poblaciones y la ecología del paisaje, junto con

técnicas analíticas espaciales para cuantificar de forma explícita los efectos de la composición, la configuración y la calidad de la matriz del paisaje en los procesos microevolutivos como el flujo genético, la deriva génica y la selección natural, utilizando datos genéticos neutrales o adaptativos (Balkenhol *et al.*, 2016).

Las hipótesis que pueden abordarse desde la GP incluyen aquellas que prueban la estructura de las poblaciones e identifican barreras o corredores que limitan o facilitan el flujo genético, respectivamente; las que determinan la relación entre las variables del paisaje, su estructura y flujo genético; las que evalúan el flujo genético y las adaptaciones locales moldeadas por los factores del paisaje; y las que determinan patrones de genética del paisaje con base en procesos históricos y contemporáneos de flujo y diferenciación genética (Storfer *et al.*, 2007; Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Wang *et al.*, 2013; Rico, 2019).

Este tipo de estudios pueden realizarse mediante tres estrategias generales: 1) medir la variación y estructura genética de las poblaciones, 2) cuantificar la heterogeneidad del paisaje de modo que sea posible capturar la composición, configuración y calidad de la matriz del paisaje y 3) analizar estadísticamente la heterogeneidad del paisaje y su efecto sobre la variación y estructuración genética (Balkenhol *et al.*, 2016). Sin embargo, los límites entre estos tres pasos no son muy claros, por lo que en esta revisión evaluamos la información y determinamos los patrones encontrados con base en la propuesta de Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez (2013), en la cual proponen cinco pasos que deben seguirse para llevar al cabo estudios de genética del paisaje:

1. Evaluar los patrones de variación y estructura genética
2. Evaluar los patrones de estructura genética en el espacio
3. Evaluar el flujo genético —conectividad funcional
4. Evaluar las características del paisaje —conectividad estructural
5. Correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje

Las tortugas terrestres y dulceacuícolas como modelo de estudio. La aparición de las tortugas como linaje se remonta a más de 200 millones de años, en el Triásico.

Actualmente existen 341 especies de tortugas terrestres y dulceacuícolas, las cuales están agrupadas en dos subórdenes y 12 familias (Guillon *et al.*, 2012; Orenshtein, 2012; TTWG, 2017).

Suborden Pleurodira, las tortugas de este suborden son predominantemente de agua dulce. Se limitan al hemisferio sur, en gran parte de Australia, Sudamérica y África, con tres familias: Chelidae, Pelomedusidae y Podocnemididae.

Suborden Cryptodira, en éste se agrupan la mayoría de las tortugas existentes, con nueve familias: Chelydridae, Platysternidae, Carettochelyidae (monotípica), Trionychidae, Dermatemydidae (monotípica), Kinosternidae, Emydidae, Geomydidae y Testudinidae. Sesenta y dos de estas especies se encuentran dentro de la lista de la IUCN (2020) catalogadas como vulnerables, 44 en peligro de extinción y 49 en peligro crítico de extinción. Estos dos subórdenes contienen los taxa más amenazados de entre todos los reptiles, y las principales amenazas que enfrentan son el tráfico ilegal de fauna, la pérdida y fragmentación de hábitat, el cambio de uso de suelo, el crecimiento urbano, la depredación por animales domésticos o ferales y mortandad asociada al sistema carretero y de autopistas (van Dijk *et al.*, 2000; Gibbs & Shriver, 2002; Stanford *et al.*, 2020; Cortés-Rodríguez *et al.*, 2021). La pérdida de hábitat y su fragmentación incrementa la distancia entre parches de hábitat, lo que se refleja en una disminución de la dispersión efectiva y en una baja conectividad. Así, estos fragmentos de hábitat aislados se asocian con una reducción del tamaño poblacional, un incremento de la endogamia y una mayor susceptibilidad a procesos de deriva génica (Hartl & Clark, 2007; Frankham, 1996). A pesar de estos antecedentes, en general existe poca información sobre los factores que limitan la dispersión de las tortugas dentro de paisajes fragmentados y el rol que juegan en el decremento de sus poblaciones (Gibbs, 1993), la cual es aún más escasa en nuestro país.

Por lo tanto, dado el estado de conservación de las tortugas en general, es esencial conocer cuáles son los elementos del paisaje, ya sean bióticos o abióticos, que determinan los procesos genéticos contemporáneos de sus poblaciones. Las tortugas dulceacuícolas y terrestres son un excelente modelo para estudios de genética del paisaje, ya que se distribuyen en una gran diversidad de hábitats (ríos, lagos, desiertos, humedales, etc.) y presentan rangos de distribución

contrastantes (desde microendémicas hasta de gran extensión). Asimismo, las tortugas son muy longevas, presentan tiempos generacionales amplios, filopatría y tasas de dispersión relativamente bajas (McGaugh *et al.*, 2007). Estas características hacen que sus poblaciones experimenten los efectos del paisaje a escalas desde históricas y contemporáneas, hasta locales y regionales (Frankham *et al.*, 2002).

El objetivo de este trabajo fue llevar a cabo una revisión exhaustiva de trabajos publicados donde se abordaran preguntas de genética del paisaje y utilizando como modelo a las tortugas de hábitats terrestre y dulceacuícola. Con base en la información recopilada describimos qué tanto se ha estudiado la relación entre el paisaje y la genética en estas especies, y compilamos los patrones generales entre variables y características específicas del paisaje y la estructura y variación genética en este linaje.

MATERIAL Y MÉTODOS

Realizamos una búsqueda exhaustiva de artículos científicos publicados utilizando cuatro buscadores: Scopus, Web of Science, Scielo y Google Scholar, y las palabras clave: “Landscape”, “genetics”, “turtle” y “connectivity”. Se seleccionaron las publicaciones a partir del 2003, año cuando Manel *et al.* (2003) definen por primera vez el concepto de genética del paisaje, y hasta febrero de 2021. De la primera lista que se obtuvo se consideraron sólo los artículos que específicamente analizaran la interacción de alguna característica del paisaje (ríos, montañas, distancia, etc.) o ambiente (salinidad, temperatura, etc.) con la estructura genética o la conectividad funcional (es decir, aquella medida a partir de datos genéticos) de las poblaciones de tortugas dulceacuícolas y terrestres.

RESULTADOS

Encontramos un total de 200 artículos, de los cuales una vez depurada la lista con los criterios mencionados, obtuvimos un número final de 26 artículos (Tabla 1). Estos 26 trabajos abordan alguna pregunta de genética del paisaje, desde el enfoque más simple en donde no se plantean hipótesis *a priori* y donde sólo se atribuye la diferenciación a ciertas caracterís-

Tabla 1. Resumen de los artículos revisados sobre estudios de genética del paisaje en tortugas dulceacuólicas y terrestres.

