

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE *KINOSTERNON HERRERAI* STEJNEGER 1925 (TESTUDINES: KINOSTERNIDAE) EN EL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO

Gustavo AGUIRRE-LEÓN y Otto AQUINO-CRUZ

Instituto de Ecología, A.C. Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec No. 351, Congregación El Haya
91070, Xalapa, Veracruz, MÉXICO
aguirreg@ecologia.edu.mx

RESUMEN

La alimentación de *Kinosternon herreraei* fue estudiada de octubre de 1999 a septiembre de 2000 en el extremo sur de su distribución geográfica, en arroyos cercanos a la ciudad de Xalapa, Veracruz. Por medio de lavado estomacal se obtuvieron contenidos estomacales ($n=48$) de tortugas adultas capturadas de forma manual y en trampas con cebo. Los valores estacionales de frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y volumen en porcentaje de 21 categorías de alimento encontradas en los estómagos mostraron que *K. herreraei* consumió en orden de importancia crustáceos decápodos (*Procambarus* sp.), materia animal mixta, materia vegetal mixta, anuros adultos (*Eleutherodactylus* sp. *Rana* sp. y *Bufo marinus*), frutos de *Ficus* sp., larvas de odonatos y larvas de anuros. Estas tortugas son omnívoras, sin embargo tanto las hembras (92% vs. 52%) como los machos (85.7% vs. 52.4%) ingirieron categorías de alimento animal en mayor proporción que las categorías de alimento vegetal. *Kinosternon herreraei* presenta un patrón alimentario generalista a través de todas las estaciones del año, y una respuesta oportunista en el consumo de algunas categorías de alimento, como los huevos de anuros. Los valores de diversidad trófica de los dos sexos fueron variables entre estaciones del año (índice de diversidad de Herrera: 2.77 a 16.65 en hembras y 3.3 a 15.24 en machos), sin embargo, las hembras muestran especialización temporal en la dieta durante el verano y los machos durante la primavera y el invierno, cuando la diversidad trófica fue menor para cada sexo. La semejanza de la dieta entre hembras y machos (índice simplificado de Morisita) fue mayor en el verano y el invierno (0.67 y 0.66) y disminuyó en la primavera y el otoño (0.60 y 0.55), lo que sugiere que estacionalmente hay cierto grado de reparto de recursos entre machos y hembras de esta especie.

Palabras Clave: Carnivoría, diversidad trófica, Hábitos alimentarios, *Kinosternon herreraei*, Omnivoría, Similitud trófica.

ABSTRACT

The feeding habits of Herrera's mud turtle (*Kinosternon herreraei*) were studied from October 1999 through September 2000 in the southern limits of its range, in streams near Xalapa, Veracruz. Turtles were captured by hand and using baited traps, and stomach contents were flushed with water from 48 adults. Frequency of occurrence, numeric frequency, and volume percentage of 21 food items found by examination of stomach contents showed that this turtle primarily consumed decapod crustaceans (*Procambarus* sp.), animal material, plant material, adult anurans (*Eleutherodactylus* sp. *Rana* sp., and *Bufo marinus*), *Ficus* sp. fruits, dragonfly larvae, and anuran tadpoles. These turtles are omnivorous, but ingested a higher proportion of animal material than plant (females 92% vs. 52%; males 85.7% vs. 52.4%). *Kinosternon herreraei* is a generalist feeder throughout all seasons showing an opportunistic response in the exploitation of some food items such as anuran eggs. Trophic diversity of both sexes varied among seasons (Herrera's diversity index: 2.77 to 16.65 for females, and 3.3 to 15.24 for males), yet females showed some seasonal diet specialization during summer, and males during spring and winter, when trophic diversity values were lower for each sex. Diet similarity between males and females were measured using the simplified Morisita index was higher in summer and winter (0.67 and 0.66) compared to spring and fall (0.60 and 0.55), suggesting some seasonal resource partitioning takes place between males and females in this species.

Key Words: Carnivory, feeding habits, *Kinosternon herreraei*, omnivory, trophic diversity, trophic similarity.

INTRODUCCIÓN

La tortuga *Kinosternon herrerae* es una especie endémica a México que habita en corrientes perennes e intermitentes y otros cuerpos de agua, desde el nivel del mar hasta los 1200 m de altitud en los estados de Tamaulipas, Veracruz, San Luis Potosí, Hidalgo y Puebla (Berry & Iverson 1980). Recientemente fue encontrada en el Estado de México (Mata-Silva *et al.* 2002) a una altitud de 1520 m. En la vertiente del Golfo de México esta especie es el único componente de la fauna de tortugas a altitudes mayores de 1000 m.

Los estudios sobre la ecología trófica de tortugas dulceacuícolas neotropicales se han incrementado paulatinamente durante las dos últimas décadas, y algunas investigaciones han demostrado que los hábitos alimentarios entre poblaciones de la misma especie varían en relación con la presencia de otras especies de tortugas, la calidad del hábitat y la disponibilidad de los recursos alimentarios (Moll 1976, Toft 1985, Fachín-Terán *et al.* 1994, Fachín-Terán *et al.* 1995, Pérez-Emán & Paolillo 1997). Sólo para algunas especies del género *Kinosternon* del trópico mexicano se ha generado información sobre algunos de estos aspectos (Iverson 1986, 1989, Vogt & Guzmán-Guzmán 1988, Moll 1990, Berry & Iverson 1997). En particular, la ecología de *K. herrerae* ha sido escasamente documentada (Berry & Iverson 1980, Smith & Smith 1979, Iverson 1992, Ernst *et al.* 2000) y hay muy poca información sobre sus hábitos alimentarios. A partir de una muestra reducida de contenidos estomacales y fecales de *K. herrerae* del sur de Tamaulipas, Carr & Mast (1988) determinaron que los componentes primarios de su dieta fueron frutos de *Ficus*, coleópteros y otros insectos. Sin embargo, con base en las características morfológicas de esta tortuga, como la megacefalia y mandíbulas robustas, Bramble *et al.* (1984) sugirieron que *K. herrerae* puede ser un depredador especializado en consumir presas de consistencia dura.

