

MONOGRAFÍAS DE LA ASOCIACIÓN CHELONIA
Volumen X



Análisis biométrico de la
tortuga campanita (*Phrynops hilarii*)
en Uruguay

Marcelo Colina y Manuel Merchán



Análisis biométrico de la
tortuga campanita (*Phrynops hilarii*)
en Uruguay

Edita: Asociación Chelonia, Madrid (España)
© Asociación Chelonia, 2016
© Fotografía de portada: Manuel Merchán
© Fotografía de contraportada: Santiago Carreira
Maquetación, edición y diseño: Antonio Castro
Primera edición, febrero 2016
www.chelonia.es
chelonia@chelonia.es
ISBN: 978-84-608-5774-7
Depósito Legal: M-4971-2016

Análisis biométrico de la
tortuga campanita (*Phrynops hilarii*)
en Uruguay

Marcelo Colina y Manuel Merchán



Con amor y cariño, a nuestros padres, Susana y Roberto, y Esperanza y Manuel,
pilares insustituibles en nuestra formación humana y mentores en nuestras vidas.
Muchas gracias por todo, muchas gracias por tanto.

A la memoria del Prof. Federico Achaval Elena, compañero, amigo y MAESTRO.

Solo muere quien es olvidado.



Pequeña laguna en el Departamento Tacuarembó. © Santiago Carreira.

PRÓLOGO

Los primeros registros sobre el estudio de la herpetofauna de Uruguay se remontan a las observaciones de William Toller durante su viaje a la Banda Oriental y el río de la Plata en el año 1715. Tiempo después, el religioso y naturalista Dámaso Antonio Larrañaga (1771-1848) nos legó diversas observaciones sobre reptiles, muchas de ellas plasmadas directamente en ilustraciones a color que se publicaron muy tardíamente en el siglo XX. Sobre mediados del siglo XIX visitaron la región varios naturalistas del Viejo Continente, como Alcide Charles Victor Marie Dessalines d'Orbigny (1802-1857) y Charles Robert Darwin (1809-1882), los cuales aportaron los primeros registros con referencias en colecciones científicas de la fauna de Uruguay. Los trabajos desarrollados durante el mismo siglo por destacados investigadores como George Albert Boulenger (1858-1937), Edward Drinker Cope (1840-1897), Albert Charles Lewis Gotthilf Günther (1830-1914), Johann Georg Wagler (1800-1832), Giorgio Jan (1791-1866), Ferdinando Sordelli (1837-1916) y Arend Friedrich August Wiegmann (1802-1841), todas personalidades que ayudaron a sentar las bases de la taxonomía de los reptiles, contribuyeron también al conocimiento de la herpetofauna de esta región, ya que en sus publicaciones se incluyeron varias especies uruguayas.

Los primeros estudios nacionales sobre reptiles son relativamente recientes y datan del año 1925, cuando Garibaldi J. Devincenzi (1882-1943) publica “Fauna Erpetológica del Uruguay” la primera lista de especies de reptiles para el país, basado principalmente en materiales depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. En aquel trabajo, muchos de los taxa citados carecían de datos concretos de procedencia (o bien la misma era dudosa), por lo que, pese a ser un punto de partida, aún distaba bastante de acercarse al conocimiento actual; con todo, ya reconocía unas 45 especies. En 1960 surgen nuevos trabajos, la mayor parte provenientes de la órbita de la Facultad de Humanidades y Ciencias de la Universidad de la República (UdelaR), fundada en la década de los cuarenta. Estos trabajos aportan un nuevo enfoque, sustentados sobre listados de fauna que se actualizan a medida que se recorren nuevas zonas del territorio, se mejoran las vías de comunicación y se incrementa el número de investigadores; todo ello se refleja en un aumento significativo del volumen de material depositado en las colecciones científicas de referencia. Para el cambio de siglo, Uruguay contaba con una información de base adecuada sobre los reptiles, con referencias que permitían conocer el material existente, la distribución de las especies y un listado bastante elaborado de los taxa confirmados dentro del país. En los años siguientes, todo este conocimiento permitió realizar aportes que se desarrollaron de forma exponencial en cuanto a volumen de publicaciones y con enfoques más diversos. La calidad también fue mejorando, incluyendo numerosos materiales de divulgación destinados al público en general, algo muy escaso o ausente en años precedentes.

Actualmente se reconocen en el país un total de 71 especies de reptiles, de las cuales según la Lista Roja Regional (2015), ocho especies (11.3%) se encuentran dentro de alguna categoría de amenaza. Dentro de éstas, *Dermochelys coriacea* (Tortuga siete quillas) se encuentra “En Peligro Crítico” (CR; 1.5%), *Liolaemus occipitalis* (Lagartija de la arena) y *Crotalus durissus terrificus* (Víbora de cascabel) “En Peligro” (EN; 2.8%) y *Caretta caretta* (Tortuga cabezona), *Chelonia mydas* (Tortuga verde), *Liolaemus wiegmannii* (Lagartija de la arena de Wiegmann),

Homonota uruguayensis (Geko de las piedras) y *Taeniophallus poecilopogon* (Culebra acintada) como “Vulnerables” (VU; 7.0%). También se observan a *Phrynops williamsi* (Tortuga de herradura), *Stenocercus azureus* (Lagartija manchada) y *Tropidurus catalanensis* (Camaleón de cola espinosa) como “Casi Amenazadas” (NT; 4.2%).

A nivel global son varias las especies de tortugas que presentan dificultades en cuanto a su estado de conservación. En la Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay (UICN), se incluyen cuatro especies dentro de categorías de amenaza o cerca de ellas: *Dermochelys coriacea* (CR), *Caretta caretta* (VU), *Chelonia mydas* (VU) y *Phrynops williamsi* (NT). Los problemas de conservación de estas especies tienen orígenes muy dispares, desde las afectaciones directas que puede provocar la industria (como ocurre por ejemplo con las pesquerías y las tortugas marinas), la persecución por su carne, huevos o caparazón, hasta motivos como la matanza por competencia en pesca, la contaminación del medio ambiente e incluso el tráfico ilegal para su comercialización como mascotas. Muchos de estos problemas son evidentes en Uruguay y afectan aún a especies que hasta el momento no se consideran amenazadas.

El conocimiento en general sobre los distintos taxa debe ser sustentado por estudios científicos con enfoques precisos. Estos datos son relevantes en aspectos taxonómicos y muchas veces ello se traduce en la identificación temprana de posibles problemas relacionados con la conservación de las especies. Toda información es útil, ya que, de forma directa o indirecta, aislada o junto a otros datos, forman un conjunto que permite comprender mejor la biología y ecología de las especies.

La especie objeto de la presente publicación, comúnmente conocida en Uruguay como tortuga “campanita” (*Phrynops hilarii*), es un quelonio muy común y con una amplia distribución en el territorio nacional. Aunque su estado de conservación no es preocupante a fecha actual, se han identificado diversas amenazas que afectan directa o indirectamente a sus poblaciones, principalmente relacionadas con la pesca deportiva y artesanal, su captura para el mercado de mascotas y el deterioro de su hábitat. Es necesario continuar generando conocimiento sobre esta especie, y el trabajo de Marcelo Colina y Manuel Merchán es un ejemplo de los avances necesarios. Los autores ahondan en el estudio de la morfología externa, el crecimiento y el dimorfismo sexual a través del análisis biométrico de ejemplares vivos e individuos conservados en colecciones científicas del país, contribuyendo al conocimiento de aspectos biológicos de importancia para la planificación y realización de acciones de gestión y conservación de la especie, así como de los ecosistemas que habita. Los autores, que comparten entusiasmo y pasión por el grupo zoológico de los reptiles y especialmente por el de los quelonios, nos ofrecen aquí un valioso trabajo para conocer en mayor grado una de las tortugas de agua dulce más abundantes y extendidas de Uruguay, aportando una contribución original y meticulosa para el conocimiento y conservación de nuestra herpetofauna.

Santiago Carreira

Facultad de Ciencias, Universidad de la República de Uruguay
Museo Nacional de Historia Natural y Antropología de Montevideo

AGRADECIMIENTOS

Especialmente a Andrea Corona y Luis López, Mónica Brandimarti y Diego Núñez, Yennifer Hernández, Marcelo “cocodrilo” Ferreira, Federico Rovitto, Daniel Cambón y Javier Sánchez. A todos ellos les agradecemos por su apoyo incondicional, desinteresado y sobre todo por su honesta amistad. Especialmente a Santiago Carreira por sus consejos, sugerencias y bibliografía. A José “PP” Langone, Federico Achaval Elena y Raúl Maneyro por bibliografía. A Diego Caballero Sadi por su colaboración en el tratamiento estadístico de los datos y a José M. Caperos por sus comentarios respectivos. También a Gustavo Lecuona y Antonio Castro por la colaboración en el tratamiento de las imágenes. Al Museo Nacional de Historia Natural, Facultad de Ciencias de la Universidad de la República y Zoológico de Villa Dolores, por habernos permitido el acceso para llevar a cabo la toma de datos.



Vista dorso-lateral del la cabeza de *P. hylarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.

ÍNDICE

PRÓLOGO	9
AGRADECIMIENTOS	11
ÍNDICE	13
ÍNDICE DE FIGURAS	15
ÍNDICE DE TABLAS	17
I. RESUMEN	19
2. INTRODUCCIÓN	21
2.1. Objetivos	27
3. MATERIAL Y MÉTODOS	29
3.1. Biometría	29
3.2. Análisis	34
4. RESULTADOS	35
4.1. Biometría	35
4.1.1. Caracterización morfométrica	35
4.1.2. Análisis de regresión y correlación	39
4.2. Dimorfismo sexual	43
5. DISCUSIÓN	47
5.1. Caracterización morfométrica	47
5.2. Crecimiento alométrico - Inmaduros	50
5.3. Crecimiento alométrico - Adultos machos y hembras	52
5.4. Dimorfismo sexual	55
6. CONCLUSIONES	59
7. BIBLIOGRAFÍA	61
8. APÉNDICES	69
8.1. Apéndice I. Material examinado	69
8.2. Apéndice II. Representaciones gráficas log-variable dependiente vs log-LRE. Figuras 21 a 49	70
8.3. Apéndice III. Re-descripción de <i>Phrynops hilarii</i> (Duméril & Bibron, 1835)	85



Laguna natural cubierta parcialmente en Rincón de Franquía, Departamento Artigas. © Santiago Carreira.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Vista lateral de la cabeza de <i>P. bilarii</i> .	19
Figura 2. Ejemplar adulto de <i>P. bilarii</i> .	23
Figura 3. Tajamar de gran dimensión con fuerte presencia de <i>P. bilarii</i> en el Departamento Tacuarembó.	24
Figura 4. Arroyo próximo a la desembocadura del río Yí, en el Departamento Flores.	25
Figura 5. Vista dorso-lateral de la cabeza de <i>P. bilarii</i> .	26
Figura 6. Arroyo ocupado por vegetación acuática en el Departamento Paysandú.	26
Figura 7. Tortuga campanita (<i>P. bilarii</i>) fotografiada en una poza artificial.	27
Figura 8. Puntos de referencia de las medidas tomadas en el espaldar: 1) LRE, 2) LCE, 3) ARE, 4) ACE, 6) AR3, 7) AR9.	31
Figura 9. Puntos de referencia de la variable altura: 5) ALT.	32
Figura 10. Puntos de referencia de las medidas tomadas en el plastrón: 8) LRP, 9) LCP, 10) ARP, 11) ACP, 12) LSIG, 13) LSH, 14) LSP, 15) LSAB, 16) LSF, 17) LSAN, 18) AIG, 19) AG, 20) AH, 21) AP, 22) AAB, 23) AF, 24) IA, 25) DEP.	32
Figura 11. Puntos de referencia de las medidas tomadas en la cabeza: 28) LCAB, 29) ACAB.	33
Figura 12. Puntos de referencia de las medidas tomadas en la cola: 26) LCOL, 27) DC.	33
Figura 13. Vista dorsal del carapacho de <i>P. bilarii</i> .	48
Figura 14. Vista de la superficie ósea interna del carapacho de <i>P. bilarii</i> .	48
Figura 15. Vista dorsal del plastrón de <i>P. bilarii</i> .	49
Figura 16. Vista de la superficie ósea interna del plastrón de <i>P. bilarii</i> .	49
Figura 17. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de siete individuos de <i>P. bilarii</i> de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República.	53
Figura 18. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de hembra (izquierda) y macho (derecha) de <i>P. bilarii</i> ; colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República.	56
Figura 19. Vista dorsal de ejemplares inmaduro (arriba) y maduro (abajo) de <i>P. bilarii</i> de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República.	58
Figura 20. Marcelo Colina, fotografiado con un individuo adulto de <i>P. bilarii</i> .	59
Figura 21. Relación entre log de la masa (MASA) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	70
Figura 22. Relación entre log de la longitud curva de espaldar (LCE) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	70
Figura 23. Relación entre log de la anchura recta del espaldar (ARE) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	71
Figura 24. Relación entre log de la anchura curva de espaldar (ACE) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	71
Figura 25. Relación entre log de la altura (ALT) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	72
Figura 26. Relación entre log de la anchura recta en marginal 3 (AR3) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	72
Figura 27. Relación entre log de la anchura recta en marginal 9 (AR9) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	73

Figura 28. Relación entre log de la longitud recta de plastrón (LRP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	73
Figura 29. Relación entre log de la longitud curva de plastrón (LCP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	74
Figura 30. Relación entre log de la anchura recta de plastrón (ARP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	74
Figura 31. Relación entre log de la anchura curva de plastrón (ACP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	75
Figura 32. Relación entre log de la longitud de la sutura inter-gular (LSIG) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	75
Figura 33. Relación entre log de la longitud de la sutura humeral (LSH) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	76
Figura 34. Relación entre log de la longitud de la sutura pectoral (LSP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	76
Figura 35. Relación entre log de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	77
Figura 36. Relación entre log de la longitud de la sutura femoral (LSF) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	77
Figura 37. Relación entre log de la longitud de la sutura anal (LSAN) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	78
Figura 38. Relación entre log de la anchura inter-gular (AIG) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	78
Figura 39. Relación entre el logaritmo de la anchura gular (AG) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE).	79
Figura 40. Relación entre el logaritmo de la anchura humeral (AH) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE).	79
Figura 41. Relación entre log de la anchura pectoral (AP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	80
Figura 42. Relación entre log de la anchura abdominal (AAB) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	80
Figura 43. Relación entre log de la anchura femoral (AF) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	81
Figura 44. Relación entre log de la distancia inter-anal (IA) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	81
Figura 45. Relación entre log de la distancia espaldar-plastrón (DEP) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	82
Figura 46. Relación entre log de la longitud de la cabeza (LCAB) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	82
Figura 47. Relación entre el logaritmo de la anchura de la cabeza (ACAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE).	83
Figura 48. Relación entre log de la longitud de la cola (LCAB) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	83
Figura 49. Relación entre log de la distancia cloacal (DC) y log de la longitud recta de espaldar (LRE).	84
Figura 50. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de un macho de <i>P. hilarii</i> de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República.	89
Figura 51. Vista dorso-lateral de cabeza y cuello de un individuo adulto de <i>P. hilarii</i> .	90
Figura 52. Vista de la superficie inferior, dorsal, lateral y fronto-dorsal del cráneo de <i>P. hilarii</i> .	90

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de ejemplares utilizados en el estudio por clases de sexo/edad (machos, hembras e inmaduros) y modo de conservación (vivos, líquido y seco).	29
Tabla 2. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en MACHOS de <i>P. bilarii</i> . Todas las medidas en mm; masa en g.	36
Tabla 3. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en HEMBRAS de <i>P. bilarii</i> . Todas las medidas en mm; masa en g.	37
Tabla 4. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en INMADUROS de <i>P. bilarii</i> . Todas las medidas en mm; masa en g.	38
Tabla 5. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en MACHOS de <i>P. bilarii</i> . Log b: parámetro; a: coeficiente de alometría; r: coeficiente de correlación.	40
Tabla 6. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en HEMBRAS de <i>P. bilarii</i> . Log b: parámetro; a: coeficiente de alometría; r: coeficiente de correlación.	41
Tabla 7. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en INMADUROS de <i>P. bilarii</i> . Log b: parámetro; a: coeficiente de alometría; r: coeficiente de correlación.	42
Tabla 8. Estadísticos de regresión y comparación de las pendientes de regresión a través del análisis de la covarianza (ANCOVA) usando como co-variable el log LRE y como variable de clasificación al SEXO entre machos (M) y hembras (H) de <i>P. bilarii</i> . Nivel de significación $\alpha = 0.05$.	43



Vista ventral (plastrón) de *P. hylarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.

1. RESUMEN

La taxonomía del antiguo género *Phrynops* ha sido revisada por numerosos autores con recientes modificaciones en el estatus de muchos taxa, desde la división del propio género a la re-descripción de muchas de sus especies. Debido a ello, el estudio morfológico de este grupo de tortugas ha cobrado especial importancia.

En el presente trabajo se estudió el crecimiento alométrico y dimorfismo sexual de *Phrynops hilarii*. Se midieron un total de 86 ejemplares (27 machos, 44 hembras y 15 inmaduros) vivos y conservados en líquido y en seco. El material preservado pertenece tanto a la colección de reptiles de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República como a la colección de reptiles del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. Los ejemplares vivos pertenecen al Zoológico Villa Dolores de Montevideo. Se computaron 30 variables por ejemplar. Para el estudio del crecimiento de las diferentes partes del animal se usó la fórmula $Y = bX^a$ y, para facilitar los cálculos, la expresión anterior se convirtió en un modelo lineal, calculando los logaritmos de todas las variables con la siguiente expresión: $\text{Log } Y = \text{Log } b + a \text{ Log } X$.

Se asumió alometría positiva cuando $a > 1$, alometría negativa cuando $a < 1$ y crecimiento isométrico cuando $a = 1$. Así, los machos presentaron dos variables alométricas positivas, 14 variables alométricas negativas y 14 variables isométricas. Las hembras presentaron cuatro variables alométricas positivas, ocho variables alométricas negativas y 18 variables isométricas. Los inmaduros presentaron cinco variables alométricas positivas, seis variables alométricas negativas y 17 variables isométricas. A pesar de que las hembras alcanzaron mayores dimensiones en la mayoría de las variables respecto a los machos, solamente se identificó la longitud de la cola (LCOL), la distancia cloacal (DC) y la altura del caparazón (ALT) como los caracteres donde el dimorfismo sexual se expresa de manera más acentuada.



Figura 1. Vista lateral de la cabeza de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán



Vista del río Negro a su paso por el Departamento Río Negro. © Santiago Carreira.

2. INTRODUCCIÓN

Durante las etapas del ciclo vital de un organismo, los cambios de tamaño y forma son evidentes; más aún, si el individuo joven y el adulto tienen una estructura corporal marcadamente diferente. Para mantener un diseño funcionalmente equilibrado, las proporciones entre las distintas partes del cuerpo cambian a lo largo del desarrollo. Este cambio en las proporciones corporales correlacionado con los cambios en el tamaño absoluto del organismo se denomina alometría (Kardong, 1999; Fairbairn, 1997).

La alometría se basa en la comparación del crecimiento diferencial de las distintas partes de un organismo. Las diferencias en el crecimiento suelen responder a compensaciones frente a necesidades tales como las asociadas al área superficial (por ejemplo, difusión, fricción y pérdida de calor), al área de la sección transversal (por ejemplo, resistencia a la tracción y transporte conectivo) y al volumen (por ejemplo, masa corporal, volumen de metabolitos y flotabilidad). No obstante, es importante tener en cuenta que la alometría es meramente descriptiva y lo único que demuestra es la existencia de un cambio de proporciones corporales a lo largo del crecimiento. En este contexto, el estudio alométrico de los organismos ha dispuesto un ambiente propicio para la formulación de varias hipótesis e interrogantes (McMahon & Bonner, 1986).

Dado que las relaciones de crecimiento entre distintas dimensiones o rasgos en los animales pueden ser alométricas, los cambios en el tamaño raramente ocurren sin estar asociados a cambios de forma. Es decir, lo normal es que los cambios de tamaño vayan acompañados de cambios en las proporciones relativas entre las partes del animal que, cuando crecen, lo hacen con tasas de crecimiento distintas (Braga & Rivas, 2002).

La diferenciación morfológica en la madurez sexual entre machos y hembras de especies animales y en plantas dioicas se denomina dimorfismo sexual (Fairbairn, 1997). Este dimorfismo, tanto en coloración, tamaño del cuerpo u otras estructuras anatómicas, puede ser indicador de la historia natural de las especies y estar relacionado con diferentes funciones ecológicas (por ejemplo, dieta, termorregulación, reproducción) (Laspiur & Acosta, 2007). Según Shine (1989), se han propuesto dos tipos principales de explicaciones para la evolución del dimorfismo sexual: selección sexual y divergencia intraespecífica en el nicho. Se entiende como selección sexual a la selección de rasgos que se relacionan solamente con el incremento del éxito reproductivo (favoreciendo la capacidad de un sexo de competir por el derecho al apareamiento o favoreciendo rasgos en un sexo que atraen al otro) (Krebs & Davies, 1993). La otra idea alternativa que explica la evolución del dimorfismo sexual se centra en que las diferencias morfológicas entre machos y hembras pueden evolucionar como causa de factores ecológicos, es decir, por explotar diferentes nichos ecológicos (como por ejemplo diferencias en la dieta) (Shine, 1989; Stephens & Wiens, 2009).

En reptiles, muchos estudios biométricos analizan las variaciones alométricas entre organismos de una misma especie o dentro de una población. Por ejemplo, Pinto & Ávila-Pires (2004) estudiaron las diferencias interespecíficas en las proporciones del cuerpo, como resultado de un posible crecimiento alométrico en cinco especies de *Mabuya*; Gregory

(2004) trabajó con *Natrix natrix* del sudeste de Inglaterra en la variación alométrica y en el dimorfismo sexual; y Wotherspoon & Burgin (2011) estudiaron las implicancias de las variaciones alométricas en las diferencias comportamentales entre juveniles y adultos en *Pogona barbata*.

Los estudios biométricos en tortugas se remontan a la época de Linneo, quien describió varias especies en base a las diferencias morfológicas entre las mismas (Acuña, 1993). Actualmente, se siguen utilizando para la determinación de diferencias intraespecíficas e interespecíficas o para la caracterización de nuevos taxa (Merchán, 2003). A modo de ejemplo, se destacan, entre otros, Mosimann (1956) con *Kinosternon integrum*, Castaño & Lugo (1981) con *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Acuña (1994) con *Kinosternon scorpioides*, Bager (1997) con *Phrynops hilarii* y Merchán *et al.* (2005) con *Geochelone sulcata*.

En quelonios se presentan numerosos caracteres que permiten el sexado de individuos a partir de características morfológicas externas. Ello viene determinado en buena medida por las complicaciones espaciales que implica la presencia de una estructura rígida como el caparazón a la hora de llevar a cabo la cópula. De hecho, los caracteres de dimorfismo sexual son solo una pequeña parte de los profundos cambios estructurales, algunos externos, pero la mayoría internos, que ha debido afrontar este grupo de reptiles (Merchán, 1992). Por lo general, entre los caracteres sexuales secundarios mencionados anteriormente para determinar el sexo de una tortuga se utiliza frecuentemente la concavidad plastral, la longitud de la cola, el nivel de engrosamiento en su base, la distancia cloacal, la altura del caparazón y su forma (Astort, 1984; Cabrera, 1998; Merchán & Martínez, 1999; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007).

Muchos son los trabajos en tortugas que hacen referencia al análisis del dimorfismo sexual, como ejemplo podemos citar Pérez *et al.* (1979) con *Mauremys leprosa*, Braza *et al.* (1981) con *Testudo graeca*, Ramo (1982) con *Podocnemis vogli*, Pritchard & Trebbau (1984) sobre tortugas de Venezuela, Astort (1984) con *Phrynops hilarii*, Gibbons & Lovich (1990) con *Trachemys scripta*, Merchán & Martínez (1999) sobre especies españolas, Lagarde *et al.* (2001) con *Testudo horsfieldi*, Merchán (2003) con *Rhinoclemmys funerea* y *R. pulcherrima manni*, Brophy (2006) con *Malayemys macrocephala* y Pérez & Alegría (2009) con *Rhinoclemmys nasuta*.