Especie	Nombre común	Región	N	Marcador	Ambiente	Software	Objetivo general	Referencia
<i>Aldabrachelys gigantea</i>	Tortuga gigante de Aldraba	Atolón de Aldraba (Océano Índico)	112	MtDna (Dloop) Microsatélites (8 loci)	Terrestre (Isla)	STRUCTURE Wombsoft	Analizan los patrones de variación genética entre las tortugas gigantes de Aldabra de las 3 presuntas subpoblaciones separadas por barreras de agua, o paisaje y elementos ecológicos	Balmer <i>et al.</i> , 2011.
<i>Emydoidea blandingii</i>	Tortuga blangingii	Ontario (Canadá)	110	Microsatélites (4 loci)	Semiacuática	BAYESASS MIGRATE GENECLASS	Se hacen estimaciones de conectividad bidireccionales para determinar qué corredores de hábitat dentro de un paisaje pueden ser los más importantes para mantener la conectividad entre las subpoblaciones	Howes <i>et al.</i> , 2009.
<i>Emydoidea blandingii</i>	Tortuga Blangingii	Wisconsin	371	Microsatélites (9 loci)	Semiacuática Dulceacuática	GENEPOP HP-RARE lme4 R AICc-modavg R	Se utilizan tanto los datos de sexo y la diversidad genética a través de un gradiente del paisaje en la intensidad de uso de la tierra, densidad de caminos y el cambio climático reciente para caracterizar los efectos relativos de estos factores en tres especies de tortugas	Reid & Peery 2014.
<i>Chrysemys picta</i>	Tortuga pintada		461	Dulceacuática				
<i>Chelydra serpentina</i>	Tortuga lagarto o mordedora		208					
<i>Chelydra Serpentina</i> <i>Emydoidea blandingii</i>	Tortuga mordedora Tortuga de Blanding	Wisconsin	1500	Microsatélites (14 y 9 loci)	Acuática	STRUCTURE MRDM Eco-dist R MLPE R NLME R	Identificaron el número de poblaciones distintas para cada especie así como el efecto de las características del paisaje en su distribución.	Reid <i>et al.</i> , 2017.
<i>Clemmys guttata</i>	Tortuga moteada	Ontario (Canadá)	97	Microsatélites (11 loci)	Dulceacuática	SMOGD GENALEX (MANTEL) STRUCTURE TESS GENELAND GENECLASS BOOT-LE-NECK BDWS	Se evalúa la estructura y diversidad genética, así como la reducción poblacional en un ambiente fragmentado.	

VIII. Las tortugas dulceacuícolas y terrestres en la genética del paisaje

<i>Emydoidea blandingii</i>	Tortuga blangingii	Nueva Escocia Nueva York Massachusetts Ontario Minnesota Illinois (EUA, Canadá)	300	Microsatélite (5 loci)	Semiacuática	Arlequín (AMOVA) TFPGA (MANTEL) BARRIER	Evalúa la variación y la distribución de la diversidad a lo largo de toda la distribución así como posibles barreras de flujo génico.	Mockford <i>et al.</i> , 2007.
<i>Emys blandingii</i>	Tortuga blangingii	Ontario (Canadá)	256	Microsatélites (12 loci)	Dulceacuícola	BAYESASS STRUCTURE GENECLASS TESS SMOGD IBDWS (MANTEL)	Estiman el nivel de estructura de la población y su diversidad genética en un rango latitudinal con habitats fragmentados y con presencia de barreras.	Davy <i>et al.</i> , 2014.
<i>Emys orbicularis occidentalis</i>	Tortuga de galápagos europea	África y Península Ibérica	453	Microsatélites (7 loci)	Acuática	STRUCTURE ADEGENET (sPCA) Arlequín (Fst) BAYESASS ADE4 (MANTEL)	Se detectan barreras geográficas asociadas al flujo de genes y adaptaciones asociadas al ambiente	Pereira <i>et al.</i> , 2018.
<i>Glyptemys insculpta</i>	Tortuga de madera	Canadá, (Québec, New Brunswick y Ontario)	331	Microsatélites (9 loci)	Semiacuática	STRUCTURE TESS RDA R Vegan R	Análisis genético en una parte de su distribución para determinar si existe aislamiento por cuenca	Bouchard <i>et al.</i> , 2019.
<i>Glyptemys insculpta</i>	Tortuga de madera	Ontario (Canadá)	79	Microsatélites (5 loci)	Semiacuática	SMOGD (MANTEL) STRUCTURE ADE4 (PCA)	Se evalúa la correlación entre la edad específica y la estructura y diversidad genética como resultado de la fragmentación del hábitat o la interferencia humana.	Fridgen <i>et al.</i> , 2013.
<i>Glyptemys mühlenbergii</i>	Tortuga de pantano	Nueva York Massachusetts	234	Microsatélites (15 loci)	Semiacuática	BOTTLE-NECK BAPS STRUCTURE ADE4 (MANTEL) Simulaciones R	Se infieren tasas actuales e históricas de flujo de génico en diferentes escalas de proximidad entre las poblaciones	Shoemaker & Gibbs 2013.
<i>Gopherus agassizii</i>	Tortuga de desierto	California	55	Microsatélites (24 loci)	Terrestre	FST STRUCTURE	Analizan tres poblaciones y asocian su diferenciación a la presencia de un valle.	Lovich <i>et al.</i> , 2020.

<i>Gopherus agassizii</i>	Tortuga de tierra	California	646	SNPs 6,859 <i>Loci</i>	Terrestre	GSTUDIO R (IBD) MLPE R Resistance-GA R RCM R ecodist R	Evalúan la estructura de población y su conectividad, así como la influencia de las características del paisaje en ellas. Elevación, pendiente, profundidad al lecho rocoso, densidad tierra fina, volumen de fragmento grueso, temperatura, precipitación y vegetación	Sánchez-Ramírez <i>et al.</i> , 2018.
<i>Gopherus agassizii</i>	Tortuga de desierto	Utah, Arizona, Nevada y California	744	Microsatélites (20 <i>loci</i>)	Terrestre (Desierto)	GRASS GIS CIRCUIT-SCAPE VEGAN R (MANTEL, MANTEL PARCIAL)	Se ponen a prueba hipótesis que podrían explicar el aislamiento de las poblaciones de tortuga. Se investigaron tres factores que pueden influenciar la conectividad del paisaje: distancia geográfica, barreras de dispersión y la fricción paisaje.	Hagerty <i>et al.</i> , 2011.
<i>Gopherus agassizii</i>	Tortuga de desierto	California	859	Microsatélites (16 <i>loci</i>)	Terrestre (Desierto)	GeNELAND STRUCTURE GENALEX (Auto-correlación) ZT software (MANTEL y MANTEL PARCIAL)	Se evalúa el flujo génico a escala fina, donde existen varias barreras potenciales. Se caracteriza el grado en que las variables del paisaje, tales como elevación, pendiente, las carreteras, las discontinuidades de hábitat, y las líneas de energía pueden explicar el flujo génico así como una comparación con un modelo de aislamiento por distancia normal.	Latch <i>et al.</i> , 2011.
<i>Gopherus polyphemus</i>	Tortuga de Florida	Mississippi	340	Microsatélites (9 <i>loci</i>)	Terrestre (Desierto)	BOTTLE-NECK STRUCTURE MANTEL test Análisis de regresión Pruebas de t no pareadas	1) Identifican la variación genética dentro y entre colonias a lo largo del paisaje; 2) Determinan cuales factores afectan la variación genética, incluyendo uso de tierra, calidad de hábitat y tamaño poblacional	Richter <i>et al.</i> , 2011.