Este estudio contribuye al conocimiento de la ecología de las tortugas dulceacuícolas neotropicales y aporta información cualitativa y cuantitativa sobre la dieta de una población de *K. herrerae* en el centro del estado de Veracruz, cerca del límite de su distribución altitudinal y del límite sur de su distribución geográfica. Los objetivos del estudio fueron cuantificar, en un contexto estacional, la composición de la dieta, describir la variación temporal de los hábitos alimentarios, evaluar la semejanza de la dieta entre sexos y determinar si estas tortugas son generalistas o especialistas en relación con sus hábitos alimentarios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Area de estudio. El área de estudio está ubicada aproximadamente a 7 km al sureste de la Ciudad de Xalapa (Municipio de Xalapa, Veracruz) entre 1020 y 1150 m de altitud. El estudio se realizó en dos arroyos (19°31'25" N, 96°52'49" O; 19°30'45" N, 96°50'51" O) de la cuenca del Río Jamapa, alimentados por manantiales y escurrimiento pluvial, con corriente de velocidad variable, perenne o intermitente; ambos arroyos tienen aproximadamente 2 km de longitud desde su nacimiento hasta donde se unen con arroyos de mayor cauce, y miden entre 1.5 y 3 m de ancho y entre 0.3 y 1 m de profundidad. El fondo de los arroyos es arenoso-lodoso, con segmentos pedregosos en la mayoría de los

desniveles a lo largo del cauce, y las orillas son arcillosas. Gran parte de las orillas y paredes de los arroyos están cubiertas por *Berula erecta* y *Eichhornia crassipes* está presente ocasionalmente como parte de la vegetación flotante. Los dos arroyos en los que se capturaron individuos de *K. herrerae* cruzan el mismo tipo de ambiente de cafetal mixto de *Coffea arabica* con estrato arbóreo, (*Inga*, *Tabebuia*, *Ficus*, *Enterolobium*), arbustivo (*Ardisia*, *Eupatorium*, *Acacia*, *Mimosa*, *Ricinus*) y herbáceo (*Bidens*, *Cirsium*, *Lantana*, *Panicum*, *Taraxacum*), y con frutales cultivados dispersos (*Citrus sinensis*, *Persea americana*, *Musa sapientum*).

El clima es semicálido-húmedo con temperatura media anual entre 18° y 22°C, temperatura máxima extrema entre 27° y 31°C, temperatura mínima extrema entre 10° y 14 °C, precipitación anual entre 1500 y 2000 mm, con lluvias concentradas en el verano y la menor precipitación en la primavera (Soto & García 1989, Soto & Gómez 1990).

Captura de tortugas y obtención de contenidos estomacales. Las tortugas fueron capturadas en los arroyos a intervalos de dos semanas durante dos días consecutivos entre octubre de 1999 y septiembre de 2000. La captura se hizo entre las 0900 y las 1900 hrs con trampas de malla de alambre (0.90 x 0.35 x 0.35 m), con doble entrada de embudo y cebadas con sardina enlatada (Iverson 1979). La carnada se colocó en contenedores perforados para evitar que fuera ingerida. Las trampas fueron colocadas a una distancia de 20-50 m entre si y fueron cambiadas de lugar a intervalos de 2-3 horas, para cubrir todos los ambientes de los arroyos. Algunas tortugas se capturaron manualmente al ser observadas en actividad en los arroyos.

Los contenidos de los estómagos se obtuvieron por el método de lavado estomacal con agua (Legler 1977), dentro de los 30 a 60 minutos posteriores a la captura de las tortugas, y se conservaron individualmente en alcohol etílico al 70%. El proceso de lavado se prolongó hasta que se consideró que no se obtendría más alimento de cada estómago. Antes de liberar a las tortugas en el mismo sitio de captura se les midió la longitud de caparazón en línea recta (a 0.1 mm), se pesaron (a 1 g), se marcaron con cortes pequeños en los escudos marginales del caparazón (Cagle 1939) y el sexo se determinó por diferencias en características sexuales secundarias basadas en la morfología externa (Smith & Smith 1979, Ernst & Barbour 1989).

Análisis de la dieta. Los contenidos estomacales se separaron y se examinaron con un microscopio binocular, se cuantificaron e identificaron al nivel de orden, familia, y género cuando fue posible. En la categoría de materia animal mixta se agruparon restos de tejido animal (fragmentos de tejido conectivo, huesos, vísceras y cartílagos) y en la categoría materia vegetal mixta se agruparon fragmentos de hojas, semillas, tallos y raíces que por su estado de digestión no fue posible identificar con certeza. Las categorías de alimento se reconocieron por comparación con ejemplares del área de estudio previamente identificados. Para el análisis numérico de los hábitos alimentarios se agruparon los datos provenientes de los dos arroyos muestreados y se compararon entre sexos en relación con las estaciones del año y un ciclo anual, determinando: (1) frecuencia de ocurrencia (el porcentaje del número total de estómagos en que ocurre cada categoría de alimento); (2) frecuencia numérica (el porcentaje de cada categoría de alimento en relación con el número total de categorías presentes); (3) volumen porcentual (el volumen de cada categoría de

alimento en relación con el volumen de todas las categorías presentes) medido por desplazamiento en agua (a 1 mm³) (Hyslop 1980, Marrero 1994). Arena, piedras, y restos de materiales en apariencia sintéticos se agruparon en la categoría misceláneos. Esta categoría se incluyó en el análisis de la composición de la dieta para evaluar su aportación cuantitativa y volumétrica, pero se excluyó del cálculo de la diversidad y variación temporal de la dieta y semejanza trófica entre sexos, ya que se consideró como de ingestión accidental y por sus características no fue objeto de estos análisis.

La semejanza entre la dieta de hembras y machos se midió con el índice simplificado de Morisita (Krebs 1989):

$$I_M = \frac{2\sum p_{ij}p_{ik}}{\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2}$$

en donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones de la categoría de alimento i en el grupo j (hembras) y k (machos) respectivamente, con base en los valores de frecuencia de ocurrencia y de frecuencia numérica. Este índice adquiere valores de 0 (ausencia de semejanza) hasta 1 (semejanza total).

Para determinar si las tortugas fueron generalistas o especialistas en relación con sus hábitos alimentarios se usó el índice de diversidad trófica de Herrera (1976):

$$D = - \sum \ln p_i$$

en donde p_i es la frecuencia de ocurrencia de cada categoría en el total de muestras (estómagos), referida a la unidad. Este índice mide la diversidad de la dieta con base en información de presencia/ausencia de las categorías de alimento y proporciona información sobre la riqueza específica y sobre el grado de heterogeneidad intermuestral en el consumo (Herrera 1976). El índice D adquiere una amplia gama de valores, independientemente del tamaño de muestra; se reduce cuando la apropiación de los recursos es idéntica entre los individuos muestreados o si la riqueza específica sólo presenta variaciones menores, y aumenta si las preferencias tróficas individuales son muy diferentes o si los organismos son generalistas, por lo que expresa la amplitud del nicho trófico (Herrera 1976, Correia 2002).