La especie de estudio

Phrynops hilarii (Duméril & Bibron, 1835)
Testudines Batsch, 1788
Pleurodira Cope, 1864
Familia Chelidae Gray, 1825
Género *Phrynops* Wagler, 1830

La familia Chelidae, que actualmente cuenta con 15 géneros y 56 especies, tiene una distribución que abarca gran parte de Sudamérica (Argentina, Brasil, Uruguay, Paraguay, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam y Guayana Francesa), parte de Australia con excepción de la región central y la costa sur (costa oeste, Victoria y Nueva Gales

del Sur en la costa sureste, Queensland en la costa este y en la costa norte que corresponde con el golfo de Carpentaria, el mar de Arafura y el mar de Timor), en la mayoría del territorio de Nueva Guinea y en la isla de Timor y Roti en Indonesia (Pritchard, 1979; Fritz & Havas, 2007; Thomson & Georges, 2009; Vitt & Caldwell, 2009; van Dijk *et al.*, 2012).

Actualmente, son 23 las especies que se registran en Sudamérica (Souza, 2004; Souza *et al.*, 2006; van Dijk *et al.*, 2014). El género *Phrynops* Wagler, 1830 se compone en la actualidad por las siguientes especies: *P. geoffroanus* (Schweigger, 1812), *P. hilarii* (Duméril & Bibron, 1835), *P. tuberosus* (Peters, 1870) y *P. williamsi* Rhodin & Mittermeier, 1983 (McCord *et al.*, 2001; Fritz & Havas, 2007; Rhodin *et al.*, 2009). De ellas, *P. hilarii* y *P. williamsi* están registradas en Uruguay (Achaval, 1976; Achaval & Melgarejo, 1979; Ceí, 1993; Achaval, 1997; Cabrera, 1998; Achaval & Olmos, 1997; Carreira *et al.*, 2005).



Figura 2. Ejemplar adulto de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.

La tortuga de agua dulce *Phrynops hilarii* es conocida vulgarmente en Uruguay por “campanita” y por “tortuga de vientre manchado” (Achaval & Melgarejo, 1979; Achaval, 1997; Achaval & Olmos, 1997; Carreira *et al.*, 2005). Presenta una distribución que abarca el sudeste de Brasil y Paraguay, noreste de Argentina, y Uruguay en su totalidad (Ceí, 1993; Cabrera, 1998; Ippi & Flores, 2001; Carreira *et al.*, 2005; Fritz & Havas, 2007). En Argentina, se la ha registrado en las provincias de Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones, Santa Fe y Santiago del Estero (Freiberg, 1972; Ceí, 1993; Cabrera, 1998; van Dijk *et al.*, 2012). Además, se la encuentra en Tucumán y en Mendoza introducida

por antropocoria (Cabrera, 1998). Derocco *et al.* (2005) amplían la distribución de la especie aproximadamente 143 km hacia el sureste de la provincia de Buenos Aires. La distribución en Brasil, según Cabrera (1998), abarca los estados de Rio Grande do Sul, Santa Catarina y Paraná. Según Ziegler *et al.* (2002), *P. hilarii* es definitivamente registrada para Paraguay (Chaco) sobre la base de un dibujo en blanco y negro incluido en los relatos de viaje publicados por Hans Krieg en 1948, durante la primera expedición del Museum für Tierkunde (Museo de Zoología) de Dresden al Chaco. Asimismo, Belmonte (1991) incluye a Paraguay como área de distribución de la especie. En Uruguay se encuentra ampliamente distribuida y, de hecho, está citada en todos los departamentos al norte del Río Negro (Artigas, Paysandú, Río Negro, Rivera, Salto y Tacuarembó) y también en los departamentos de Soriano, Colonia, Cerro Largo, Treinta y Tres, Rocha y Montevideo (Achaval, 1997; Carreira *et al.*, 2005; Achaval & Olmos, 2007). También se la puede observar en el departamento de Durazno (obs. pers.).

Recientemente, el estado de conservación de *P. hilarii* fue evaluado en el estudio de Canavero *et al.* (2010), donde se categorizó a la especie, tanto para la categoría global y nacional, como LC (Least Concern; Preocupación Menor, en su traducción al español). Sin embargo, cabe resaltar los comentarios de Cabrera (1998), quien opina que “sólo podría considerarse la amenazada (por la alteración del hábitat) en algunos puntos de su distribución” y también los de Estrades *et al.* (2007), quienes describen que las crías y juveniles de *P. hilarii* son comercializadas en ferias de forma furtiva al igual que otras especies del medio (*Trachemys dorbigni* e *Hydromedusa tectifera*).



Figura 3. Tajamar de grandes dimensiones con fuerte presencia de *P. hilarii* en el Departamento Tacuarembó.

© Santiago Carreira.

P. hilarii habita variados ambientes naturales, como cañadas, arroyos, ríos, lagunas, esteros, bañados con juncos y vegetación flotante (Cei, 1993; Achaval & Olmos, 1997; Cabrera, 1998; Carreira *et al.*, 2005; Tortato, 2007). Además, es una especie con capacidad para habitar ambientes modificados, como embalses artificiales, tajamares, arrozales, ríos y arroyos contaminados (Richard & Waller, 2000; obs. pers).

Los estudios biométricos en *P. hilarii* son escasos. Astort (1984) trata el dimorfismo sexual secundario usando solamente tres medidas (longitud del espaldar, longitud del extremo caudal y la altura del caparazón); Bager (1997) analizó diversos aspectos de la biología, ecología y comportamiento referentes a la dinámica reproductiva; Cabrera & Colantonio (2001), en un estudio sobre la variación ontogénica del patrón de manchas del plastrón, concluyen que no hay diferencias significativas entre sexos; McCord *et al.* (2001) tratan la reevaluación del género *Phrynops* basándose en estudios morfométricos y moleculares; Tortato (2007), en su trabajo sobre ecología reproductiva, señala aspectos biométricos basados en una muestra de 13 individuos; y Peres (2010) analizó las características demográficas y el dimorfismo sexual de una población de la especie en un ambiente urbano de Porto Alegre (Brasil).



Figura 4. Arroyo próximo a la desembocadura del río Yí, en el Departamento Flores.

© Marcelo Colina.



Figura 5. Vista dorso-lateral de la cabeza de *P. hilarii*.
© CHELONIA / Manuel Merchán.



Figura 6. Arroyo ocupado por vegetación acuática en el Departamento Paysandú.
© Santiago Carreira.

2.1. Objetivos

El trabajo contenido en esta publicación tiene como objetivo general el proporcionar y realizar nuevos aportes a la historia natural de *Phrynops hilarii* basándose en un estudio biométrico.

Los objetivos específicos del presente trabajo son:

- 1) describir las características morfométricas de las poblaciones uruguayas de *P. hilarii*;
- 2) estudiar el crecimiento relativo de la especie en base a sus características alométricas;
- 3) identificar los caracteres externos sexualmente dimórficos.



Figura 7. Tortuga campanita (*P. hilarii*) fotografiada en una poza artificial.
© CHELONIA / Manuel Merchán.



Vista dorso-frontal de la cabeza de *P. hilaarii*, donde se observa la confluencia de las líneas laterales en el hocico y las dos bárbulas mentoneanas. © CHELONIA / Manuel Merchán.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Biometría

Se midieron un total de 86 ejemplares de *P. hylarii* (27 machos, 44 hembras y 15 inmaduros) vivos ($n = 22$), conservados en líquido ($n = 41$) y conservados en seco ($n = 23$) (Tabla 1). El material preservado pertenece tanto a la colección de reptiles de la Facultad de Ciencias (ZVC-R) de la Universidad de la República, como a la colección de reptiles del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). Los ejemplares vivos pertenecen al Zoológico Villa Dolores de Montevideo.

Tabla 1. Número de ejemplares utilizados en el estudio por clases de sexo/edad (machos, hembras e inmaduros) y modo de conservación (vivos, líquido y seco).

	Clases sexo / edad		
	<i>Machos</i>	<i>Hembras</i>	<i>Inmaduros</i>
<i>Vivos</i>	3	19	0
<i>Líquido</i>	14	12	15
<i>Seco</i>	10	13	0
Totales	27	44	15

La abreviatura, descripción y puntos de referencia de todas las medidas se detallan a continuación (ver figuras 8 a 12, para representación gráfica):

1) LRE. Longitud Recta de Espaldar. Longitud recta tomada desde el borde anterior del escudo nugal hasta el borde posterior del escudo supracaudal, a nivel de la línea media longitudinal del espaldar.

2) LCE. Longitud Curva de Espaldar. Longitud curva tomada desde el borde anterior del escudo nugal hasta el borde posterior del escudo supracaudal, a nivel de la línea media longitudinal del espaldar y siguiendo la curvatura natural del caparazón.

3) ARE. Anchura Recta máxima de Espaldar. Anchura recta tomada en el punto de máxima anchura del espaldar.

4) ACE. Anchura Curva máxima del Espaldar. Longitud tomada en el punto de máxima anchura del espaldar siguiendo la curvatura natural del caparazón.

5) ALT. Altura. Tomada como se indica en la figura 9.

- 6) AR3. Anchura Recta en marginal 3. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior de tercer par de escudos marginales.
- 7) AR9. Anchura Recta en marginal 9. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior del noveno par de escudos marginales.
- 8) LRP. Longitud Recta de Plastrón. Longitud recta tomada desde el borde anterior de la sutura entre escudos gulares y el borde posterior de la sutura entre escudos anales.
- 9) LCP. Longitud Curva de Plastrón. Longitud tomada desde el borde anterior de la sutura entre escudos gulares y el borde posterior de la sutura entre escudos anales y siguiendo la curvatura natural del caparazón.
- 10) ARP. Anchura Recta máxima de Plastrón.
- 11) ACP. Anchura Curva máxima de Plastrón.
- 12) LSIG. Longitud Sutura Intergular. Longitud recta del escudo intergular sobre la línea media del ejemplar.
- 13) LSH. Longitud Sutura Humeral. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos humerales sobre la línea media del ejemplar.
- 14) LSP. Longitud Sutura Pectoral. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos pectorales sobre la línea media del ejemplar.
- 15) LSAB. Longitud Sutura Abdominal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos abdominales sobre la línea media del ejemplar.
- 16) LSF. Longitud Sutura Femoral. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos femorales sobre la línea media del ejemplar.
- 17) LSAN. Longitud Sutura Anal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos anales sobre la línea media del ejemplar.
- 18) AIG. Anchura Intergular. Anchura recta a nivel de la sutura entre la pareja de escudos gulares y el escudo intergular.
- 19) AG. Anchura Gular. Anchura recta a nivel del extremo distal de la sutura entre las parejas de escudos gulares y humerales.
- 20) AH. Anchura Humeral. Anchura recta a nivel del extremo distal de la sutura entre las parejas de escudos humerales y pectorales.
- 21) AP. Anchura Pectoral. Anchura recta a nivel del extremo distal de la sutura entre las parejas de escudos pectorales y abdominales.

22) AAB. Anchura Abdominal. Anchura recta a nivel del extremo distal de la sutura entre parejas de escudos abdominales y femorales.

23) AF. Anchura Femoral. Anchura recta a nivel del extremo distal de la sutura entre las parejas de escudos femorales y anales.

24) IA. Distancia Interanal. Distancia entre los puntos medios de la curvatura de los extremos posteriores de los escudos anales del plastrón.

25) DEP. Distancia Espaldar-Plastrón. Tomada desde el borde posterior del espaldar (a nivel del escudo supracaudal) hasta el borde posterior del plastrón (a nivel de la sutura entre escudos anales).

26) LCOL. Longitud de la Cola. Longitud recta tomada desde el borde del plastrón hasta el ápice de la cola.

27) DC. Distancia Cloacal. Longitud recta de la distancia entre el borde del plastrón y el borde anterior del orificio cloacal.

28) LCAB. Longitud de la Cabeza. Longitud recta desde el extremo anterior del hocico hasta el nivel del borde posterior del hueso supraoccipital. En ejemplares enteros, se puede reconocer dicho borde de manera táctil o incluso, para algunos ejemplares, de manera visual.

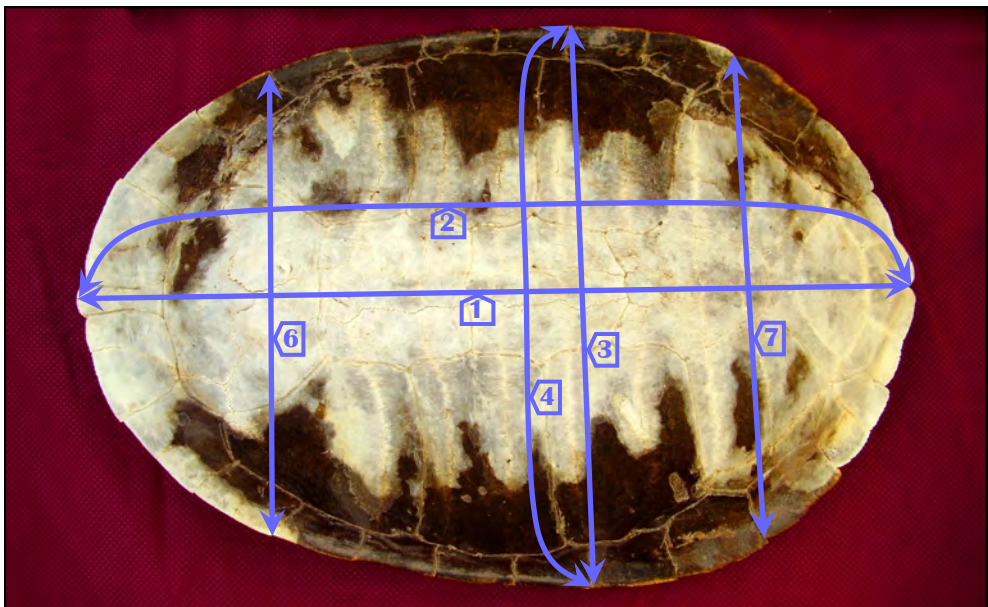


Figura 8. Puntos de referencia de las medidas tomadas en el espaldar: 1) LRE; 2) LCE; 3) ARE; 4) ACE; 6) AR3; 7) AR9. © Foto: Luis Antonio López.

29) ACAB. Anchura de la Cabeza. Anchura recta a nivel de los tímpanos.

30) MASA.

Las medidas rectas menores de 165 mm se tomaron con un cartabón de corredera de precisión 0.1 mm. Para aquéllas que superaban este valor, se utilizó un pie de rey de 400 mm, con precisión 0.5 mm. Todas las medidas curvas se tomaron con ayuda de una cinta métrica flexible de precisión 1 mm. La masa se registró con una balanza digital de precisión 1.0 gramos.

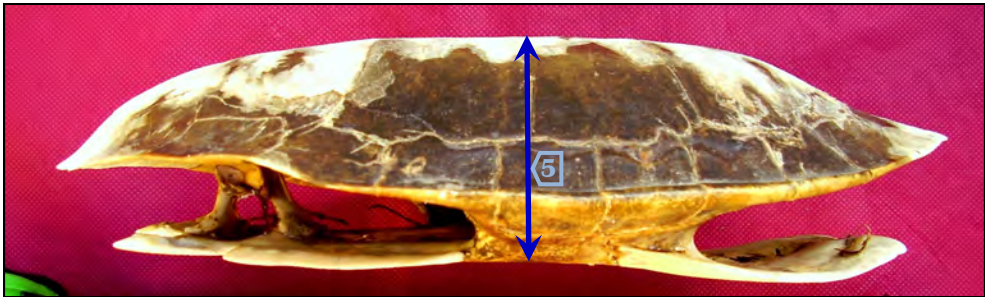


Figura 9. Puntos de referencia de la variable altura: 5) ALT. © Foto: Luis Antonio López.

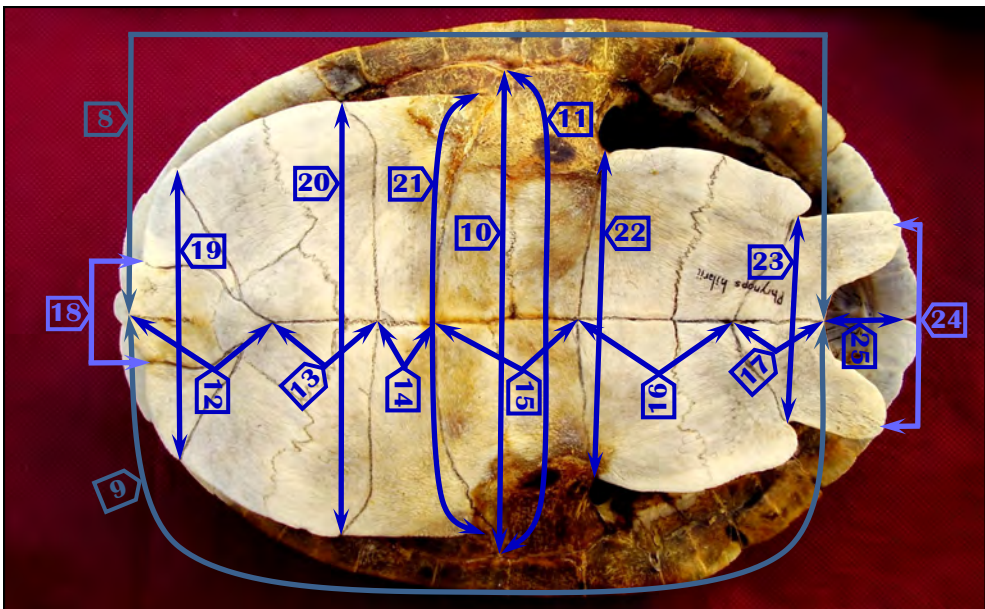


Figura 10. Puntos de referencia de las medidas tomadas en el plastrón: 8) LRP; 9) LCP; 10) RP; 11) ACP; 12) LSH; 13) LSH; 14) LSP; 15) LSAB; 16) LSF; 17) LSAN; 18) AIG; 19) AG; 20) AH; 21) AP; 22) AAB; 23) AF; 24) IA; 25) DEP.

© Foto: Luis Antonio López.

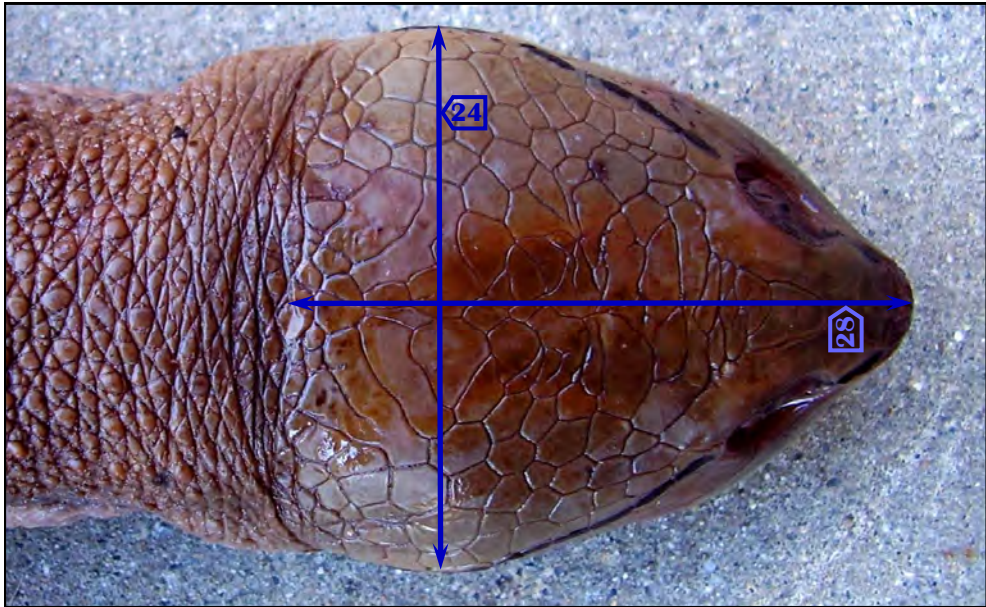


Figura 11. Puntos de referencia de las medidas tomadas en la cabeza: 28) LCAB; 29) ACAB.
© Foto: Luis Antonio López.

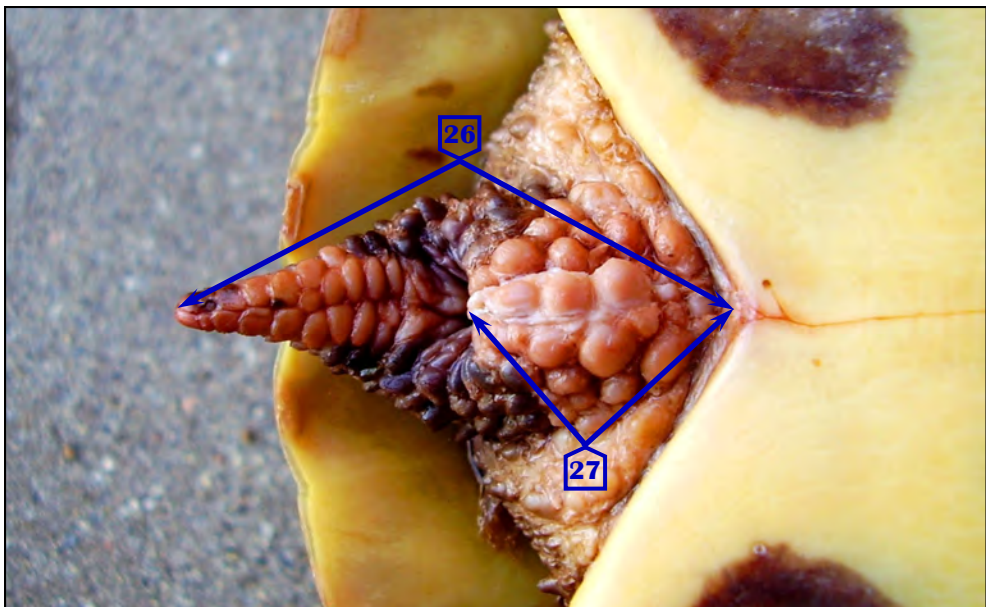


Figura 12. Puntos de referencia de las medidas tomadas en la región de la cola: 26) LCOL; 27) DC.
© Foto: Luis Antonio López.

3.2. Análisis

Para el análisis de datos, se distinguió entre machos, hembras e individuos inmaduros. En los análisis descriptivos se presentan los valores mínimos, medios, máximos, desviación estándar (D. S.) y tamaño de muestra. Para el estudio del crecimiento de las diferentes partes del animal, seguimos la fórmula propuesta por Huxley (1972):

$$Y = bX^a$$

Y = medida de una parte cualquiera;

X = medida de tamaño global del animal (hemos realizado el análisis utilizando como variable independiente la longitud recta del espaldar LRE);

b = parámetro;

a = coeficiente de alometría.

Para delimitar el rango del crecimiento isométrico se siguieron las consideraciones de Moraes-Riodales & Valenti (2002), Merchán *et al.* (2005) y Kassuga *et al.* (2008). Por consiguiente se tendrá en cuenta que:

$a > 1.10$, alometría positiva. Hiperalometría. El crecimiento parcial de la parte estudiada es mayor que el crecimiento general del animal a lo largo del desarrollo.

$a < 0.90$, alometría negativa. Hipoalometría. El crecimiento parcial de la parte estudiada es menor que el crecimiento general del animal a lo largo del desarrollo.

$0.90 \leq a \leq 1.10$, crecimiento isométrico. Isometría. El crecimiento parcial de la parte estudiada es igual al crecimiento general del animal a lo largo del desarrollo.