VIII. Las tortugas dulceacuáticas y terrestres en la genética del paisaje

<i>Malaclemys terrapin</i>	Tortuga espalda de diamante	Louisiana	573	Microsatélites (13 loci)	Semiacuática	GeNELAND STRUCTURE GenAIEx (Autocorrelación) Isolation by Distance Web Service (MANTEL) BOT-TLE-NECK MIGRATE	Determinar si existe una estructura genética, y de ser así identificar cuáles son las barreras que impiden el flujo génico. También se profundiza en la historia demográfica de esta región, en particular las pruebas de cuellos de botella genéticos y la estimación de los tamaños efectivos de población.	Petre <i>et al.</i> , 2015.
<i>Malaclemys terrapin</i>	Tortuga espalda de diamante	Carolina del Sur, Nueva York, Texas, Florida	220	Microsatélites (6 loci)	Semiacuática	MANTEL Arlequín (AMOVA) GENECLASS BOOT-LE-NECK	Se prueba si la alta fidelidad al sitio de subadultos y adultos tortugas de agua dulce se manifiesta en la estructura genética de la población. Se analiza si la distancia geográfica influye en la diferenciación de la especie.	Hauswaldt <i>et al.</i> , 2003.
<i>Mesoclemmys dabli</i>	Tortuga carranchina	Colombia	175	3,211 SNPs	Semiacuática	STRUCTURE ADEGENET (DAPC) GDISTANCE (IBD, IBR) LME4 (MLPE)	Evalúan el grado en que la matriz del paisaje está asociada con el flujo de genes diferenciación de la población y divergencia adaptativa	Gallego-García <i>et al.</i> , 2019
<i>Podocnemis erythrocephala</i> <i>Podocnemis sextuberculata</i>	Chimpire Tortuga de río amazónica	Brasil Colombia Venezuela	609	Región control mtDNA	Acuática	GDISTANCE R (IBD) GLMs R AICcmodavg R	Relacionan la conectividad y estructura poniendo a prueba hipótesis de IBD, IBR y IBB.	dos Anjos <i>et al.</i> , 2019.
<i>Podocnemis expansa</i>	Tortuga Charapa o tortuga de Arrau	Brasil Perú Colombia Venezuela	453	Microsatélites (9 loci) Mitocondrial	Dulceacuática	STRUCTURE GENEPOP (MANTEL) BAPS BOT-TLE-NECK BAYESASS	Estiman los efectos acumulativos del flujo génico a través de grandes distancias geográficas. 1) Evalúan los patrones a gran escala de la variación genética. 2) Estimar el grado de disminución de la población y su efecto sobre la pérdida de la diversidad genéticas	Pearse <i>et al.</i> , 2006.

ESTUDIOS SOBRE LA BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE TORTUGAS DE MÉXICO

<i>Podocnemis unifilis</i>	Tortuga terecay o tericaya	Venezuela Colombia Perú Brasil	312	Microsatélites (9 loci)	Dulceacuicola	GENETIX PASSaGE (MANTEL) STRUCTURE GENECLASS BOOT- LE-NECK	En este estudio se examina la estructura genética y el flujo entre poblaciones, a nivel de cuencas y subcuencas, así como biogeografía del Orinoco y Amazonas para entender la relación entre la geografía y los patrones genéticos.	Escalona <i>et al.</i> , 2009.
<i>Terrapene carolina</i>	Tortuga de caja común	Indiana, Tennessee, Maryland	886	Microsatélites (11 loci)	Terrestre	GENELAND STRUCTURE ML-RELATE COANC- ES-TRY	Se explora la estructura genética a escala fina, el flujo génico en cuatro sitios a lo largo del rango de distribución la especie, con diferente fragmentación y calidad del hábitat.	Kimble <i>et al.</i> , 2014
<i>Terrapene carolina</i>	Tortuga de caja común	Indiana, Illinois, Kentucky, Ohio y Michigan	779	Microsatélites (11 loci)	Terrestre	GeNELAND GENECLASS STRUCTURE Alleles in Space (MANTEL) BAYESASS MIGRATE	Se exploran patrones genéticos de la especie a lo largo del rango de distribución 1) el aislamiento genético por distancia 2) la diferenciación de las poblaciones asociado a la pérdida de hábitat y la fragmentación. 3) la disminución de migrantes a causa de la pérdida de conectividad en el hábitat.	Kimble <i>et al.</i> , 2014.
<i>Terrapene coahuila</i>	Tortuga de caja acuática	México	156	Microsatélites (9 loci)	Semiacuática	IBDWS (MANTEL) MIGRATE	Se evalúa la conectividad dentro de un hábitat fragmentado	Howeth <i>et al.</i> , 2008
<i>Testudo marginata</i>	Tortuga Griega o tortuga marginada	Grecia Italia	207	Microsatélites (11 loci)	Terrestre	GeNELAND STRUCTURE GENEPOP (MANTEL) BAYESASS BOT- LE-NECK MIGRATE	Determinar si algunas características del paisaje (por ejemplo, montañas y quebradas) podrían prevenir el flujo génico de las poblaciones y si esto está asociado a los diferentes morfotipos.	Perez <i>et al.</i> , 2012.

ticas del paisaje, hasta evaluaciones complejas donde evalúan la configuración del paisaje, la contribución univariada y multivariada de los factores del paisaje, y cuya relación se analiza estadísticamente. Los artículos se publicaron en revistas herpetológicas, de conservación y de ecología molecular (*Conservation Genetics*, *Copeia*, *Diversity and Distributions*, *Ecology and Evolution*, *Scientific Reports*, *Herpetologica*, *Herpetological Conservation and Biology*, *Journal of Heredity*, *Journal of Biogeography*, *Landscape Ecology*, *Evolutionary Ecology*, *Molecular Ecology*, *Frontiers of Biogeography* y *PLoS ONE*). Cabe resaltar que todos tuvieron un enfoque de conservación.

En términos de la región donde se realizó el estudio, 18 fueron en Canadá y Estados Unidos, uno en México, cuatro en Sudamérica, mientras que África y Europa están pobremente representados con solo tres artículos. Es en 2005 que se realizan los primeros trabajos que abordan problemáticas relacionadas con la genética del paisaje, utilizando como modelo a las tortugas, mientras que 2011 y 2014 fueron los años con mayor número de publicaciones. A pesar de la producción científica no ha tenido un aumento significativo a la fecha, los estudios han sido cada vez más completos, incluyendo hipótesis a probar, utilizando análisis más complejos y a mayor detalle. Donde sí existe un sesgo importante es en las especies estudiadas, pues los trabajos utilizaron 20 especies de cinco familias (Chelydridae, Chelidae, Emydidae, Podocnemidae y Testudinidae), y donde una especie, *Emydoidea blandingii* es más estudiada (cuatro artículos).

En general, la mayoría de los trabajos utilizan *loci* de microsatélites como marcador molecular, con base en cuatro *loci* como mínimo y máximo 20; únicamente dos trabajos utilizan polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs por sus siglas en inglés), en dos, incorporan además al estudio un marcador mitocondrial para tener un contexto histórico con el cual poder diferenciar procesos de escala temporal diferente. Solamente un trabajo utiliza la región control como único marcador, debido su alto nivel de polimorfismo en *Podocnemis erythrocephala* y *Podocnemis sextuberculata* (dos Anjos *et al.*, 2019).

Los patrones encontrados se pueden resumir, con base en los pasos sugeridos por Garrido-Garduño y Vázquez-Domínguez (2013) para realizar un estudio de genética del paisaje, como se describe a continuación.

1. Variación y estructura genética. Los trabajos analizados presentan tamaños de muestra diferentes, que van desde 79 hasta 886 individuos por especie, lo cual está asociado con la abundancia y tamaño del área de estudio. Se conoce, por estudios de genética de poblaciones tradicional, que las tortugas presentan, en general, altos niveles de heterocigosidad, en promedio de 0.64 basado en *loci* de microsatélites, con un rango de 0.34-0.88 (FitzSimmons & Hart, 2007; Cortés-Rodríguez *et al.*, 2021). En nuestra revisión encontramos que la heterocigosidad reportada tiene un intervalo un poco más amplio, de 0.209 en *Gopherus polyphemus* (Richter *et al.*, 2011) hasta 1.0 en *Malaclemys terrapin* (Petre *et al.*, 2015), con un promedio de 0.617.