Análisis de datos. Para probar diferencias entre el tamaño corporal y el peso de machos y hembras se empleó la prueba t de Student. La distribución de los datos de composición de la dieta no se ajustaron a los supuestos de normalidad por lo que se emplearon pruebas no paramétricas. Para probar diferencias en la proporción total (anual) de alimento animal vs. alimento vegetal consumido por cada sexo, se empleó la prueba de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov. Las muestras se agruparon en estaciones del año de acuerdo con la fecha en que fueron obtenidas. Para probar diferencias en la frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y volumen porcentual de los componentes de la dieta de machos y de hembras entre las estaciones del año se empleó el análisis de varianza de una clasificación por rangos de Kruskal-Wallis, y la prueba de Mann-Whitney se usó para probar diferencias entre sexos. Los análisis se hicieron con el programa STATISTICA 6.0. (StatSoft Inc. 2003) con $P \leq 0.05$.

RESULTADOS

Se obtuvieron contenidos estomacales en 46 de 58 tortugas a las que se les practicó el lavado. Estacionalmente, se obtuvieron contenidos de 11 individuos en primavera (6 hembras, 5 machos), 8 en verano (5 hembras, 3 machos), 15 en otoño (7 hembras, 8 machos) y 12 en invierno (7 hembras, 5 machos). La longitud de caparazón promedio (± 1 D.E) y el peso promedio de las hembras ($n=25$) fueron 122.9 ± 14.7 mm (intervalo 88.7.0-140.0) y 264.6 ± 77.3 g (intervalo 114.0 - 445.0) respectivamente, y los de los machos ($n=21$) fueron 130.3 ± 19.3 mm (intervalo 90.7 - 157.0) y 350.1 ± 140.6 g (intervalo 100.0-620.0) respectivamente. La diferencia en el tamaño corporal entre hembras y machos no fue significativa ($t=1.45$, $gl=44$, $P=0.15$), pero sí la diferencia en peso ($t=2.52$, $gl=44$, $P=0.02$). De acuerdo con el grado de desarrollo de caracteres sexuales secundarios asociados con el tamaño corporal en esta especie (Smith & Smith 1979, Berry & Iverson 1980), estos individuos fueron adultos. No se capturaron individuos jóvenes. Los estómagos de 12 individuos adultos (7 machos, 5 hembras) capturados en las 4 estaciones estuvieron vacíos o solamente contuvieron trazas de alimento y esta información no se incluyó en los análisis.

Composición de la dieta. Se determinaron 21 categorías de alimento a partir de los contenidos recuperados de los estómagos de las tortugas. Con base en la frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y volumen porcentual de estas 21 categorías y en su aparición estacional en los contenidos estomacales (Cuadros 1 a 3), *K. herrerae* consumió principalmente el crustáceo *Procambarus* sp., materia animal mixta, materia vegetal mixta, anuros adultos (*Eleutherodactylus* sp., *Rana* sp. y *Bufo marinus*) y frutos de *Ficus* sp., larvas de odonatos y larvas de anuros. Los huevos de anuros, aunque con baja frecuencia numérica y de ocurrencia a lo largo de las estaciones, ocuparon un volumen porcentual alto entre las presas consumidas por los machos en el otoño. Las 11 categorías de alimento restantes estuvieron representadas por valores bajos de frecuencia de ocurrencia, frecuencia numérica y volumen porcentual en algunas estaciones del año, tanto en machos como en hembras, e incluyeron moluscos gasterópodos, isópodos, diplópodos, insectos y peces. La categoría misceláneos tuvo valores medios de frecuencia de ocurrencia durante el otoño y el invierno en el caso de las hembras, y durante la primavera y el verano en el caso de los machos, pero valores bajos de frecuencia numérica y de representación volumétrica para los dos sexos.

Las tortugas de la población estudiada fueron omnívoras con un grado alto de carnivoría. En términos de frecuencia de ocurrencia anual, las categorías de alimento animal fueron ingeridas en mayor proporción que las categorías de alimento vegetal por individuos de los dos sexos (Cuadro 4), y la diferencia fue significativa para las hembras (92% vs. 52%, Kolmogorov-Smirnov, $D=0.42$, $P=0.03$) pero no para los machos (85.7% vs. 52.4%, $D=0.35$, $P=0.18$). Esta tendencia a la carnivoría se expresó también en el porcentaje anual de estómagos que contuvieron alimento animal y/o vegetal, el cual fue mayor en los dos sexos (animal+vegetal: hembras 48%, machos 42.5%; animal: hembras 44%, machos 42.9%) en comparación con el porcentaje de estómagos que contuvieron exclusivamente categorías de alimento vegetal (hembras 4%, machos 9.5%). Tomando como medida de la carnivoría

los porcentajes de la frecuencia de ocurrencia, de frecuencia numérica y de volumen de las categorías de alimento animal consumidas por los dos sexos de manera estacional, es aparente una tendencia a consumir porcentajes altos de materia animal a lo largo del año, con excepción del valor de frecuencia de ocurrencia de los machos en la primavera (Fig. 1).

Cuadro 1

Composición estacional de la dieta de *Kinosternon herrerae*. Frecuencia de ocurrencia (%) de categorías de alimento en hembras (H) y machos (M) (n.i.= no identificado).

Categoría de alimento	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Plantas								
Moraceae: <i>Ficus</i> sp. (frutos)		33.3	50.0					50.0
Materia vegetal mixta (n.i.)	25.0	33.3	50.0	33.3	75.0	50.0	42.9	100.0
Gasterópodos								
Opisthobranchia							14.3	
Pulmonata							14.3	
Crustáceos								
Isopoda					12.5			
Decapoda: <i>Procambarus</i> sp.	87.5	100	50.0	66.7	37.5	30.0	57.1	100.0
Milípedos								
Diplopoda					25.0			
Insectos								
Ephemeroptera (ninfas)	12.5				25.0	10.0		
Ephemeroptera (adultos)						10.0		
Odonata (larvas)	12.5				87.5		14.3	
Orthoptera	12.5							
Hemiptera					25.0			
Coleoptera				16.7				
Dytiscidae					12.5	20.0	14.3	50.0
Trichoptera (larvas)				16.7	12.5			
Peces								
Poeciliidae	12.5				25.0			
Anfibios								
Anura (huevos)						10.0		
Anura (larvas)					25.0	20.0		50.0
Anura (adulto)	12.5	33.3			25.0	20.0	14.3	50.0
Materia animal mixta (n.i.)	12.5		50.0	33.3	50.0	20.0	42.9	50.0
Misceláneos		33.3		50.0	37.5	10.0	28.6	

Variación y semejanza estacional de la dieta entre sexos. Los valores de las frecuencias de ocurrencia y numérica y volumen porcentual de cada categoría de alimento por sexo (Cuadros 1 a 3), no difirieron entre estaciones del año (Kruskal-Wallis, $P>0.05$). Estos valores tampoco difirieron en la comparación entre sexos por estación, siendo la diferencia marginalmente no significativa para los valores de frecuencia de ocurrencia sólo en el otoño (Mann-Whitney, $U=133.0$, $P=0.057$).