Con el objeto de facilitar los cálculos, convertimos la expresión anterior en un modelo de regresión lineal, calculando los logaritmos de todas las variables, con la siguiente expresión:

$$\text{Log } Y = \text{Log } b + a \text{ Log } X$$

Para evaluar el grado de ajuste de la muestra a una distribución normal, se utilizaron las aproximaciones visuales (Normal Probability Plot) de acuerdo a lo propuesto por Merchán (2003). Para el estudio de la homogeneidad se usó el test de Levene atendiendo las sugerencias de Kehr (1994) y McDonald (2009).

Para el estudio del dimorfismo sexual, se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA) considerando la LRE co-variable y el SEXO como variable de clasificación. El software estadístico utilizado fue InfoStat versión 2008, desarrollado por Di Rienzo *et al.* (2008).

4. RESULTADOS

4.1. Biometría

4.1.1. Caracterización morfométrica

Las hembras resultaron mayores en los valores medios de todas las variables con las excepciones de LCOL (media ♀ = 51.3 mm; media ♂ = 55.1 mm) y de DC (media ♀ = 25.9 mm; media ♂ = 33.7 mm). La importancia de estas medidas en la distinción de sexos se apreciará mejor en el estudio de dimorfismo sexual.

Considerando los valores mínimos obtenidos para cada variable, observamos que los machos alcanzan mayores dimensiones en siete de las treinta variables (AR9 [mínimo ♂ = 76 mm; ♀ = 74 mm]; ACP [mínimo ♂ = 93 mm; ♀ = 91 mm]; LSH [mínimo ♂ = 13.7 mm; ♀ = 12.3 mm]; LSAB [mínimo ♂ = 17.9 mm; ♀ = 16.7 mm]; LSF [mínimo ♂ = 18.7 mm; ♀ = 18.2 mm]; LCOL [mínimo ♂ = 22.7 mm; ♀ = 21.7 mm]; DC [mínimo ♂ = 10.2 mm; ♀ = 9.9 mm]).

Del mismo modo, pero ahora considerando los valores máximos obtenidos para cada variable, observamos que los machos alcanzan mayores dimensiones en dos de las treinta variables (LCOL [máximo ♂ = 77.3 mm; ♀ = 71.6 mm]; DC [máximo ♂ = 47.3 mm; ♀ = 35.7 mm]); además, en una de las variables se registraron iguales valores para los dos sexos (LSH [máximo ♂ = ♀ = 48.5 mm]).

El mayor individuo registrado para la variable LRE es una hembra (LRE [máxima ♀ = 392 mm; ♂ = 390.5 mm]) y también para la LRP (LRP [máxima ♀ = 321.3 mm; ♂ = 320.2 mm]). La ALT también es mayor en hembras (ALT [máxima ♀ = 127.5 mm; ♂ = 96.1 mm]). El ejemplar más pesado es una hembra (MASA [máximo ♀ = 6105 g; ♂ = 4530 g]).

Los inmaduros han presentado una longitud recta de espaldar media de 59.4 mm, con un mínimo de 34.8 mm y un máximo de 117.3 mm. El valor mínimo obtenido en este estudio es similar a los registrados por otros autores y corresponde con el tamaño de eclosión (Belmonte, 1991; Bager, 1997; Carreira *et al.*, 2005; Bager, 2006 y 2007). Para la longitud recta de plastrón, la media ha sido de 55.3 mm (mínimo de 31 mm y máximo de 100.8 mm). Respecto a la altura, los valores medios se registraron en 22.5 mm, con un mínimo de 12.7 mm y un máximo de 40.6 mm.

Los valores promedios, mínimos, máximos y desvíos estándar (D. S.) para cada una de las medidas obtenidas para cada variable en *P. hilarii* (machos, hembras e inmaduros) se detallan en las tablas 2, 3 y 4.

Tabla 2. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en MACHOS de *P. hilarii*. Todas las medidas en milímetros; masa en gramos.

	N	media	mínimo	máximo	D. S.
LRE	25	243.0	121.2	390.5	60.2
LCE	24	252.9	128.0	406.0	63.3
ARE	25	168.5	96.6	249.0	33.8
ACE	24	202.3	110.0	288.0	42.1
ALT	22	64.0	40.9	96.1	14.1
AR3	24	139.5	73.6	207.0	31.4
AR9	25	142.1	76.0	207.6	32.6
LRP	26	206.1	103.8	320.2	49.6
LCP	25	207.4	108.0	326.0	48.0
ARP	23	137.5	77.8	206.9	29.5
ACP	22	146.5	93.0	224.0	31.1
LSIG	26	45.8	26.0	67.5	10.1
LSH	26	29.1	13.7	48.5	9.0
LSP	25	19.4	11.4	30.9	4.6
LSAB	25	37.4	17.9	60.1	11.2
LSF	25	41.4	18.7	64.2	11.5
LSAN	24	31.4	18.4	44.0	6.7
AIG	25	26.5	12.7	47.1	7.7
AG	26	84.6	41.9	125.6	20.3
AH	26	115.2	55.4	173.0	28.2
AP	21	133.0	76.0	199.8	28.9
AAB	26	92.5	48.3	137.9	21.2
AF	26	63.0	32.2	87.4	13.3
IA	25	49.1	22.8	74.2	11.6
DEP	23	40.9	20.0	69.8	11.3
LCAB	21	54.6	32.5	78.8	12.7
ACAB	20	43.3	24.1	67.2	11.4
LCOL	17	55.1	22.7	77.3	14.4
DC	17	33.7	10.2	47.3	9.9
MASA	3	2725.0	705.0	4530.0	1921.5

Tabla 3. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en HEMBRAS de *P. hilarii*. Todas las medidas en milímetros; masa en gramos.

	N	media	mínimo	máximo	D. S.
LRE	39	296.9	125.2	392.0	69.0
LCE	39	309.2	131.0	409.0	72.1
ARE	37	210.2	100.6	273.3	44.6
ACE	38	256.2	117.0	361.0	59.8
ALT	31	92.5	41.7	127.5	23.6
AR3	36	175.5	80.0	225.3	40.4
AR9	34	170.1	74.0	230.0	39.1
LRP	41	250.0	110.2	321.3	58.5
LCP	38	259.0	112.0	330.0	59.9
ARP	31	180.0	82.0	227.9	38.7
ACP	31	192.5	91.0	239.0	41.6
LSIG	38	56.3	28.2	72.2	11.3
LSH	36	34.6	12.3	48.5	10.8
LSP	36	24.1	13.3	31.9	4.5
LSAB	38	46.1	16.7	73.0	14.5
LSF	37	48.8	18.2	72.9	14.3
LSAN	37	36.5	21.8	46.9	7.1
AIG	40	35.4	17.8	56.9	10.4
AG	39	104.4	47.0	135.2	23.2
AH	39	139.4	61.2	183.8	32.0
AP	31	175.2	79.9	216.6	36.8
AAB	40	112.8	52.3	148.1	25.5
AF	41	77.8	34.5	103.2	17.5
IA	40	58.6	24.5	81.2	15.0
DEP	30	51.8	20.4	70.2	13.7
LCAB	36	66.0	33.6	87.8	13.9
ACAB	36	54.3	25.0	76.2	12.5
LCOL	29	51.3	21.7	71.6	11.7
DC	29	25.9	9.9	35.7	7.5
MASA	19	4212.9	2200.0	6105.0	992.4

Tabla 4. Valores medios, mínimos, máximos y desviación estándar (D. S.) de las medidas consideradas en INMADUROS de *P. hilarii*. Todas las medidas en milímetros; masa en gramos.

	N	media	mínimo	máximo	D. S.
LRE	15	59.4	34.8	117.3	29.4
LCE	9	80.7	44.0	128.0	32.1
ARE	13	49.9	25.7	97.1	26.9
ACE	9	72.6	36.0	115.0	31.0
ALT	12	22.6	12.7	40.6	10.1
AR3	8	51.1	24.1	76.2	20.5
AR9	7	49.7	23.8	67.3	16.0
LRP	12	55.3	31.0	100.8	27.1
LCP	7	74.1	36.0	103.0	25.4
ARP	11	44.2	22.8	76.0	20.6
ACP	7	63.4	31.0	87.0	19.6
LSIG	10	13.6	7.0	22.7	6.4
LSH	10	7.3	3.5	14.1	3.8
LSP	7	7.9	3.5	11.3	2.8
LSAB	4	12.0	9.7	15.1	2.4
LSF	6	13.6	6.1	18.5	5.5
LSAN	9	9.5	5.2	16.6	4.5
AIG	9	6.5	3.3	12.7	3.2
AG	9	25.9	12.6	43.2	12.1
AH	9	34.2	17.4	55.3	15.0
AP	8	50.3	24.7	75.2	19.3
AAB	9	30.2	17.2	47.1	12.0
AF	10	17.7	9.7	30.1	8.1
IA	11	11.8	6.6	20.4	5.3
DEP	5	14.8	9.0	20.6	4.6
LCAB	15	20.4	16.2	31.0	5.4
ACAB	15	16.0	13.0	24.4	3.9
LCOL	10	12.6	7.3	21.0	4.8
DC	10	5.1	2.5	8.2	1.8
MASA	0	0	0	0	0

4.1.2. Análisis de regresión y correlación

Los resultados de los análisis de regresión y correlación entre los logaritmos de las medidas y los logaritmos de la longitud recta de espaldar para cada grupo considerado (machos, hembras e inmaduros) se exponen en las tablas 5, 6 y 7 (ver Figuras 21 a 49 en Apéndice II). Los coeficientes de regresión son interpretados de aquí en adelante como los coeficientes de alometría (a).

Todas las correlaciones resultaron significativas ($\alpha = 0.05$), con la excepción de LSAB en los inmaduros ($p = 0.137$). Es probable que este resultado se deba al error al registrar la medida, debido a que en esta categoría el “ombbligo” (zona de conexión entre el saco vitelino y el embrión) emerge al exterior principalmente a través de dicha sutura. Por consiguiente, la variable LSAB de los inmaduros no será tomada en cuenta en los estudios.

En machos, se han observado coeficientes de alometría positiva en ocho medidas: MASA, LCE, LSH, LSAB, LSF, AIG, DEP y DC. En hembras, nueve fueron las variables que presentaron valores mayores a 1, a saber: MASA, ALT, LSH, LSAB, LSF, AIG, IA, DEP y DC. Sin embargo, solamente MASA y LSAB en machos y MASA, LSH, LSAB y LSF en hembras presentan $a > 1.10$, por lo que el resto pueden considerarse isométricas. Del mismo modo, aunque el resto de las variables presentan coeficientes menores a 1, solo ARE, ACE, ALT, AR3, ARP, ACP, LSIG, LSP, LSAN, AP, AAB, AF, LCAB y ACAB en machos y ARE, ARP, LSIG, LSP, LSAN, AP, LCAB y LCOL en hembras pueden considerarse alométricas negativas, con $a < 0.90$. Resumiendo para los adultos, los machos presentaron dos variables alométricas positivas, 14 variables alométricas negativas y 14 variables isométricas. Las hembras presentaron cuatro variables alométricas positivas, ocho variables alométricas negativas y 18 variables isométricas.

En inmaduros, no se registraron coeficientes respecto a la MASA, ya que no se contó con ejemplares vivos que pertenecieran a este grupo. Las variables consideradas isométricas para inmaduros son las siguientes: ACE, AR3, AR9, LRP, LCP, ARP, ACP, LSIG, LSP, AIG, AG, AH, AP, AAB, AF e IA. Al mismo tiempo, se presenta alometría positiva en las variables ARE, LSH, LSF, LSAN y DEP y alometría negativa en LCE, ALT, LCAB, ACAB, LCOL y DC. Por consiguiente, podemos resumir para los inmaduros: cinco variables alométricas positivas, seis variables alométricas negativas y 17 variables isométricas.

Tabla 5. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en MACHOS de *P. hilarii*. Log b: parámetro; a: coeficiente de alometría; r: coeficiente de correlación.

	N	log b	a	r	p
MASA	3	-3.21	2.66	0.999	0.026
LRE	25	0	1	1	<0.0001
LCE	24	0.0027	1.01	0.999	<0.0001
ARE	25	0.36	0.78	0.985	<0.0001
ACE	24	0.34	0.82	0.974	<0.0001
ALT	22	-0.071	0.79	0.944	<0.0001
AR3	24	0.06	0.87	0.986	<0.0001
AR9	25	-0.047	0.92	0.984	<0.0001
LRP	25	0.055	0.94	0.997	<0.0001
LCP	25	0.11	0.93	0.998	<0.0001
ARP	23	0.18	0.82	0.988	<0.0001
ACP	22	0.33	0.77	0.982	<0.0001
LSIG	25	-0.33	0.83	0.972	<0.0001
LSH	25	-1.17	1.1	0.945	<0.0001
LSP	24	-0.35	0.67	0.769	<0.0001
LSAB	24	-1.11	1.12	0.976	<0.0001
LSF	24	-0.86	1.04	0.95	<0.0001
LSAN	23	-0.23	0.72	0.859	<0.0001
AIG	24	-1.12	1.06	0.954	<0.0001
AG	25	-0.29	0.93	0.986	<0.0001
AH	25	-0.25	0.97	0.992	<0.0001
AP	21	0.19	0.82	0.985	<0.0001
AAB	25	-0.13	0.88	0.988	<0.0001
AF	25	-0.21	0.84	0.977	<0.0001
IA	24	-0.61	0.966	0.97	<0.0001
DEP	23	-0.88	1.05	0.976	<0.0001
LCAB	19	-0.03	0.74	0.988	<0.0001
ACAB	18	-0.39	0.85	0.982	<0.0001
LCOL	17	-0.61	0.99	0.93	<0.0001
DC	17	-1.06	1.09	0.85	<0.0001

Tabla 6. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en HEMBRAS de *P. hilarii*. Log b: parámetro a: coeficiente de alometría; r: coeficiente de correlación.

	N	log b	a	r	p
MASA	19	-3.5	2.81	0.975	<0.0001
LRE	39	0	1	1	<0.0001
LCE	39	2.25	0.998	0.999	<0.0001
ARE	37	0.18	0.87	0.988	<0.0001
ACE	38	0.067	0.95	0.986	<0.0001
ALT	31	-0.64	1.05	0.982	<0.0001
AR3	36	-0.1	0.95	0.988	<0.0001
AR9	34	-0.093	0.94	0.985	<0.0001
LRP	39	-0.0023	0.97	0.992	<0.0001
LCP	38	-0.00052	0.98	0.992	<0.0001
ARP	31	0.042	0.89	0.988	<0.0001
ACP	31	0.045	0.9	0.988	<0.0001
LSIG	36	-0.25	0.81	0.974	<0.0001
LSH	35	-1.63	1.28	0.962	<0.0001
LSP	34	-0.22	0.65	0.846	<0.0001
LSAB	36	-1.3	1.2	0.963	<0.0001
LSF	35	-1.23	1.18	0.96	<0.0001
LSAN	35	0.037	0.62	0.856	<0.0001
AIG	38	-1.08	1.06	0.921	<0.0001
AG	37	-0.27	0.93	0.989	<0.0001
AH	37	-0.22	0.96	0.989	<0.0001
AP	31	0.043	0.87	0.988	<0.0001
AAB	38	-0.24	0.93	0.983	<0.0001
AF	39	-0.4	0.93	0.963	<0.0001
IA	38	-0.81	1.04	0.956	<0.0001
DEP	30	-0.97	1.08	0.971	<0.0001
LCAB	33	-0.23	0.83	0.97	<0.0001
ACAB	33	-0.61	0.95	0.981	<0.0001
LCOL	29	-0.46	0.88	0.917	<0.0001
DC	29	-1.29	1.09	0.893	<0.0001

Tabla 7. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldas (LRE) en INMADUROS de *P. hilarii*. Log b: parámetro a: coeficiente de alometría r: coeficiente de correlación.

	N	log b	a	r	p
MASA	--	--	--	--	--
LRE	15	0	1	1	<0.0001
LCE	9	0.25	0.89	0.996	<0.0001
ARE	13	-0.31	1.12	0.997	<0.0001
ACE	9	1.56	0.99	0.999	<0.0001
ALT	12	-0.2	0.87	0.986	<0.0001
AR3	8	-0.37	1.1	0.997	<0.0001
AR9	7	-0.2	0.99	0.984	<0.0001
LRP	12	-0.15	1.04	0.998	<0.0001
LCP	7	-0.12	1.03	0.998	<0.0001
ARP	11	-0.24	1.03	0.999	<0.0001
ACP	7	-0.03	0.96	0.989	<0.0001
LSIG	10	-0.82	1.06	0.994	<0.0001
LSH	10	-1.24	1.14	0.99	<0.0001
LSP	7	-1.14	1.06	0.992	<0.0001
LSAB	4	-0.28	0.71	0.863	0.137
LSF	6	-2.18	1.69	0.916	0.01
LSAN	9	-1.05	1.12	0.986	<0.0001
AIG	9	-1.09	1.04	0.951	<0.0001
AG	9	-0.64	1.1	0.995	<0.0001
AH	9	-0.36	1.01	0.996	<0.0001
AP	8	-0.22	1.02	0.998	<0.0001
AAB	9	-0.29	0.95	0.996	<0.0001
AF	10	-0.64	1.02	0.995	<0.0001
IA	11	-0.64	0.94	0.984	<0.0001
DEP	5	-1.14	1.17	0.939	0.018
LCAB	15	0.35	0.55	0.991	<0.0001
ACAB	15	0.36	0.48	0.978	<0.0001
LCOL	10	-0.29	0.76	0.951	<0.0001
DC	10	-0.67	0.77	0.908	0

4.2. Dimorfismo sexual

Las comparaciones entre sexos de las pendientes de las regresiones indicaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la mayoría de las variables analizadas, a saber: MASA, LCE, ARE, ACE, ALT, AR3, LRP, LCP, ARP, ACP, LSIG, LSP, AIG, AG, AH, AP, AAB, AF, LCAB, ACAB, LCOL y DC (ver Tabla 8). Entre éstas, se registraron diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) en las variables: MASA, ARE, ALT, ARP, LSIG, AG, LCOL y DC.

Los análisis de covarianza ANCOVA indicaron que los machos alcanzaron pendientes de regresión significativamente mayores en cinco variables: LCE ($F_{(1,60)} = 5.69$, $p = 0.0203$), LSIG ($F_{(1,58)} = 20.99$, $p < 0.0001$), LSP ($F_{(1,55)} = 7.80$, $p = 0.0072$), AH ($F_{(1,59)} = 5.20$, $p = 0.0262$) y LCOL ($F_{(1,43)} = 59.48$, $p < 0.0001$). Para el caso de las hembras, obtuvimos pendientes significativamente mayores en catorce variables: MASA ($F_{(1,19)} = 47.16$, $p < 0.0001$), ARE ($F_{(1,59)} = 24.86$, $p < 0.0001$), ACE ($F_{(1,59)} = 10.42$, $p = 0.0020$), ALT ($F_{(1,50)} = 24.72$, $p < 0.0001$), AR3 ($F_{(1,57)} = 16.25$, $p = 0.0002$), LRP ($F_{(1,61)} = 10.48$, $p = 0.002$), LCP ($F_{(1,60)} = 9.33$, $p = 0.0034$), ARP ($F_{(1,51)} = 23.11$, $p < 0.0001$), ACP ($F_{(1,50)} = 13.87$, $p = 0.0005$), AP ($F_{(1,49)} = 13.52$, $p = 0.0006$), AAB ($F_{(1,60)} = 8.65$, $p = 0.0046$), AF ($F_{(1,61)} = 7.34$, $p = 0.0088$), LCAB ($F_{(1,49)} = 11.41$, $p = 0.0014$) y ACAB ($F_{(1,48)} = 12.28$, $p = 0.001$).

Las variables para las cuales no se registraron diferencias significativas en la pendiente entre los sexos fueron siete: AR9 ($F_{(1,56)} = 1.16$, $p = 0.2866$), LSH ($F_{(1,57)} = 2.64$, $p = 0.1098$), LSAB ($F_{(1,57)} = 0.06$, $p = 0.8085$), LSF ($F_{(1,56)} = 2.55$, $p = 0.1162$), LSAN ($F_{(1,55)} = 1.68$, $p = 0.1998$), IA ($F_{(1,59)} = 1.62$, $p = 0.2078$) y DEP ($F_{(1,50)} = 1.61$, $p = 0.2106$). Para la variable DC, relevante para el dimorfismo sexual de la especie, los resultados del ANCOVA señalan que las diferencias en las pendientes fueron estadísticamente significativas.

En este sentido, según la metodología utilizada en este estudio, solamente la longitud de la cola (LCOL) y la distancia cloacal (DC) pueden ser usados como caracteres de dimorfismo sexual de manera fiable (ver Figuras 48 y 49, Tabla 8). También pudimos apreciar un leve dimorfismo sexual en la altura del caparazón (ALT) (ver Figura 25, Tabla 8).

Tabla 8. Estadísticos de regresión y comparación de las pendientes de regresión a través del análisis de la covarianza (ANCOVA) usando como co-variable el log LRE y como variable de clasificación al SEXO entre machos (M) y hembras (H) de *P. hilarii*. Nivel de significación $\alpha = 0.05$.

Variable	Sexo	Regresión		ANCOVA (comparación de pendientes)		
		Pendiente (a)	Ordenada (log b)	F	gl	P
MASA	H	2.81	-3.5	47.16	1.19	<0.0001
	M	2.66	-3.21			
LCE	H	0.998	2.25	5.69	1.60	0.0203
	M	1.01	0.0027			
ARE	H	0.87	0.18	24.86	1.59	0.002
	M	0.78	0.36			

Tabla 8. Continuación

Variable	Sexo	Regresión		ANCOVA (comparación de pendientes)		
		Pendiente (a)	Ordenada (log b)	F	gl	P
ACE	H	0.95	0.067	10.42	1.59	0.002
	M	0.82	0.34			
ALT	H	1.05	-0.64	24,72	1.50	<0.0001
	M	0.79	-0.071			
AR3	H	0.95	-0.1	16.25	1.57	0.0002
	M	0.87	0.06			
AR9	H	0.94	-0.093	1.16	1.56	0.2866
	M	0.92	-0.047			
LRP	H	0.97	-0.0023	10.48	1.61	0.002
	M	0.94	0.055			
LCP	H	0.98	-0.00052	9.33	1.60	0.0034
	M	0.93	0.11			
ACP	H	0.90	0.045	13.87	1.50	0.0005
	M	0.77	0.33			
LSIG	H	0.81	-0.25	20.99	1.58	<0.0001
	M	0.83	-0.33			
LSH	H	1.28	-1.63	2.64	1.57	0.1098
	M	1.10	-1.17			
LSP	H	0.65	-0.22	7.8	1.55	0.0072
	M	0.67	-0.35			
LSAB	H	1.20	-1.30	0.06	1.57	0.8085
	M	1.12	-1.11			
LSF	H	1.18	-1.23	2.55	1.56	0.1162
	M	1.04	-0.86			
LSAN	H	0.62	0.037	1.68	1.55	0.1998
	M	0.72	-0.23			
AIG	H	1.06	-1.08	8.47	1.59	0.0051
	M	1.06	-1.12			
AG	H	0.93	-0.27	28.68	1,59	<0.0001
	M	0.93	-0.29			

Tabla 8. Continuación

Variable	Sexo	Regresión		ANCOVA (comparación de pendientes)		
		Pendiente (a)	Ordenada (log b)	F	gl	P
AH	H	0.96	-0.22	5.20	1.59	0.0262
	M	0.97	-0.25			
AP	H	0.87	0.043	13.52	1.49	0.0006
	M	0.82	0.19			
AAB	H	0.93	-0.24	8.65	1.60	0.0046
	M	0.88	-0.13			
AF	H	0.93	-0.40	7.34	1.61	0.0088
	M	0.84	-0.21			
IA	H	1.04	-0.81	1.62	1.59	0.2078
	M	0.966	-0.61			
DEP	H	1.08	-0.97	1.61	1.50	0.2106
	M	1.05	-0.88			
LCAB	H	0.83	-0.23	11.41	1.49	0.0014
	M	0.74	-0.03			
ACAB	H	0.95	-0.61	12.28	1.48	0.001
	M	0.85	-0.39			
LCOL	H	0.88	-0.46	59.48	1.43	<0.0001
	M	0.99	-0.61			
DC	H	1.09	-1.29	82.19	1.43	<0.0001
	M	1.09	-1.06			



Vista de un meandro del río Negro. © Marcelo Colina.