Aunque en la mayoría de los trabajos estudiaron especies con problemas de disminución y/o alteración de hábitat, así como con disminución drástica del tamaño poblacional, el efecto esperado de pérdida de diversidad no es tan evidente en algunos de éstos. Ello se explica con base en la hipótesis de que dicho efecto puede estar siendo amortiguado por la alta longevidad de los organismos; además, como tienen un importante traslape de generaciones, esto permite que las poblaciones se estabilicen antes de que los efectos genéticos sean evidentes (Davy, 2013). En otros casos, se sugiere que no ha pasado el suficiente tiempo para que dicho efecto pueda detectarse con los análisis realizados. Entre los trabajos que sí evidencian la pérdida de diversidad está el de FridGen *et al.* (2013), quienes evaluaron la diversidad genética de cuatro poblaciones de *Glyptemys insculpta* a lo largo de un paisaje fragmentado. Ellos analizaron sus datos por cohortes de edad para capturar la pérdida de la diversidad en esta especie tan longeva (más de 58 años), la cual alcanza la madurez hasta los 17 años. Los autores encontraron que las tortugas de menos de 15 años tienen niveles más bajos de heterocigosidad esperada y observada y de número de alelos, en comparación con aquéllas de entre 16 a 25 y mayores de 25 años de edad.

Respecto a patrones de estructura genética, el índice más utilizado de diferenciación entre poblaciones en los estudios revisados fue *Fst* (Nei, 1973). El patrón más común es de poca o moderada estructuración, con valores de 0 (nula estructura) hasta 0.465 en *Emydoidea blandingii* que tiene los valores extremos (Mockford *et al.*, 2007). El resto de los estudios reportan un promedio bajo de *Fst* (0.08).

En general, las tortugas presentan poca estructuración y, sobre todo, es difícil documentarlas en escalas pequeñas. Kimble *et al.* (2014a) exploran la estructura genética a escala fina en cuatro sitios a lo largo de la distribución de *Terrapene carolina*, que presenta diferentes grados de fragmentación y calidad del hábitat. Sus resultados sugieren que a pesar de las diferencias del ambiente y del paisaje, existe poca estructura genética en escalas espaciales de más de 30 km. Sin embargo, los patrones de estructura genética pueden evidenciarse sobre todo asociados al medio ambiente. En un trabajo realizado en el 2010 con *Gopherus agassizii*, Hagerty y Tracy (2010) encontraron valores de *Fst* 0.009 comparando un par de localidades separadas por aproximadamente 66 km de distancia en línea recta, mientras que en otras dos localidades alejadas la misma distancia, pero, además separadas por montañas obtuvieron valores mayores (0.023). Llama la atención que, aunque ya existen numerosos índices para medir estructura, por ejemplo *G'st* (Hedrick, 2005), *Rst* (Slatkin, 1995) y *Dst* (Jost, 2008), *Fst* sea el índice más reportado. Se ha demostrado que no siempre es el índice más adecuado (Kitada *et al.*, 2017); lo cual puede también estar relacionado con los valores bajos de estructura, y que ello sea un error del estimador utilizado y no una generalidad en poblaciones de tortugas.

2. Patrones de estructura genética en el espacio.

La distribución de la variación genética en el espacio fue analizada en 23 de los 26 artículos revisados, de éstos, 18 pusieron a prueba hipótesis de aislamiento por distancia (IBD por sus siglas en inglés) con base en pruebas de Mantel. Este modelo implica que la diferenciación genética (distancia genética) se incrementa a mayor distancia geográfica. El rango de distancia entre las poblaciones estudiadas con la que se probó la hipótesis de IBD varió considerablemente, desde escalas pequeñas como el estudio de Shoemaker y Gibbs (2013), quienes estudiaron siete poblaciones de *Glyptemys muhlenbergii* separadas entre 0.1 y 10 km, y otras cuatro poblaciones separadas 20, 38 y 48 km, respectivamente. Es decir, las distancias entre todas las poblaciones son pequeñas aún entre las más distantes entre sí. Otro ejemplo, pero con distancias mayores, es el trabajo de Davy *et al.* (2014a) en donde los rangos de distancia entre poblaciones de *Clemmys guttata* van de 3.2 hasta 670 km. En otro más, Escalona *et al.* (2009) analizaron aislamiento

en poblaciones de *Podocnemis unifilis* separadas de 86 hasta 7682 km.

Como se puede apreciar, existe una gran variedad de escenarios analizados. En 14 trabajos se encontró un patrón de aislamiento por distancia en donde la diferenciación genética aumenta con la distancia geográfica a partir de los 3.2 hasta los 7682 km. Sin embargo, este patrón no es general y cada especie presentó ciertas particularidades. Para *Glyptemys muhlenbergii* se identificó aislamiento sólo a partir de los 5 km (Shoemaker & Gibbs, 2013), mientras que en *Terrapene carolina* el aislamiento se detectó hasta los 300 o 500 km (Kimble *et al.*, 2014b). Ello puede estar relacionado con la capacidad de dispersión de las especies, pues *Glyptemys muhlenbergii* puede moverse 2.7 km mientras que *Terrapene carolina* más de 10 km.

También se reportan casos donde no se detectó aislamiento, por ejemplo, Richter *et al.* (2011), Latch *et al.* (2011) y Kimble *et al.* (2014a), quienes estudiaron tortugas de desierto, lo cual sugiere que en este hábitat pudieran ser otros los factores que influyen en la estructura genética.

Existen otras formas de analizar los patrones de estructuración en el espacio, por ejemplo, los análisis de autocorrelación espacial, que cuantifican y dividen el espacio en rangos de distancia. La autocorrelación espacial positiva en un contexto genético-espacial implica que los genotipos de un individuo en una localidad no son independientes de los genotipos de un individuo de una localidad cercana (Manel *et al.*, 2003). Este análisis puede ayudar a complementar e inferir otros patrones además del de IBD. Latch *et al.* (2011) estudiaron a *Gopherus agassizii* en una escala fina (área de estudio pequeña de 97 km²) y aunque no encontraron IBD (con Mantel), detectaron autocorrelación positiva en intervalos de distancia pequeños. Una forma complementaria de medir estructura es por medio de la identificación de discontinuidades genéticas entre poblaciones, con programas como Geneland (Guillot *et al.*, 2005) y Barrier (Manni *et al.*, 2004). Mockford *et al.* (2007) evaluaron la variación y la distribución de la diversidad a lo largo de toda la distribución en Norteamérica (Nueva Escocia, Nueva York, Massachusetts, Ontario, Minesota e Illinois) de *Emydoidea blandingii*, e identificaron aislamiento por distancia y barreras al flujo génico, las cuales coinciden con los montes Apalaches y el río Hudson.

Finalmente, también se pueden detectar discontinuidades genéticas identificando barreras a partir de variables continuas y localidades geográficas, tomando en cuenta la dispersión promedio de la especie de estudio, con programas como Wombsoft (Crida & Mannel, 2007). Balmer *et al.* (2011) analizaron los patrones de variación genética de las tortugas gigantes de Aldabra, en el atolón de Aldraba, entre tres poblaciones separadas 45 km por barreras de agua, paisaje y elementos ecológicos. Los autores encontraron dos regiones de discontinuidad asociadas con ciertas barreras geográficas dentro de la isla, incluyendo zonas costeras rocosas, así como con diferencias ecológicas como manchones de matorrales cerrados que impiden el movimiento de los individuos.