La semejanza de la dieta de hembras y machos calculada con el índice simplificado de Morisita aumentó en el verano y el invierno y disminuyó en la primavera y el otoño (Cuadro 5). En comparación con los machos, las hembras consumieron 50% más categorías de presa en la primavera y 69% más en el otoño. En contraste, los machos consumieron en

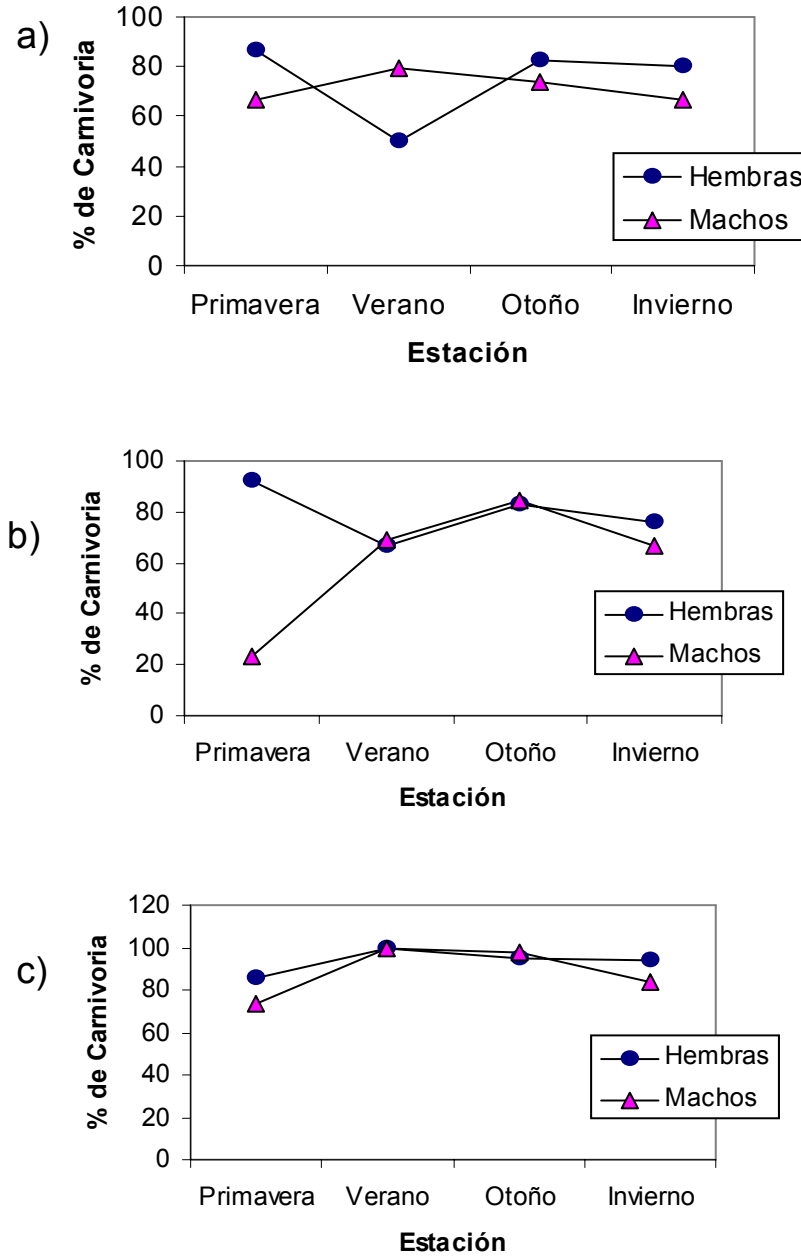


Figura 1

Porcentaje estacional de carnivoría en la dieta de *Kinosternon herrerae* calculado a partir de a) frecuencia de ocurrencia, b) frecuencia numérica y c) volumen porcentual de las categorías de alimento animal.

el verano sólo 20% más categorías de presa que las hembras, y en el invierno las hembras consumieron sólo 12.5% más categorías de presa que lo machos. Cuatro categorías de alimento fueron consumidas por machos y hembras de *K. herrerae* durante todas o la mayoría de las estaciones del año: el decápodo *Procambarus* sp. y la materia vegetal mixta aparecieron en los contenidos estomacales de los dos sexos en las 4 estaciones, mientras que los anuros adultos y la materia animal mixta aparecieron en 3 estaciones.

Cuadro 2

Composición estacional de la dieta de *Kinosternon herrerae*. Frecuencia numérica (%) de categorías de alimento en hembras (H) y machos (M) (n.i.= no identificado).

Categoría de alimento	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Plantas								
Moraceae: <i>Ficus</i> sp.(frutos)		64.7	16.7					11.1
Materia vegetal mixta (n.i.)	7.4	5.9	16.7	12.5	6.0	12.8	14.3	22.2
Gasterópodos								
Opisthobranchia							14.3	
Pulmonata							4.8	
Crustáceos								
Isopoda					2.0			
Decapoda: <i>Procambarus</i> sp.	48.1	17.6	16.7	31.25	3.0	7.7	23.8	22.2
Millípedos								
Diplopoda					3.0			
Insectos								
Ephemeroptera (ninfas)	7.4				2.0	7.7		
Ephemeroptera (adultos)						2.6		
Odonata (larvas)	7.4				43.0		4.8	
Orthoptera	3.7							
Hemiptera					3.0			
Coleoptera				12.5				
Dytiscidae					3.0	7.7	4.8	11.1
Trichoptera (larvas)				6.3	2.0			
Peces								
Poecilidae	11.1				2.0			
Anfibios								
Anura (huevos)						23.1		
Anura (larvas)					14.0	15.4		11.1
Anura (adulto)	7.4	5.9			2.0	15.4	4.8	11.1
Materia animal mixta (n.i.)	7.4		50.0	18.8	4.0	5.1	19.0	11.1
Misceláneos		5.95		18.8	11.0	2.6	9.5	

Variación estacional de la diversidad trófica. La variación estacional de la diversidad trófica calculada con el índice de Herrera fue diferente según el sexo (Cuadro 6). En las hembras, el valor menor correspondió al verano (2.77), mientras que en el resto de las estaciones tuvieron valores más altos y similares (11.98 a 16.65). En los machos los valores menores de diversidad trófica ocurrieron en primavera (3.30), invierno (3.47) y verano (6.19) y el mayor en el otoño (15.24). Los valores de diversidad trófica fueron similares entre machos y hembras sólo en el otoño. Para todo el ciclo anual, la diversidad trófica fue mayor en las hembras (38.27) que en los machos (27.30).