5. DISCUSIÓN

5.1. Caracterización morfológica

Entre las tortugas dulceacuícolas que actualmente se registran en Uruguay, *Phrynops hilarii* es la especie que alcanza las mayores dimensiones (Achaval & Olmos, 1997; Cabrera, 1998; Carreira *et al.*, 2005). Además, según Pritchard (1979) es la mayor especie del género, pudiendo alcanzar hasta 450 mm de longitud máxima de carapacho.

Los trabajos de Medem (1960), Molina (1989) y Souza & Abe (2001) con *Phrynops geoffroanus* (citados por Eisemberg, 2006) registraron hembras con huevos de longitud recta de espaldar de 251 mm, 328 mm y 296 mm, respectivamente. De la misma forma, Moura (2009) describe que *P. geoffroanus* no sobrepasa los 350 mm de longitud total. Referente a las dimensiones de *Phrynops williamsi*, según Achaval & Olmos (1997), los adultos alcanzan dimensiones de hasta 370 mm. Sin embargo, los trabajos hechos con esta especie en el río Iguazú por Teixeira & Ribas (1999) registraron ejemplares de 402 mm de longitud curva de carapacho. Asimismo, Cielusinsky *et al.* (2008) comentan que *P. williamsi* puede sobrepasar los 400 mm de longitud de carapacho. Para la especie *P. tuberosus*, Duellman (1978) menciona hembras de 316 mm.

Nuestros resultados concuerdan con los referidos en la bibliografía (Freiberg, 1972; Astort, 1984; Belmonte, 1991; Cei, 1993; Cabrera, 1998; Bager, 1997; Bujes, 1998; Carreira *et al.*, 2005; Tortato, 2007; Peres, 2010). En los estudios realizados por Bager (1997), Tortato (2007) y Peres (2010) se registró, al igual que en este estudio, que las hembras son mayores que los machos en los valores medios de todas las variables con la excepción de la longitud de la cola y la distancia cloacal (LCOL y DC, respectivamente en este estudio). Tortato (2007) no registró ninguna de estas variables.

Bager (1997), con un tamaño de muestra similar al presente estudio, obtuvo valores medios más altos en todas las dimensiones y para ambos sexos, con excepción de la MASA. También en el trabajo de Peres (2010) ocurre algo similar, todos los valores medios son mayores con excepción de la MASA, que registró valores similares a este estudio. Estas diferencias con los resultados mostrados por Bager (1997) para la variable MASA deben ser tomados con suma cautela, debido a que los valores para esta variable en este estudio fueron registrados en ejemplares mantenidos en cautiverio en el Zoológico de Villa Dolores de Montevideo. Por consiguiente, estos resultados podrían estar sesgados debido a las condiciones particulares en las cuales estos ejemplares se desarrollan y crecen, como sobrealimentación, condiciones ambientales controladas, ausencia de depredadores, control sobre las enfermedades y parásitos (Gibbons, 1970; Souza, 2004).

Los ejemplares con los que trabajó Peres (2010) (16 machos y 25 hembras) habitan en un parque urbano y fueron introducidos por antropocoria como resultado de la liberación, después de haber estado en cautividad como mascotas. Según menciona la autora, este par-



Figura 13. Vista dorsal del carapacho de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.



Figura 14. Vista de la superficie ósea interna del carapacho de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.



Figura 15. Vista ventral del plastrón de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.



Figura 16. Vista de la superficie ósea interna del plastrón de *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.

que fue fundado en 1935 y recibe cerca de cuatro millones de personas al año. Estos visitantes interactúan con las poblaciones de las diferentes especies de tortugas que allí habitan en acciones tales como: introduciendo y sacando individuos, eliminando individuos por malos tratos, atropellamientos y en la alimentación. También menciona la depredación y los ataques de los animales domésticos y los efectos producidos por la polución. En este contexto, las comparaciones realizadas con el trabajo de Peres (2010) deben ser realizadas con suma cautela.

Tortato (2007) obtuvo menores dimensiones en todas las variables para los dos sexos en relación con el presente estudio. Es probable que estos contrastes se deban a las notables diferencias en el tamaño de la muestra (Tortato: $n = 13$ [7 hembras y 6 machos]; presente estudio: $n = 86$ [44 hembras; 27 machos; 15 inmaduros]). Las dimensiones de los ejemplares considerados como neonatos (LRE rango 35-40 mm) son similares a las registradas por Belmonte (1991) y Bager (1997, 2006 y 2007). Los datos referidos a las dimensiones corporales para neonatos o recién nacidos son, en cualquier caso, escasos para *P. hilarii*.

A pesar de que la estadística descriptiva demuestra que las hembras alcanzan superiores dimensiones en la mayoría de las variables respecto a los machos, las relaciones entre las variables indican que pocas pueden ser aplicadas como caracteres de dimorfismo sexual (Bager, 1997).

5.2. Crecimiento alométrico - Inmaduros

Según Klingenberg (1998), los estudios alométricos pueden ser abordados desde tres niveles diferentes, distinguiéndose entre alometría estática, ontogenética y evolutiva. Para el caso particular de este estudio, el foco de análisis estuvo referido a la alometría ontogenética o de crecimiento relativo intraespecífico, donde cada individuo fue medido en un solo evento y solamente se obtuvo una trayectoria alométrica media, compuesta por muchos individuos de diferentes edades.

Branch (1984) señala que el crecimiento del caparazón de los quelonios ha sido descrito implícitamente como isométrico; igualmente, Brophy (2004 y 2006) menciona que el crecimiento alométrico en caracteres del caparazón es un fenómeno generalizado en tortugas. Los resultados obtenidos en el presente estudio corroboran que el comportamiento de la mayoría de las variables fue isométrico. Además, entre los caracteres con crecimiento alométrico, primaron los negativos (hipoalometría) sobre los positivos (hiperalometría). Estos patrones alométricos se dan como resultado de las diferencias en la velocidad de crecimiento de algunos caracteres en comparación a la longitud recta de espaldar (Braga & Rivas, 2002).

En inmaduros, las longitudes de las suturas humerales (LSH), femorales (LSF) y anales (LSAN) presentaron un crecimiento proporcionalmente mayor en relación con el tamaño total del organismo (LRE). Algo similar ocurre con la distancia espaldar-plastrón (DEP) y la anchura recta de espaldar (ARE). Posiblemente, este patrón característico en el crecimiento alométrico estaría favoreciendo el desarrollo de los miembros anteriores y posterior-

res como también el volumen de los lóbulos anterior y posterior del plastrón. De hecho, tanto el mayor valor registrado en el coeficiente alométrico para LSF ($a = 1.69$, $p = 0.01$) como el valor obtenido para LSAN ($a = 1.12$, $p < 0.0001$) podrían estar evidenciando un aumento en el volumen interno, principalmente en la longitud del lóbulo posterior del plastrón. Sin embargo, estas relaciones alométricas sugieren, más que algún tipo de adaptación, patrones generales de desarrollo (Vassallo 2000; Fabrezi *et al.*, 2009).

En este sentido, en los quelonios el plan básico del cuerpo difiere del patrón típico de los vertebrados en muchas características. En particular, la presencia de un caparazón rígido, la fusión de la columna vertebral y la ubicación interna de las cinturas apendiculares obliga a las tortugas a utilizar solamente los movimientos de las extremidades para la propulsión (Renous *et al.*, 2008). Los estudios de Zug y Walker (citados por Renous *et al.*, 2008) en tortugas criptodiras de agua dulce revelan que los miembros anteriores y posteriores muestran similares movimientos, pero las extremidades posteriores predominan en la generación de empuje.

De la misma manera, el crecimiento parcial registrado para DEP ($a = 1.17$, $p = 0.018$) sugiere un aumento en la distancia entre el espaldar y el plastrón en la parte posterior del caparazón, el cual estaría favoreciendo la movilidad de los miembros posteriores por aumento en el espacio disponible. En este sentido, similares explicaciones valdrían para el crecimiento que se registra en LSH ($a = 1.14$, $p < 0.0001$) y la movilidad de los miembros anteriores en los inmaduros. Sin embargo, los estudios realizados en especies del género *Trachemys* demuestran que las extremidades anteriores se emplean en el agua principalmente para mantener el equilibrio y la orientación, aunque también se menciona que las uñas pueden ayudar en la propulsión en hábitats con vegetación densa (Renous *et al.*, 2008). Estos comportamientos y especializaciones también podrían ser válidos para *P. hilarii*, dadas las similitudes en ocupación de hábitat entre estas especies.

El análisis de alometría registrado en la longitud curva de espaldar (LCE, $a = 0.89$, $p < 0.0001$), en la altura (ALT, $a = 0.87$, $p < 0.0001$) y en la anchura recta de espaldar (ARE, $a = 1.12$, $p < 0.0001$) señalan que los inmaduros adoptan una forma semicircular respecto al espaldar y también caparazones deprimidos (ver Apéndice III, Re-descripción de *P. hilarii*), lo que podría constituir una adaptación que favoreciere en esta etapa del desarrollo la flotabilidad, el control de la posición y el equilibrio del cuerpo, en cooperación con la actividad de los miembros. En este sentido, se podrían estar generando ciertas diferencias en la elección del hábitat entre neonatos, inmaduros y adultos. Ayres & Cordero (2007) mencionan que existen diferencias ontogénicas en el uso del hábitat de especies de tortugas acuáticas, con juveniles que, por lo general, son registrados más lejos del río y a menudo cerca de las áreas de anidación, asociadas a una alta productividad y libres de depredadores. También, estos mismos autores detallan que las crías son más comúnmente asociadas con el agua poco profunda, cálida, libre de depredadores vertebrados acuáticos y con, por lo menos, algo de vegetación acuática.

La longitud y anchura de la cabeza (LCAB y ACAB) mostraron los coeficientes de alometría más bajos de toda la muestra (LCAB, $a = 0.55$; ACAB, $a = 0.48$; $p < 0.0001$). Kamezaki & Matsui (1997) obtienen similares resultados en el crecimiento relativo de la cabeza en crías de

Caretta caretta. El uso de las extremidades anteriores en el manejo del alimento con el fin de fragmentarlo a tamaños adecuados para poder ser ingeridos (Belmonte, 1991; Molina, 1991; Bager, 2007) podría ser la causa del crecimiento que hemos verificado en la cabeza. Al mismo tiempo, en los primeros días después de la eclosión, los recién nacidos continúan aprovechando las reservas energéticas provenientes de los residuos internos del vitelo, por lo que no es necesario que se alimenten activamente (Belmonte, 1991; Cantarelli, 2006). En el mismo sentido, la hipoalometría registrada en la longitud de la cola (LCOL, $a = 0.76$, $p < 0.0001$) y en la distancia cloacal (DC, $a = 0.77$, $p = 0$), teniendo en cuenta la importancia de estos caracteres en la reproducción, sugieren un papel secundario en los inmaduros. Es preciso notar que las variables LCOL y DC registradas para los inmaduros presentan valores que fueron registrados en ejemplares que, dentro del rango de dimensiones, corresponden al extremo inferior (ver Tabla 4). Sin embargo, en el estudio de Belmonte (1991) no son descritas observaciones particulares para la cola, posiblemente porque ésta no despliega una funcionalidad relevante.

5.3. Crecimiento alométrico - Adultos machos y hembras

La MASA ha resultado la variable con mayor coeficiente de alometría para machos y hembras, manifestando un crecimiento hiperalométrico en ambos. Este patrón alométrico para esta variable era el esperado debido a que el volumen (proporcional a la masa) es una medida que aumenta en proporción al cubo de las dimensiones lineales, en lo que podría resultar que la MASA aumentara más rápido que la longitud y la superficie (McMahon & Bonner, 1986; Zaballos *et al.*, 2009). La diferencia entre sexos fue altamente significativa ($p < 0.0001$), con un valor de crecimiento parcial mayor en las hembras.

Todos los coeficientes alométricos registrados en las variables del espaldar revelaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) con la excepción de AR9 ($p = 0.2866$). Sin embargo, la isometría registrada en esta última variable para los dos sexos indica que la parte posterior del espaldar muestra un crecimiento parcial similar en ambos sexos. En los machos, las variables ARE, ACE, AR3 del espaldar y la altura del caparazón (ALT) resultaron hipoalométricas. En las hembras, solamente se obtuvieron similares resultados en ARE, las demás variables fueron isométricas. La comparación de estos resultados sugiere que los machos son proporcionalmente más angostos en la parte anterior del espaldar y más bajos que las hembras.

En el plastrón, no se registraron diferencias significativas entre los sexos para las variables LSH, LSAB, LSF, LSAN e IA, aunque sí diferencias en cuanto a sus coeficientes de alometría, con coeficientes positivos en LSH y LSAB, negativos en LSAN y en el rango de isometría para IA. En ambos sexos el crecimiento parcial del ancho del lóbulo anterior del plastrón resultó igual al crecimiento global del organismo, sin embargo, el ancho del lóbulo posterior en machos registró un crecimiento menor al de las hembras. Esto último, complementado con el crecimiento isométrico en ALT y el hiperalométrico en LSAB, sugiere que el volumen interno de la mitad posterior del cuerpo en las hembras es relativamente mayor al de los machos.



Figura 17. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de siete individuos de *P. hilarii* de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República. © CHELONIA / Manuel Merchán.

En los machos, el crecimiento hiperalométrico en LSAB podría estar revelando la región principal en donde se origina el desarrollo de la concavidad plastral, o también, quizás, la parte del plastrón que más contribuye a la formación de dicha concavidad. Según Astort (1984), la concavidad en *P. hilarii* abarca la región posterior de los escudos humerales, la totalidad de los pectorales, abdominales, femorales y la región anterior de los anales. También menciona que la estabilidad de los machos durante la cópula se ve aumentada debido al plastrón cóncavo y el caparazón bajo.

Los menores coeficientes alométricos para ambos sexos fueron registrados en LSP ($\sigma = 0.67$; $\varphi = 0.65$) y LSAN ($\sigma = 0.72$; $\varphi = 0.62$). Mosimann (1956) estudió el crecimiento relativo en los escudos del plastrón en *Kinosternon integrum* e indicó que la relación entre éstos podría deberse a que si un escudo tiene más espacio en la línea media, deja menos espacio relativo para su escudo adyacente. También, sugiere que las diferencias en el crecimiento relativo entre los escudos pueden ser por causas que operan en el desarrollo del embrión, durante la ontogenia, después de la eclosión de los individuos o a lo largo del crecimiento. Para el caso particular de LSAN, podría también suponerse la posibilidad de que los resultados obtenidos se deban a una restricción física en el desarrollo o en el crecimiento. La pelvis de los pleurodiros está fusionada al espaldar (a través del ilion) y al plastrón (a través del isquion y pubis), formando un anclaje firme entre el espaldar y el xifiplastrón. Tomando como referencia el punto de fusión de las pelvis con el xifiplastrón, se observa claramente que los bordes internos de los escudos anales están ubicados notoriamente por detrás (ver Apéndice III. Re-descripción de *P. hilarii*). A pesar que los huesos dérmicos plastrales y los escudos córneos epidérmicos que los recubren no se corresponden, puede haber la posibilidad de que el crecimiento de LSAN esté siendo fuertemente influenciado por la relación xifiplastrón-pelvis-espaldar, dando como resultado un crecimiento alométrico negativo en los adultos.

Para ambos sexos se registró alometría negativa en el largo de la cabeza (LCAB), pero respecto al ancho de la cabeza (ACAB) los machos resultaron con un crecimiento hipoalométrico ($a = 0.85$) y el de las hembras resultó isométrico ($a = 0.95$), siendo estas diferencias estadísticamente significativas ($p = 0.001$). En el trabajo de Souza *et al.* (2000), se menciona que en algunas especies de quelonios se identifican diferencias en el ancho de la cabeza entre machos y hembras. Además, según Ernst & Barbour (1989), en varias especies del género *Graptemys*, las hembras presentan un mayor ancho cefálico y también se resaltan los comentarios personales de Molina (com. pers.), quien destaca que en *Trachemys dorbignyi* las hembras adultas poseen la cabeza más ancha que los machos. Asimismo, Pritchard (1984) señala que hay diferentes técnicas para la captura de peces realizadas por las tortugas de la familia Chelidae, relacionándolas con especializaciones morfológicas. En este sentido, al igual como se discute en Souza *et al.* (2000), sería interesante comparar el mecanismo de alimentación y dieta a diferentes edades en *P. hilarii* y relacionarla con la morfología craneana.

Las diferencias en los coeficientes alométricos entre machos y hembras en la longitud de la cola (LCOL) y la distancia cloacal (DC) fueron altamente significativos ($p < 0.0001$). En las hembras LCOL resultó hipoalométrica ($a = 0.88$) y en los machos fue isométrica ($a = 0.99$). A pesar de que las diferencias observadas en las proporciones globales de los organismos

muestran que los machos tienen distancias cloacales evidentemente mayores a las hembras, los resultados de los coeficientes alométricos de DC resultaron iguales para ambos sexos ($a = 1.09$) (ver Tabla 8). Sin embargo, el análisis de las ecuaciones de regresión para este caso particular pasa principalmente por la comparación en el corte de las pendientes en el eje de las ordenadas ("log b"). Según McMahon & Bonner (1986), cuando dos estructuras tienen el mismo valor de a (pendientes idénticas) pero diferentes valores para "log b" (distintos cortes en las ordenadas), ello significa, desde el punto de vista biológico, que el desarrollo de DC de uno antecede a la del otro. Por consiguiente, para este estudio podemos interpretar que cuando comienza a expresarse la DC de las hembras, la de los machos ya había experimentado un crecimiento considerable, lo cual sería razonable teniendo en cuenta en los machos la importancia de este carácter durante la cópula, conjuntamente con LCOL (Mahmoud, 1967; Astort, 1984).

Ahora bien, si trasladamos los comentarios de McMahon & Bonner (1986) anteriormente citados a las variables entre los sexos que presentaron similares valores de "a", pero valores muy diferentes para "log b", podemos resaltar los resultados en LCE y LCP (ver Tabla 8). En este sentido, la expresión del carácter LCE antecede en las hembras y el carácter LCP antecede en machos, lo que también es razonable teniendo en cuenta la posible contribución de estos caracteres a la reproducción. En las hembras LCE estaría relacionado con el aumento del volumen interno y en los machos LCP con el desarrollo de una mayor concavidad plastral.

5.4. Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual y el crecimiento alométrico son dos fenómenos distintos (Gregory, 2004). En este contexto, si un carácter morfológico es usado para distinguir machos y hembras de una misma especie, el crecimiento de dicho carácter puede presentar un patrón diferente o similar cuando es comparado entre ambos sexos. Por ejemplo, el carácter morfológico puede ser isométrico o también alométrico para ambos sexos, o puede ser alométrico en hembras e isométrico en machos; las combinaciones posibles en cuanto al patrón de crecimiento de un carácter sexualmente dimórfico es amplio (Gregory, 2004).

El dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo, coloración y en una variedad de caracteres morfológicos, es bien conocido en reptiles (Vitt & Caldwell, 2009). En las tortugas se pueden observar diferencias, entre otras, en la coloración, en la longitud de las uñas, tamaño y forma del caparazón, longitud y grosor de la cola y en la presencia o ausencia de la concavidad plastral (Boyer & Boyer, 1996; McArthur *et al.*, 2004a; Vitt & Caldwell, 2009). En lo que se refiere al tamaño, por lo general, se observa que las hembras alcanzan mayores dimensiones que los machos (Berry & Shine, 1980; Gibbons & Lovich, 1990; Lagarde *et al.*, 2001). Sin embargo, según Miller & Dinkelacker (2008), entre los representantes de la familia Emydidae, las hembras son más grandes que los machos en algunos géneros (por ejemplo, *Chrysemys*, *Graptemys*, *Kachuga*), mientras que en otros, la diferencia de tamaño es pequeña (por ejemplo, *Emys*, *Clemmys*, *Mauremys*). Además, los sexos son casi iguales en tamaño en varias especies de tortugas de la familia Kinosternidae y en tortugas terrestres



Figura 18. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de hembra (izquierda) y macho (derecha) de *P. hilarii*; colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República. © CHELONIA / Manuel Merchán.

(Testudinidae). En pocos quelonios los machos son notablemente más grandes que las hembras, como por ejemplo en los géneros *Melanochelys*, *Macrochelys*, y en las especies *Cheloidis carbonaria*, *C. nigra* y *Geochelone sulcata* (Cabrera, 1998; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007; Uetz, 2011).

En varias especies de tortugas acuáticas o semi-acuáticas, los machos son similares o más pequeños que las hembras (Berry & Shine, 1980; Miller & Dinkelacker, 2008, Vitt & Caldwell, 2009). En estas especies, los machos deben localizar a las hembras y cortejarlas en un ambiente tridimensional de alta densidad como es el agua, por tanto, un cuerpo de dimensiones mayores en machos probablemente reduciría su capacidad para obtener acceso a las hembras (Vitt & Caldwell, 2009). Además, según Berry & Shine (1980), por lo general estas especies presentan inseminación forzada como parte del comportamiento reproductivo. Las dimensiones registradas en este estudio para ambos sexos, la biología de la especie y los comportamientos reproductivos descritos para *P. hilarii* (Astort, 1984; Bager, 1997; Cabrera, 1998) concuerdan con estas hipótesis.

Bajo la metodología usada en este estudio, solamente fue posible identificar dimorfismo sexual en los caracteres LCOL (ver Tabla 8 y Figura 48) y DC (ver Tabla 8 y Figura 49) en favor de los machos, y también en la altura (ALT), donde las hembras registran mayores dimensiones (ver Tabla 8 y Figura 25). Bager (1997) señaló la presencia de caracteres sexualmente dimórficos solo en dos variables (que en este estudio se corresponden con ALT y DC). No obstante, hay que notar que este autor no registró la medida considerada aquí como LCOL, ya que consideró otra variable que fue medida desde el borde de la cloaca al ápice de la cola. Algo similar se presentó en el trabajo de Astort (1984), en el que los caracteres identificados se corresponden con LCOL y ALT (el autor no registró la variable DC).

Los resultados de nuestro estudio demuestran que LCOL y DC comienzan a expresarse proporcionalmente mayores en los machos a partir de una LRE de 122 mm, lo que puede interpretarse como el inicio de la madurez sexual para los machos de *P. hilarii*. Estos resultados son similares a los registrados por Astort (1984), que menciona la diferenciación sexual en la longitud del extremo caudal a partir de una longitud del espaldar de 120 mm. En términos adaptativos, la longitud de la cola relacionada con la distancia cloacal en los machos tendría una clara influencia en los eventos de cópula (Mahmoud, 1967; Astort, 1984; Boyer & Boyer, 1996).

En relación a ALT, las diferencias respecto al tamaño global comienzan a expresarse en las hembras a partir de una LRE de 182 mm, lo que puede interpretarse como el inicio de la madurez sexual para las hembras de *P. hilarii*. Astort (1984) verificó que esta diferenciación se inicia a partir de una longitud de espaldar de 160 mm, mientras que Bager (1997) la menciona a partir de 200 mm. Se considera que esta diferencia entre sexos tiene por finalidad ampliar el espacio interno del caparazón, permitiendo la producción y mantenimiento de un mayor número de huevos, lo que se traduce en una importante adaptación reproductiva de la especie (Bager, 1997).

Por lo general, las tortugas hembras alcanzan la madurez sexual más tarde que los machos (Mahmoud, 1967; McArthur *et al.*, 2004b). Según Vitt & Caldwell (2009) si los machos

alcanzan la madurez sexual a una edad más temprana que las hembras y ambos presentan tasas de crecimiento idénticas, los machos seguirán siendo menores en tamaño en relación a las hembras incluso si continúan creciendo. En muchas tortugas, la selección natural favorece el alcance rápido de un gran tamaño para evitar la depredación, y la selección sexual favorece la maduración rápida, especialmente en los machos, por lo que pueden aparearse antes. En este sentido, los resultados obtenidos en este estudio parecen apoyar estas hipótesis. Estudios adicionales sobre la edad, tamaño y maduración gonadal serían necesarios para confirmar este punto.