3. Flujo genético (conectividad funcional). El flujo génico hace referencia a la migración, es decir, al número de individuos que se mueven y reproducen en una población diferente a la de nacimiento, el cual refleja procesos microevolutivos y de estructura genética entre las poblaciones (Hedrick, 2005). En siete artículos se abordaron temas de flujo génico, sin embargo, sólo en cuatro se enfocan específicamente en el flujo génico reciente.

Pérez *et al.* (2012) analizaron seis poblaciones de *Testudo marginata* en Grecia, una de las cuales es un morfotipo enano, además de una población de Italia (localidad de Sardinia); esta última población fue introducida a principios del siglo XIX y se encuentra alejada del resto aproximadamente a 750 km. Los autores identificaron tres grupos genéticos (entre los cuales existe bajo flujo génico). Un grupo está formado por el morfotipo enano en Grecia, que está aislado y tiene nulo flujo génico, el cual está asociado con características del paisaje y cambio de uso de suelo, así como a la baja capacidad de dispersión de esta especie. El grupo de Cerdeña en Italia, es el único con flujo génico de hasta de un 27% con una localidad en Grecia; los autores determinan que ello es resultado de la translocación de individuos desde su área de origen, dado que sería imposible que las tortugas se hubieran trasladado nadando de un sitio al otro.

Otro ejemplo es *Terrapene carolina*, especie que tiene una amplia capacidad de dispersión (10 km). Kimble *et al.* (2014b) analizaron sus patrones de flujo génico y encontraron que presenta flujo histórico alto y flujo contemporáneo nulo entre ambos lados de los montes Apalaches que dividen su área de dis-

tribución. Clara señal de la reciente reducción en la conectividad entre poblaciones, asociada a su vez a la pérdida del hábitat, lo cual ha incrementado la distancia entre los parches de hábitat dentro de la matriz del paisaje. Asimismo, Howes *et al.* (2009) estimaron conectividad bidireccional entre tres poblaciones de *Emydoidea blandingii*, que tienen una capacidad aún mayor de dispersión (15 km) y determinaron que los corredores de hábitat dentro del paisaje son lo más importante para mantener la conectividad entre sus poblaciones. Los autores encontraron disminución entre dos de las poblaciones, mientras que entre otro par de poblaciones hubo un incremento del flujo génico, posiblemente asociado con impactos antropogénicos asociados con un aumento en la densidad de carreteras. En otro estudio con *Emys blandingii* en Ontario, se encontró bajo flujo génico (promedio = 0.036) a pesar de su capacidad de dispersión de 10 km (Davy *et al.*, 2014b).

La fragmentación del hábitat, el cambio en la calidad de éste y el aumento de actividades antropogénicas son común denominador en los ambientes en donde se evaluó el flujo génico. También se observa que, aunque se detecten tasas de dispersión variable, el flujo génico se ha perdido en comparación al del pasado y/o que actualmente es bajo.

4. Evaluación de las características del paisaje (conectividad estructural). La conectividad estructural hace referencia a la estructura del paisaje, por ejemplo, composición y calidad de la matriz (parches) del hábitat, continuidad del hábitat y presencia de barreras. Para evaluar la conectividad estructural se construyen mapas de resistencia, en los cuales se asignan valores de resistencia a cada elemento del paisaje (valores determinados con base en las características y la biología de la especie de estudio) para evaluar el grado en que el paisaje facilita o limita el movimiento de los individuos en un área determinada (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013).

De los trabajos revisados, únicamente Hagerty *et al.* (2011) llevaron a cabo una evaluación como tal de la conectividad estructural. Los autores utilizaron dos métodos de evaluación del paisaje, el camino de menor costo o *Least-cost-path* (Adriensen *et al.*, 2003) y aislamiento por resistencia con Circuitscape (McRae, 2006; Shah & McRae, 2008), con base en los cuales evaluaron las hipótesis que explicaran el aislamiento de las poblaciones de *Gopherus agassizii*

en Utah, Arizona, Nevada y California (EUA). Los autores investigaron tres factores que podían afectar la conectividad: distancia geográfica, barreras a la dispersión y resistencia de los factores del paisaje. Las variables utilizadas para el modelo incluyeron topografía, vegetación, suelo y clima. Con ambos métodos se encontraron barreras y corredores similares, donde cordilleras y valles de menos elevación funcionan como barreras al flujo génico.

Existen otros trabajos (Reid *et al.*, 2017; Sánchez-Ramírez *et al.*, 2018; Bouchard *et al.*, 2019; dos Anjos *et al.*, 2019; Gallego-García *et al.*, 2019) que hacen referencia a la calidad del paisaje y presencia de barreras, como distancia topográfica, calidad del hábitat, elevación, clima, inclinación, tipo de suelo, tipo de cuerpo de agua, posición relativa a las carreteras y líneas eléctricas, entre otros. Sin embargo, únicamente generaron matrices con valores para cada variable sin hacer una evaluación basada en modelos como *Least-cost-path*, aislamiento por resistencia u otro.

5. Correlación de los patrones genéticos con las características del paisaje. En sentido estricto, la genética del paisaje evalúa la correlación entre los patrones genéticos y las características del paisaje, así que los pasos anteriores son necesarios para llevar a cabo cabalmente dicha evaluación.

Sólo nueve trabajos hicieron dicha evaluación mediante un método específico, por ejemplo, a través de pruebas de Mantel, Mantel parcial, regresiones logísticas y lineales para evaluar las correlaciones entre variables y genética. De éstos, cuatro utilizaron como modelo tortugas de desierto del género *Gopherus*, en áreas de estudio desde pequeñas hasta aquellas que abarcaron varios estados de Norteamérica. Para *Gopherus agassizii*, la estructura genética de sus poblaciones parece estar influenciada a nivel local por las características particulares de cada sitio, que a su vez se relacionan con patrones de conectividad en escalas más amplias (Latch *et al.*, 2011). Esto puede explicarse con dos estudios realizados con esta especie a dos escalas contrastantes. En el primero, Hagerty *et al.* (2011) trabajaron un área de gran escala (160,000 km²) en su trabajo de genética del paisaje de *Gopherus agassizii* y evaluaron diferentes hipótesis (distancia geográfica, barreras de dispersión y valores de fricción del paisaje) para explicar el aislamiento de las poblaciones. Es notable que encontraron patrones distintos: con el método de *Least-cost path* detectaron una relación

entre la estructura genética y la combinación de la distancia geográfica y ciertas barreras, sugiriendo que las montañas y valles de baja elevación determinan la conectividad, a pesar de la alta capacidad de dispersión de los individuos (más de 30 km). Sin embargo, con Circuitscape, la distancia geográfica fue la única variable que definieron como distancia de resistencia. Los autores atribuyen los resultados a las dos maneras en que cuantifican la fricción los métodos que usaron. En el caso de *Gopherus agassizii*, Sánchez-Ramírez *et al.* (2018) evaluaron la influencia de las características del paisaje en la estructura, y encontraron que la elevación, la precipitación media y la idoneidad del hábitat fueron los factores determinantes de la conectividad entre sus poblaciones.