Cuadro 3

Composición estacional de la dieta de *Kinosternon herrerae*. Volumen (%) de categorías de alimento de hembras (H) y machos (M). El asterisco denota un volumen < 0.1 % (n.i.= no identificado).

Categoría de alimento	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Plantas								
Moraceae: <i>Ficus</i> sp.(frutos)		24.4	*					8.3
Materia vegetal mixta (n.i.)	7.2	1.2	*	*	5.5	0.6	6.5	8.3
Gasterópodos								
Opisthobranchia							16.1	
Pulmonata							*	
Crustáceos								
Isopoda					1.8			
Decapoda: <i>Procambarus</i> sp.	65.2	24.4	62.5	80.0	9.1	1.9	54.8	54.2
Milípedos								
Diplopoda					1.8			
Insectos								
Ephemeroptera (ninfas)					*			
Ephemeroptera (adultos)	0.4					0.3		
Odonata (larvas)	7.2				38.2	0.6	3.2	
Orthoptera	1.4							
Hemiptera					5.5			
Coleoptera				20.0				
Dytiscidae					*	0.6	3.2	*
Trichoptera (larvas)					*	*		
Peces								
Poeciliidae	2.2				10.9			
Anfibios								
Anura (huevos)						88.5		
Anura (larvas)					9.1	6.2		20.8
Anura (adulto)	9.1	48.8			*		*	*
Materia animal mixta (n.i.)	7.2		37.5	*	18.2	*	16.1	8.3
Misceláneos		1.2		*	*	1.2	0	

DISCUSIÓN

La mayor representación temporal de componentes de origen animal en comparación con los de origen vegetal en la dieta de machos y hembras de *K. herrerae* indica que esta tortuga es omnívora y primariamente carnívora. En ausencia de información sobre la alimentación de esta tortuga, Bramble *et al.* (1984) propusieron que el gran desarrollo de la musculatura craneal y el gran tamaño de la cabeza de esta tortuga le permite consumir presas animales duras, la alta representación de crustáceos (*Procambarus* sp.) en la dieta de *K. herrerae* confirma esta interpretación. Por su parte, con base en una muestra reducida de contenidos estomacales y fecales, Carr & Mast (1988) determinaron que durante el verano los frutos de *Ficus* sp. fueron un componente mayor de la dieta de *K. herrerae* en una población del sur de Tamaulipas y sugirieron que el desarrollo mandibular de esta especie está asociado con la capacidad de consumir principalmente frutos grandes y duros.

Cuadro 4

Frecuencia de ocurrencia anual (%) de categorías de alimento en hembras (H) (n=25) y machos (M) (n=21) de *Kinosternon herrerae*, expresada como el porcentaje del número total de estómagos que contuvieron materia vegetal o animal, en total y por cada categoría de alimento.

Categoría de alimento	Frecuencia de ocurrencia	
	H	M
VEGETAL (total)	52.0	52.4
Moraceae: <i>Ficus</i> sp.(frutos)	4.0	9.5
Materia vegetal mixta	48.0	47.6
ANIMAL (total)	92.0	85.7
Gastropoda (Opisthobranchia)	4.0	-
Gastropoda (Pulmonata)	4.0	-
Isopoda	4.0	-
Decapoda: <i>Procambarus</i> sp.	60.0	57.1
Diplopoda	8.8	-
Ephemeroptera (ninfas)	12.0	4.8
Ephemeroptera (adultos)	-	4.8
Odonata (larvas)	36.0	-
Orthoptera	4.0	-
Hemiptera	8.0	-
Coleoptera	-	4.8
Dytiscidae	8.0	14.3
Trichoptera (larvas)	4.0	4.8
Poecilidae	12.0	-
Anura (huevos)	-	4.8
Anura (larvas)	8.0	14.3
Anura (adulto)	16.0	19.0
Materia animal mixta	36	23.8

Cuadro 5

Valores de semejanza estacional (índice simplificado de Morisita) entre la dieta de hembras y machos de *Kinosternon herrerae*, en términos de frecuencia de ocurrencia (FO) y frecuencia numérica (FN) de las categorías de alimento.

Estación	FO	FN
Primavera	0.60	0.26
Verano	0.67	0.60
Otoño	0.55	0.24
Invierno	0.66	0.75

A lo largo del año, esta especie consume principalmente invertebrados medianos y grandes, así como huevos, larvas y adultos de anfibios. La materia vegetal consumida estuvo representada por fragmentos de tallos, hojas, y frutos de *Ficus* sp. y sus valores numéricos fueron en general bajos y medios en algunas estaciones, pero principalmente bajos volumétricamente. Nuestras observaciones indican que esta tortuga es de hábitos

diurnos y probablemente en parte crepusculares y que pasa poco tiempo en asoleo, una característica conductual de las tortugas carnívoras en comparación con las herbívoras, asociada con una diferente digestibilidad relativa entre materia animal y vegetal (Jackson 1996). En poblaciones de tortugas omnívoras, un alto grado de carnivoría puede estar relacionado positivamente con la tasa de crecimiento corporal, el tamaño corporal y el potencial reproductor (Gibbons 1967, Gibbons & Tinkle 1969, Mac Culloch & Secoy 1983, Lindeman 1996, Rowe & Parsons 2000).

