

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Departamento de Biología Animal I**



**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA  
BIOLOGÍA DE LA TORTUGA NEGRA  
(RHINOCLEMMYS FUNEREA) Y LA TORTUGA ROJA  
(R. PULCHERRIMA MANNI) EN COSTA RICA**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR**

Manuel Merchan Fornelino

Bajo la dirección del Doctor:

Javier Castroviejo Bolívar

**Madrid, 2003**

**ISBN: 84-669-1704-7**



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I

Contribución al conocimiento de  
la biología de la tortuga negra  
(*Rhinoclemmys funerea*) y la  
tortuga roja (*R. pulcherrima*  
*manni*) en Costa Rica

MANUEL MERCHAN FORNELINO

Madrid, 2002

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I

Contribución al conocimiento de la  
biología de la tortuga negra  
(*Rhinoclemmys funerea*) y la tortuga roja  
(*R. pulcherrima manni*) en Costa Rica

Memoria presentada por el licenciado Manuel Merchán Fornelino, para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por el Dr. Javier Castroviejo Bolívar, presidente del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera de UNESCO. Tutor y ponente de la misma, Dr. José A. Díaz, profesor titular del Departamento de Biología Animal (I) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid.

Fdo. El Doctorando

V. B. el Director

V. B. el Tutor

Madrid, octubre de 2002

## Agradecimientos

Quiero recoger en este apartado a todas aquellas personas e instituciones que con su ayuda han hecho posible que esta tesis vea finalmente la luz. Espero no dejarme olvidado a nadie en el tintero, pero quiero creer que si es así, los omitidos sabrán disculparme. Esta tesis es un trabajo geográficamente “dual”, trabajo de campo en Costa Rica, y de escritorio en España, y multi-institucional: tutoría de la Universidad de Costa Rica durante más de dos años, dirección desde el Comité Hombre y Biosfera de UNESCO, y lectura y defensa en la Universidad Complutense de Madrid. Por ello, numerosas personas han puesto a nivel institucional su granito de arena para conseguir coordinar los diferentes “frentes” de la tesis a ambos lados del Atlántico; todo ello ha resultado en un mayor enriquecimiento del que suscribe, tanto a nivel profesional como personal.

Quiero expresar mi agradecimiento en primer lugar a Javier Castroviejo, director de esta tesis, como amigo, maestro y mentor. Junto a Ramón Gil, Javier me brindó la posibilidad de comenzar hace ya casi diez años mis investigaciones en América, y sus enseñanzas han fomentado en mí el interés creciente por la herpetología que me ha llevado a realizar esta tesis doctoral.

Institucionalmente, este trabajo no habría sido posible sin la financiación de la Agencia Española de Cooperación Internacional del Ministerio de Asuntos Exteriores; gracias por financiar mediante su programa Mutis mi estancia en Costa Rica. Quiero agradecer su ayuda a Carmina Romero en Madrid, y a Antonio Morales, coordinador general de la Oficina Técnica de Cooperación en San José. Y sin olvidar a Enid y Ligia, de la Oficina de San José, por el excelente trato que me dispensaron en todo momento.

A Javier de Miguel, de la Universidad Autónoma de Madrid, por la ayuda que me ha prestado en éste y otros muchos trabajos. Gracias también a Ana Fidalgo, de la Universidad Autónoma de Madrid, por su inestimable asesoría en

temas etológicos, por su ayuda con la burocracia de la tesis y por sus excelentes dibujos de pautas comportamentales en los etogramas. José A. Díaz, mi tutor en la Universidad Complutense de Madrid, me echó una mano más de una vez (y más de tres) en cuestiones relacionadas con la estadística y es ponente de esta tesis.

Samuel Yustos, Jorge Valero y César Pérez, viejos amigos de Madrid, y mi primo Rafael Merchán, de Sevilla, me visitaron en Costa Rica, y entre viaje y viaje se vieron enredados en más de un capítulo de esta tesis. Asimismo, Santi Castroviejo-Fisher y José Manuel Padial, me sacaron del embotellamiento mental en las últimas fases de la tesis. Alfonso Otero solucionó en más una ocasión mis problemas con la informática.

Ignacio de la Riva, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, me facilitó una copia de su tesis como modelo para algunos capítulos de la mía. Claudia Keller, Ana Andreu y Carmen Díaz-Paniagua, de la Estación Biológica de Doñana (EBD), me prestaron una copia de la tesis de la primera y me asesoraron en diversos aspectos de este trabajo. Antonio Páez y María Angeles Martín, de la biblioteca de la EBD, me echaron una mano en el siempre fatigoso trabajo bibliográfico. Gracias a José A. Mateo, de la EBD, por sus comentarios sobre los estudios de crecimiento en reptiles, y a Marc Cheylan, de la Universidad de Montpellier, que me facilitó sus trabajos sobre el tema.

Muchos amigos de muy diferentes nacionalidades (costarricenses, españoles, canadienses, estadounidenses, chilenos, alemanes,...) han contribuido en Costa Rica a sacar adelante este trabajo. Gracias a José Manuel Mora, mi tutor en la Universidad de Costa Rica, por su ayuda durante mi estancia en Costa Rica. Rafael Arturo Acuña-Mesén, Catedrático de Vertebrados de la Universidad de Costa Rica, me brindó sus enormes conocimientos sobre tortugas continentales costarricenses.

Pilar Ramírez, directora del Sistema de Estudios de Postgrado de la Escuela de Biología, hizo todo lo posible por hacer más sencilla mi integración en

la Universidad de Costa Rica. En el mismo sentido, quiero expresar mi agradecimiento a la Oficina de Asuntos Internacionales de la Universidad de Costa Rica, a su director Manuel Murillo, y muy especialmente a Grace, Cristina, Adrián y Sergio, por su ayuda en los problemas burocráticos que surgieron durante mi estancia en el Campus. A Federico Bolaños, de la Escuela de Biología, por su ayuda en la revisión de las colecciones de herpetología del Museo de Zoología.

Varias instituciones, aparte de la Universidad de Costa Rica, han colaborado desinteresadamente. Gracias a la Reserva Zoo Ave (Fundación para la Restauración de la Naturaleza), y muy especialmente a su conservador Raúl Fournier y a su director Denis Janick, sin olvidarme de las veterinarias y los cuidadores; es difícil encontrar personas como éstas, dispuestas a brindar tantas y tantas facilidades. Del mismo modo, dar las gracias al Zoológico Simón Bolívar de San José, y en especial a su conservador José Hernández, y a su directora Yolanda Matamoros, por su amabilidad y colaboración; sin olvidar a nuestra mascota Maya, un jaguar por entonces de dos meses, a la que todavía recuerdo subida en brazos “cazando” mis orejas y mi pelo.

También quiero dar las gracias a todas las instituciones que me enviaron información sobre sus colecciones herpetológicas (referidas en el capítulo de Distribución), y muy especialmente a Harold A. Dundee, Max Nickerson, Robert Drewes, Greg Schneider, Kathryn Vaughan, Jessica Rosales, Linda S. Ford, José Cabot, Axel Kwet, J. Enrique González, Barry Davis, Chris Philips, Marinus S. Hoogmoed, Chris Conroy, Alan Resentar, George Zug, Rosanne Humphrey y Ned Gilmore.

Muchas gracias al personal del Parque Nacional de Tortuguero, que me ayudaron en todo cuanto necesité para la realización de mis trabajos de campo en el Parque, y muy especialmente a Eduardo Chamorro, director del Parque, y Noldan Chavarría, que realizó conmigo buena parte del trabajo de campo. También al personal del Parque Nacional Carara, y muy en especial a Juan

Sánchez, con el que, entre tortuga y tortuga, tuve la ocasión de aprender sobre cocodrilos en el río Grande de Tárcoles.

También tuve la suerte de contar con la colaboración de Jorge Cabrera, que me brindó su ayuda y sus conocimientos, además de poner a mi disposición el Laboratorio Húmedo de la Universidad Nacional (Heredia, Costa Rica), donde realicé buena parte de la descriptiva de las especies. Mi agradecimiento a Gunther Kohler, del Museo de Munich, por su asesoramiento sobre poblaciones nicaragüenses de tortugas continentales.

Gracias al Sistema Nacional de Areas de Conservación del Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica, y en especial a Javier Guevara, por la concesión de los permisos de manejo de fauna sin los cuales no hubiera podido llevar a cabo el trabajo de campo. Del mismo modo, agradecer al Instituto Meteorológico de Costa Rica, que me cedió los datos climáticos que se refieren en esta tesis.

Agradecer también su ayuda a Ingrid Rodríguez, que colaboró en mil aspectos de esta tesis; qué decir de José Juan Rodríguez, compañero de fatigas desde el primer día; muchas gracias, amigo. A mis vecinos españoles, José Manuel Argilés, Jorge González del Arco, Antonio León y José González. Anna Ferrer, Marina Di Masso y Joana Querol me ayudaron en la toma de medidas de tortugas, quitando tiempo de sus tesis en pro de la mía. Del mismo modo, agradecer a Eulalia Martínez y Arantxa Tirado su ayuda en Costa Rica, y su amistad a ambos lados del Charco. Como también lo hicieron Roy Carranza y Abel Aranda, con su hospitalidad en San José y Manuel Antonio, cuando a los pocos días de llegar más lo necesitaba. Gracias también a Turid, Alfredo y su familia, que más allá de ser mis caseros, cuidaron de mí como una segunda familia en Costa Rica.

Y como dicen que los últimos son los primeros, dar por último las gracias a Marta Coll y a mi familia. A Marta, mi sincero agradecimiento por tantas y

tantas cosas, sin las cuales quizás no habría merecido la pena realizar esta tesis. Y a mi familia, valorar la paciencia, la confianza y los medios que siempre pusieron a mi alcance para conseguir con el paso de los años que el crío que se pasaba el verano persiguiendo lagartijas e inundaba la casa de los más variopintos bichos, haya realizado esta tesis de doctorado.

Gracias a todos vosotros.