Figura 19. Vista dorsal de ejemplares inmaduro (arriba) y maduro (abajo) de *P. hilarii* de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República. © CHELONIA / Manuel Merchán.

6. CONCLUSIONES

☞ Las hembras de la especie alcanzan mayores tamaños que los machos.

☞ El crecimiento alométrico es evidente y puede ser registrado en todas las etapas del desarrollo (inmaduros, adultos machos y hembras).

☞ *Phrynops hilarii* es una especie sexualmente dimórfica. La longitud de la cola (LCOL), la distancia cloacal (DC) y la altura del caparazón (ALT) son los caracteres donde el dimorfismo sexual se expresa de manera más acentuada.



Figura 20. Marcelo Colina, fotografiado con un individuo adulto de *P. hilarii*.
© CHELONIA / Manuel Merchán.



7. BIBLIOGRAFÍA

- Achaval, F. 1976. Reptiles. Pp.: 26-29. In: Langguth, A. (Ed.). Lista de las especies de vertebrados del Uruguay. Museo Nacional de Historia Natural, Departamento de Zoología-Vertebrados. Montevideo.
- Achaval, F. 1997. Actualización sistemática y sinonímica de los reptiles de Uruguay con comentarios y distribución. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 693 p.
- Achaval, F. & A. R. Melgarejo. 1979. Tortugas del Uruguay. *Almanaque Banco de Seguros del Estado*, 1980, 63: 228-232.
- Achaval, F. & A. Olmos. 1997. Anfibios y Reptiles del Uruguay. Barreiro y Ramos, Montevideo, Uruguay. 128 p.
- Achaval, F. & A. Olmos. 2007. Anfibios y Reptiles del Uruguay. 3ª Edición corregida y aumentada. Biophoto, Montevideo. 160 p.
- Acuña, R. A. 1993. Análisis morfo-estadístico de la tortuga negra de Costa Rica *Rhinoclemmys funerea* Cope, 1876 (Testudines: Emydidae). *Repertorio Científico* 1 (3): 19-23.
- Acuña, R. A. 1994. Variación morfométrica y características ecológicas del hábitat de la tortuga candado *Kinosternon scorpioides* en Costa Rica (Chelonia: Kinosternidae). *Revista Brasileira de Biologia* 54: 537-547.
- Astort, E. D. 1984. Dimorfismo sexual secundario de *Phrynops (Phrynops) hilarii* (D. y B., 1835) y su conducta reproductora en cautiverio (Testudines: Chelidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales* (Actas de la III Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados) 13 (9): 107-113.
- Ayres, C. & A. Cordero. 2007. Site tenacity in European pond turtle (*Emys orbicularis*) hatchlings in Northwestern Spain. *Amphibia-Reptilia* 28 (1): 144-147.
- Bager, A. 1997. Aspectos da dinâmica reprodutiva de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron, 1835) (Testudines - Chelidae) no sul do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 120 p.
- Bager, A. 2006. *Phrynops hilarii* (Hilaire's Side-necked Turtle) Reproduction. *Herpetological Review* 37 (4): 459.

- Bager, A. 2007. *Phrynops hilarii* (Hilaire's Side-necked Turtle). Feeding behavior. *Herpetological Review* 38 (1): 71-72.
- Belmonte, F. T. 1991. Observaciones sobre el comportamiento de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron) (Testudines – Chelidae) en los ocho primeros meses de vida. *Acta Zoológica Lilloana* 40 (1): 5-12.
- Berry, J. F. & R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* 44: 185-191.
- Boyer, T. H. & D. M. Boyer. 1996. Turtles, tortoises, and terrapins. Chapter 7. Pp.: 61-78. In: Mader, D. R. (Ed.). *Reptile medicine and surgery*. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Braga, J. C. & P. Rivas. 2002. Macroevolución. Capítulo 19. Pp.: 323-353. En: Soler, M. (Ed.). *Evolución, la base de la Biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Granada. 552 p.
- Branch, W. R. 1984. Preliminary observations on the ecology of the angulate tortoise (*Chersina angulata*) in the Eastern Cape Province, South Africa. *Amphibia-Reptilia* 5: 43-55.
- Braza, F., M. Delibes & J. Castroviejo. 1981. Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vertebrata* 8: 15-41.
- Brophy, T. R. 2004. Geographic variation and systematics in the South-east Asian turtles of the genus *Malayemys* (Testudines: Bataguridae). *Hamadryad* 29: 63-79.
- Brophy, T. R. 2006. Allometry and sexual dimorphism in the snail-eating turtle *Malayemys macrocephala* from the Chao Phraya River Basin of Central Thailand. *Chelonian Conservation and Biology* 5 (1): 159-165.
- Bujes, C. S. 1998. Atividade de nidificação de *Phrynops hilarii* Duméril & Bibron (Testudines, Chelidae) na Reserva Biológica do Lami, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia* 15: 921-928.
- Cabrera, M. R. 1998. Las tortugas continentales de Sudamérica austral. BR Copias, Córdoba. 108 p.
- Cabrera, M. R. & S. E. Colantonio. 2001. Ontogenetic variation of plastral spotting patterns in *Phrynops hilarii* (Testudines, Chelidae). *Iheringia, Série Zoologia* 91: 115-122.
- Canavero, A., S. Carreira, J. A. Langone, F. Achaval, C. Borteiro, A. Camargo, I. Da Rosa, A. Estrades, A. Fallabrino, F. Kolenc, M. M. López-Mendilaharsu, R. Maneyro, M. Meneghel, D. Nuñez, C. M. Prigioni & L. Ziegler. 2010. Conservation status assessment of the amphibians and reptiles of Uruguay. *Iheringia, Série Zoologia* 100 (1): 5-12.

- Cantarelli, V. H. 2006. Alometria reproductiva da tartaruga-da-Amazônia (*Podocnemis expansa*): bases biológicas para o manejo. Tese de Doutor em Ecologia de Agroecossistemas. Universidade de São Paulo, Piracicaba. 128 p.
- Carreira, S., M. Meneghel & F. Achaval. 2005. Reptiles de Uruguay. D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. 639 p.
- Castaño, O. V. & M. Lugo. 1981. Estudio comparativo del comportamiento de dos especies de morrocoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*, y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedesia* 10 (37-38): 55-122.
- Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografía 14. 949 p. + 126 láminas.
- Cielusinsky, L., M. Budin & E. D. H. Breyer. 2008. Padrões comparativos referentes à *Phrynops williamsi* e *Hydromedusa tectifera* nos Municípios de União da Vitória (PR) e Porto União (SC). *Ensino e Pesquisa* 1 (5): 112-121.
- Derocco, N. N., L. Alcalde & S. D. Rosset. 2005. Ampliación de la distribución de *Phrynops hilarii* (Pleurodira: Chelidae) en Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 19: 63.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C. W. Robledo. 2008. InfoStat (Software), versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications Vol. 65. 352 p.
- Eisemberg, C. C. 2006. Aspectos da biologia reproductiva de *Rhinemys rufipes* (Spix, 1824) (Chelidae, Testudines) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, Manaus. 62 p.
- Ernst, C. H. & R. W. Barbour. 1989. Turtles of the world. Smithsonian Institution, Washington. 313 p.
- Estrades, A., S. Clavijo-Baquet & A. Fallabrino. 2007. "Turtles on their last legs?". Situation of the conservation of freshwater species in Uruguay. Pp.: 15-16. In: Schaffer, C. (Ed). Fifth Annual Symposium on the Conservation and Biology of Tortoises and Freshwater Turtles. Turtle Survival Alliance, Atlanta.
- Fabrezi, M., A. Manzano, V. Abdala & H. Zaher. 2009. Developmental basis of limb homology in Pleurodiran turtles, and the identity of the hooked element in the chelonian tarsus. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 845-866.

- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the co-evolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659-687.
- Freiberg, M. A. 1972. Validez específica de *Phrynops hilarii* (D. et B.) (Testudines, Chelidae). *Acta Zoológica Lilloana* 29: 247-260.
- Fritz, U. & P. Havas. 2007. Checklist of chelonians of the world. *Vertebrate Zoology* (Dresden) 57 (2): 149-368.
- Gibbons, J. W. 1970. Reproductive dynamics of a turtle (*Pseudemys scripta*) population in a reservoir receiving heated effluent from a nuclear reactor. *Canadian Journal of Zoology* 48: 881-885.
- Gibbons, J. W. & J. E. Lovich. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs* 4: 1-29.
- Gregory, P. T. 2004. Sexual dimorphism and allometric size variation in a population of grass snakes (*Natrix natrix*) in Southern England. *Journal of Herpetology* 38 (2): 231-240.
- Huxley, J. S. 1972. Problems of relative growth. Methuen, London. 276 p.
- Ippi, S. & V. Flores. 2001. Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana* (Nueva Serie) 84: 49-63.
- Kamezaki, N. & M. Matsui. 1997. Allometry in the loggerhead turtle, *Caretta caretta*. *Chelonian Conservation and Biology* 2 (3): 421-425.
- Kardong, K. V. 1999. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. Mc-Graw Hill -Interamericana, México. 732 p.
- Kassuga, A. D., T. C. G. Silva-Ferreira, M. C. Ostrovski & T. M. M. Costa. 2008. Population structure of *Munida microphthalma* Leach (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) from the Northern coast of Rio de Janeiro State, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3 (2): 116-121.
- Kehr, A. I. 1994. Usos y abusos de las correlaciones en biología. *Cuadernos de Herpetología* 8 (2): 225-228.
- Klingenberg, C. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79-123.
- Krebs, J. & N. Davies. 1993. Sexual conflict and sexual selection. Chapter 8. Pp.: 175-207. In: Krebs J. R. & N. B. Davies (Eds). *An Introduction to Behavioral Ecology*. Blackwell, Oxford, UK.

- Lagarde, F., X. Bonnet, B. T. Henen, J. Corbin, K. A. Nagy & G. Naulleau. 2001. Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity, and individual variation. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1433-1441.
- Laspiur, A. & J. C. Acosta. 2007. Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Scolaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología* 14 (1): 47-50.
- Mahmoud, I. Y. 1967. Courtship behavior and sexual maturity in four species of kinosternid turtles. *Copeia* 1967 (2): 314-319.
- McArthur, S., J. Meyer & C. Innis. 2004a. Anatomy and physiology. Chapter 3. Pp.: 35-72. In: McArthur, S., R. Wilkinson & J. Meyer (Eds.). *Medicine and surgery of tortoises and turtles*. Blackwell, Oxford.
- McArthur, S., R. Wilkinson, M. Barrows & J. Meyer. 2004b. Introduction. Chapter 1. Pp.: 1-30. In: McArthur, S., R. Wilkinson & J. Meyer (Eds.). *Medicine and surgery of tortoises and turtles*. Blackwell, Oxford.
- McCord, W. P., M. Joseph-Ouni & W. W. Lamar. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical* 49: 715-764.
- McDonald, J. H. 2009. *Handbook of biological statistics*. 2nd Edition. Sparky House, Baltimore, Md. 319 p.
- McMahon, T. & J. Bonner. 1986. *Tamaño y vida*. Ed. Labor, Barcelona. 255 p.
- Merchán, M. 1992. *El maravilloso mundo de las tortugas*. Antiquaria, Madrid. 478 p.
- Merchán, M. 2003. Contribución al conocimiento de la biología de la tortuga negra (*Rhinoclemmys funerea*) y la tortuga roja (*R. pulcherrima manni*) en Costa Rica. Tesis para optar el título de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Complutense, Madrid. 328 p. + 168 figuras + 69 tablas.
- Merchán, M. & A. Martínez. 1999. *Tortugas de España. Biología, patología y conservación de las especies ibéricas, baleares y canarias*. Antiquaria, Madrid. 399 p.
- Merchán, M., M. Coll & R. Fournier. 2005. Macromorfometría de juveniles de *Geochelone sulcata* (Testudines: Testudinidae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53: 213-225.
- Miller, J. D. & S. A. Dinkelacker. 2008. Reproductive structures and strategies of turtles. Chapter 10. Pp.: 225-278. In: Wyneken, J., H. Godfrey & V. Bels (Eds.). *Biology of Turtles*. Taylor & Francis Group, NY. 390 p.

- Molina, F. B. 1991. Observações sobre os hábitos e o comportamento alimentar de *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) em cativeiro (Reptilia, Testudines, Chelidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 7 (3): 319-326.
- Moraes-Riodades, P. M. C. & W. C. Valenti. 2002. Crescimento relativo do camarão canela *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) em viveiros. *Revista Brasileira de Zoologia* 19 (4): 1169-1176.
- Mosimann, J. E. 1956. Variation and relative growth in the plastral scutes of the turtle, *Kinosternon integrum* Leconte. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan 97: 1-43.
- Moura, L. R. 2009. Aspectos morfológicos do fígado de tartaruga-da-amazônia *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae) e *Phrynops geoffroanus* (Schwiegger, 1812) (Testudines, Chelidae). Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-graduação em Ciências Veterinárias. Universidade Federal de Uberlândia. 59 p.
- Peres, L. C. N. 2010. Caracterização demográfica de *Phrynops hilarii* (Testudines, Chelidae) em um ambiente urbano de Porto Alegre, RS, Brasil. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-graduação em Biologia. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo. 38 p.
- 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 (2): 143-156.
- Pérez, M., E. Collado & C. Ramo. 1979. Crescimento de *Mauremys caspica leprosa* (Schweigger, 1812) (Reptilia, Testudines) en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana Acta Vertebrata* 6: 161-178.
- Pinto, G. S. & T. C. S. Ávila-Pires. 2004. Crescimento alométrico, morfologia e uso do habitat em cinco espécies de *Mabuya* Fitzinger (Reptilia, Scincidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 161-168.
- Pritchard, P. C. H. 1979. *Encyclopedia of turtles*. TFH, New Jersey. 895 p.
- Pritchard, P. C. H. 1984. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. Pp.: 87-110. In: Ferguson, M. W. (Ed). *The structure, development and evolution of reptiles*. Symposia of the Zoological Society of London, London.
- Pritchard, P. C. H. & P. Trebbau. 1984. *The turtles of Venezuela*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Ohio, Oxford. 403 p.
- Ramo, C. 1982. Biología del galápagu (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el Hato "El Frío", Llanos de Apure, Venezuela. *Doñana Acta Vertebrata* 9-3: 1-161.

- Renous, S., F. de Lapparent, M. Depecker, J. Davenport & V. Bels. 2008. Evolution of locomotion in aquatic turtles. Chapter 5. Pp.: 97-138. In: Wyneken, J, H. Godfrey & V. Bels (Eds.). *Biology of Turtles*. Taylor & Francis Group, New York, NY.
- Rhodin, A. G. J., J. F. Parham, P. P. van Dijk & J. B. Iverson. 2009. Turtles of the world: Annotated checklist of taxonomy and synonymy, 2009 update, with conservation status summary. Pp.: 39-84. In: Rhodin, A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, J. B. Iverson & R. A. Mittermeier (Eds.). *Conservation biology of fresh-water turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs.
- Richard, E. & T. Waller. 2000. Categorización de las tortugas de Argentina. Capítulo 3. Pp.: 35-44. En: Lavilla, E. O., E. Richard & G. J. Scrocchi (Eds.). *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina.
- 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-Velásquez, J. N. Rueda & C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Bogotá. 538 p.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Stephens, P. R. & J. J. Wiens. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in emydid turtles: Ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63-4: 910-925.
- Souza, F. L. 2004. Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). *Phyllomedusa* 3 (1): 15-27.
- Souza, F. L., G. R. Giraldelli & T. A. Martins. 2006. Reproductive aspects of Brazilian side-necked-turtles (Chelidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 17: 28-34.
- Souza, A. M., A. Malvasio & L. A. Brito. 2000. Estudo do esqueleto em *Trachemys dorbignyi* (Duméril & Bibron) (Reptilia, Testudines, Emydidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17 (4): 1041-1063.
- Teixeira, F. M. & E. R. Ribas. 1999. A tartaruga *Phrynops williamsi* (Rhodin & Mittermeier, 1983) na região sudoeste do Paraná sub-bacia Rio Iguaçu. En: V Congreso Latinoamericano de Herpetología, Montevideo, Uruguay. 123 p.
- Thomson, S. & A. Georges. 2009. *Myuchelys* gen. nov. — a new genus for *Elseya latisternum* and related forms of Australian freshwater turtle (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Zootaxa* 2053: 32-42.

- Tortato, M. A. 2007. Contribuição ao conhecimento de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron, 1835) (Testudines, Chelidae) em área de restinga no estado de Santa Catarina, Sul do Brasil. *Revista Biotemas* 20: 119-122.
- Uetz, P. 2011. *Geochelone sulcata*. The reptile database. <http://www.reptile-database.org/>. Acceso: mayo 2011.
- Van Dijk, P. P., J. B. Iverson, H. B. Shaffer, R. Bour & A. G. J. Rhodin. 2012. Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. In: Rhodin, A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, J. B. Iverson & R. A. Mittermeier. (Eds.). Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group.
- Van Dijk, P. P., J. B. Iverson, A. G. J. Rhodin, H. B. Shaffer & R. Bour [Turtle Taxonomy Working Group]. 2014. Turtles of the world, 7th edition: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. In: Rhodin, A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, J. B. Iverson & 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 5 (7): 000.329-479, doi: 10.3854/crm.5.000.checklist.v7.2014.
- Vassallo, A. I. 2000. Alometría e isometría en varias especies de roedores caviomorfos, con comentarios sobre la estructura del aparato masticatorio del orden Rodentia. *Journal Neotropical Mammal* 7 (1): 37-46.
- Vitt, L. J. & J. P. Caldwell. 2009. Herpetology. An introductory biology of Amphibians and Reptiles. 3rd. Ed. Elsevier, Oxford, UK. 720 p.
- Wotherspoon, D. & S. Burgin. 2011. Allometric variation among juvenile, adult male and female eastern bearded dragons *Pogona barbata* (Cuvier, 1829), with comments on the behavioural implications. *Zoology* 114 (1): 23-28.
- Zaballos, J. P., J. A. Díaz & A. G. Moreno. 2009. Modelos adaptativos en zoología (manual de prácticas). 2. Tamaño, forma y alometría. *Reduca (Biología)*. Serie Zoología 2 (2): 20-30.
- Ziegler, T., J. Unger, A. Feiler & E. Lehr. 2002. The first Gran Chaco expedition of the Museum für Tierkunde Dresden: Records of amphibians, reptiles and mammals from the Dry Chaco of Paraguay (Amphibia, Reptilia, Mammalia). *Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 23 (11): 219-237.

8. APÉNDICES

8.1. Apéndice I - Material examinado

La mayoría del material examinado que se lista a continuación es de procedencia uruguaya. Los ejemplares de Río Grande do Sul (Brasil) fueron colectados en el extremo sur de la cuenca de la Laguna Merin y de la Laguna Mangueira, por lo que la muestra en su totalidad puede ser considerada como de procedencia uruguaya. El estado del material fue el siguiente: conservado en estado líquido (L), conservado en estado seco (S) y en estado vivo (V).

MNHN: 1390 (S) Depto. Artigas. 1753 (L) Uruguay. 2568 (S) Depto. Río Negro. 1386 (S) Depto. Tacuarembó. 1387 (S) Depto. Tacuarembó. 1388 (S) Depto. Soriano. 1389 (S) Depto. Tacuarembó. 1391 (S) Depto. Río Negro. 1629 (S) Depto. Cerro Largo. 1666 (S) Depto. Canelones. 1747 (S) Depto. Río Negro. 1760 (S) Uruguay. 1763 (S) Uruguay. 6010 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6011 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6206 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6207 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6208 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6209 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6210 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6211 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6212 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6213 (L) Río Grande do Sul, Brasil. 6214 (L) Río Grande do Sul, Brasil.

ZVC-R: 2280 (S) no hay datos. 2341 (L) Depto. Salto. 2343 (L) Depto. Artigas. 295 (L) Depto. Artigas. 3032 (S) Depto. Salto. 3665 (S) Depto. Artigas. 370 (L) Depto. Rocha. 4004 (S) Depto. Salto. 5105 (S) no hay datos. 5106 (S) Depto. Salto. 5560 (S) Depto. Salto. 5851 (S) Depto. Soriano. 635 (L) Depto. Artigas. 763 (L) Depto. Río Negro. 765 (H) Depto. Río Negro. 775 (L) Depto. Río Negro. 776 (L) Depto. Río Negro. 783 (L) Depto. Río Negro. 786 (L) Depto. Río Negro. 2309 (L) Depto. Soriano. 2340 (L) Depto. Artigas. 2423 (L) Depto. Paysandú. 3654 (S) Depto. Salto. 4767 (S) Depto. Río Negro. 5041 (S) Depto. Río Negro. 742 (L) Depto. Río Negro. 762 (L) Depto. Río Negro. 777 (L) Depto. Río Negro. 784 (L) Depto. Río Negro. 785 (L) Depto. Río Negro. 863 (L) Depto. Artigas. 2310 (L) Depto. Soriano. 748 (L) Depto. Paysandú. 751 (L) Uruguay. 764 (L) Depto. Río Negro. También se examinaron 5 ejemplares sin número.

ZOO MVD: 22 individuos vivos (V) pertenecientes al Zoológico Villa Dolores de Montevideo.