Latch *et al.* (2011) evaluaron el flujo génico a una escala fina (área de muestreo de 97 km²) y las potenciales barreras en *Gopherus agassizii*. Caracterizaron el grado en que las variables del paisaje, tales como elevación, pendiente, carreteras, discontinuidades de hábitat y líneas de energía eléctrica podían explicar el flujo génico. Aunque los autores encontraron estructura genética débil, identificaron dos poblaciones estructuradas dentro del área de estudio. Se identificaron variables naturales del paisaje (pendiente) y antropogénicas (carreteras) que han influido significativamente en el flujo génico de esa población local. En contraste, Richter *et al.* (2011) estudiaron a *Gopherus polyphemus* en un área de 560 km² donde existen “colonias” de tortugas distribuidas a lo largo del paisaje. Analizaron si el tipo de uso de suelo, la calidad de hábitat y el tamaño poblacional eran factores que afectan la variación genética. Sin embargo, no encontraron ninguna relación significativa.

En hábitats acuáticos y semiacuáticos no se encontró asociación entre la diversidad genética de *Emydoidea blandingii* (semiacuática), *Chrysemys picta* (acuática) y *Chelydra serpentina* (acuática) con la variable ambiental de interés, el cambio en la temperatura ambiental (Reid & Peery 2014). Sin embargo, identificaron que la densidad de los caminos y la intensidad de uso de suelo sí afecta la diversidad genética y la proporción de sexos de esta especie. Estas diferencias pueden estar asociadas con los hábitos semiacuáticos de la especie y a los tamaños poblacionales pequeños.

Trabajos recientes con metodologías más actualizadas para determinar la asociación entre paisaje y genética encontraron una gran diversidad de variables

ambientales de interés. Reid *et al.* (2017) encontraron que las variables que explican la estructura genética en *Chrysemys picta* son la distancia, la pendiente, la presencia de humedales y de pastos, en *Chelydra serpentina* fueron la distancia y el agua mientras que para *Emydoidea blandingii* resaltan las tierras de cultivo combinadas con la distancia. En cuanto a *Mesoclemmys dabli* el tipo de cobertura vegetal fue el factor determinante (Gallego-García *et al.*, 2019). La distancia al centro urbano más cercano y el coeficiente de variación del caudal del río se asocian con la conectividad en *Podocnemis erythrocephala*, para *Podocnemis sextuberculata* fueron la productividad del río y la distancia a la desembocadura (dos Anjos *et al.*, 2019), mientras que finalmente para *Glyptemys insculpta* fue el aislamiento por cuenca (Bouchard *et al.*, 2019). Considerando los patrones que encontraron en estos trabajos, vemos la riqueza de características bióticas y abióticas que desempeñan un papel esencial en el flujo y la estructura genética en las poblaciones de tortugas, más allá de la distancia geográfica.

DISCUSIÓN

Con nuestra revisión mostramos que, en términos de la investigación sobre genética del paisaje, las tortugas de América del Norte son las que han recibido la mayor atención hasta la fecha (18 trabajos o 69%). Hay varias razones para este resultado: de las 341 tortugas dulceacuícolas y terrestres reconocidas actualmente, EUA encabeza la lista de los 25 países con mayor riqueza, con 62 especies, seguido de México con 49. En contraste, en esta lista se encuentran varios países de Centro y Sudamérica, Asia y África, los cuales, sin embargo, cuentan con pocas o nulas investigaciones (TTWG, 2017). También podemos considerar el hecho de que un alto porcentaje de las tortugas continentales presentan problemas críticos de conservación y las que habitan en Norteamérica no son excepción, esto sumado a que países como EUA y Canadá cuentan con una alta disponibilidad de recursos económicos para la investigación.

Cabe resaltar que encontramos pocos trabajos que abordaran preguntas de genética del paisaje, sólo 26 (11%) de 200 trabajos obtenidos en la búsqueda general, es decir, aquellos que como mínimo correlacionaran la distancia geográfica con la distribución

de la variación y estructura genética. Estos trabajos se realizaron apenas con el 5.8% de las especies vivientes y están concentrados en cinco de las 12 familias de tortugas continentales. En sentido estricto, únicamente nueve trabajos (34%) llevaron a cabo una evaluación de genética del paisaje, desde el análisis de la diversidad y estructura genética hasta su correlación con factores del paisaje (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013). Las preguntas que más se abordan son sobre el flujo y estructura genética de las poblaciones, siendo incipientes los trabajos que estudian aspectos de adaptación local.

Aunque la genética del paisaje es un área relativamente reciente, los métodos y formas de análisis que emplea han evolucionado rápidamente. En los primeros trabajos, las hipótesis planteadas apenas sugieren la asociación entre los procesos genéticos y el paisaje; mientras que en años más recientes se formulan hipótesis complejas, *a priori*, que posteriormente se ponen a prueba con diversos métodos. Sin embargo, esta evolución no se aprecia del todo en los estudios de genética del paisaje con tortugas de nuestra revisión. La mayoría de los trabajos usaron pruebas de Mantel y Mantel parcial, método que ha sido criticado si se utiliza como la base de las conclusiones de genética del paisaje (Guillot & Rousset, 2013). Los trabajos más recientes sí emplean otros métodos, como modelos lineales generalizados (GLM), modelos de efectos mixtos (MLPE), modelado de disimilitud generalizada (GDM) y simulaciones en R.

Durante los primeros años los trabajos revisados utilizaron *loci* de microsatélites como marcador, aunque ya en los últimos se analizan SNP's, los cuales permiten detectar estructura poblacional a un nivel y escalas más finas, además de ser una herramienta clave para estudios sobre selección natural y adaptación local. En general, la distancia geográfica es la variable más analizada, seguida de la pendiente, montañas y hábitats fragmentados. Asimismo, los trabajos que usan como modelo tortugas estrictamente acuáticas evalúan en su mayoría variables del paisaje terrestre que rodea a este ecosistema; sólo un trabajo incorporó variables específicas del medio acuático (dos Anjos *et al.*, 2019). Ello puede deberse a la falta del desarrollo de herramientas metodológicas y analíticas para poder evaluar aspectos del paisaje en ambientes acuáticos. Riginos *et al.* (2013), Selkoe *et al.* (2016) y Davis *et al.* (2018) sugieren la necesidad de desarrollar méto-

dos analíticos específicos para los ambientes acuáticos que se adapten a sus características particulares. Mencionan, además, que será difícil que los métodos de genética del paisaje puedan transferirse a estos ambientes, debido a las limitaciones ejercidas por la estructura física ramificada de los ecosistemas fluviales, los cuales forman vías restringidas para la dispersión. El movimiento direccional del agua y la baja disponibilidad de datos espaciales continuos para estos cuerpos de agua son otra complicación para considerar.

Algunas de las variables que se han trabajado y tratado de cuantificar en los estudios de genética del paisaje de ambientes acuáticos, con diversos organismos, incluyen la influencia de los rasgos físicos y bióticos como hidrogeomorfología, flujo de corriente, gradientes de salinidad y temperatura, pendiente de ríos y su escala tributaria (Davis *et al.*, 2018). Hay que considerar, además, los hábitats dulceacuícolas y de desierto, donde las barreras geográficas y ambientales no son tan evidentes. En la revisión encontramos que varios trabajos incorporaron análisis a nivel individual, de parentesco y de división por cohortes de edad, con base en lo cual pudieron detectar cambios genéticos asociados al paisaje. Nosotros sugerimos además que deben contemplar información que combine la capacidad de dispersión de los individuos, el tamaño del área de distribución, la distancia geográfica y factores de historia de vida como longevidad y tiempo generacional, los que están estructurando a las poblaciones.