# Indice de contenidos

<b>1.- INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2.- MATERIAL Y METODOS</b> .....	5
Procedimientos estadísticos.....	7
<b>3.- AMBITO DEL ESTUDIO</b> .....	9
Generalidades físicas de Costa Rica.....	9
Geografía y geología.....	9
Clima.....	13
Vegetación.....	14
Area de estudio.....	15
Condiciones climáticas en el área de estudio.....	16
Parque Nacional Tortuguero.....	20
Reserva Biológica Carara.....	23
<b>4.- GÉNERO <i>Rhinoclemmys</i></b> .....	26
Descripción de las restantes especies del género.....	28
<b>5.- MORFOLOGÍA</b> .....	38
Descripción de <i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	38
Descripción de <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	44
Coloración de <i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	49
Coloración de <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	50

<b>6.- DISTRIBUCIÓN Y VARIACIÓN GEOGRAFICA.....</b>	<b>53</b>
Distribución.....	54
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	64
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	64
Análisis comparado de patrones de distribución.....	65
Variación geográfica.....	66
<b>7.- BIOMETRIA.....</b>	<b>70</b>
Introducción.....	70
Material y métodos.....	71
Dimensiones de los individuos.....	76
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	76
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	80
Crecimiento parcial y alometría.....	84
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	84
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	88
Análisis de componentes principales.....	92
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	92
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	94
<b>8.- DIMORFISMO SEXUAL.....</b>	<b>126</b>
Introducción.....	126
Material y métodos.....	128
Resultados.....	129
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	129
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	131
Discusión.....	132
<b>9.- CRECIMIENTO.....</b>	<b>135</b>
Introducción.....	135

Material y métodos.....	137
Resultados.....	140
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	141
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	158
Discusión.....	175
<b>10.- ETOLOGIA.....</b>	<b>177</b>
Introducción.....	177
Material y métodos.....	178
Etograma de <i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	180
Categorías de comportamiento en <i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	199
Proporción de sexos en <i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	212
Dependencia del lugar.....	214
Etograma de <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	215
Categorías de comportamiento en <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	233
Proporción de sexos en <i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	246
Dependencia del lugar.....	248
Aspectos comparados entre <i>R. funerea</i> y <i>R. pulcherrima</i> .....	249
<b>11.- ALIMENTACIÓN.....</b>	<b>252</b>
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	252
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	253
<b>12.- BIOLOGÍA REPRODUCTIVA.....</b>	<b>254</b>
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	254
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	256
<b>13.- DEPREDADORES Y PARASITOS.....</b>	<b>262</b>
<b>14.- ETNOZOOLOGIA Y CONSERVACIÓN.....</b>	<b>267</b>
Introducción.....	267
Material y métodos.....	268

Resultados.....	270
<i>Rhinoclemmys funerea</i> .....	271
<i>Rhinoclemmys pulcherrima</i> .....	274
Discusión.....	278
<b>RESUMEN.....</b>	<b>281</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA CITADA.....</b>	<b>285</b>

# Índice de figuras y tablas

## Figuras

Figura 1. Mapa físico de Costa Rica.....	10
Figura 2. Vista del Valle de Orosi, en el Valle Central de Costa Rica.....	11
Figura 3. División administrativa de la República de Costa Rica en provincias.....	12
Figura 4. Áreas protegidas de Costa Rica; se especifica la ubicación de la Reserva Biológica Carara, el Parque Nacional Tortuguero y la Reserva Zoo Ave.....	15
Figura 5. Pluviosidad y temperatura en la Estación de Limón (correspondiente al Parque Nacional Tortuguero). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.....	17
Figura 6. Pluviosidad y temperatura en la Estación de Puntarenas (correspondiente a la Reserva Biológica Carara). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.....	18
Figura 7. Pluviosidad y temperatura en la Estación Fabio Baudrit (correspondiente a la Reserva Zoo Ave). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.....	19
Figura 8. Parque Nacional Tortuguero. Los canales rodean masas de bosque tropical, formando islas de vegetación que se inundan parcialmente durante la estación de lluvias.....	21
Figura 9. En Tortuguero, los canales forman grandes remansos donde se concentran grandes masas de lirio acuático ( <i>Eichhornia crassipes</i> ), refugio de juveniles de tortuga negra ( <i>R. funerea</i> ).....	22
Figura 10. Reserva Biológica Carara; los cursos de agua son abundantes en el área protegida. Las tortugas rojas suelen encontrarse cerca de las orillas de estos cauces.....	24
Figura 11. Área de distribución de <i>R. annulata</i> .....	29
Figura 12. Área de distribución de <i>R. areolata</i> .....	31
Figura 13. Área de distribución de <i>R. melanosterna</i> .....	32
Figura 14. Área de distribución de <i>R. nasuta</i> .....	34
Figura 15. Área de distribución de <i>R. punctularia</i> .....	35
Figura 16. Área de distribución de <i>R. rubida</i> .....	37
Figura 17. Hembra adulta de <i>R. funerea</i> , fotografiada en enero de 2000 en el Zoo Simón Bolívar. Longitud recta de espaldar: 330 mm, anchura recta de espaldar: 235 mm.....	39

Figura 18. Vista ventral de dos hembras adultas de <i>R. funerea</i> fotografiadas en el Zoo Simón Bolívar en marzo de 2000. De izquierda a derecha: longitud recta de plastrón de 291 y 200 mm, anchura recta de plastrón de 200 y 161 mm.....	41
Figura 19. Detalle de la cabeza de <i>R. funerea</i> , donde se observa la característica coloración amarilla de la garganta, la ubicación de tímpano y órbitas oculares, y el hocico prominente.....	43
Figura 20. Vista dorsal de una pareja de ejemplares adultos de <i>R. pulcherrima manni</i> . Fotografiados en el Zoo Simón Bolívar en enero de 2000. De izquierda (macho) a derecha (hembra): longitud recta de espaldar: 150.6 y 172 mm. Anchura recta de espaldar: 116 y 132.8 mm.....	44
Figura 21. Vista ventral de la pareja de la figura anterior. De izquierda (macho) a derecha (hembra): longitud recta de plastrón: 136.3 y 170 mm. Anchura recta de plastrón: 98,4 y 112 mm.....	46
Figura 22. Detalle de la cabeza de un juvenil de <i>R. pulcherrima</i> , donde se observa el patrón de coloración y la orientación antero-lateral de las órbitas oculares.....	48
Figura 23. Ejemplar adulto de <i>R. funerea</i> . Se observan las características tonalidades amarillas moteadas de negro que cubren la garganta y cara anterior de las extremidades.....	50
Figura 24. Adulto en vista frontal de <i>R. pulcherrima manni</i> . Fotografiado en la Estación Experimental de Punta Morales en diciembre de 2000. Aunque es más intenso en los ejemplares juveniles, el patrón de manchas es uniforme en la especie.....	51
Figura 25. Mapa de distribución de <i>R. funerea</i> (en azul) y <i>R. pulcherrima</i> (en verde) en Costa Rica. Las cuadrículas corresponden a áreas de 400 km <sup>2</sup> (20 X 20 km). Las líneas verdes y azul indican el límite de distribución de cada especie según Acuña (1993a). Escala 1 : 2630000.....	63
Figura 26. Plastrón de ejemplar juvenil de <i>R. pulcherrima</i> . Fotografiado en ZooAve en noviembre de 2000. El patrón de manchas es idéntico al observado en adultos, aunque la coloración es más viva en juveniles.....	68
Figura 27. Relación entre el PESO y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Triángulos: juveniles. Cuadrados: hembras. Rombo: machos.....	97
Figura 28. Relación entre la longitud curva de espaldar (LCE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	97
Figura 29. Relación entre la anchura recta de espaldar (ARE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	98
Figura 30. Relación entre la anchura curva de espaldar (ACE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	98
Figura 31. Relación entre la anchura recta 3 (AR3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	99
Figura 32. Relación entre la anchura recta 9 (AR9) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	99

Figura 33. Relación entre la longitud del vertebral 1 (LV1) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	100
Figura 34. Relación entre la longitud del vertebral 2 (LV2) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	100
Figura 35. Relación entre la longitud del vertebral 3 (LV3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	101
Figura 36. Relación entre la longitud del vertebral 4 (LV4) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	101
Figura 37. Relación entre la longitud del vertebral 5 (LV5) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	102
Figura 38. Relación entre la longitud recta de plastrón (LRP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	102
Figura 39. Relación entre la longitud curva de plastrón (LCP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	103
Figura 40. Relación entre la anchura recta de plastrón (ARP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	103
Figura 41. Relación entre la anchura curva de plastrón (ACP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	104
Figura 42. Relación entre la anchura gular (AG) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	104
Figura 43. Relación entre la anchura humeral (AH) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	105
Figura 44. Relación entre la anchura pectoral (AP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	105
Figura 45. Relación entre la anchura abdominal (AAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	106
Figura 46. Relación entre la anchura femoral (AF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	106
Figura 47. Relación entre la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	107
Figura 48. Relación entre la longitud de la sutura femoral (LSF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	107
Figura 49. Relación entre la longitud de la sutura anal (LSAN) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	108
Figura 50. Relación entre la longitud de la cola (LCOL) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	108
Figura 51. Relación entre la distancia precloacal (DC) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	109

Figura 52. Relación entre la longitud del pïleo (LPI) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	109
Figura 53. Relación entre la anchura del pïleo (API) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	110
Figura 54. Relación entre la distancia espaldar-plastrón (DEP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	110
Figura 55. Relación entre la altura máxima (AM) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	111
Figura 56. Relación entre la distancia interanal (IA) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. funerea</i> . Simbología como en la figura 27.....	111
Figura 57. Relación entre el PESO y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Triángulos: juveniles. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.....	112
Figura 58. Relación entre la longitud curva de espaldar (LCE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	112
Figura 59. Relación entre la anchura recta de espaldar (ARE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	113
Figura 60. Relación entre la anchura curva de espaldar (ACE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	113
Figura 61. Relación entre la anchura recta 3 (AR3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	114
Figura 62. Relación entre la anchura recta 9 (AR9) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	114
Figura 63. Relación entre la longitud del vertebral 1 (LV1) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	115
Figura 64. Relación entre la longitud del vertebral 2 (LV2) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	115
Figura 65. Relación entre la longitud del vertebral 3 (LV3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	116
Figura 66. Relación entre la longitud del vertebral 4 (LV4) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	116
Figura 67. Relación entre la longitud del vertebral 5 (LV5) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	117
Figura 68. Relación entre la longitud recta de plastrón (LRP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	117
Figura 69. Relación entre la longitud curva de plastrón (LCP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	118
Figura 70. Relación entre la anchura recta de plastrón (ARP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	118

Figura 71. Relación entre la anchura curva de plastrón (ACP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	119
Figura 72. Relación entre la anchura gular (AG) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	119
Figura 73. Relación entre la anchura humeral (AH) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	120
Figura 74. Relación entre la anchura pectoral (AP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	120
Figura 75. Relación entre la anchura abdominal (AAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	121
Figura 76. Relación entre la anchura femoral (AF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	121
Figura 77. Relación entre la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	122
Figura 78. Relación entre la longitud de la sutura femoral (LSF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	122
Figura 79. Relación entre la longitud de la sutura anal (LSAN) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	123
Figura 80. Relación entre la longitud de la cola (LCOL) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	123
Figura 81. Relación entre la distancia precloacal (DC) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	124
Figura 82. Relación entre la longitud del píleo (LPI) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	124
Figura 83. Relación entre la anchura del píleo (API) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	125
Figura 84. Relación entre la altura máxima (AM) y la longitud recta de espaldar (LRE) en <i>R. pulcherrima</i> . Simbología como en la figura 57.....	125
Figura 85. Evolución del PESO en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	141
Figura 86. Evolución de la longitud recta de espaldar (LRE) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	142
Figura 87. Evolución de la anchura recta de espaldar (ARE) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	143
Figura 88. Evolución de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	144
Figura 89. Evolución de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	145
Figura 90. Evolución de la longitud recta de plastrón (LRP) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	146