Cuadro 6

Diversidad trófica (D = índice de Herrera) estacional de hembras y machos de *Kinosternon herrerae* (N = número de estómagos examinados, n = número de categorías tróficas).

	hembras			machos		
	N	n	D	N	n	D
Primavera	6	8	14.0	5	4	3.30
Verano	5	4	2.77	3	5	6.19
Otoño	7	13	16.65	8	9	15.24
Invierno	7	8	11.98	5	7	3.47

Los valores bajos de frecuencia numérica de las dos categorías de alimento vegetal en la dieta de *K. herrerae* sugieren que por lo general éstas son ingeridas accidentalmente, aunque en algunos casos se puede inferir que hubo ingestión intencional, como los frutos de *Ficus*, cuando al madurar y caer en los arroyos son un recurso alimentario accesible para las tortugas. Sin embargo, en el análisis de dietas de quelonios omnívoros no siempre es evidente si la materia vegetal es ingerida intencional o accidentalmente junto con las presas animales (Lindeman 1996, Rowe & Parsons 2000). La mayoría de las especies de *Kinosternon* son omnívoras y de hábitos alimentarios oportunistas (Mahmoud 1968, Hulse 1974, Berry *et al.* 1997). Algunas especies son más herbívoras, como *K. oaxacae* (Iverson 1986), pero otras son más carnívoras, como *K. alamosae* (Iverson 1989), *K. creaseri* (Lee 1996), *K. chimalhuaca* (Berry *et al.* 1997), *K. dunii* (Ernst & Barbour 1989), *K. hirtipes* (Ernst & Barbour 1989), *K. flavescens* (Punzo 1974, Iverson 1989), *K. leucostomum* (Villa 1973, Moll 1990) y *K. sonoriense* (Hulse 1974, Ligon & Stone 2003).

Los valores estacionales bajos y medios de semejanza de dieta entre sexos y la variación en el valor estacional de diversidad trófica en cada sexo sugieren que estacionalmente hay cierto grado de reparto de recursos entre machos y hembras de *K. herrerae*, tanto en las categorías de alimento animal como en las de alimento vegetal. La dieta de machos y hembras fue menos semejante en el otoño (en términos de frecuencia de ocurrencia y de frecuencia numérica), coincidiendo con los valores máximos de diversidad trófica para los dos sexos en esa estación. Aunque la disponibilidad de las categorías de alimento no fue evaluada en este estudio, el otoño parece ser de gran abundancia de recursos, en particular de invertebrados acuáticos y de anfibios y las tortugas los explotarían de manera oportunista. A pesar de la baja semejanza de la dieta entre sexos en algunas estaciones, no se encontraron diferencias significativas en la frecuencia y el volumen entre estaciones de las categorías de alimento por sexo. El tamaño corporal de machos y hembras de *K. herrerae* es similar, lo que puede explicar, en parte, que la

competencia intrasexual por el alimento sea reducida en esta especie. En emydidos, por ejemplo, se ha demostrado que las diferencias de dieta entre sexos son facilitadas por un marcado dimorfismo sexual en el tamaño corporal, aunque estas diferencias también pueden corresponder a una compleja combinación de factores que determinan el uso del hábitat en cada sexo (Lindeman 2003). Un análisis taxonómico más fino (determinando géneros y/o especies) de los invertebrados que consume *K. herrerae*, es necesario para detectar este tipo de diferencias entre sexos y entre jóvenes y adultos.

Kinosternon herrerae es de hábitos alimentarios generalistas ya que los valores de diversidad trófica de machos y hembras fueron variables entre estaciones del año. Sin embargo, las hembras muestran temporalmente especialización en la dieta durante el verano y los machos durante la primavera y el invierno, cuando la diversidad trófica fue menor para cada sexo. En este sentido, esta tortuga muestra hábitos alimentarios similares a los de otros kinosternidos de hábitos carnívoros oportunistas que cambian a una alimentación omnívora en corrientes con fauna béntica de abundancia variable (Hulse 1974, Punzo 1974).

La naturaleza de las categorías de alimento ingeridas por *K. herrerae* indica que se alimenta bajo el agua y en la superficie de las corrientes y que ocasionalmente consume presas terrestres. Los invertebrados que consumen viven en el fondo de las corrientes (como *Procambarus* sp.) o están asociados con vegetación sumergida (como las larvas de odonatos) lo que indica que estas tortugas tienen un comportamiento de forrajeo principalmente bentónico, y la presencia en la dieta de frutos y partes de plantas indica también un forrajeo de superficie, aunque probablemente más limitado. Cuando los alimentos tienen una distribución heterogénea o están restringidos, estas tortugas pueden optar por una dieta mixta, en lugar de invertir más tiempo en forrajear uno o pocos tipos de alimento. Una dieta mixta probablemente signifique que la digestión es menos eficiente porque se requiere una microflora variada (Bjorndal 1991), pero a la vez implica que se requiere menos energía en buscar el alimento, lo que posibilita tener un ingesta mayor.

Las especies de anfibios consumidas por *K. herrerae* se refugian en las corrientes en las que habita esta tortuga y ahí pueden ser depredadas, aunque también pudimos constatar que consume carroña, en particular de *B. marinus*. Otras tortugas del género *Kinosternon* son capaces de consumir vertebrados, incluyendo larvas y adultos de anfibios, serpientes y aves, y varios estudios sugieren que el consumo de algunos de estos vertebrados es en gran medida en forma de carroña (Mahmoud 1968, Villa 1973, Himmelstein 1980, Christiansen *et al.* 1985, Iverson 1986, 1989, Ernst & Barbour 1989, Ligon & Stone 2003). Este recurso parece ser usado por vertebrados depredadores más extensamente de lo que se ha supuesto, y una proporción alta de estos vertebrados son también carroñeros en algún grado, no obstante, se ha dado poca atención a la influencia de este recurso en los flujos de energía en redes tróficas y a sus efectos potenciales en las interacciones entre las especies que lo consumen (DeVault *et al.* 2003).

El consumo menor de algunos invertebrados terrestres (como los gasterópodos pulmonados, diplópodos, ortópteros y coleópteros) puede estar asociado con su disponibilidad al caer al agua, y la baja representación de peces en la dieta parece reflejar una restricción conductual para la captura de estas presas. Aun cuando varias especies de peces están presentes en las corrientes habitadas por *K. herrerae*, estos vertebrados fueron un componente menor de la dieta de esta tortuga, pero también pueden estar

subrepresentados en la dieta al no contar con estructuras indigestibles (como el exoesqueleto quitinoso de los artrópodos) que sean fácilmente detectadas en el análisis de los contenidos estomacales. Por lo general, los peces están ausentes de la dieta de otras tortugas que consumen mayoritariamente artrópodos acuáticos, como se demostró para *Hydromedusa maximilliani* (Souza & Abe 1997) y *Deirochelys reticularia* (Jackson 1996).