CONCLUSIONES

Para el caso de tortugas dulceacuícolas y terrestres, los cambios recientes del paisaje afectan el flujo génico a diferentes escalas, determinado mayormente por su capacidad de dispersión. Se muestra que sí puede detectarse la conectividad estructural y la conectividad funcional en estas especies, contrario a lo que se pensaba en organismos tan longevos. Landguth *et al.* (2010) cuantificaron el tiempo en el cual pueden detectarse barreras del paisaje y encontraron que va desde una sola generación cuando se usan análisis basados a nivel individual.

Con base en la compilación de información que realizamos, es evidente la necesidad de realizar tra-

bajos de genética del paisaje de tortugas terrestres y dulceacuícolas que saquen provecho de las nuevas tecnologías, métodos analíticos y enorme variedad de programas de software, para poder explorar hipótesis multivariadas a través de diferentes escalas espaciales y temporales, y que puedan ponerse a prueba con estadística robusta. Ello permitiría determinar la relación entre diversidad, estructuración y flujo génico y la capacidad de dispersión, tipo de habitat, escala geográfica y elementos del paisaje. Estudios de este tipo servirían, además, como modelo para otras especies con tiempos generacionales largos. Finalmente, es importante reconocer la urgencia por realizar estudios de genética del paisaje de tortugas terrestres y dulceacuícolas, que incluyan una mayor diversidad de especies, con base en los cuales puedan diseñarse esquemas adecuados de manejo y conservación de las numerosas especies en categorías de conservación.

LITERATURA CITADA

- Adriensen, F., J.P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulink & E. Matthyssen. 2003. The application of “least-cost” modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233-247.
- Balkenhol, N., S.A. Cushman, A. Storfer & L.P. Waits. 2016. Introduction to Landscape Genetics-Concepts, Methods, Applications. Pp. 1-8. En N. Balkenhol, S.A. Cushman, A. Storfer & L.P. Waits (Eds.). *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, USA.
- Balmer, O., C. Ciofi, D.A. Galbraith, I.R. Swingland, G.R. Zug & A. Caccone. 2011. Population genetic structure of Aldabra giant tortoises. *Journal of Heredity* 102:29-37.
- Bouchard, C., Tessier, N., & F.J. Lapointe. 2019. Watersheds influence the wood turtle's (*Glyptemys insculpta*) genetic structure. *Conservation Genetics* 20:653-664.
- Cortés-Rodríguez, X., G. Borja-Martínez & E. Vázquez-Domínguez. 2021. Striking habitat reduction, decreased genetic diversity, and imperiled conservation of natural populations of *Terrapene coahuila*. *Freshwater Biology* 66:842-858.

- Crida, A. & S. Manel. 2007. Wombsoft: a R package that implements the Wombling method to identify genetic boundary. *Molecular Ecology Notes* 7:588-591.
- Davis, C.D., C.W. Epps, R.L. Flitcroft & M.A. Banks. 2018. Refining and defining riverscape genetics: How rivers influence population genetic structure. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 5:e1269.
- Davy, C.M. & R.W. Murphy. 2014a. Conservation genetics of the endangered Spotted Turtle (*Clemmys guttata*) illustrate the risks of “bottleneck tests”. *Canadian Journal of Zoology* 92:149-162.
- Davy, C. M., P.H. Bernardo & R.W. Murphy. 2014b. A Bayesian approach to conservation genetics of Blanding’s turtle (*Emys blandingii*) in Ontario, Canada. *Conservation Genetics* 15:319-330.
- Davy, C.M. 2013. Conservation genetics of freshwater turtles. PhD Dissertation. University of Toronto. Toronto, Canadá.
- dos Anjos Oliveira, J., I.P. Farias, G.C. Costa & F.P. Werneck. 2019. Model-based riverscape genetics: disentangling the roles of local and connectivity factors in shaping spatial genetic patterns of two Amazonian turtles with different dispersal abilities. *Evolutionary Ecology* 33:273-298.
- Escalona, T., T.N. Engstrom, O.E. Hernandez, B.C. Bock, R.C. Vogt & N. Valenzuela. 2009. Population genetics of the endangered South American freshwater turtle, *Podocnemis unifilis*, inferred from microsatellite DNA data. *Conservation Genetics* 10:1683-1696.
- FitzSimmons, N.N. & K.M. Hart. 2007. Genetic studies of freshwater turtle and tortoises: a review of the past 70 years. *Chelonian Research Monographs* 4:15-46.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10:1500-1508.
- Frankham, R., J.D. Ballou & D.A. Briscoe. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fridgen, C., L. Finnegan, C. Reaume, J. Cepek, J. Trotter & P.J. Wilson. 2013. Conservation genetics of wood turtle (*Glyptemys insculpta*) populations in Ontario, Canada. *Herpetological Conservation and Biology* 8:351-358.
- Gallego-García, N., G. Forero-Medina, M. Vargas-Ramírez, S. Caballero & H.B. Shaffer. 2019. Landscape genomic signatures indicate reduced gene flow and forest-associated adaptive divergence in an endangered neotropical turtle. *Molecular Ecology* 28:2757-2771.
- Garrido-Garduño, T. & E. Vázquez-Domínguez. 2013. Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:1031-1054.
- Gibbs, J.P. 1993. Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland-associated animals. *Wetlands* 13:25-31.
- Gibbs, J.P. & W.G. Shriver. 2002. Estimating the effects of road mortality on turtle populations. *Conservation Biology* 16:1647-1652.
- Guillon, J.M., L. Guéry, V. Hulin & M. Girondot. 2012. A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contributions to Zoology* 81:147-158.
- Guillot, G., F. Mortier & A. Estoup. 2005. GENE-LAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5:708-701.
- Guillot, G. & F. Rousset. 2013. Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution* 4:336-344.
- Hagerty, B.E. & C.R. Tracy. 2010. Defining population structure for the Mojave Desert tortoise. *Conservation Genetics* 11:1795-1807.
- Hagerty, B.E., K.E. Nussear, T.C. Esque & C.R. Tracy. 2011. Making molehills out of mountains: landscape genetics of the Mojave Desert tortoise. *Landscape Ecology* 26:267-280.
- Hartl, D.L., & A.G. Clark. 2007. *Principles of Population Genetics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Hauswaldt, J.S. & T.C. Glenn. 2003. Microsatellite DNA loci from the Diamondback terrapin (*Malaclemys terrapin*). *Molecular Ecology Notes* 3:174-176.
- Hedrick P.W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59:1633-1638.
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of populations*, 2nd edition. Jones and Bartlett, Sudbury, Massachusetts, USA.