8.2. Apéndice II - Representaciones gráficas log-variable dependiente vs. log-LRE

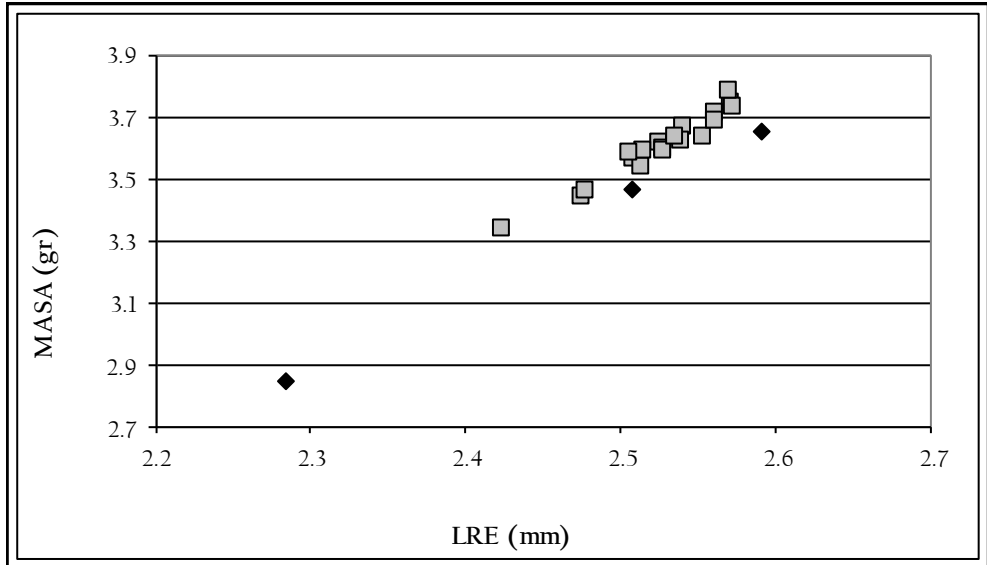


Figura 21. Relación entre el logaritmo de la masa (MASA) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

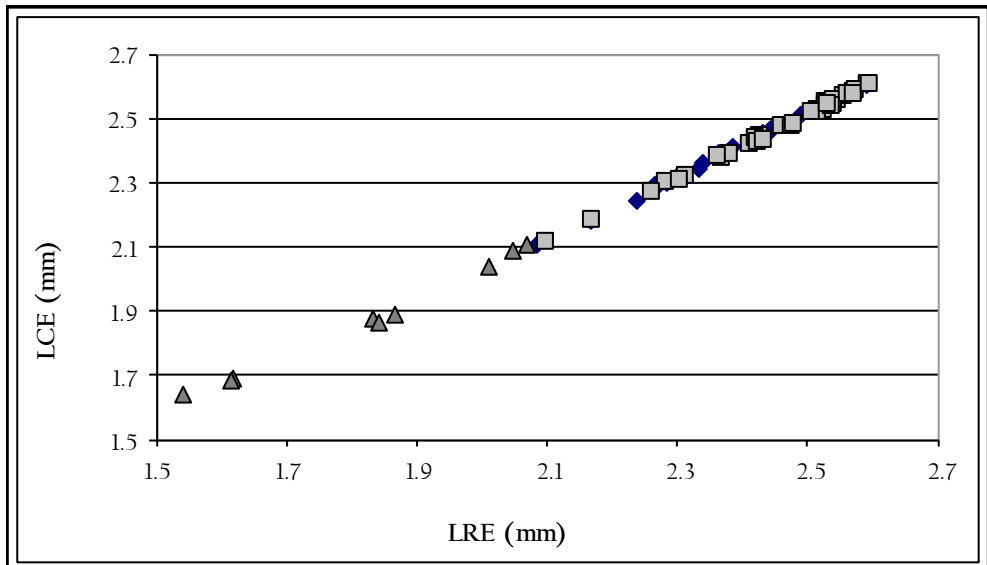


Figura 22. Relación entre el logaritmo de la longitud curva de espaldar (LCE) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

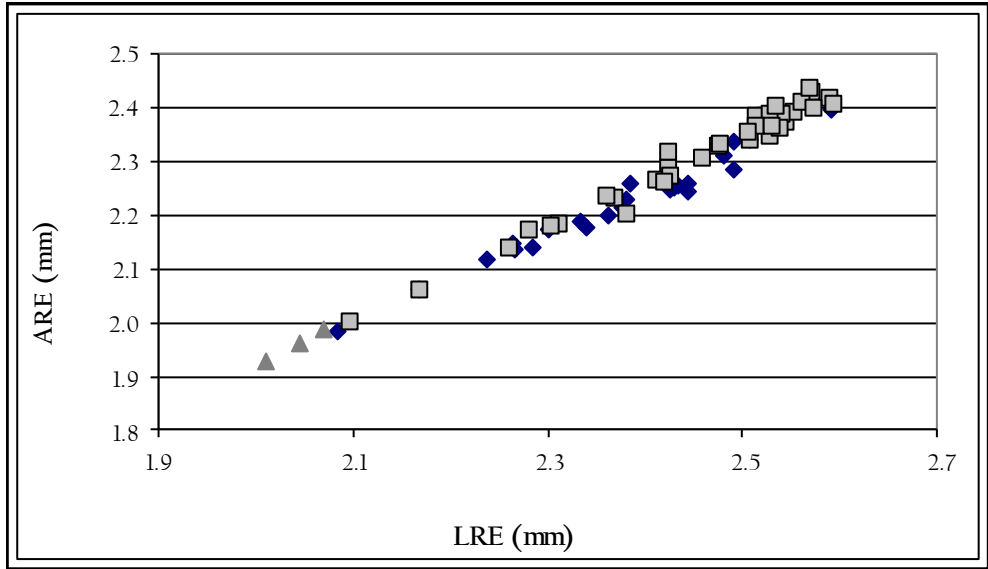


Figura 23. Relación entre el logaritmo de la anchura recta de espaldar (ARE) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

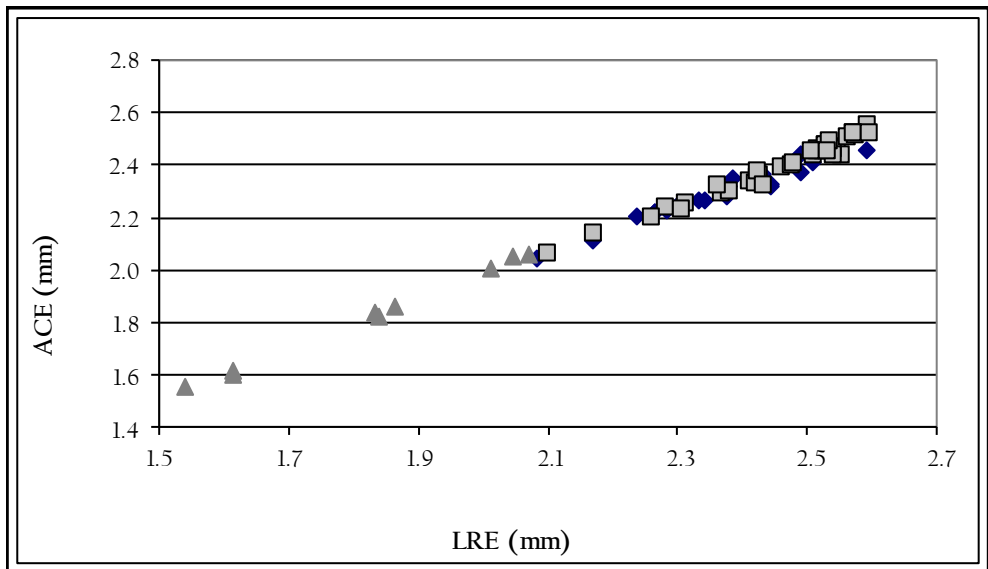


Figura 24. Relación entre el logaritmo de la anchura curva de espaldar (ACE) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

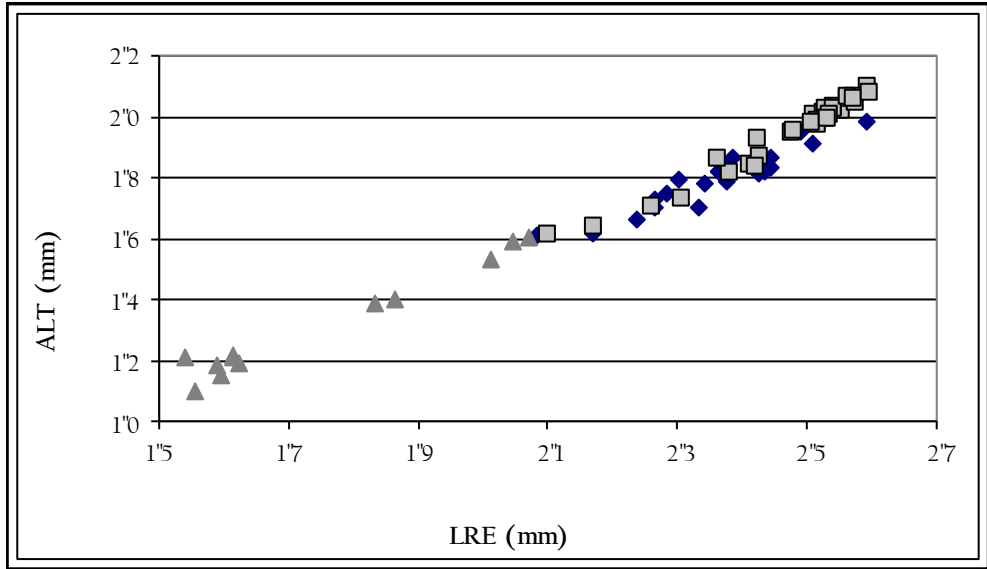


Figura 25. Relación entre el logaritmo de la altura (ALT) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

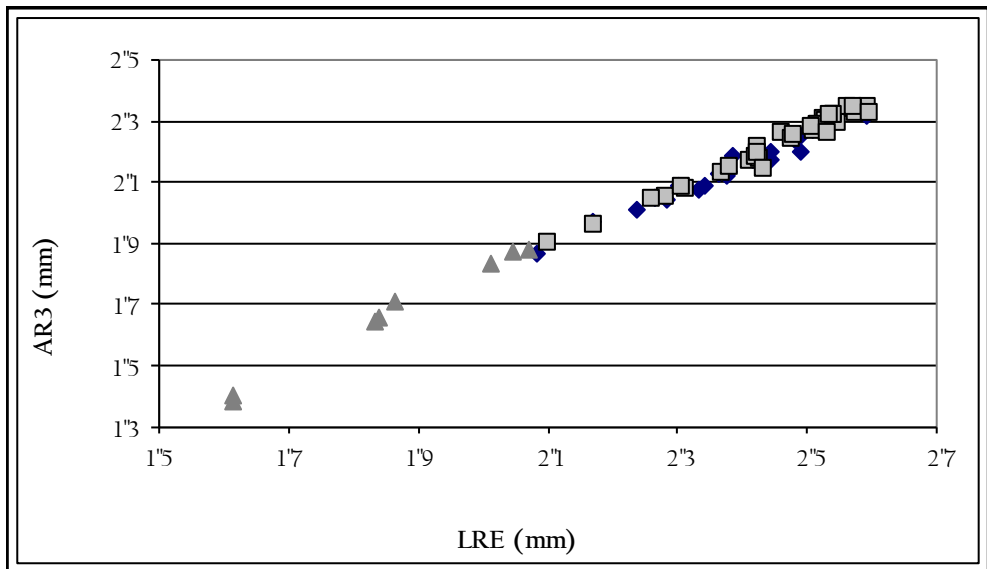


Figura 26. Relación entre el logaritmo de la anchura recta en marginal 3 (AR3) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

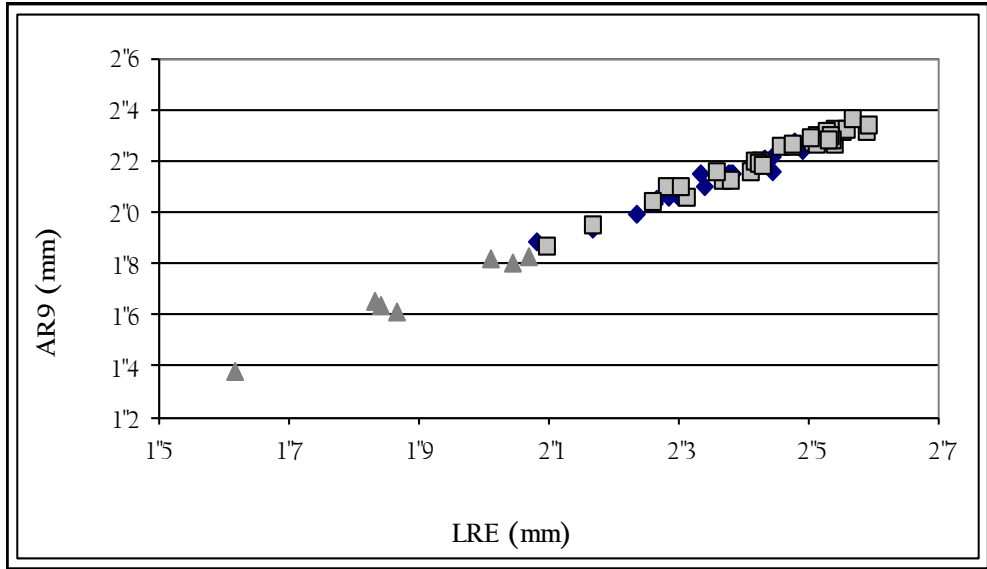


Figura 27. Relación entre el logaritmo de la anchura recta en marginal 9 (AR9) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

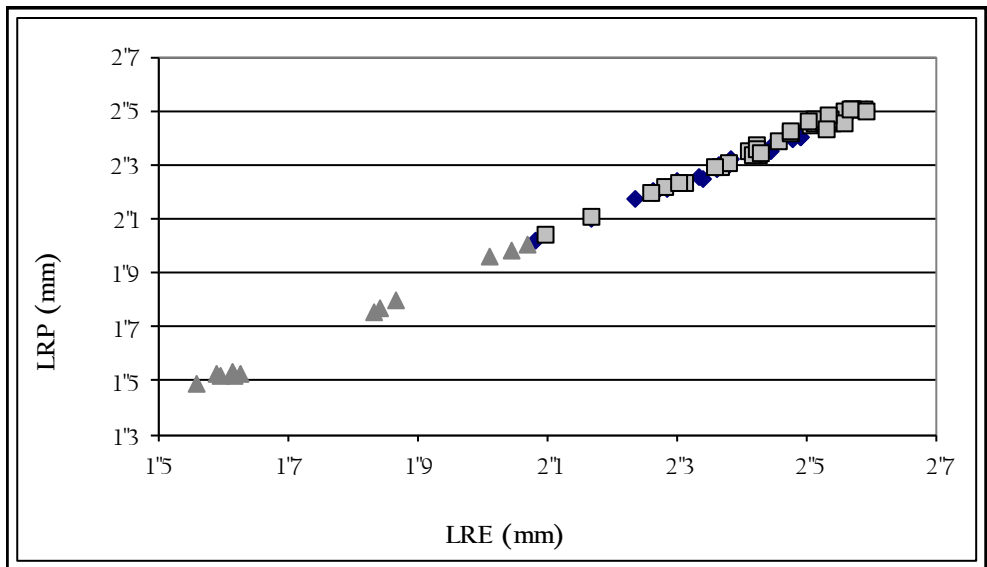


Figura 28. Relación entre el logaritmo de la longitud recta de plastrón (LRP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

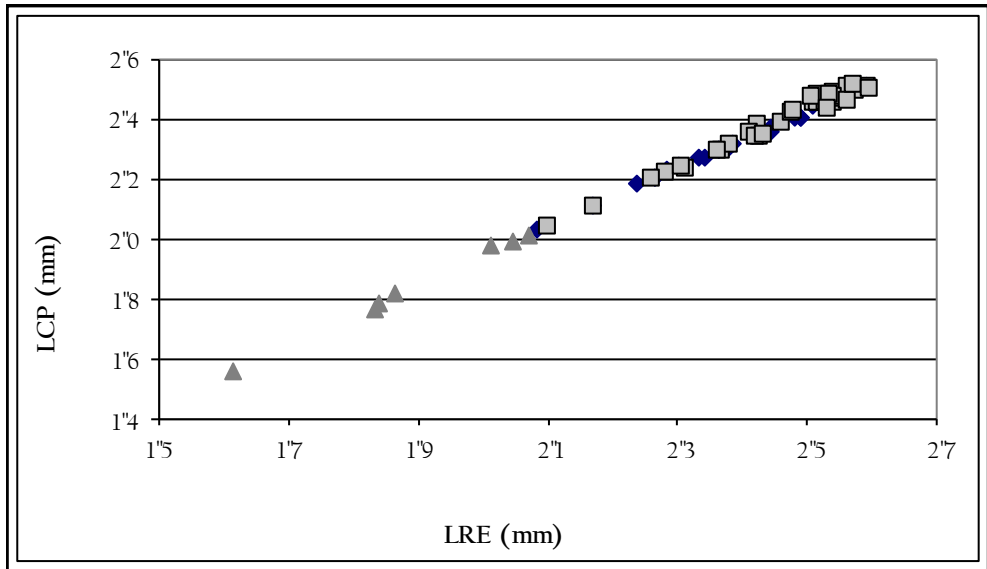


Figura 29. Relación entre el logaritmo de la longitud curva de plastrón (LCP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

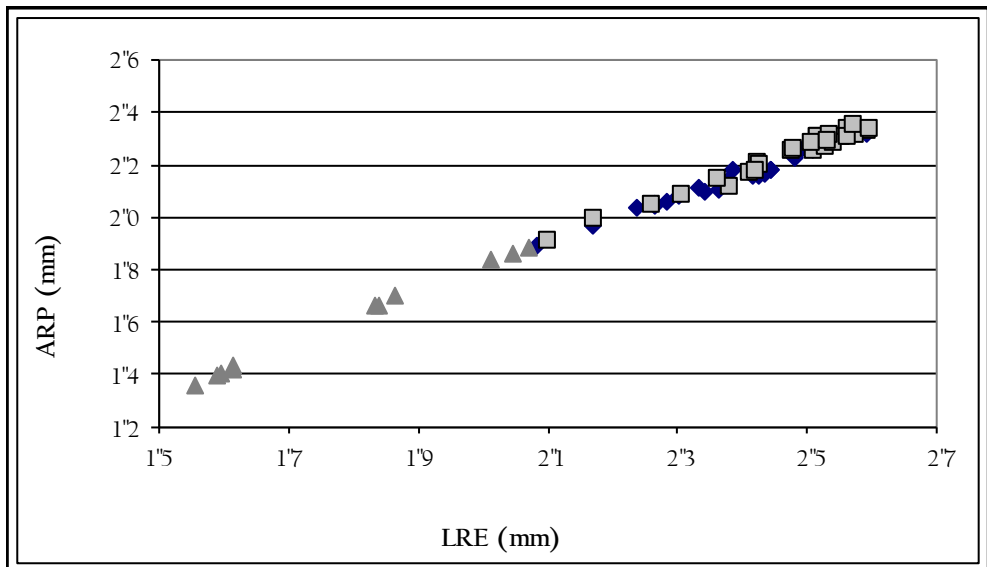


Figura 30. Relación entre el logaritmo de la anchura recta de plastrón (ARP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

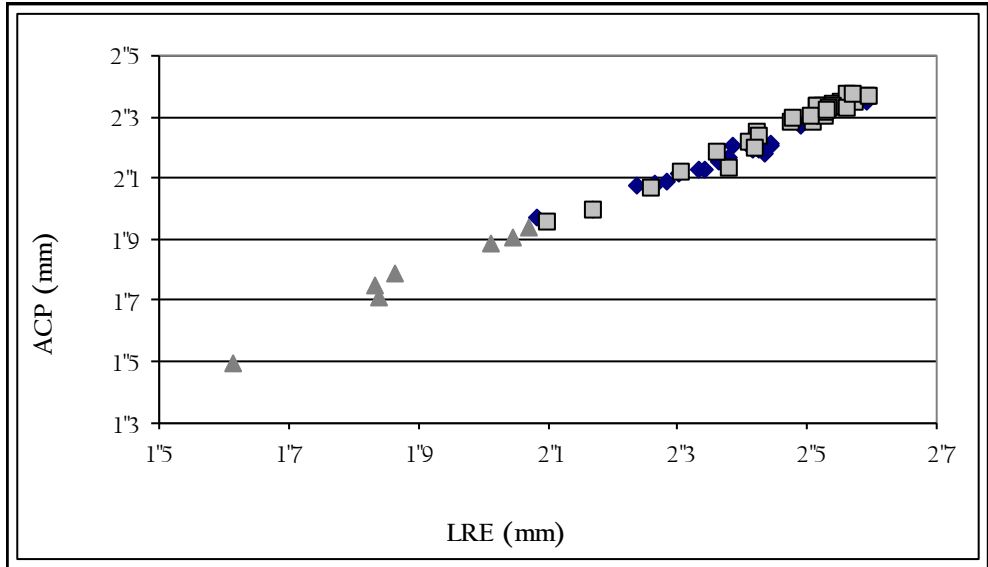


Figura 31. Relación entre el logaritmo de la anchura curva de plastrón (ACP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

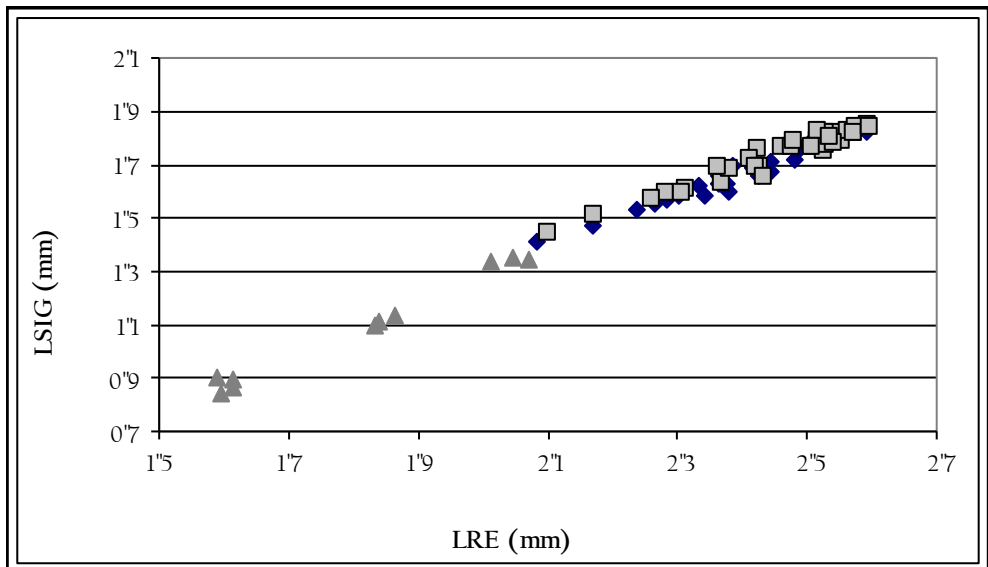


Figura 32. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura inter angular (LSIG) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

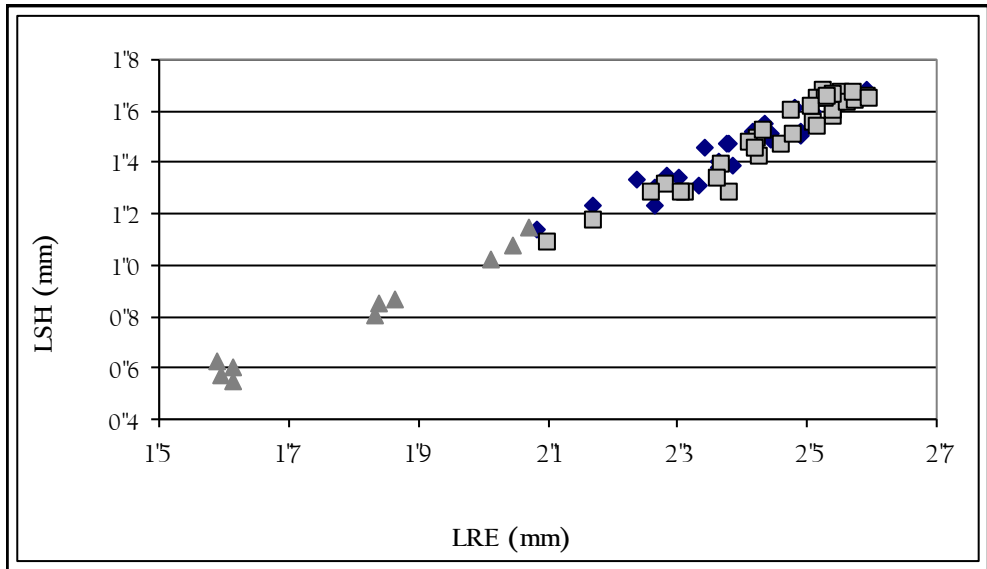


Figura 33. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura humeral (LSH) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

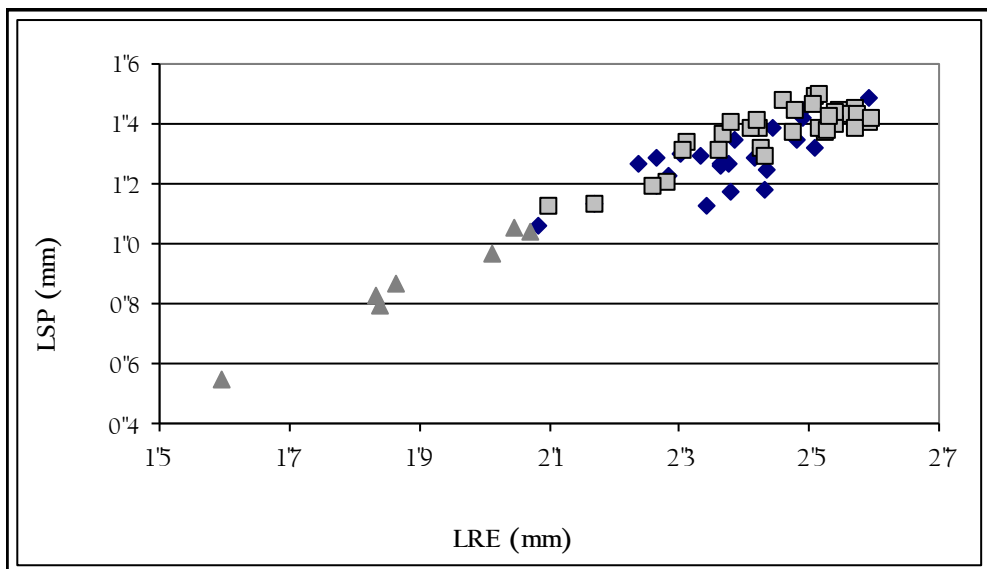


Figura 34. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura pectoral (LSP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