Figura 91. Evolución de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	147
Figura 92. Evolución de la anchura gular (AG) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	148
Figura 93. Evolución de la anchura humeral (AH) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	149
Figura 94. Evolución de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	150
Figura 95. Evolución de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	151
Figura 96. Evolución de la anchura femoral (AF) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	152
Figura 97. Evolución de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	153
Figura 98. Evolución de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	154
Figura 99. Evolución de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	155
Figura 100. Evolución de la altura máxima (AM) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	156
Figura 101. Evolución de la distancia interanal (IA) en función de la edad en 13 individuos de <i>R. funerea</i> .....	157
Figura 102. Evolución del PESO en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	158
Figura 103. Evolución de la longitud recta de espaldar (LRE) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	159
Figura 104. Evolución de la anchura recta de espaldar (ARE) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	160
Figura 105. Evolución de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	161
Figura 106. Evolución de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	162
Figura 107. Evolución de la longitud recta de plastrón (LRP) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	163
Figura 108. Evolución de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	164
Figura 109. Evolución de la anchura gular (AG) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	165

Figura 110. Evolución de la anchura humeral (AH) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	166
Figura 111. Evolución de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	167
Figura 112. Evolución de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	168
Figura 113. Evolución de la anchura femoral (AF) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	169
Figura 114. Evolución de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	170
Figura 115. Evolución de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	171
Figura 116. Evolución de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	172
Figura 117. Evolución de la altura máxima (AM) en función de la edad en 4 individuos de <i>R. pulcherrima</i> .....	173
Figura 118. Pauta comportamental <i>Descansar (Ojos abiertos)</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. pulcherrima</i> .....	181
Figura 119. Pauta comportamental <i>De pie</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. pulcherrima</i> .....	181
Figura 120. Pauta comportamental <i>Solearse</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. pulcherrima</i> .....	184
Figura 121. Pauta comportamental <i>Desgarrar mediante extremidades</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. pulcherrima</i> .....	188
Figura 122. Pauta comportamental <i>Cabeza defensiva</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. pulcherrima</i> .....	190
Figura 123. Pauta comportamental <i>Montar hembra</i> . Relacionada con <i>Intentar montar</i> , <i>Copular</i> y <i>Retener hembra</i> . Las posturas corporales son idénticas en <i>R. pulcherrima</i> .....	194
Figura 124. Pauta comportamental <i>Cara a cara frontal</i> . Las posturas corporales son idénticas en <i>R. pulcherrima</i> .....	196
Figura 125. Pautas comportamentales <i>Perseguir</i> y <i>Huir</i> . Las posturas corporales son idénticas en <i>R. pulcherrima</i> .....	197
Figura 126. Representación porcentual del número de pautas comportamentales de <i>R. funerea</i> para cada Categoría de comportamiento descrita. N = 70 pautas.....	199
Figura 127. Secuencia de cortejo en <i>R. funerea</i> .....	210
Figura 128. Secuencia de cópula en <i>R. funerea</i> .....	211
Figura 129. Representación porcentual del número de pautas comportamentales de <i>R. funerea</i> exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 70 pautas.....	213

Figura 130. Representación porcentual del número de pautas comportamentales sociales de <i>R. funerea</i> exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 20 pautas.....	213
Figura 131. Pauta comportamental <i>Rascarse</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	216
Figura 132. Pauta comportamental <i>Investigar</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	218
Figura 133. Pauta comportamental <i>Andar</i> (incluiría <i>Andar despacio</i> y <i>Andar normalmente</i> dependiendo de la velocidad de movimiento de las extremidades). La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	219
Figura 134. Pauta comportamental <i>Completamente defensivo</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	223
Figura 135. Pauta comportamental <i>Braceo defensivo</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	225
Figura 136. Pauta comportamental <i>Voltearse</i> y <i>Patalear</i> . La postura corporal es idéntica para ambas en <i>R. funerea</i> .....	226
Figura 137. Pauta comportamental <i>Amenazar</i> (individuo de la izquierda hacia el de la derecha). La postura del individuo que amenaza es idéntica en el caso de <i>R. funerea</i> .....	230
Figura 138. Pauta comportamental <i>Ovopositar</i> . Estrechamente relacionada con <i>Excavar nido</i> . La postura corporal es idéntica en <i>R. funerea</i> .....	232
Figura 139. Representación porcentual del número de pautas comportamentales de <i>R. pulcherrima</i> para cada Categoría de comportamiento descrita. N = 72 pautas.....	234
Figura 140. Secuencia de cortejo en <i>R. pulcherrima</i> .....	243
Figura 141. Secuencia de cópula en <i>R. pulcherrima</i> .....	245
Figura 142. Representación porcentual del número de pautas comportamentales de <i>R. pulcherrima</i> exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 72 pautas.....	247
Figura 143. Representación porcentual del número de pautas comportamentales sociales de <i>R. pulcherrima</i> exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 21 pautas.....	247
Figura 144. Número de puestas de <i>R. funerea</i> observadas durante el periodo de estudio (n = 9) .....	255
Figura 145. Número de puestas de <i>R. pulcherrima</i> observadas durante el periodo de estudio (n=25) .....	257
Figura 146. Puesta de <i>R. pulcherrima</i> en ZooAve (noviembre de 2001). El proceso de excavación del nido y la ovoposición duró 50 minutos aproximadamente; la puesta estaba compuesta por dos huevos.....	258
Figura 147. Sección de un nido de <i>R. pulcherrima</i> .....	259
Figura 148. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 1 en <i>R. funerea</i> .....	271

Figura 149. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 2 en <i>R. funerea</i> .....	271
Figura 150. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 3 en <i>R. funerea</i> .....	272
Figura 151. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 4 en <i>R. funerea</i> .....	272
Figura 152. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 5 en <i>R. funerea</i> .....	272
Figura 153. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 6 en <i>R. funerea</i> .....	273
Figura 154. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 7 en <i>R. funerea</i> .....	273
Figura 155. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 8 en <i>R. funerea</i> .....	273
Figura 156. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 10 en <i>R. funerea</i> .....	274
Figura 157. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 11 en <i>R. funerea</i> .....	274
Figura 158. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 1 en <i>R. pulcherrima</i> .....	274
Figura 159. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 2 en <i>R. pulcherrima</i> .....	275
Figura 160. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 3 en <i>R. pulcherrima</i> .....	275
Figura 161. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 4 en <i>R. pulcherrima</i> .....	275
Figura 162. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 5 en <i>R. pulcherrima</i> .....	276
Figura 163. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 6 en <i>R. pulcherrima</i> .....	276
Figura 164. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 7 en <i>R. pulcherrima</i> .....	276
Figura 165. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 8 en <i>R. pulcherrima</i> .....	277
Figura 166. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 9 en <i>R. pulcherrima</i> .....	277
Figura 167. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 10 en <i>R. pulcherrima</i> .....	277
Figura 168. Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 11 en <i>R. pulcherrima</i> .....	278

## Tablas

Tabla 1. Localización de las estaciones meteorológicas donde se recogieron los datos correspondientes al área de estudio.....	16
Tabla 2. Tamaño, distribución, variación geográfica y ecología alimenticia y reproductiva de <i>Rhinoclemmys annulata</i> , <i>R. areolata</i> , <i>R. melanosterna</i> , <i>R. nasuta</i> , <i>R. punctularia</i> y <i>R. rubida</i> .....	28
Tabla 3. Instituciones (abreviaturas) que poseen ejemplares de <i>R. funerea</i> o <i>R. pulcherrima</i> procedentes de Costa Rica.....	56

Tabla 4. Instituciones consultadas que confirmaron que no tenían en sus colecciones ejemplares de <i>R. funerea</i> ni <i>R. pulcherrima</i> procedentes de Costa Rica.....	57
Tabla 5. Localidades de <i>R. funerea</i> en Costa Rica.....	58
Tabla 6. Localidades de <i>R. pulcherrima</i> en Costa Rica.....	61
Tabla 7. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en machos de <i>R. funerea</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	77
Tabla 8. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en hembras de <i>R. funerea</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	78
Tabla 9. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en juveniles de <i>R. funerea</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	79
Tabla 10. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en machos de <i>R. pulcherrima</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	81
Tabla 11. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en hembras de <i>R. pulcherrima</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	82
Tabla 12. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en juveniles de <i>R. pulcherrima</i> . Todas las medidas en mm, peso en g.....	83
Tabla 13. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en machos de <i>R. funerea</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.....	85
Tabla 14. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en hembras de <i>R. funerea</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.....	86
Tabla 15. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en juveniles de <i>R. funerea</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.....	87
Tabla 16. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en machos de <i>R. pulcherrima</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación. (*): $p = 0.078$ .....	89
Tabla 17. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en hembras de <i>R. pulcherrima</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.....	90
Tabla 18. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta del espaldar (LRE) en juveniles de <i>R. pulcherrima</i> . Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.....	91
Tabla 19. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre todos los individuos de <i>R. funerea</i> , sin distinguir sexos ni edades. N = 78.....	92

Tabla 20. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre machos de <i>R. funerea</i> . N = 19.....	93
Tabla 21. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre hembras de <i>R. funerea</i> . N = 29.....	94
Tabla 22. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre juveniles de <i>R. funerea</i> . N = 30.....	94
Tabla 23. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre todos los individuos de <i>R. pulcherrima</i> , sin distinguir sexos ni edades. N = 111.....	95
Tabla 24. Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para la distinción de sexos en <i>R. funerea</i> . Las variables se encuentran ordenadas según su orden de entrada en la función discriminante.....	129
Tabla 25. Valores de la función discriminante para cada una de las variables consideradas en la asignación de sexos en individuos adultos de <i>R. funerea</i> .....	130
Tabla 26. Matriz de clasificación de los 47 individuos adultos de <i>R. funerea</i> , obtenida mediante análisis discriminante.....	130
Tabla 27. Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para la distinción de sexos en <i>R. pulcherrima</i> . Las variables se encuentran ordenadas según su orden de entrada en la función discriminante.....	131
Tabla 28. Valores de la función discriminante para cada una de las variables consideradas en la asignación de sexos en individuos adultos de <i>R. pulcherrima</i> .....	132
Tabla 29. Matriz de clasificación de los 99 individuos adultos de <i>R. pulcherrima</i> , obtenida mediante análisis discriminante.....	132
Tabla 30. Parámetros estimados y observados de la variación del peso en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	141
Tabla 31. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del espaldar (LRE) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	142
Tabla 32. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta del espaldar (ARE) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	143
Tabla 33. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	144
Tabla 34. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	145
Tabla 35. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del plastrón (LRP) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	146
Tabla 36. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta del plastrón (ARP) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	147