- Holderegger, R. & H. Wagner. 2006. A brief guide to landscape genetics. *Landscape Ecology* 21:793-796.
- Howes, B.J., J.W. Brown, H.L. Gibbs, T.B. Herman, S.W. Mockford, K.A. Prior & P.J. Weatherhead. 2009. Directional gene flow patterns in disjunct populations of the black ratsnake (*Pantheropsis obsoletus*) and the Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*). *Conservation Genetics* 10:407-417.
- Howeth, J.G., S.E. McGaugh & D.A. Hendrickson. 2008. Contrasting demographic and genetic estimates of dispersal in the endangered Coahuilan box turtle: a contemporary approach to conservation. *Molecular Ecology* 17:4209-4221.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>. [Consultado en febrero 2021]
- Jost, L. 2008. GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17:4015-4026.
- Kitada, S., R. Nakamichi & H. Kishino. 2017. The empirical Bayes estimators of fine-scale population structure in high gene flow species. *Molecular Ecology Resources* 17:1210-1222.
- Kimble, S.J., O.E. Jr Rhodes & R.N. Williams. 2014a. Relatedness and other fine scale population genetic analyses in the threatened eastern box turtle (*Terrapene c. carolina*) suggest unexpectedly high vagility with important conservation implications. *Conservation Genetics* 15:967-979.
- Kimble, S.J., O.E. Rhodes Jr, & R.N. Williams. 2014b. Unexpectedly low range wide population genetic structure of the imperiled eastern box turtle *Terrapene c. carolina*. *PloS One* 9:e92274.
- Landguth, E.L., S.A. Cushman, M.K. Schwartz, K.S. McKelvey, M. Murphy & G. Luikart. 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19:4179-4191.
- Latch, E.K., W.I. Boarman, A. Walde & R.C. Fleischer. 2011. Fine-scale analysis reveals cryptic landscape genetic structure in desert tortoises. *PLoS One* 6:e27794.
- Manel, S., M.K. Schwartz, G. Luikart & P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197.
- Manni, F., E. Guérard & E. Heyer. 2004. Geographic patterns of (Genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76:173-190.
- Mcgaugh, S.E., E.A. Alacs, S.V. Edwards, C.R. Feldman, A. Georges, J.W. Sites & N. Valenzuela. 2007. Pp. 8-12. En H.B. Shaffer, N.N. FitzSimmons & A. Rhodin. (Eds). From molecules to organisms: research applications of modern genetic tools for turtle biology and conservation. In *Advances in Turtle Genetics and Systematics. Proceedings of a Workshop on Genetics, Ethics, and Taxonomy of Freshwater Turtles and Tortoises*. Cambridge, Massachusetts, USA.
- McRae, B.H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551-1561.
- Mockford, S.W., T.B. Herman, M. Snyder & J.M. Wright 2007. Conservation genetics of Blanding's turtle and its application in the identification of evolutionarily significant units. *Conservation Genetics* 8:209-219.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70:3321-3323.
- Orenstein, R.I. 2012. *Turtles, tortoises and terrapins: a natural history*. Firefly Books. Richmond Hill, Ontario, Canada.
- Pearse, D.E., A.D. Arndt, N. Valenzuela, B.A. Miller, V. Cantarelli & J.W. Sites. 2006. Estimating population structure under nonequilibrium conditions in a conservation context: continent-wide population genetics of the giant Amazon River turtle, *Podocnemis expansa* (Chelonia; Podocnemididae). *Molecular Ecology* 15:985-1006.
- Perez, M., R. Leblois, B. Livoreil, R. Bour, J. Lambourdiere, S. Samadi, & M.C. Boisselier. 2012. Effects of landscape features and demographic history on the genetic structure of *Testudo marginata* populations in the southern Peloponnese and Sardinia. *Biological Journal of the Linnean Society* 105:591-606.
- Petre, C., W. Selman, B. Kreiser, S.H. Pearson & J.J. Wiebe. 2015. Population genetics of the diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin*, in Louisiana. *Conservation Genetics* 16:1243-1252.

- Reid, B.N. & M.Z. Peery. 2014. Land use patterns skew sex ratios, decrease genetic diversity and trump the effects of recent climate change in an endangered turtle. *Diversity and Distributions* 20:1425-1437.
- Reid, B.N., D.J. Mladenoff & M.Z. Peery. 2017. Genetic effects of landscape, habitat preference and demography on three co-occurring turtle species. *Molecular Ecology* 26:781-798.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group, Rhodin, A.G., J.B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H.B. Shaffer & P.P. van Dijk). 2017. Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status. *Chelonian Research Monographs* 7:1-292.
- Richter, S.C., J.A. Jackson, M. Hinderliter, D. Epperson, C.W. Theodorakis & S.M. Adams. 2011. Conservation genetics of the largest cluster of federally threatened gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*) colonies with implications for species management. *Herpetologica* 67: 406-419.
- Rico, Y. 2019. Landscape genetics of Mexican biodiversity: a review. *Acta Universitaria* 29: e1894.
- Riginos, C. & L. Liggins. 2013. Seascape genetics: populations, individuals, and genes marooned and adrift. *Geography Compass* 7:197-216.
- Sánchez-Ramírez, S., Y. Rico, K.H. Berry, T. Edwards, A.E. Karl, B.T. Henen & R.W. Murphy. 2018. Landscape limits gene flow and drives population structure in Agassiz's desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Scientific Reports* 8:1-17.
- Selkoe, K.A., C.C. Aloia, E.D. Crandall, M. Iacchei, L. Liggins, J.B. Puritz & R.J. Toonen. 2016. A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series* 554:1-19.
- Shah, V.B. & B.H. McRae. 2008. Circuitscape: a tool for landscape ecology. Pp. 62-66. En G. Varoquaux, T. Vaught & J. Millman (Eds.). *Proceedings of the 7th Python in Science Conference*. Pasadena, California, USA.
- Shoemaker, K.T. & J.P. Gibbs. 2013. Genetic connectivity among populations of the threatened Bog Turtle (*Glyptemys mublenbergii*) and the need for a regional approach to turtle conservation. *Copeia* 2013:324-331.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457-463.
- Stanford, C.B., J.B. Iverson, A.G. Rhodin, P.P. van Dijk, R.A. Mittermeier, G. Kuchling, K.H. Berry, A. Bertolero, K.A. Bjorndal, T.E.G. Blanck, K.A. Buhmann, R.L. Burke, J.D. Congdon, T. Diagne, T. Edwards, C.C. Eisemberg, J.R. Etnen, G. Forero-Medina, M. Frankel, U. Fritz, N. Gallego-García, A. Georges, J.W. Gibbons, S. Gong, E.V. Goode, H.T. Shi, H. Hoang, M.D. Hofmeyr, B.D. Horne, R. Hudson, J.O. Juvik, R.A. Kiester, P. Koval, M. Le, P.V. Lindeman, J.E. Lovich, L. Luiselli, T.E.M. McCormack, G.A. Meyer, V.P. Páez, K. Platt, S.G. Platt, P.C.H. Pritchard, H.R. Quinn, W.M. Roosenburg, J.A. Seminoff, H.B. Shaffer, R. Spencer, J.U. Van Dyke, R.C. Vogt & A.D. Walde. 2020. Turtles and tortoises are in trouble. *Current Biology* 30:R721-R735.
- Storfer, A., M.A. Murphy, J.S. Evans, C.S. Goldberg, S. Robinson, S.F. Spear, R. Dezzani, E. Delmelle, L. Vierling & L.P. Waits. 2007. Putting the landscape in landscape genetics. *Heredity* 98:129-142.
- van Dijk, P.P., B.I. Stuart & A.G. Rhodin. 2000. Asian Turtle Trade: Proceedings of a Workshop on Conservation and Trade of Freshwater Turtles and Tortoises in Asia. *Chelonian Research Monographs* 2:1-164.
- Wang, I.J., R.R. Glor & J.B. Losos. 2013. Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters* 16:175-182.

La Sociedad Herpetológica Mexicana, junto con la Revista Latinoamericana de Herpetología lanzaron una convocatoria en 2019 para la publicación de un libro sobre temas relevantes sobre la herpetofauna de México. De dicha convocatoria se financió la publicación de este volumen, por lo tanto, es importante reconocer el esfuerzo de la Sociedad Herpetológica Mexicana en fomentar la difusión y divulgación de la investigación en anfibios y reptiles de México y desde México.

La publicación de este libro responde a la necesidad de visibilizar la relevancia de la biología y conservación de las tortugas de México, el cual ha sido un grupo poco estudiado en el territorio nacional. Es por ello que es relevante compilar los esfuerzos de investigación que se hacen desde México sobre la biología y conservación de tortugas mexicanas.

México, 2024