En *K. herrerae* se observaron respuestas oportunistas en el consumo de frutos de *Ficus*. Este recurso alimentario tiene periodos de abundancia que corresponden a su mayor representación estacional en los contenidos estomacales de las tortugas. En tortugas omnívoras, la ingestión de frutos estacionalmente abundantes se traduce en una baja inversión de tiempo y energía y resulta en la obtención de alimento con alto contenido calórico y de nutrientes (Bury 1986). Los adultos de *K. herrerae* parecen generalizar su dieta de manera que puedan satisfacer requerimientos metabólicos, y las hembras en particular explotarían recursos como los frutos cuando otros alimentos no están presentes y requieren nutrientes para la reproducción.

En términos energéticos, para una tortuga adulta puede resultar ineficiente consumir más presas pequeñas que pocas presas grandes (Georges 1982). Entre los invertebrados que consume *K. herrerae*, *Procambarus* representa la presa más grande y la más consumida por esta tortuga. Los macroinvertebrados acuáticos como este crustáceo, generalmente dominan la biomasa de invertebrados en lagos y corrientes (Momot 1995) y su contenido calórico y nutricional es alto (Morón 2002). La frecuente y substancial ocurrencia de este crustáceo en los contenidos estomacales de *K. herrerae* es un indicador de la eficiencia de esta tortuga para explotar recursos que puedan satisfacer requerimientos energéticos y nutricionales a lo largo de prácticamente todas las estaciones del año.

En ausencia de datos de disponibilidad de presas en este estudio, es difícil especular si *K. herrerae* las selecciona de acuerdo con su abundancia. Aun cuando esta tortuga es de hábitos alimentarios generalistas, también parece mostrar preferencias por algunas categorías de alimento relacionadas probablemente con la palatabilidad o con el patrón de actividad de las mismas, como en el caso de algunos de los invertebrados y vertebrados (huevos y larvas de anfibios) que consume. Una evaluación completa de la selección de los recursos alimentarios por esta tortuga, requiere tener en cuenta la evaluación paralela de la variabilidad espacial y temporal de la abundancia de los recursos, los efectos asociativos de la interacción nutricional entre los elementos de la dieta y la eficiencia digestiva y de forrajeo (Bjorndal 1991, Hailey *et al.* 1998).

Al igual que otros kinostérnidos de hábitos carnívoros, *K. herrerae* parece ocupar niveles altos de las redes tróficas en los ambientes acuáticos en los que está presente. Los resultados de este estudio, junto con los de Carr & Mast (1988), constituyen la única información disponible sobre los hábitos alimentarios de esta especie. Es necesario evaluar si ocurren diferencias tróficas en función de la amplia distribución altitudinal de la especie y de las diferencias de hábitat asociadas. Se desconoce si esta especie estiva facultativamente como otros kinostérnidos (Iverson 1989, Peterson & Stone 2000), y si puede prescindir de alimento durante algún tiempo, como lo sugiere el hecho de que sus poblaciones están sujetas a diferentes grados de estacionalidad dentro del área en que se distribuye.

En el área donde se realizó este estudio no se distribuyen otras tortugas, aunque en las últimas décadas se han liberado tortugas omnívoras en varios cuerpos de agua de los alrededores de la ciudad de Xalapa, como *Trachemys venusta venusta* y *Kinosternon leucostomum*, habitantes de tierras más bajas. En particular, en los arroyos en donde se realizó este estudio se ha observado ocasionalmente a *T. v. venusta*, y aparentemente sus densidades son lo suficientemente bajas como para no competir con *K. herrerai*. Se requiere evaluar la dieta de *K. herrerai* en donde ocurre en simpatria con otros kinosternidos como *K. flavescens* y *K. scorpioides* (Iverson & Berry 1979) y con emydidos como *T. v. cataspila* (Pérez-Higareda 1980) en la planicie costera del Golfo de México.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto de Ecología A.C. las facilidades y el apoyo económico (cuenta 902-11) para este estudio. De manera muy especial a Erasmo Cázares y Enrique Trejo por su ayuda en el campo, y a Marco A. López y Richard C. Vogt por su apoyo para la obtención de muestras, a Patricia Rojas por la ayuda para identificar insectos y a Eduardo Pineda por la ayuda para identificar anfibios. Dos revisores hicieron valiosos comentarios que permitieron mejorar el manuscrito final.

LITERATURA CITADA

- Berry, J. F. & J. B. Iverson.** 1980. *Kinosternon herrerai* Stejneger. Herrera's mud turtle. *Cat. Amer. Amphib. Rept.* 239:1-239.2.
- Berry, J. F., M. E. Seidel, & J. B. Iverson.** 1997. A new species of mud turtle (genus *Kinosternon*) from Jalisco and Colima, Mexico, with notes on its natural history. *Chelonian Conserv. Biol.* 2: 329-332.
- Bjorndal, K. A.** 1991. Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72:1234-1241.
- Bramble, D. M., J. H. Hutchison & J. M. Legler.** 1984. Kinosternid shell kinesis: structure, function and evolution. *Copeia* 1984: 456-475.
- Bury, R. B.** 1986. Feeding ecology of the turtle, *Clemmys marmorata*. *J. Herpetol.* 20: 315-321.
- Cagle, F. R.** 1939. A system for marking turtles for future identification. *Copeia* 1939:170-173.
- Carr, J. L. & R. B. Mast.** 1988. Natural history observations of *Kinosternon herrerai* (Testudines: Kinosternidae). *Trianea (Act. Cient. Tecn. INDERENA)*1:87-97.
- Christiansen, J. L., J. A. Cooper, J. W. Bickham, B. J. Gallaway & M. D. Springer.** 1985. Aspects of the natural history of the yellow mud turtle *Kinosternon flavescens* (Kinosternidae) in Iowa: a proposed endangered species. *Southwest. Nat.* 30:413-425.
- Correia, M. A.** 2002. Niche breadth and trophic diversity: feeding behaviour of the redswamp crayfish (*Procambarus clarkii*) towards environmental availability of aquatic macroinvertebrates in a rice field (Portugal). *Acta Oecologica* 23: 421-429.
- DeVault, T. L. O. E. Rodees, Jr. & J. A. Shivik.** 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102:225-234.
- Ernst, C. H., R. G. M. Altenburg & R. W. Barbour.** 2000. *Turtles of the World*. ETI Expert Center for Taxonomic Identification. University of Amsterdam. CD-ROM Series.
- Ernst, C. H. & R. W. Barbour.** 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 313 pp.
- Fachín-Terán, A., R. C. Vogt & M. F. Gómez.** 1994. Alimentación de tres especies de tortugas Chelidae en Costa Marques, Rondonia-Brasil. *Boletín de Lima* XVI(91-96): 409-416.