Tabla 37. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura gular (AG) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	148
Tabla 38. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura humeral (AH) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	149
Tabla 39. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	150
Tabla 40. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	151
Tabla 41. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura femoral (AF) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	152
Tabla 42. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	153
Tabla 43. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	154
Tabla 44. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	155
Tabla 45. Parámetros estimados y observados de la variación de la altura máxima (AM) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	156
Tabla 46. Parámetros estimados y observados de la variación de la distancia interanal (IA) en función de la edad en <i>R. funerea</i> .....	157
Tabla 47. Parámetros estimados y observados de la variación del peso en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	158
Tabla 48. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del espaldar (LRE) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	159
Tabla 49. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta del espaldar (ARE) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	160
Tabla 50. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	161
Tabla 51. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	162
Tabla 52. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del plastrón (LRP) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	163
Tabla 53. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta del plastrón (ARP) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	164
Tabla 54. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura gular (AG) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	165
Tabla 55. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura humeral (AH) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	166

Tabla 56. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	167
Tabla 57. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	168
Tabla 58. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura femoral (AF) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	169
Tabla 59. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	170
Tabla 60. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	171
Tabla 61. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	172
Tabla 62. Parámetros estimados y observados de la variación de la altura máxima (AM) en función de la edad en <i>R. pulcherrima</i> .....	173
Tabla 63. Valor promedio y desviación estándar (D. E.) de las tasas de crecimiento diarias observadas en los 13 ejemplares de <i>R. funerea</i> y 4 de <i>R. pulcherrima</i> estudiados.....	174
Tabla 64. Número de comportamientos observados para <i>R. funerea</i> , distinguiendo según el sustrato en que tienen lugar; entre paréntesis, frecuencias esperadas.....	214
Tabla 65. Número de comportamientos observados para <i>R. pulcherrima</i> , distinguiendo según el sustrato en que tienen lugar; entre paréntesis, frecuencias esperadas.....	248
Tabla 66. Tamaño de los huevos de <i>R. funerea</i> . Peso en g, longitud y anchura en mm.....	256
Tabla 67. Tamaño de recién eclosionados de <i>R. funerea</i> . Peso en g, resto de medidas en mm (para abreviaturas ver metodología de Biometría).....	256
Tabla 68. Tamaño de los huevos de <i>R. pulcherrima</i> . Peso en g, longitud y anchura en mm.....	260
Tabla 69. Tamaño de recién eclosionados de <i>R. pulcherrima</i> . Peso en g, resto de medidas en mm (para abreviaturas ver metodología de Biometría).....	260

## 1.- Introducción

En Costa Rica existen un total de trece especies de tortugas, cinco de ellas marinas y el resto continentales. Las especies marinas son la tortuga boba o cabezona (*Caretta caretta* Linnaeus, 1758), la tortuga verde (*Chelonia mydas* Linnaeus, 1758), la tortuga laúd o baula (*Dermochelys coriacea* Vandelli, 1761), la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus, 1766) y la tortuga olivácea (*Lepidochelys olivacea* Eschscholtz, 1829). Las continentales son la tortuga resbaladora (*Trachemys scripta* Schoepff, 1792), la tortuga mordedora o lagarto (*Chelydra serpentina* Linnaeus, 1758), las tortugas candado (*Kinosternon scorpioides* Linnaeus, 1766, *K. leucostomum* Duméril & Bibron, 1851 y *K. angustipons* Legler, 1965) y las especies del género *Rhinoclemmys*: la tortuga café o anulada (*R. annulata* Gray, 1860b), la negra (*R. funerea* Cope, 1875b) y la roja (*R. pulcherrima* Gray, 1855).

La biología de las tortugas marinas es bien conocida, ya que ha sido fruto de numerosas investigaciones tanto dentro como fuera de Costa Rica; de hecho, en este país se encuentran algunas de las más importantes playas de puesta del mundo entero para especies como la tortuga verde (*C. mydas*), concretamente en el Parque Nacional Tortuguero, o la tortuga olivácea (*L. olivacea*) en el Parque Nacional Santa Rosa. El estudio de las tortugas marinas en Costa Rica ha favorecido la creación de áreas protegidas, como los Parques Nacionales antes citados, que todavía hoy presentan como máximo atractivo tanto turístico como científico la anidación de quelónidos en sus playas. La ayuda de instituciones extranjeras, principalmente estadounidenses, para el desarrollo de programas de seguimiento y conservación, como la Caribbean Conservation Corporation (CCC) en playas aledañas al Parque Nacional de Tortuguero, ha contribuido a que numerosos proyectos salieran adelante gracias a las fuentes de financiación de esas entidades, y han mantenido unos niveles de conservación y conocimiento sobre especies emblemáticas que no han podido ser igualados en otros países centroamericanos. No en vano, Costa Rica es hoy en día uno de los países con

mayor inversión extranjera en investigación de América Central, y la constante creación de áreas protegidas de carácter privado (por ejemplo, las Reservas de Bosque Escondido, la de Rara Avis, o la ya mundialmente famosa de Monteverde) sólo viene a apoyar esta idea.

Sin embargo, el sesgo en cuanto a temas de investigación o en cuanto a grupos estudiados, es más que notable. Especies emblemáticas como el quetzal (*Pharomachrus mocinno*), el jaguar (*Panthera onca*) o el tapir (*Tapirus bairdii*) encuentran en Costa Rica algunos de sus últimos reductos en la región centroamericana, y centran la atención de los científicos por las garantías que ofrece la relativa seguridad del país y los medios que en él se pueden obtener (notables en comparación con el resto de Centroamérica). El caso de los reptiles en general, y de las tortugas en particular, no escapa a esta dinámica.

A pesar de las numerosas poblaciones de tortugas continentales existentes en Costa Rica, y del relativamente buen estado de conservación de que gozan la mayor parte de las especies, han sido pocos los proyectos encaminados al estudio de las mismas. La mayor parte de la producción científica extranjera en el país, por no decir toda, se ha centrado en otros grupos reptilianos, y sólo algunos investigadores nacionales se han ocupado de estudiar las tortugas continentales; destaca en este sentido la labor de Rafael Arturo Acuña Mesén, artífice de buena parte de las investigaciones realizadas en este campo.

Savage & Villa (1986) realizan un estudio global de la herpetofauna costarricense. También existen algunos trabajos generales sobre tortugas continentales de Costa Rica: Acuña et al. (1983) tratan sobre los patrones de distribución de las tortugas continentales en el Valle Central de Costa Rica; Pritchard (1993) propone medidas de conservación para las tortugas dulceacuícolas del país; pero es Acuña (1993a) quien aporta la más completa referencia con su libro “Las tortugas continentales de Costa Rica”, un compendio de la biología y distribución de las ocho especies existentes.

Los trabajos sobre tortuga mordedora en Costa Rica son escasos, apenas el de Flausin et al. (1997), que aborda aspectos de las tasas de natalidad de la especie, y los de Merchán (en prensa) y Merchán & Fournier (en preparación) que aportan datos sobre la etología el primero, y sobre tamaño de puesta y medidas de neonatos el segundo. La especie *Trachemys scripta* presenta en Costa Rica interesantes interrogantes en cuanto a su taxonomía, ya que se diferencia en dos hipotéticas subespecies, aún hoy en discusión: *T. s. emolli* y *T. s. venusta*. Moll (1994) trata sobre la anidación en playas de *T. s. venusta*, Mora & Ugalde (1991) sobre estimas de población en el Refugio Nacional de Fauna Silvestre de Caño Negro, y Acuña (1992) sobre las posibilidades de explotación de la especie en Costa Rica. Sin embargo, los estudios de mayor relevancia en el país se deben a Ruiz (1995), que realizó notables investigaciones sobre su reproducción en Caño Negro.

Los trabajos sobre el género *Kinosternon* son más numerosos, favorecidos posiblemente por la abundancia de dos de las especies del género (*K. scorpioides* y *K. leucostomum*) en Costa Rica. Teska (1976) investiga sobre los desplazamientos terrestres de *K. scorpioides*, Acuña & Márquez (1993) sobre el dimorfismo sexual en la especie, Acuña (1990) sobre el impacto del fuego en sus poblaciones, Acuña (1994) sobre la biometría de las mismas, y Acuña et al. (1993) sobre la morfología comparada de *K. scorpioides* y *K. leucostomum*. Por último, Acuña & Merchán (en prensa) presentan un trabajo sobre la biología y taxonomía de la primera de las especies en Costa Rica. La tercera especie del género *Kinosternon* en Costa Rica (*K. angustipons*) es poco conocida y presenta un área de distribución bastante restringida; se encuentra un resumen de su biología y distribución en Acuña (1993a), pero restan por conocer todavía numerosos aspectos de sus poblaciones en Costa Rica.

*Rhinoclemmys* es posiblemente el mejor representado en la bibliografía de entre los géneros continentales de tortugas de Costa Rica, aunque los trabajos existentes se han concentrado tradicionalmente en determinados aspectos de su biología y han dejado otros de lado. Sobre la descripción de especies fósiles, se ha

encontrado el trabajo de Acuña & Laurito-Mora (1996). Al igual que ocurría en el género *Kinosternon*, el número de referencias en *Rhinoclemmys* está sesgado en cuanto a número hacia las especies *R. pulcherrima* y *R. funerea*, mientras que apenas Acuña (1993a) trata a *R. annulata*, de distribución muy restringida en el país. Los trabajos sobre *R. funerea* en Costa Rica son bastante generales (Ernst, 1980c; Acuña, 1993a; Merchán & Mora, 2000; Acuña & Moll, en prensa); aunque existen algunas referencias específicas sobre cortejo (Iverson, 1975; Mora & Merchán, 2000) y biometría (Acuña, 1993b). Algo más numerosos son los trabajos sobre *R. pulcherrima*; se han recopilado referencias sobre sus características biométricas (Acuña & García, 1999) y su reproducción en Costa Rica (Monge-Nájera et al., 1988; Acuña et al., 1996), además de otros trabajos generales como los de Ernst (1981b), Merchán & Mora (2001) o Carr & Acuña (en prensa).

En la presente tesis doctoral se pretende abordar el estudio de las tortugas negra (*R. funerea*) y roja (*R. pulcherrima*) en Costa Rica, sobre aspectos tales como sus pautas de comportamiento, su biometría, crecimiento y dimorfismo sexual, reproducción, distribución, estado de conservación, etc... El análisis conjunto de los resultados de ambas especies y la comparación de las conclusiones derivadas de los mismos posibilitan además un enfoque mucho más rico a la hora de profundizar en la biología, distribución y conservación de estas dos especies neotropicales.

## 2.- Material y métodos

La toma de datos, a nivel general, de llevó a cabo desde el mes de noviembre de 1999 hasta el mes de diciembre de 2001; los periodos concretos de estudio de cada apartado se detallan en la metodología particular de cada uno de ellos.

Las medidas utilizadas en cada estudio de especifican en el apartado de metodología de los mismos. Se han medido individuos tanto en vivo como conservados; los primeros precedentes del Parque Nacional de Tortuguero, la Reserva Zoo Ave y el Zoo Simón Bolívar. Los segundos, de las colecciones del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica y el Laboratorio Húmedo de la Universidad Nacional de Heredia.