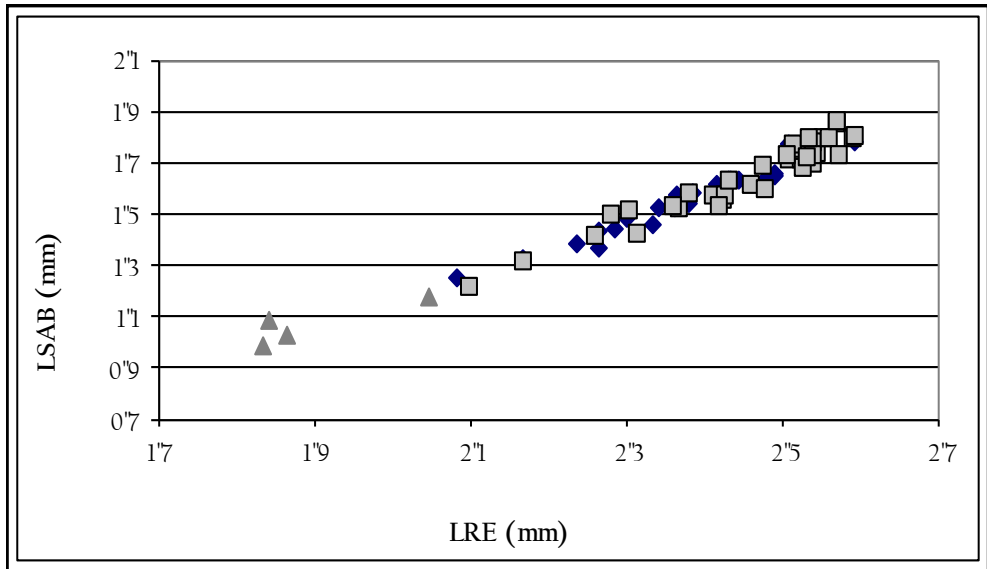


Figura 35. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

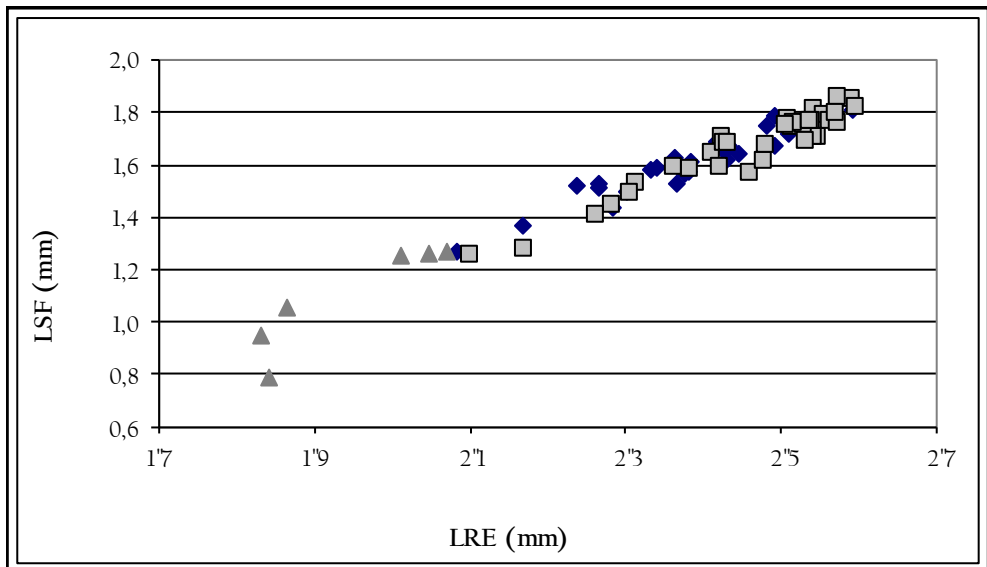


Figura 36. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura femoral (LSF) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

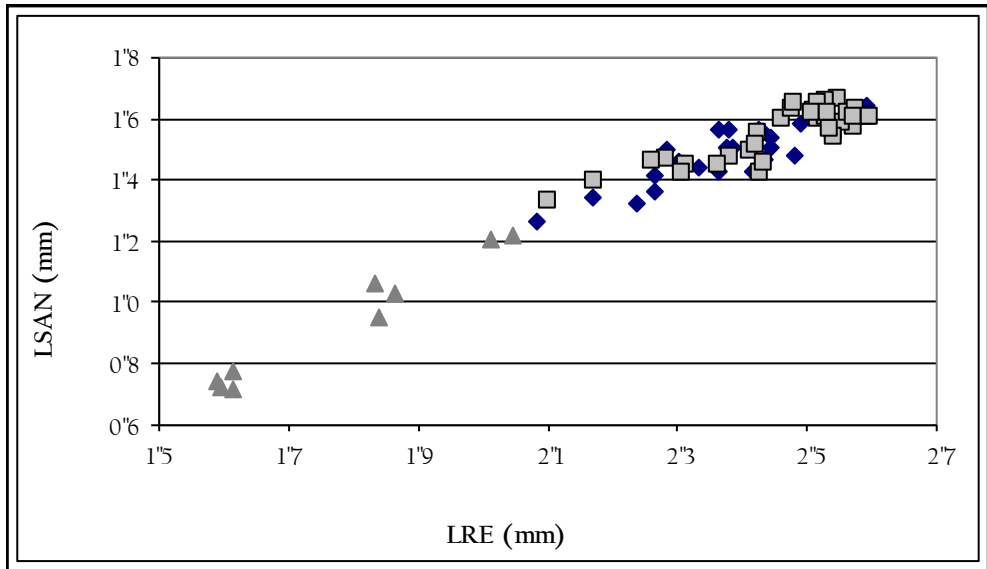


Figura 37. Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura anal (LSAN) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

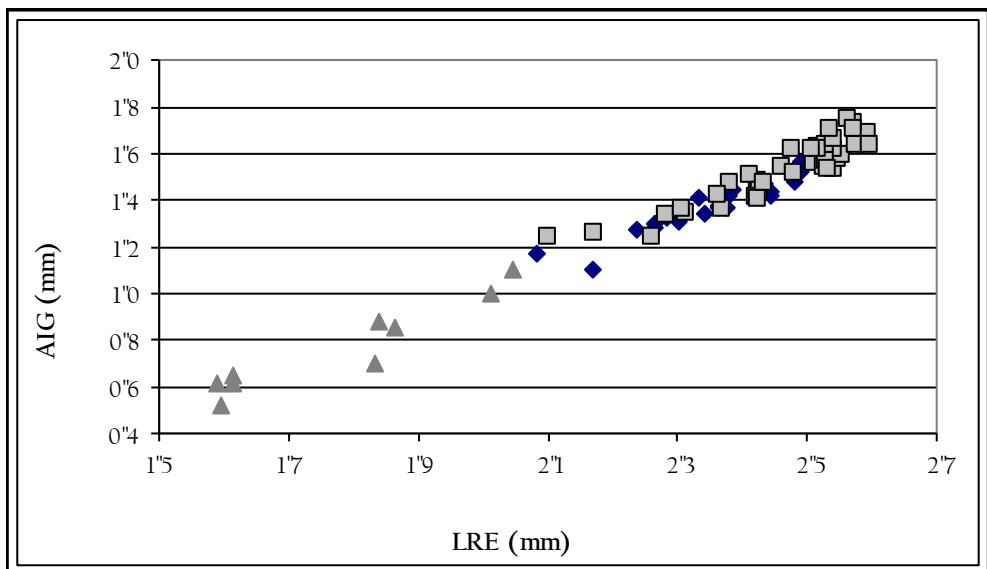


Figura 38. Relación entre el logaritmo de la anchura inter-gular (AIG) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

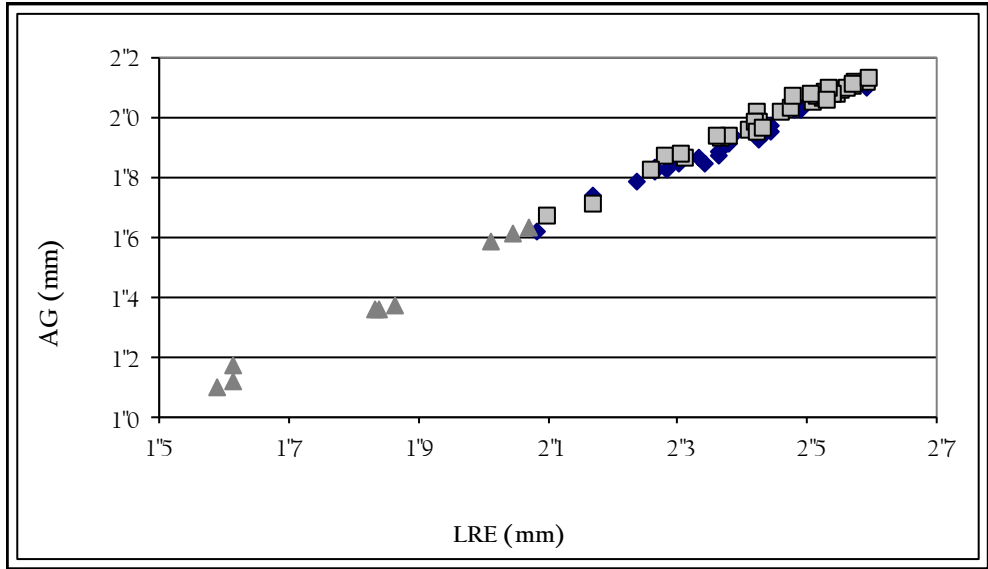


Figura 39. Relación entre el logaritmo de la anchura gular (AG) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

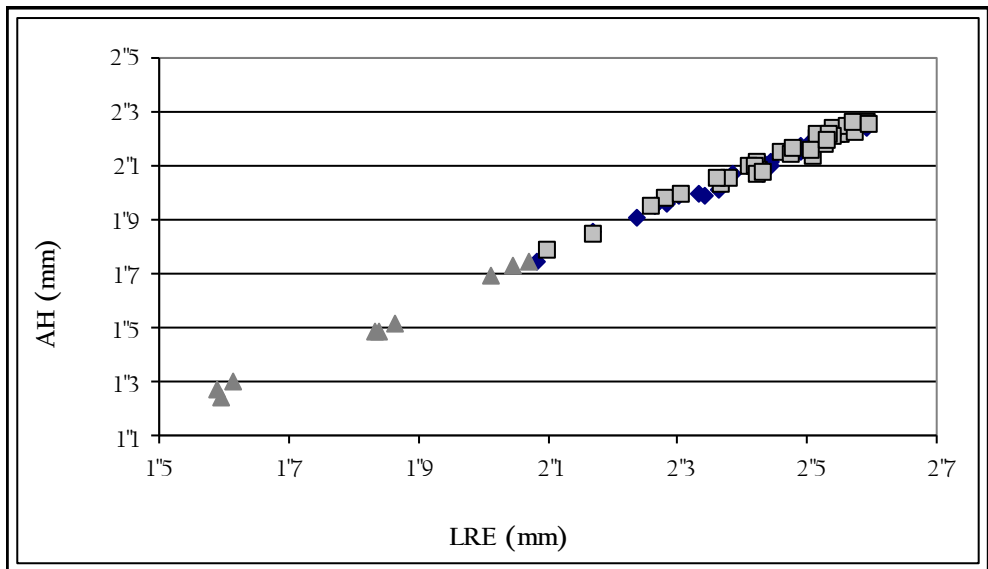


Figura 40. Relación entre el logaritmo de la anchura humeral (AH) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

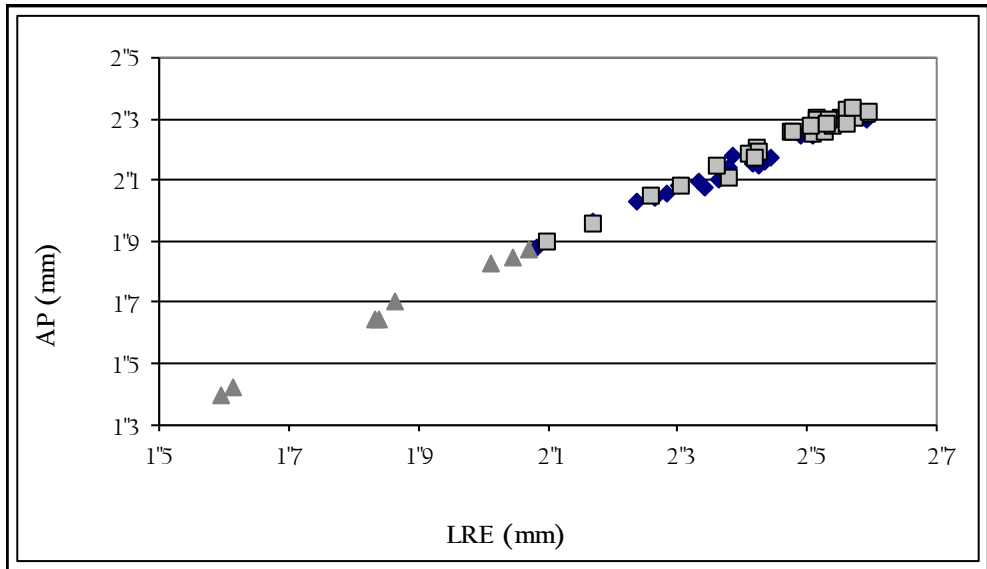


Figura 41. Relación entre el logaritmo de la anchura pectoral (AP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

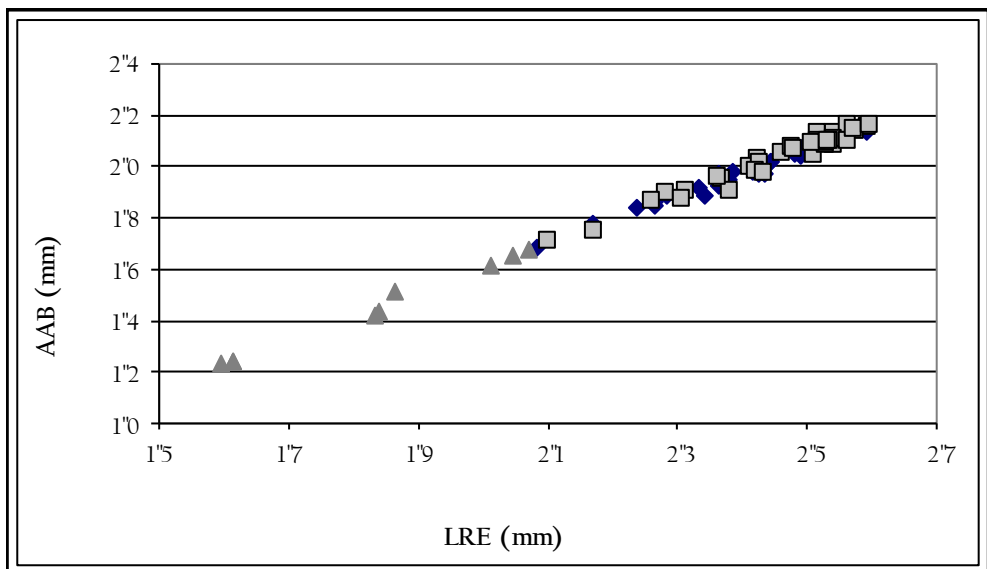


Figura 42. Relación entre el logaritmo de la anchura abdominal (AAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

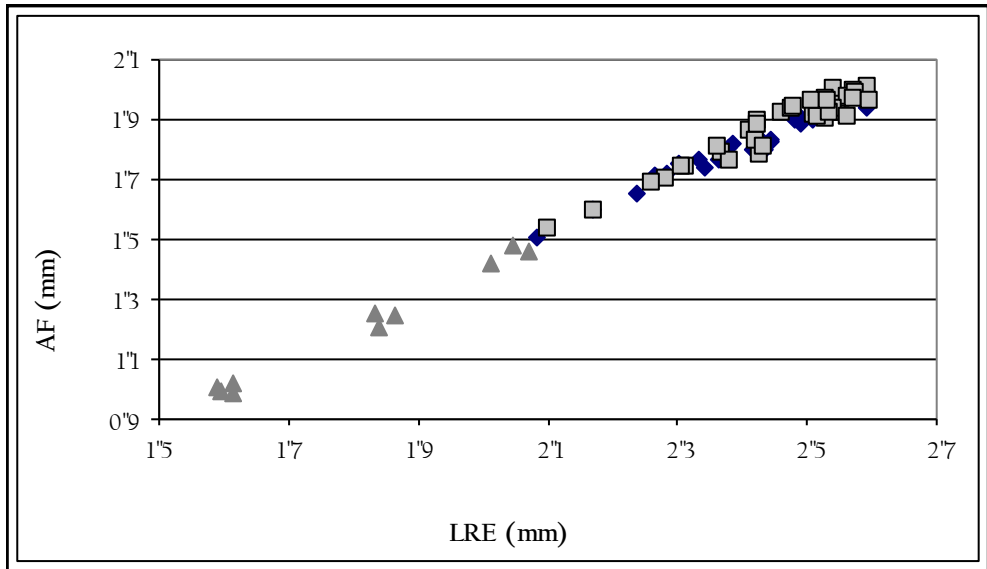


Figura 43. Relación entre el logaritmo de la anchura femoral (AF) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

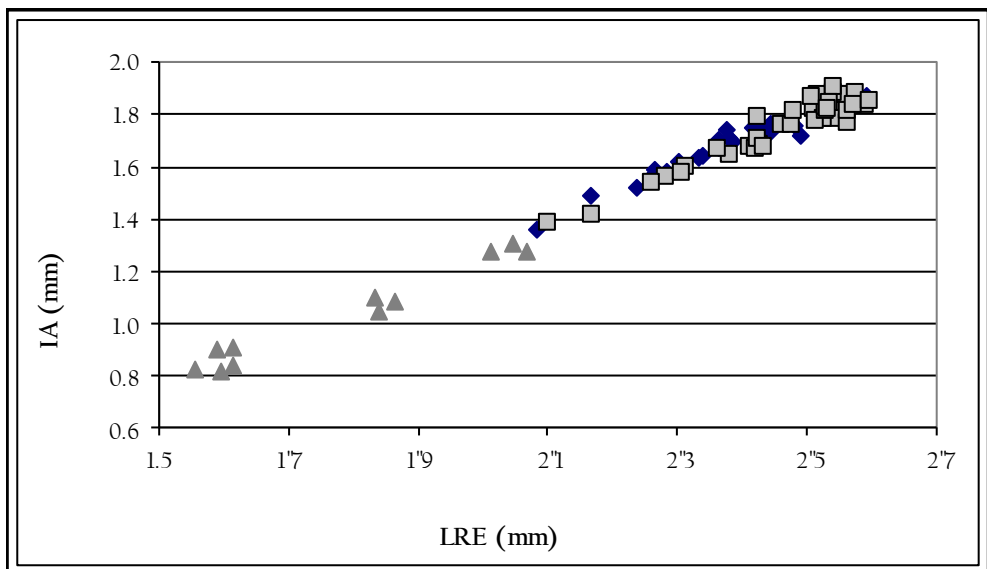


Figura 44. Relación entre el logaritmo de la distancia inter-anal (IA) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

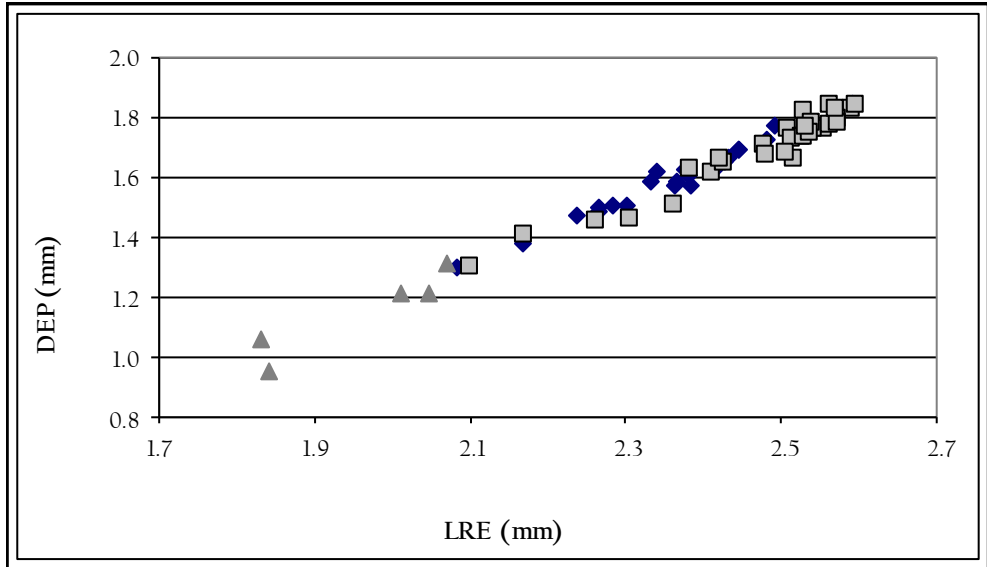


Figura 45. Relación entre el logaritmo de la distancia espaldar-plastrón (DEP) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

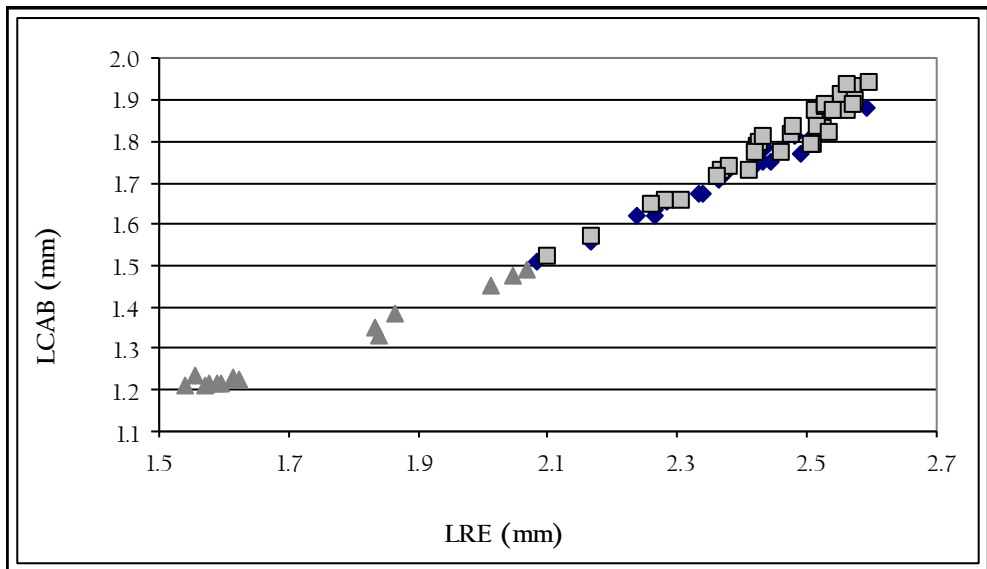


Figura 46. Relación entre el logaritmo de la longitud de la cabeza (LCAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