- Fachín-Terán, A., R. C. Vogt, & M. F. Soares-Gómez.** 1995. Food habits of an assemblage of five species of turtles in the Rio Guapore, Rondonia, Brazil. *J. Herpetol.* 29:536-547.
- Georges, A.** 1982. Diet of the Australian freshwater turtle *Emydura krefftii* (Chelonia: Chelidae) in an unproductive lentic environment. *Copeia* 1982:331-336.
- Gibbons, J. W.** 1967. Variation in growth rates in three populations of the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Herpetologica* 23(4):296-303.
- Gibbons, J. W. & D. W. Tinkle.** 1969. Reproductive variation between turtle populations in a single geographic area. *Ecology* 49:399-409.
- Hailey, A., P. L. Chidavaenzi & P. Loveridge.** 1998. Diet mixing in the omnivorous tortoise *Kinixys spekii*. *Funct. Ecol.* 12: 373-385.
- Herrera, C. M.** 1976. A trophic diversity index for presence absence food-data. *Oecologia* 25:187-191.
- Himmelstein, J.** 1980. Observations and distributions of amphibians and reptiles in the state of Quintana Roo. *Bull. N.Y. Herpetol. Soc.* 16:18-34.
- Hulse, A.** 1974. Food habits and feeding behavior in *Kinosternon sonoriense* (Chelonia: Kinosternidae). *J. Herpetol.* 8:195-199.
- Hyslop, E.J.** 1980. Stomach content analysis, a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17:411-430.
- Iverson, J. B.** 1986. Notes on the natural history of the Oaxaca mud turtle, *Kinosternon oaxacae*. *J. Herpetol.* 20:119-123.
- _____. 1979. Another inexpensive turtle trap. *Herp. Rev.* 10:55.
- _____. 1989. Natural history of the Alamos mud turtle, *Kinosternon alamosae* (Kinosternidae). *Southwest. Nat.* 34:134-142.
- _____. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed. Richmond, Indiana. 363 pp.
- Iverson, J. B. & J. F. Berry.** 1979. The mud turtle genus *Kinosternon* in northeastern Mexico, *Herpetologica* 35:318-324.
- Jackson, D. R.** 1996. Meat on the move: diet of a predatory turtle, *Deirochelys reticularia* (Testudines: Emydidae). *Chelonian Conserv. Biol.* 2:105-108.
- Krebs, C. J.** 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York. 654 pp.
- Lee, J. C.** 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Comstock Publishing Associates, Ithaca. 500 pp.
- Legler, J. M.** 1977. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica* 33:281-284.
- Ligon, D. B. & P. A. Stone.** 2003. *Kinosternon sonoriense* (Sonoran mud turtle) and *Bufo punctatus* (red-spotted toad). Predator-prey. *Herp. Rev.* 34:241-242.
- Lindeman, P. V.** 1996. Comparative life history of painted turtles (*Chrysemys picta*) in two habitats in the inland Pacific northwest. *Copeia* 1996:114-130.
- _____. 2003. Sexual difference in habitat use of Texas map turtles (Emydidae: *Graptemys versa*) and its relationship to size dimorphism and diet. *Can. J. Zool.* 81:1185-1191.
- MacCulloch R. D. & D. M. Secoy.** 1983. Demography, growth, and food of western painted turtles, *Chrysemys picta belli* (Gray) from southern Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 61:1499-1509.
- Mahmoud, I. Y.** 1968. Feeding behavior in kinosternid turtles. *Herpetologica* 24:300-305.
- Marrero, C.** 1994. *Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces*. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora" (UNELLEZ) Caracas, Venezuela. 37 pp.
- Mata-Silva, V., A. Ramírez-Bautista, M. Paredes-Flores & M. Espino-Ocampo.** 2002. *Kinosternon herrerae* (Herrera's mud turtle). *Herp. Rev.* 33 (1):65.
- Moll, D.** 1976. Food and feeding strategies of the Ouachita map turtle (*Graptemys pseudogeographica ouachitensis*). *Amer. Midl. Nat.* 96:487-482.

- _____. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *J. Herpetol.* 24: 48-53.
- Momot, W. T.** 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Rev. Fish. Sci.* 3:33-63.
- Morón T. N.** 2002. Eficiencia digestiva del chopontil, *Claudius angustatus* Cope, en cautiverio. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (Región Orizaba-Córdoba), Universidad Veracruzana. México. 53 pp.
- Pérez-Emán, J. L. & A. Paolillo O.** 1997. Diet of the pelomedusid turtle *Peltocephalus dumerilianus* in the Venezuelan Amazon. *J. Herpetol.* 31(2):173-179.
- Pérez-Higareda, G.** 1980. Checklist of freshwater turtles of Veracruz, México, II. Central portion of the State (Testudines: Cryptodira). *Bull. Maryl. Herp. Soc.* 16(1):27-34.
- Peterson, C. C. & P. A. Stone.** 2000. Physiological capacity for estivation of the Sonora mud turtle, *Kinosternon sonoriense*. *Copeia* 2000: 684-700.
- Punzo, F.** 1974. A qualitative and quantitative study of the food items of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens* (Agassiz). *J. Herpetol.* 8:267-269.
- Rowe, J. W. & W. Parsons.** 2000. Diet of the Midland turtle (*Chrysemys picta marginata*) on Beaver Island, Michigan. *Herp. Rev.* 31:16-17.
- 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. 1044 pp.
- Soto, E. M. & E. García.** 1989. *Atlas Climático del Estado de Veracruz*. Publicación 25, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver. México. 125 pp.
- Soto, E. M. & M. Gómez.** 1990. *Atlas Climático del Municipio de Xalapa de Veracruz*. Publicación 29. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver. México. 52 pp.
- Souza, F. L. & A. S. Abe.** 1997. Population structure, activity, and conservation of the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*, in Brazil. *Chelonian Conserv. Biol.* 2:521-525.
- StatSoft, Inc.** 2003. *Statistica for Windows*. Tulsa, Oklahoma.
- Toft, C. A.** 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.
- Villa, J.** 1973. A snake in the diet of a kinosternid turtle. *J. Herpetol.* 7:380-381.
- Vogt, R. C. & S. Guzmán-Guzmán.** 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47.

Recibido: 10 de junio 2004
Aceptado: 13 de agosto 2004