Los individuos considerados proceden de diversas localidades, por lo que los resultados obtenidos en los estudios morfológicos deben considerarse de la localidad “Costa Rica”. El principal inconveniente de considerar individuos de procedencia diferente (a veces incluso desconocida más allá del rango de “país”) es que podría heterogeneizar la muestra y falsear los resultados; sin embargo, en este caso, el carácter restringido de las áreas de distribución de ambas especies en Costa Rica, así como la inexistencia de subespecies o poblaciones diferentes dentro del país, hace posible considerar a los individuos de ambas especies bajo la localidad “Costa Rica” como una muestra homogénea. Del mismo modo, el buen ajuste de las diferentes medidas a una distribución normal nos permite comprobar que no existen diferentes núcleos poblacionales en la muestra. Por último, ambas especies se encuentran ligadas a hábitats bastante homogéneos, que determinan en buena medida su distribución actual (ver Acuña, 1993; y capítulo sobre Distribución), por lo que individuos procedentes de localidades próximas entre sí no se considerarán diferentes a nivel poblacional.

Se han realizado observaciones tanto en libertad como en semi-cautividad; las primeras se han llevado a cabo en las áreas protegidas antes citadas, y las segundas, en la Reserva Zoo Ave (Alajuela) y el Parque Zoológico Simón Bolívar (San José) (en éste último, sólo registro de datos morfológicos). Del mismo modo, los individuos cuyo crecimiento se ha venido estudiando desde el momento de su nacimiento se albergaban en la primera de las instituciones citadas. Las condiciones de semi-cautividad en las que se han llevado a cabo, por ejemplo, algunas observaciones para el etograma, son bastante similares a las que encuentran los animales en su hábitat natural, ya que son mantenidos al aire libre, y sólo el aporte alimenticio regular diferencia sus condiciones con los de los individuos silvestres.

Las instalaciones donde los animales han sido albergados se asemejan bastante entre sí; de hecho, la principal diferencia ha sido la debida al espacio, considerablemente mayor en ZooAve (hasta tal punto que los individuos sobre los que llevó a cabo la medición regular para el estudio de crecimiento no pudieron ser localizados en todas las mediciones propuestas). En ZooAve las tortugas rojas y negras estaban situadas en un total de tres instalaciones, dos para la primera y una para la segunda. Todas ellas incluían un estanque, de mayor tamaño en la instalación de *R. funerea*, y una superficie seca cubierta en parte por césped. La instalación de tortugas negras tenía una superficie de 1000 m<sup>2</sup> aproximadamente. En el estanque de la misma se observaban numerosas masas de lirio acuático (*Eichhornia crassipes*). En la zona seca, identificamos las siguientes especies vegetales: Ceiba (*Ceiba pentandra*), Mango (*Mangifera indica*), Guaba (*Inga sp.*), Mandarina (*Citrus reticulata*) y Guarumo (*Cecropia peltata*). En la instalación, junto a las tortugas negras, se encontraban también algunos ejemplares de tortuga resbaladora (*Trachemys scripta emolli*).

Las dos instalaciones que albergaban tortugas rojas en ZooAve, ambas de una superficie aproximada de 400 m<sup>2</sup>, presentaban una cubierta vegetal más densa que la de tortuga negra, y zonas acuáticas de pequeña extensión (10 m<sup>2</sup>) rodeadas de matorral bajo. Se identificaron las siguientes especies vegetales: café (*Coffea*

*arabica*), Poró gigante (*Erythrina poeppigiana*), Caño agria (*Costus pulverulentus*), Vainilla (*Dieffenbachia* sp.), Lotería (*Dieffenbachia* sp.), Mango (*Mangifera indica*), Lirio de manglar (*Crinum erubescens*) e Higuierilla (*Rincus communis*). Junto a *R. pulcherrima*, se encontraban en la instalación varios ejemplares de tortugas candado (*Kinosternon scorpioides cruentatum*).

La instalación del Zoo Simón Bolívar, donde convivían tortugas rojas y negras, tenía una superficie aproximada de 40 m<sup>2</sup>. Estaba compuesta por una superficie de tierra sin vegetación y un pequeño estanque de 10 m<sup>2</sup>. Tortugas rojas y negras convivían en la misma con numerosos ejemplares de tortuga candado (*K. scorpioides*), seis de tortuga mordedora (*Chelydra serpentina acutirostris*), dos juveniles de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y tres de caimán de anteojos (*Caiman crocodylus*).

### **Procedimientos estadísticos**

Para el análisis estadístico de los datos en el presente trabajo se ha empleado estadística paramétrica; el supuesto de normalidad se ha comprobado mediante aproximaciones visuales (Normal Probability Plot), así como análisis de simetría y curtosis de la curva de normalidad a la que se ajustaron los datos. El bajo tamaño muestral en muchos de los estudios propuestos aconsejó la no utilización de testes analíticos de ajuste a una distribución normal. Los datos se convirtieron logarítmicamente para minimizar el efecto de la talla en los mismos, sobre todo para el análisis de relaciones alométricas entre diferentes medidas morfológicas y el de dimorfismo sexual (Keller, 1997). En los análisis de regresión efectuados se comprobó, además del buen ajuste de los datos a una distribución normal, el ajuste de sus residuos a esa distribución (Sokal & Rohlf, 1979).

Sólo en algunos casos se ha empleado estadística no paramétrica, concretamente en las pruebas en las que los datos venían expresados en

frecuencias (por ejemplo, las agrupaciones de pautas de los etogramas). En estos casos se han utilizado testes Chi-Cuadrado, para analizar la dependencia o independencia de los datos. Los procedimientos estadísticos utilizados para cada estudio se describen en detalle en los capítulos correspondientes.

## 3.- Ambito del estudio

### Generalidades físicas de Costa Rica

#### **Geografía y geología**

Costa Rica está situada en América Central, entre los paralelos 11° 13' 12'' N y 08° 02' 26'' N, y los meridianos 85° 57' 57'' O y 82° 33' 48'' O. Tiene una extensión de 51100 km<sup>2</sup>, aproximadamente el 5 % de la superficie del istmo centroamericano; el país se encuentra dentro de la franja tropical, limitando al norte con Nicaragua, al sur con Panamá, al oeste con el Océano Pacífico y al este con el Mar Caribe.

A pesar de su reducido tamaño, en Costa Rica tienen cabida una gran variedad de ecosistemas. El país se caracteriza por una orografía montañosa, cuyas cordilleras dividen el mismo en unidades geográficas diferenciables con nitidez; Flores (1999) señala las siguientes cadenas montañosas:

-Sierra Volcánica de Guanacaste: rumbo NO-SE, se inicia con el Orosi (1487 m), y continua con el Cacao (1659 m), Rincón de la Vieja (1806 m), Miravalles (2028 m), Santa María (1926), Tenorio (1916 m) y Arenal (1638). La sierra guanacasteca separa las planicies que se extienden hacia el pacífico por el oeste y hacia el norte en dirección a la frontera nicaragüense.

-Sierra de Tilarán: Se encuentra al sudeste del volcán Arenal y la laguna del mismo nombre.

-Sierra Volcánica Central: compuesta por, al menos, una docena de grandes conos volcánicos, entre los que destacan por su altura, el Irazú (3432 m) y el Turrialba (3328). La cordillera volcánica central se puede observar desde la

capital San José, y contribuye al clima del Valle Central, donde se concentran los mayores asentamientos humanos del país.



**Figura 1.**  
**Mapa**  
**físico de**  
**Costa**  
**Rica.**

-Cordillera de Talamanca: Se extiende en dirección NO-SE desde el sur de la Cordillera Central hasta la frontera con Panamá, donde cambia su nombre por el de Cordillera de Chiriquí. Es la más alta de todo el país, con varios picos por encima de los 3000 m: Cerro de la Muerte (3491 m), Urán (3333 m), Cabécar (3330 m), Kámuk (3554 m) y Chirripó, que con sus 3819 metros es la mayor elevación de Costa Rica. Es una barrera formidable, donde se concentran además gran parte de los pueblos indígenas que aún sobreviven en el país.

-Sierra Costera o Brunqueña: cordillera paralela a la de Talamanca, pero de menor altura. Se extiende cercana a la costa pacífica, hasta la cuenca del río Tárcoles, en el Pacífico Central costarricense.

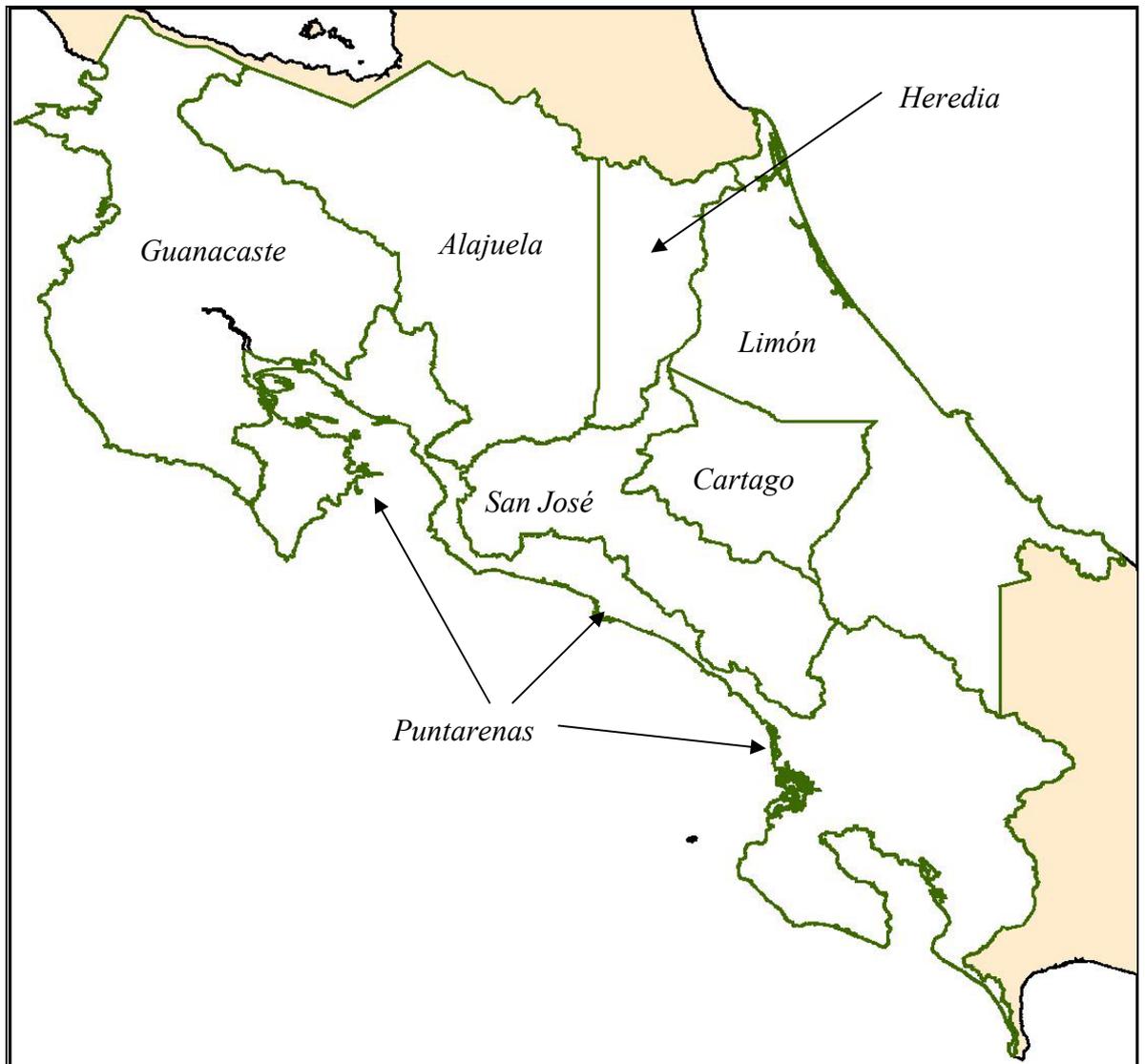


**Figura 2. Vista del Valle de Orosi, en el Valle Central de Costa Rica.**

Estas cordilleras forman una serie de valles, prácticamente aislados los unos de los otros, y que presentan numerosas divergencias: la presencia de las montañas y la formación de estas llanuras determina en gran parte la gran riqueza de la fauna y flora costarricense. Flores (1999) señala las siguientes planicies en el país:

-Valle Central: se extiende a lo largo de 50 km en sentido este-oeste y de 15-20 km en sentido norte-sur. Presenta dos cuencas principales: la oriental, en la que se encuentra la ciudad de Cartago (la capital de Costa Rica durante la época

colonial española), y la occidental, donde se concentran las ciudades de Alajuela, Heredia y la actual capital San José.



**Figura 3. División administrativa de la República de Costa Rica en provincias.**

-Valle Meridional: se extiende en la parte suroriental del país, entre las cordilleras de Talamanca y Brunqueña. Abarca un área de aproximadamente 110 km de longitud y 15-25 km de anchura.

-Planicies periféricas: se extienden en las vertientes pacífica y caribeña de Costa Rica; presentan profundas diferencias entre ellas, y acogen posiblemente la mayor diversidad faunística de todo el país.

Llanura caribeña: abarca desde la Cordillera Volcánica Central a lo largo de toda la costa caribeña costarricense, limitando con el río San Juan (Nicaragua) por el norte y el río Sixaola (Panamá) por el sur. En las Llanuras del Caribe se encuentran importantes zonas naturales protegidas como las de Cahuita, Gandoca, Barra del Colorado y Tortuguero.

Llanura del Pacífico: de menor extensión que la del Caribe, apenas 20-30 km de anchura media; en Guanacaste, a la altura de la Llanura del Tempisque alcanza el máximo de los 75 km. En estas llanuras se encuentran zonas de enorme importancia como Santa Rosa, Palo Verde o Carara.

## **Clima**

La ubicación geográfica de Costa Rica así como las numerosas unidades geográficas en que se puede dividir su territorio, indican una gran variedad de climas, todos ellos de tipo tropical. A grandes rasgos, el clima en el país puede variar según Flores (1999) entre:

a.- Climas templados y fríos extrazonales: se encuentran en puntos de elevación superior a los 1500 m de altitud. Es el caso de las laderas altas de las cumbres de las cordillera de Talamanca o Central. En ellas, la media térmica anual está siempre por debajo de 18 °C. Presentan 3 ó 4 meses de época seca, correspondientes al invierno hemisférico. Las lluvias son abundantes, con valores superiores a los 2000 mm anuales (hasta 3500 mm en el volcán Poás).

b.- Clima tropical húmedo: presente en toda la vertiente caribeña y el área de la Península de Osa y Golfo Dulce, en el Pacífico sur de país. Ningún mes del año presenta temperaturas inferiores a 22°C ni promedios pluviales mensuales

menores de 100 mm. Los valores de lluvias anuales son muy elevados, con 4540 mm en Ciudad Quesada, o 5117 mm en el río Coto Colorado

c.- Clima tropical húmedo con estación seca: presente en la vertiente pacífica, aproximadamente en su mitad norte (incluyendo la península de Nicoya, en el noroeste del país), y en el Valle Central. Los promedios de lluvias son más bajos que en el caso anterior, con una estación seca propiamente dicha (correspondiente al invierno del hemisferio norte) durante los meses de diciembre a abril.

### **Vegetación**

Para describir brevemente los tipos de vegetación que existen en Costa Rica, nos referiremos al análisis efectuado por Hartshorn (1983), sobre la base de las zonas de vida de Holdridge (Holdridge et al., 1971); el anterior autor distingue 12 zonas de vida para el país, enumeradas a continuación:

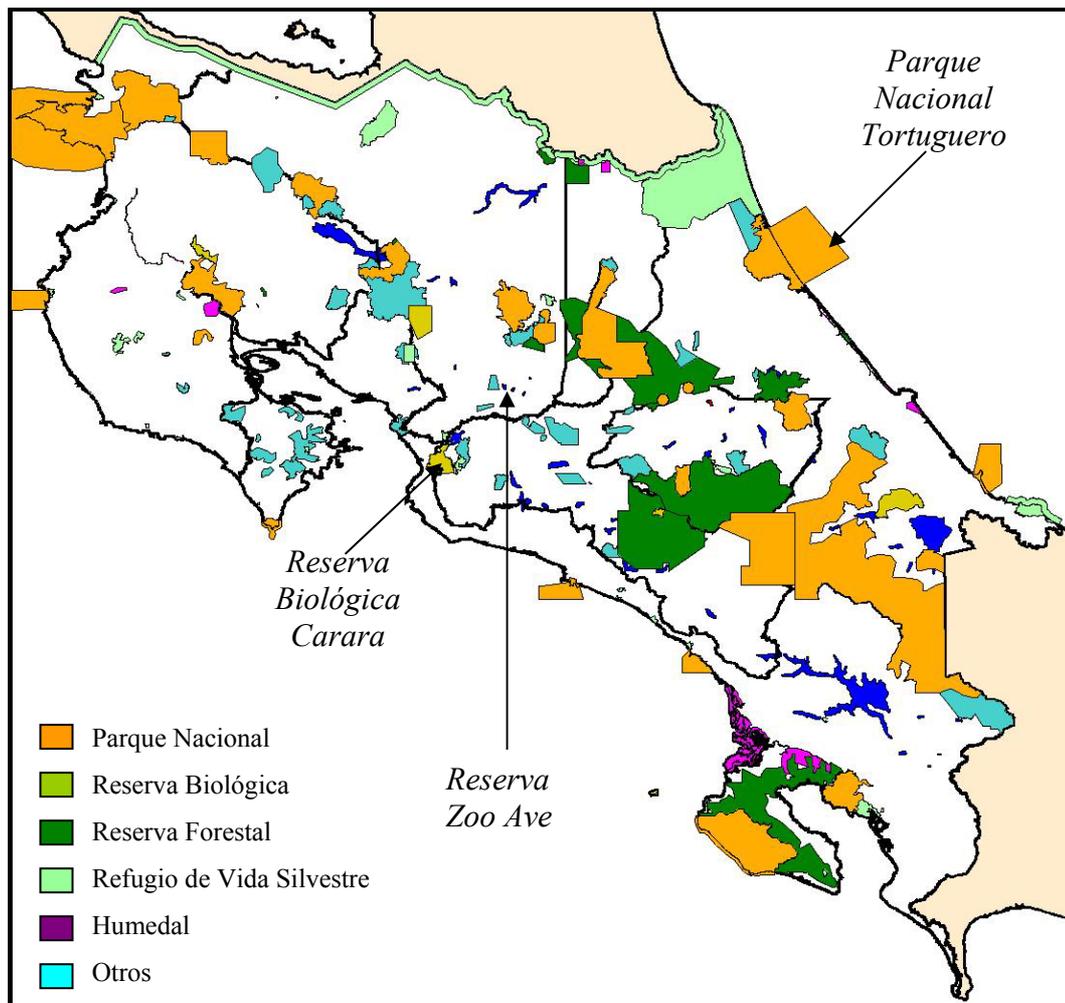
- a.- Bosque Tropical Seco.
- b.- Bosque Tropical Muy Húmedo.
- c.- Bosque Tropical Húmedo.
- d.- Bosque Tropical Premontano Muy Húmedo.
- e.- Bosque Tropical Premontano Húmedo
- f.- Bosque Tropical Premontano Lluvioso.
- g.- Bosque Tropical Bajo Montano Muy Húmedo
- h.- Bosque Tropical Bajo Montano Húmedo
- i.- Bosque Tropical Bajo Montano Lluvioso
- j.- Bosque Tropical Montano Húmedo
- k.- Bosque Tropical Montano Lluvioso
- l.- Bosque Tropical Subalpino-Páramo

De todos ellos, cubre una mayor superficie en el país el bosque Tropical Muy Húmedo (12366 km<sup>2</sup>), seguido de cerca por el bosque Tropical Húmedo. La zona de vida que menor superficie cubre en Costa Rica es el bosque Tropical

Montano Húmedo, con sólo 51 km<sup>2</sup>. Las características de cada una de las formaciones antes citadas se detallan en Hartshorn (1983).

## Area de estudio

El presente estudio se ha llevado a cabo en el Parque Nacional Tortuguero (provincia de Limón), en la reserva Biológica Carara (provincia de Puntarenas), y en las instalaciones de la Reserva Zoo Ave, Fundación para la Restauración de la Naturaleza (provincia de Alajuela).



**Figura 4. Áreas protegidas de Costa Rica; se especifica la ubicación de la Reserva Biológica Carara, el Parque Nacional Tortuguero y la Reserva Zoo Ave.**

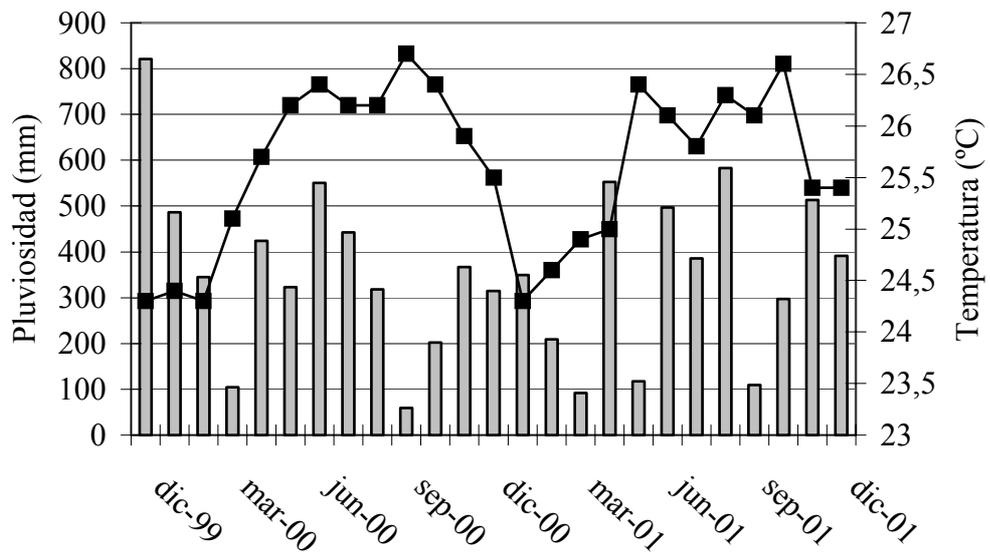
### Condiciones climáticas en el área de estudio

En la actualidad no existen estaciones climatológicas en los Parques de Carara y Tortuguero, por lo que los datos climáticos se obtuvieron de estaciones meteorológicas cercanas a estas áreas protegidas. En el caso de Carara, se aportan los datos correspondientes a la Estación de Puntarenas, situada ligeramente al norte de la zona protegida; en el de Tortuguero, los de la Estación de Limón, al sur del Parque. En ambos casos, las similitudes climáticas entre las áreas protegidas y las localidades donde se encuentran las estaciones, así como su cercanía garantizan la fiabilidad que los datos aportados. Respecto a la Reserva Zoo Ave (La Garita de Alajuela), se aportan los datos climáticos correspondientes a la Estación Fabio Baudrit.