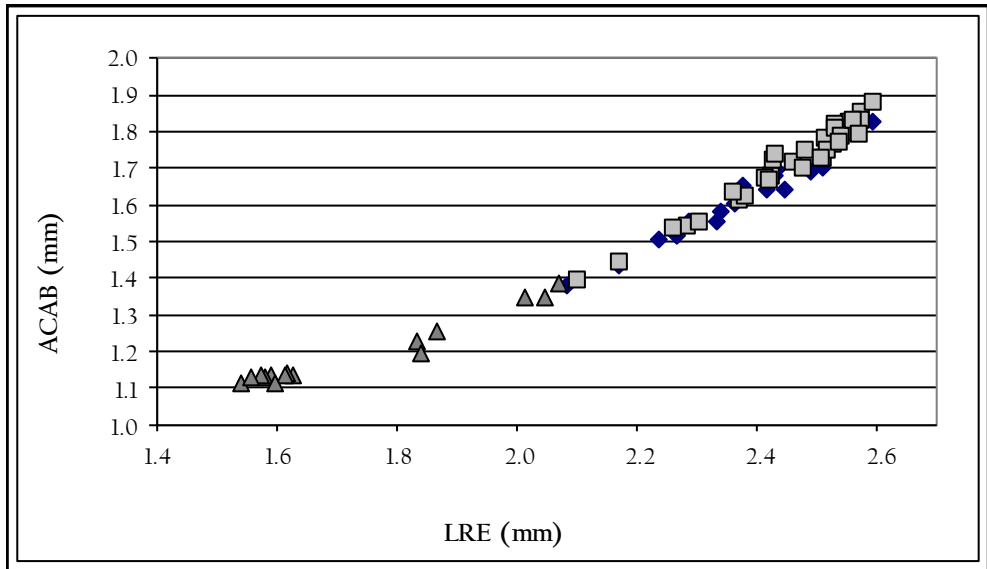


Figura 47. Relación entre el logaritmo de la anchura de la cabeza (ACAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

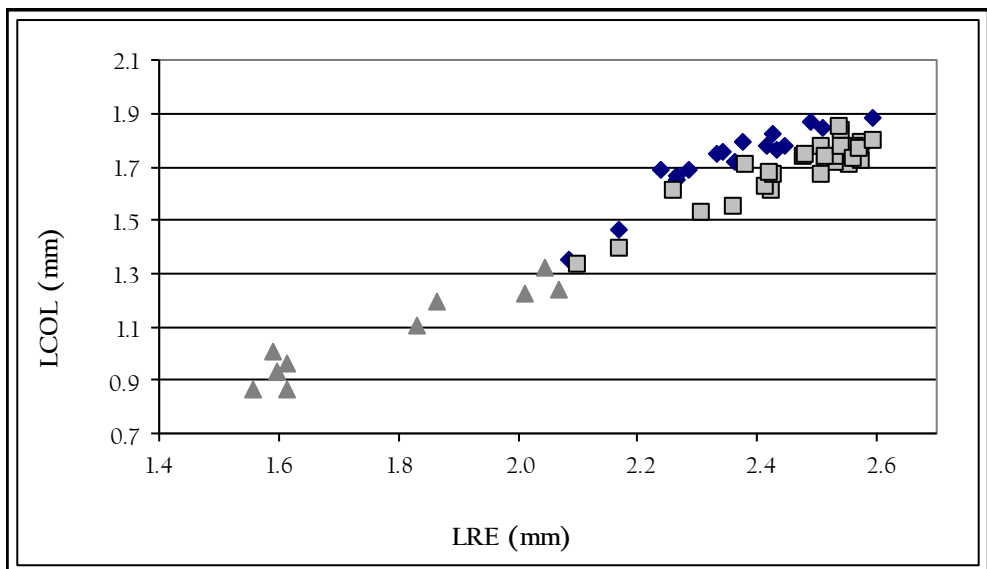


Figura 48. Relación entre el logaritmo de la longitud de la cola (LCAB) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

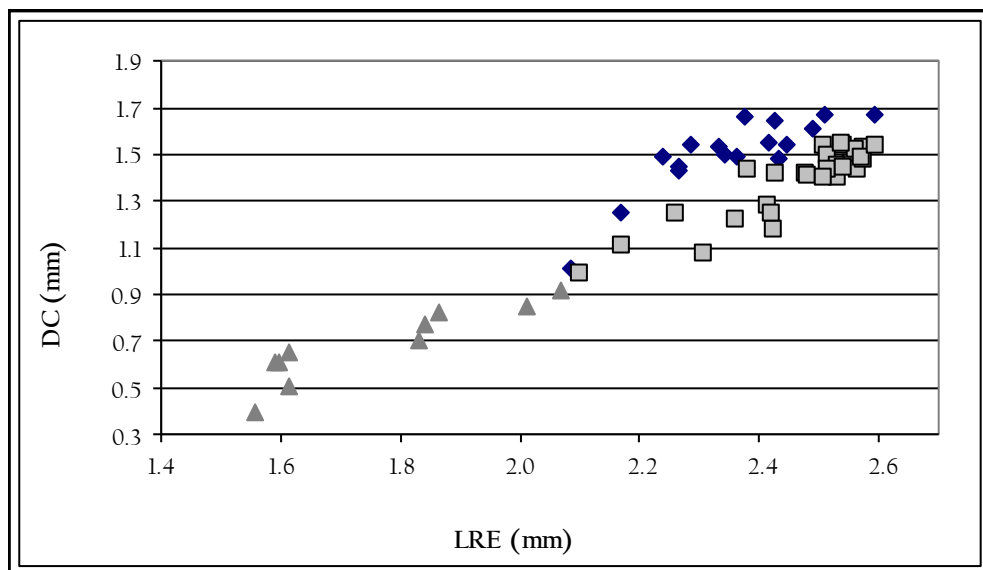


Figura 49. Relación entre el logaritmo de la distancia cloacal (DC) y el logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE). Triángulos: inmaduros. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

8.3. Apéndice III. Re-descripción de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron, 1835)

La re-descripción morfológica de *P. hilarii* se realizó en base a 13 ejemplares pertenecientes a la colección de reptiles de la Facultad de Ciencias (ZVC-R) y se utilizaron como base las descripciones de Cei (1993) y de Cabrera (1998). Debido a que los detalles en coloración de los ejemplares preservados en líquido pueden variar significativamente, para la descripción de los patrones de coloración se añadió la información proporcionada por Cabrera (1998) y Belmonte (1991), así como observaciones de los autores sobre ejemplares vivos.

Para la nomenclatura del caparazón se siguió a Merchán & Martínez (1999) y Merchán (2003). En este sentido, las subunidades córneas del caparazón se denominan como “escudos” y las estructuras óseas con el nombre propio del hueso correspondiente.

Los ejemplares utilizados son todos con código ZVC-R, a excepción de uno s/n (sin número); todos los ejemplares utilizados son de procedencia uruguaya. ZVC-R: 635 (macho, adulto); 742 (hembra, inmaduro); 762 (hembra, adulto); 763 (macho, adulto); 764 (inmaduro); 765 (macho, adulto); 775 (macho, adulto); 783 (macho, adulto); 786 (macho, adulto); 2309 (hembra, adulto); 2340 (hembra, adulto); 2343 (macho, adulto); s/n (macho, adulto).

🌀 Escudos del espaldar

En vista dorsal, caparazón alargado en adultos y semicircular en juveniles, deprimido y algo expandido en su extremo posterior a nivel de las extremidades posteriores. Punto más alto situado en el escudo vertebral III. En vista lateral, el caparazón es bastante aplanado. Borde del espaldar liso, presentando ligeras hendiduras a nivel de las fisuras marginales entre los escudos X, XI y supracaudales. La hendidura en el límite distal entre los supracaudales se destaca en comparación a las anteriores. Cinco escudos vertebrales, precedidos a nivel anterior por un nugal de forma rectangular, más largo que ancho. El vertebral I es el mayor de la serie, los vertebrales II, III y IV son de tamaño similar entre sí y el vertebral V es el segundo en tamaño. Este último presenta forma heptagonal, es más estrecho en su borde anterior y está expandido en su borde posterior, donde contacta con el par de marginales XI y con los supracaudales. Los vertebrales II, III y IV presentan picos laterales que contactan con las fisuras de los escudos costales: fisura de costales I y II con el vertebral II, fisura de costales II y III con el vertebral III y fisura de costales III y IV con el vertebral IV. Cuatro pares de escudos costales, siendo el II el más ancho y el IV el más estrecho. El costal I tiende a una forma hexagonal, ya que disimula uno de sus vértices, debido a que presenta el borde de fisura con los marginales III, IV y V semicurvado. Los costales II y III son rectangulares y el IV es de forma cuadrangular. Existen once pares de escudos marginales; normalmente, los pares I, III, IV, V, VI, VII y VIII de forma cuadrangular y los pares II, IX y XI son los más altos y de forma pentagonal. Los ángulos superiores de dichos escudos pentagonales coinciden con las respectivas fisuras: ángulo superior del marginal II coincide con la fisura entre el vertebral I y el costal I, el ángulo del marginal IX corresponde con la fisura entre los cos-

tales III y IV, y el ángulo superior del marginal XI se relaciona con la fisura entre el vertebral V y el costal IV. Los marginales IV a VIII, X y XI, y los supracaudales, presentan un borde libre levemente curvado hacia arriba. En crías y adultos, la superficie de los escudos del caparazón es lisa sin anillos de crecimiento.

☞ Escudos del plastrón

El plastrón es de forma alargada, más ancho en su parte anterior. La línea media longitudinal plastral está bien definida. Los escudos femorales son los mayores y los gulares los menores. Existe una pareja de escudos axilares y otra de inguinales, las cuales contactan con los escudos pectorales y abdominales respectivamente. El escudo intergular, de forma triangular, separa totalmente a la pareja de escudos gulares y se proyecta a partir del extremo posterior, penetrando entre los humerales y dando origen a la línea media del plastrón. La fisura entre la pareja de escudos femorales es la mayor, seguida de la abdominal, la humeral, la anal y la pectoral (en orden decreciente). El escudo intergular, al igual que los escudos gulares, humerales, abdominales y anales presentan bordes libres curvados hacia la región dorsal. Los escudos femorales son marcadamente más anchos que los anales. Éstos últimos presentan una gran muesca interanal, en ángulo o redondeada. Según Astort (1984), la concavidad en los machos abarca la región posterior de los escudos humerales, la totalidad de los pectorales, abdominales, femorales y la región anterior de los anales.

☞ Huesos del espaldar

Existen normalmente seis huesos neurales en serie continua, precedidos por un proneural grande, pentagonal, más largo que ancho. Éste último, en el límite posterior, contacta con el primer neural (generalmente), y en los laterales, con el primer par de periferales y de pleurales. Neurales de forma variada, generalmente más largos que anchos. El epipigal es pentagonal y está cubierto en su totalidad por el escudo vertebral V; contacta con el pigal, así como con el par VIII de pleurales y último de periferales. Ocho pares de huesos pleurales; el pleural I es el de mayor superficie, más ancho en su sutura con los periferales que en la de los neurales. Contacta con el proneural, neural I (a veces también, contacta levemente con el neural II), y periferales I, II, III y IV. El pleural VIII es el de menor superficie, de forma rectangular, y más angosto hacia la región medial. Presenta líneas de suturas con el pleural que le precede (VII), con el epipigal (en su borde posterior), y con los periferales IX, X y XI. Los pleurales II a VII son de anchos similares entre sí. Los pleurales I a V no se unen completamente con los periferales correspondientes, característica que permite ver los extremos de las costillas, tanto en inmaduros como en adultos. Once pares de periferales de forma y tamaño variados (algunos tienden a cuadrangulares y otros tienden a rectangulares), los más pequeños son los que se relacionan con la región del puente. El pigal es rectangular, más largo que ancho, y se encuentra cubierto en parte por el escudo vertebral V y por el par de escudos supracaudales. Contacta con el epipigal en su borde anterior, y con el par de periferales XI en los laterales. Su borde posterior es libre y levemente curvado hacia la región dorsal.

☞ Huesos del plastrón

La estructura ósea plastral está compuesta por un total de nueve huesos: entoplastrón único, y una pareja de epiplastrones, hioplastrones, hipoplastrones y xifiplastrones pareados en la línea media longitudinal plastral. El entoplastrón es de tamaño pequeño, contacta a nivel anterior con la pareja de epiplastrones, y a nivel posterior, con la de hioplastrones. Por lo general, se presenta de forma romboidal y en algunos ejemplares tiende a pentagonal. Se encuentra cubierto por parte del extremo posterior del escudo intergular, parte de los humerales, y levemente por la pareja de gulares. Los epiplastrones son de tamaño mediano, de borde anterior redondeado y con líneas de sutura con entoplastrón e hioplastrones. Se encuentran cubiertos por parte del escudo intergular, parte de los gulares y de los humerales. Hioplastrones e hipoplastrones son los mayores huesos del plastrón, ocupando más de la mitad de la superficie plastral. Los hioplastrones tienen líneas de sutura con el entoplastrón, los epiplastrones y los hipoplastrones. Están cubiertos por una fracción de los escudos humerales, por la totalidad de los pectorales, y parte de los abdominales. Hipoplastrones de menor tamaño que los hioplastrones; muestran líneas de contacto con los hioplastrones y xifiplastrones, y están cubiertos por la parte posterior de los escudos abdominales y por la anterior de los femorales. Los xifiplastrones, que contactan solo con los hipoplastrones, son más estrechos que éstos últimos, y están cubiertos por parte de los escudos femorales y por la totalidad de los escudos anales. Presentan extremos proyectados hacia la región posterior, y en algunos ejemplares, en la línea de contacto de los escudos femorales y anales, se observan pequeñas proyecciones laterales también hacia la región posterior.

☞ Cabeza

Cabeza grande, deprimida y de forma triangular en vista dorsal con el vértice en los orificios nasales. Las órbitas se encuentran situadas en posición antero-dorsal muy próximas a las narinas. El tímpano es grande y visible. Las escamas dorsales de la cabeza son lisas, de tamaño variable y forma irregular. Las escamas que se corresponden con la región del músculo aductor mandibular, a cada lado de la cabeza, presentan sus límites mejor definidos y más claros en comparación a las escamas que se ubican en la región longitudinal dorsal de la cabeza. Entre los ojos y las narinas, las escamas son grandes y alargadas. Los orificios nasales están dirigidos hacia delante, y no son visibles en vista dorsal. La boca es grande y el pico presenta superficies cortantes en el borde, no dentado; el estuche córneo inferior presenta una proyección medial hacia la región dorsal que encaja en el hueco de la rhi-noteca. En la región ventral de la cabeza, casi en contacto con el borde posterior de la gnatoteca, se observan dos bárbulas mentoneanas, tan largas como el diámetro del ojo. Según Bager (2007), los juveniles usan estas bárbulas en la alimentación, especialmente para atraer y capturar peces. El cuello presenta piel rugosa y flexible, característica que ayuda a evidenciar claramente su límite con la cabeza. A lo largo del cuello se observan tubérculos cónicos distribuidos en su superficie.

☞ Extremidades

Las extremidades están adaptadas a la natación, con membranas interdigitales bien desarrolladas, tanto en las patas posteriores como en las anteriores. Presentan dedos diferenciados, con cinco garras en las delanteras y cuatro en las traseras. Una vez expandida la palma de la mano y la planta del pie, ésta última presenta mayor superficie que la primera. En el miembro anterior se destaca un conjunto de escamas de mayor tamaño, ubicadas en el lateral externo del antebrazo, continuando hasta la base de la garra del quinto dedo. Dorsal y ventralmente en el antebrazo predominan escamas fuertes, con el borde distal recto y libre y con el proximal redondeado. A partir de la mano se observa un gradiente negativo en tamaño de las escamas granulares hasta llegar a la axila. El dorso de la extremidad posterior presenta escamas granulares de pequeño tamaño y se destaca, en la mitad posterior, la presencia de escamas anchas, semicirculares con el borde recto libre y prominente. Al igual que en la extremidad anterior, aunque menos notorio que en ésta, se observa un conjunto de escamas en el borde externo de la pierna formando un pliegue que se continúa hasta la última falange del quinto dedo, inerte. La planta del pie presenta escamas redondeadas y pequeñas. A partir del talón y hasta una zona muy próxima a la región ventral de la rodilla, se encuentran escamas fuertes de borde distal recto, libre y prominente. En dicho conjunto de escamas se aprecia un gradiente positivo en tamaño desde el eje longitudinal ventral hasta el borde externo posterior de la pierna. La cola es cónica, con escamas granulares pequeñas y con papilas cónicas en la región dorsal.

☞ Coloración y diseño

La coloración general es castaño oliváceo en el espaldar, y amarillento con manchas oscuras en el plastrón y en la zona ventral de las marginales. Las tonalidades del dorso pueden variar debido a la presencia de algas adheridas a su superficie. En vista dorsal, el reborde externo del espaldar presenta coloración amarillenta. Los juveniles son más oscuros y brillantes. Los neonatos presentan en su línea media dorsal puntos negros sobre cada escudo; también se los puede observar en el borde medio posterior de cada costal y en los escudos córneos del margen. Según Belmonte (1991), al momento de nacer presenta los límites de los escudos del caparazón bien marcados, de coloración amarillenta similar a la del plastrón. En éste último y en las marginales, el color de fondo es amarillo pálido con manchas oscuras que tienden a ser circulares. Además, se puede observar entre los escudos abdominales y femorales la abertura de la bolsa vitelina. Dichas manchas oscuras, que pueden ser castañas, grises o negras, presentan marcada variación ontogénica. Según Cabrera & Colantonio (2001), se aprecian diferencias significativas entre neonatos, juveniles y adultos en el patrón de manchas del plastrón para toda el área de distribución de la especie, sin embargo, tales diferencias no son significativas en términos de dimorfismo sexual. La piel de las extremidades en su región dorsal es de color grisáceo y ventralmente blanquecina. Este patrón también se presenta en la cabeza, cuello y cola. En la cabeza se distingue claramente una línea negra que se extiende desde los orificios nasales hasta el cuello, pasando a través del medio del ojo y del borde superior del tímpano. El color del iris es amarillento y está atravesado por una línea negra que forma parte de la dirección de la línea de la piel antes descrita. Las bárbulas mentoneanas son blanquecinas, con la excepción de sus extremos proximales y sus bases, en las que se observa coloración negra. Las regiones axilares e inguinales son de color blanco con manchas negruzcas grandes.

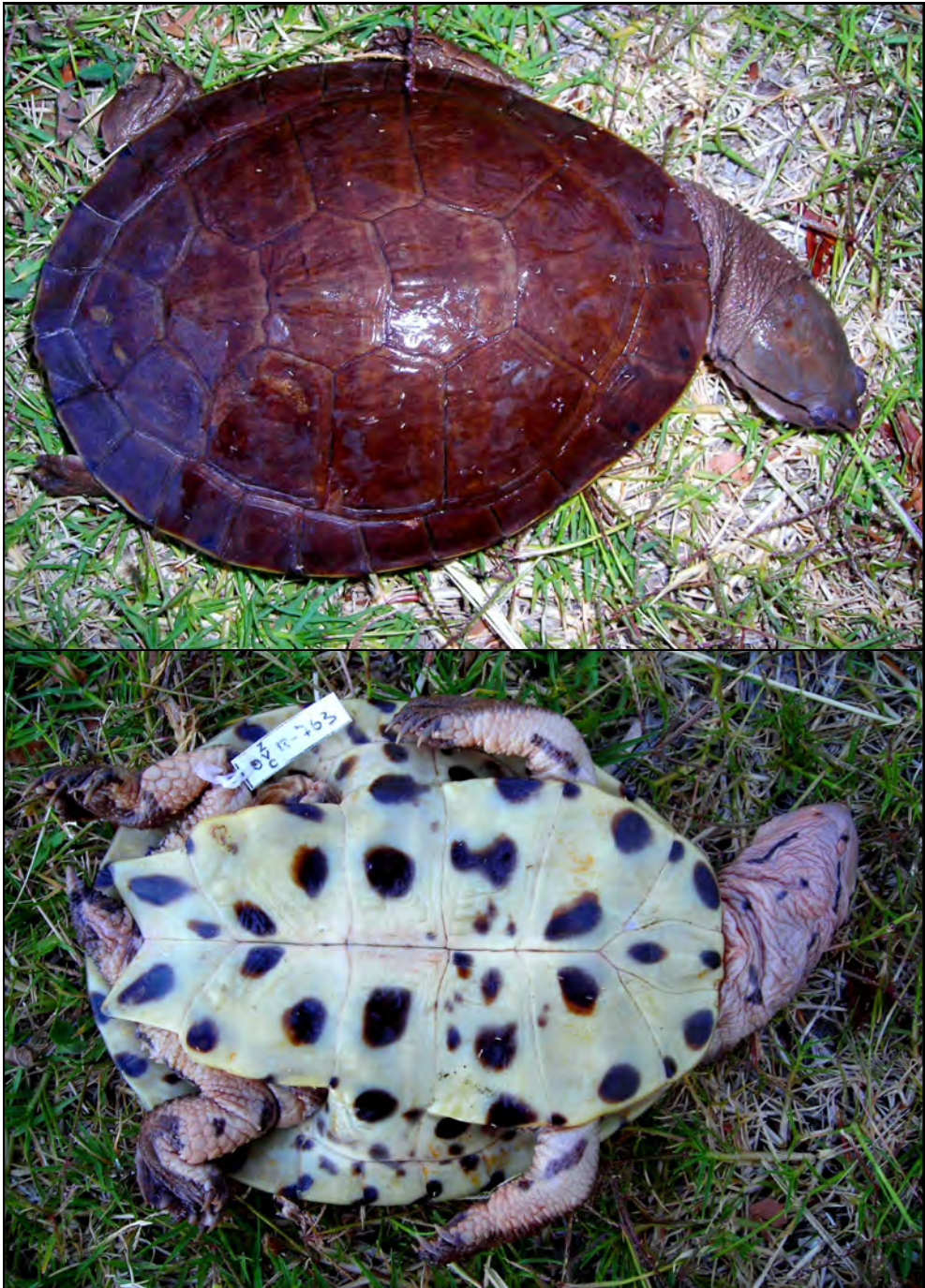


Figura 50. Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) de un macho de *P. hilarii* de la colección húmeda de la Facultad de Ciencias (ZVC-R), Universidad de la República. © CHELONIA / Manuel Merchán.



Figura 51. Vista dorso-lateral de cabeza y cuello de un individuo adulto de *P. hilarii*.
© CHELONIA / Manuel Merchán



Figura 52. Vistas de la superficie inferior (arriba izquierda), dorsal (arriba derecha), lateral (abajo izquierda) y fronto-dorsal (abajo derecha) del cráneo *P. hilarii*. © CHELONIA / Manuel Merchán.



La taxonomía del antiguo género *Phrynops* ha sido revisada por diversos autores con numerosas modificaciones en el estatus de muchos taxa, desde la división del propio género a la re-descripción de muchas de sus especies. Debido a ello, el estudio morfológico de este grupo de tortugas ha cobrado especial importancia.

La especie objeto de la presente publicación, comúnmente conocida en Uruguay como tortuga campanita (*Phrynops hilarii*), es un quelonio muy común y con amplia distribución en el país. Aunque su estado de conservación no es preocupante a fecha actual, se han identificado diversas amenazas que afectan directa o indirectamente a sus poblaciones, principalmente relacionadas con la pesca deportiva y artesanal, su captura para el mercado de mascotas y el deterioro y alteración de su hábitat. Para hacer frente a estas y otras amenazas es importante continuar generando conocimiento sobre la especie y el presente trabajo representa un ejemplo de los avances necesarios. En él, los autores muestran los resultados del estudio de la morfología externa, crecimiento alométrico y dimorfismo sexual de *P. hilarii* a través del análisis biométrico de 86 ejemplares (27 machos, 44 hembras y 15 inmaduros), tanto vivos como conservados en líquido y en seco, contribuyendo al conocimiento de aspectos biológicos de importancia para la planificación y realización de acciones de gestión y conservación de la especie, así como de los ecosistemas que habita. Los autores, que comparten entusiasmo y pasión por el grupo zoológico de los reptiles, y especialmente por el de las tortugas, nos ofrecen aquí un valioso trabajo para conocer en mayor grado una de las tortugas de agua dulce más abundantes y extendidas de Uruguay, aportando una contribución original y meticulosa para la mejor comprensión y conservación de la herpetofauna del país.