**Tabla 1. Localización de las estaciones meteorológicas donde se recogieron los datos correspondientes al área de estudio.**

Estación	Latitud Norte	Longitud Oeste	Elevación (msnm)
Fabio Baudrit	10° 01´	84° 16´	840
Limón	10° 00´	83° 03´	5
Puntarenas	09° 59´	84° 46´	3

Las gráficas de pluviosidad y temperatura en las áreas de estudio entre diciembre de 1999 y diciembre de 2001 se presentan en las figuras 4, 5 y 6.



**Figura 5. Pluviosidad y temperatura en la Estación de Limón (correspondiente al Parque Nacional Tortuguero). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.**

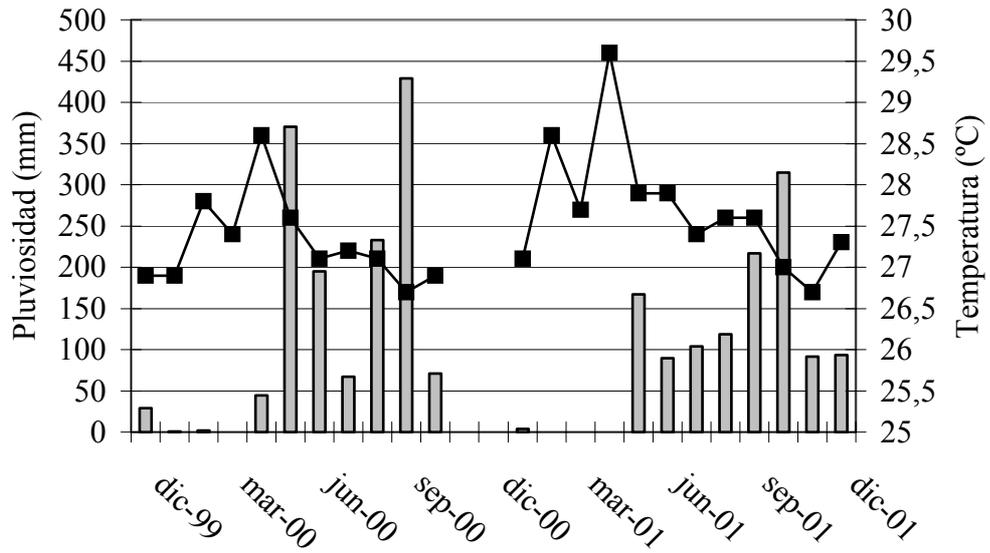
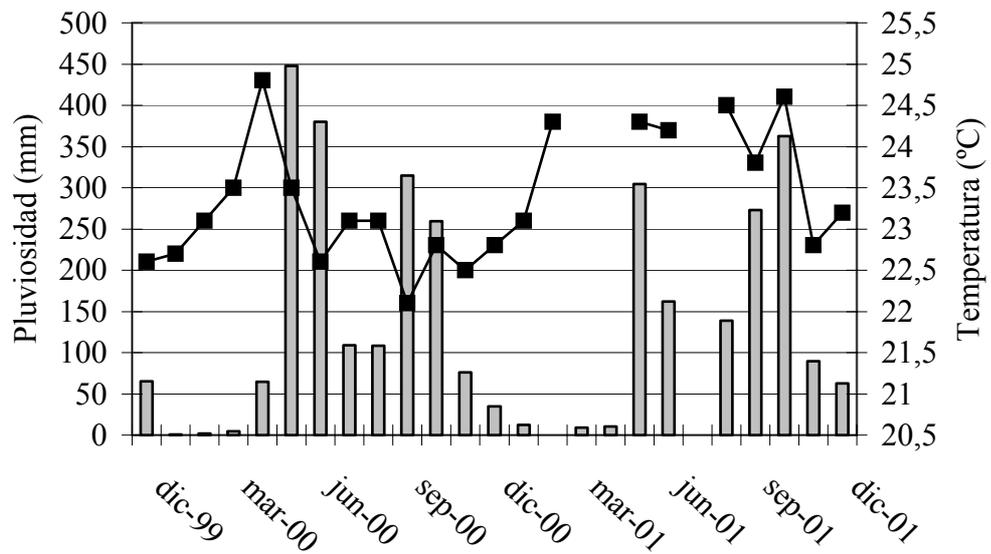


Figura 6. Pluviosidad y temperatura en la Estación de Puntarenas (correspondiente a la Reserva Biológica Carara). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.



**Figura 7. Pluviosidad y temperatura en la Estación Fabio Baudrit (correspondiente a la Reserva Zoo Ave). El diagrama de barras corresponde a las tasas de precipitación mensuales registradas durante el periodo de estudio, y la línea de puntos a las temperaturas medias mensuales.**

## Parque Nacional de Tortuguero

El Parque Nacional de Tortuguero es una de las zonas protegidas del Area de Conservación Tortuguero, dependiente del Sistema Nacional de Areas de Conservación (SINAC) del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) de Costa Rica. Se encuentra situado en el norte de la costa caribeña de Costa Rica. El parque fue creado en el año 1970 (Decreto ejecutivo 1236-A de 7 de septiembre), y ampliado según decreto ejecutivo 11148-A del 5 de febrero de 1980 hasta la superficie actual de 18946 ha.

Está situado en una de las regiones más lluviosas del país (5000 mm al año), y corresponde a la zona de vida “bosque muy húmedo tropical”; en esencia, es una gran llanura aluvial surcada por numerosos cauces que en sus desembocaduras forman canales que corren paralelos a la línea de costa durante kilómetros; los canales más importantes son los formados por el río Tortuguero y, cercanos a la frontera nicaragüense, los del río Colorado. Sólo pequeñas elevaciones se observan en las Llanuras de Tortuguero, como por ejemplo, los cerros de Sierpe, de 300 metros de altitud. La vegetación del Parque varía bastante entre la línea costera y las masas forestales del interior, y han sido descritas cinco asociaciones principales (Boza, 1981 y 1984): vegetación costera con formaciones herbáceas y arbustivas halofíticas, bosques altos y medios con cativo, bosques bajos y medianos de márgenes de pantanos, áreas pantanosas con formaciones herbáceas de hoja angosta y bosque de palmas, y bosque alto con cedro macho y gavián. La fauna del Parque Nacional de Tortuguero es muy variada; los mamíferos y las aves son abundantes, con especies amenazadas como el manatí (*Trichechus manatus*), el jaguar (*Panthera onca*) o el papagayo verde (*Ara militaris*). Entre los reptiles, destacan sobre todo las tortugas marinas; de hecho, las playas de Tortuguero son la zona de puesta de mayor importancia para la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en el hemisferio occidental. Además de la tortuga verde, salen a poner las tortugas carey (*Eretmochelys imbricata*) y laúd (*Dermochelys coriacea*); sólo raramente se puede observar a la tortuga boba (*Caretta caretta*). Entre los saurios, son abundantes las especies del género

*Norops*, así como las de *Ameiva* o las *Iguana*, por citar algunas. Dos crocodrilianos se encuentran presentes en el Parque: el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y el caimán de anteojos (*Caiman crocodylus*). Entre los ofidios, es frecuente observar ejemplares de culebra arborícola (*Leptodeira*), oropel



**Figura 8. Parque Nacional Tortuguero. Los canales rodean masas de bosque tropical, formando islas de vegetación que se inundan parcialmente durante la estación de lluvias.**

(*Bothriechis schelegeli*) o terciopelo (*Bothrops asper*), entre otras muchas especies. En cuanto a tortugas continentales, destacan las poblaciones de tortuga negra (*Rhinoclemmys funerea*), resbaladoras (*Trachemys scripta*) y tortugas candado (*Kinosternon leucostomum* y *K. angustipons*). Los anfibios son abundantes en las masas de agua temporales y permanentes del Parque, con especies como, por ejemplo, *Bufo marinus*, *Smilisca phaeota* o *Dendrobates pumilio*.

En la actualidad el Parque Nacional Tortuguero es un importante destino ecoturístico, con las tortugas marinas como principal aliciente para el visitante. Además de las instituciones gubernamentales, organismos privados extranjeros han establecido su sede en la zona, y trabajan desde hace décadas en la conservación e investigación de la misma. Dentro de éstos, destaca la Caribbean Conservation Corporation, dedicada casi exclusivamente a la conservación de las tortugas verdes que acuden a anidar en Tortuguero. Aunque la estabilidad del Parque como tal no se ha visto amenazada en lo esencial, los problemas con los cazadores de tortugas y los denominados “hueveros”



**Figura 9.** En Tortuguero, los canales forman grandes remansos donde se concentran masas de lirio acuático (*Eichhornia crassipes*), refugio de juveniles de tortuga negra (*R. funerea*).

(recolectores de puestas) son frecuentes, por lo que durante la época de anidación de la tortuga verde, es precisa la contratación de personal suplementario, en su mayoría policías, para la vigilancia de las playas. La mayor población del Parque es el pueblo de Tortuguero; aparte de esta pequeña villa, sólo hoteles de lujo se encuentran en los canales que bordean el área protegida.

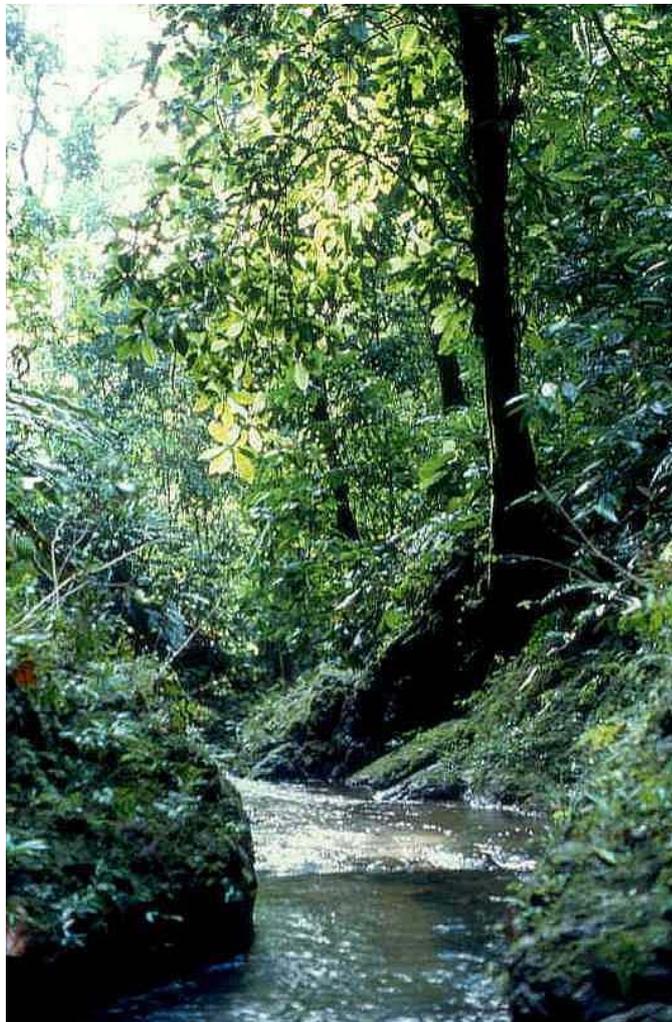
## Reserva Biológica Carara

La Reserva Biológica Carara es una de las zonas protegidas del Área de Conservación Pacífico Central, dependiente del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) de Costa Rica. Se encuentra situada en el centro de la costa pacífica de Costa Rica. La Reserva fue creada en el año 1978 (Decreto ejecutivo 8491-A de 27 abril), con una superficie de 4700 ha.

La pluviosidad anual en la Reserva se encuentra en torno a los 2800 mm al año, distribuidos en ocho meses, de marzo a diciembre (Boza, 1984); la temperatura media es, según este autor, de 27.8 °C. A pesar de su reducido tamaño, Carara presenta varios ecosistemas diferentes, entre los que destaca el bosque primario, hoy en día muy raro en el Pacífico costarricense. Una gran masa acuática domina el norte de la Reserva, la Laguna Meándrica, un enorme meandro del río Tárcoles de 2.4 ha de superficie y profundidad media de 2 metros. En las márgenes de los ríos y lagunas se observan masas de bosque galería, junto a pastizales creados por el hombre que van siendo recolonizados por arbustos y árboles de pequeño porte.

La fauna es abundante y variada en Carara; sobre todas las especies, destaca el guacamayo rojo o lapa roja (*Ara macao*), especie emblemática para Carara ya que la Reserva es uno de los pocos lugares de Costa Rica (y de toda Centroamérica) donde todavía hoy sus poblaciones son numerosas. Además de ésta, en Carara habitan especies amenazadas como el jaguar (*Pantera onca*) o el

ocelote (*Leopardus pardalis*), junto a otras de más abundante distribución como la zarigüeya o zorro pelón (*Didelphis marsupialis*), el mono aullador o congo (*Alouatta palliata*), el mono capuchino o carablanca (*Cebus capucinus*) o el kinkajú o martilla (*Potos flavus*). En cuanto a reptiles, entre los saurios destacan las abundantes poblaciones de “camaleones” del Nuevo Mundo (*Norops*), lagartijas del género *Ameiva*, o los grandes garrobos o iguanas negras (*Ctenosaura similis*). Las serpientes son igualmente abundantes, como por ejemplo las terciopelos (*Bothrops asper*), musuranas (*Clelia clelia*) y bejuquillas o serpientes



**Figura 10. Reserva Biológica Carara; los cursos de agua son abundantes en el área protegida. Las tortugas rojas suelen encontrarse cerca de las orillas de estos cauces.**

liana (*Oxybelis*). En Carara destacan también sus poblaciones de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*), sobre todo en el río Tárcoles y la laguna Meándrica; durante el presente estudio se observaron ejemplares que superaban los 4.5 metros de longitud. Entre las tortugas continentales, destacan por su abundancia la tortuga roja (*Rhinoclemmys pulcherrima*) y la tortuga candado (*Kinosternon scorpioides*).

La cercanía de la Reserva Biológica Carara a la ciudad de San José constituye una ventaja desde el punto de vista del mantenimiento de la zona protegida, que se nutre en buena parte de los ingresos procedentes del ecoturismo. Del mismo modo, cerca de Carara se encuentra uno de los destinos costeros más visitados de Costa Rica, la playa de Jacó, por lo que en el camino hacia esa localidad desde San José un gran número de turistas aprovechan para conocer la Reserva. Los principales problemas que aquejan hoy en día a esta zona protegida son los derivados de la captura ilegal de pollos de guacamayo rojo, negocio lucrativo en auge en el país. A pesar de ello, Carara goza de un grado de conservación excelente para la realización de estudios de campo.

## 4.- Género *Rhinoclemmys*

El género *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835, es el único de la familia Bataguridae que se encuentra distribuido en el continente americano. Está compuesto por un total de ocho especies: *R. annulata*, *R. areolata*, *R. funerea*, *R. melanosterna*, *R. nasuta*, *R. pulcherrima*, *R. punctularia* y *R. rubida*. Dentro del género, se encuentran especies de hábitos acuáticos, anfibios y eminentemente terrestres.

Las tortugas *Rhinoclemmys* se distribuyen desde el sur de México hasta el oeste de Brasil, aunque sólo una de ellas, *R. punctularia*, penetra en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes. El patrón de distribución del género es, de este modo, netamente centroamericano, ya que la comunidad de especies del norte de la vertiente pacífica andina presenta muchos más puntos en común con la fauna de América Central que con la del resto de América del Sur.

**Clave dicotómica de identificación (modificado a partir de Pritchard, 1979, Ernst, 1981a, y Ernst & Barbour, 1989).**

- 1a.- Extremidades posteriores palmeadas.....2
- 1b.- Extremidades posteriores no palmeadas.....5
- 2a.- Franjas alargadas en el dorso de la cabeza que se extienden desde la nuca y hasta las órbitas oculares como máximo. Sin manchas redondeadas en la región occipital.....3
- 2b.- Franjas alargadas en el dorso de la cabeza que se extienden desde la nuca hasta más allá de las órbitas oculares; en ocasiones, se interrumpen a nivel de éstas en una mancha redondeada. Manchas negras de forma redondeada en la región occipital.....4

3a.- Hocico notablemente alargado. Barbilla y maxilar inferior con manchas alargadas oscuras. Caparazón muy aplanado.....*R. nasuta*

3b.- Hocico ligeramente alargado. Barbilla y maxilar inferior con numerosas manchas negras. Caparazón ligeramente abombado.....*R. funerea*

4a.- Líneas dorsales de la cabeza discontinuas, a veces con numerosas manchas redondeadas, y una gran mancha clara en la parte anterior de las órbitas, o líneas unidas tras las órbitas formando una herradura.....*R. punctularia*

4b.- Líneas dorsales de la cabeza continuas, extendiéndose por delante de las órbitas oculares, y nunca unidas.....*R. melanosterna*

5a.- Mandíbula ganchuda y sin hendiduras.....6

5b.- Mandíbula no ganchuda y con hendiduras.....7

6a.- Mancha en forma de herradura situada en la parte superior de la cabeza. Caparazón aplanado.....*R. rubida*

6b.- O bien presenta dos líneas en la región supratemporal, o bien no presenta ninguna mancha. Caparazón bastante abombado, aunque de forma plana a nivel de los vertebrales II, III y IV.....*R. annulata*

7a.- Cabeza con líneas rojas, normalmente dos o tres, que se extienden desde la punta del hocico. Mancha en forma de flecha formada por líneas de color rojo y situada en la región prefrontal.....*R. pulcherrima*

7b.- Cabeza con dos líneas gruesas situadas detrás de las órbitas oculares  
.....*R. areolata*

**Tabla 2. Tamaño, distribución, variación geográfica y ecología alimenticia y reproductiva de *Rhinoclemmys annulata*, *R. areolata*, *R. melanosterna*, *R. nasuta*, *R. punctularia* y *R. rubida*.**

	<i>R. annulata</i>	<i>R. areolata</i>	<i>R. melanosterna</i>	<i>R. nasuta</i>	<i>R. punctularia</i>	<i>R. rubida</i>
Longitud máxima	204 mm	206 mm	290 mm	223 mm	290 mm	230 mm
Area de distribuc.	Del norte de Honduras al sur de Ecuador	De Veracruz (México) al norte de Honduras	Del sur de Panamá al noroeste de Ecuador	Vertiente pacífica de Colombia y Ecuador	Venezuela, Guayanas y noreste de Brasil	Vertiente pacífica de México
Hábitat	Terrestre	Terrestre	Acuática	Acuática	Acuática	Terrestre
Sub-especies	No	No	No	No	- <i>R. p. punctularia</i> - <i>R. p. diademata</i> - <i>R. p. flammigera</i>	- <i>R. r. rubida</i> - <i>R. r. perixantha</i>
Nº Huevos	1-2	1-2	1-3	1-2	1-2	1-3
Tamaño de huevos	70 X 37	60 X 31	71 X 38	70 X 39	75 X 37	62 X 25
Dieta	Fitófaga	Fitófaga	Fitófaga	Fitófaga	Omnívora	Omnívora

## Descripción de las restantes especies del género

Además de las tortugas negra (*R. funerea*) y roja (*R. pulcherrima*), el género *Rhinoclemmys* incluye otras seis especies, cuya morfología y ecología se resumen a continuación (basado en Ernst & Barbour, 1989, Merchán, 1992, y la bibliografía citada en el texto). Aunque no incluyeron todas las especies actualmente reconocidas, Sites et al. (1981) realizaron un estudio de sistemática del género basado en pruebas bioquímicas.

### *Rhinoclemmys annulata* (Gray, 1860b)

*R. annulata* se encuentra distribuida desde en el sureste de Honduras, vertientes caribeñas de Nicaragua, Costa Rica y Panamá, y vertiente pacífica de

Colombia y Ecuador, al oeste de la Cordillera de los Andes. Es una tortuga de tamaño mediano, con un máximo de 204 mm de longitud en su caparazón (Ersnt, 1980a). Este es bastante abombado, aunque se presenta plano a nivel de los escudos vertebrales II, III y IV; los anillos de crecimiento están presentes sobre todo en juveniles, que presentan el borde posterior del espaldar serrado (característica observable también en algunos adultos). Espaldar es de color marrón oscuro (en Costa Rica es llamada pro ello “tortuga café”), con una línea de color marrón claro a nivel del eje antero-posterior del animal. El plastrón es de tamaño proporcionalmente grande en relación al espaldar, y presenta una coloración marrón oscura o negra, con una característica mancha en forma de anillo de color amarillento; es esta mancha la que da nombre a la especie. La fórmula plastral, es decir, la relación de tamaño entre las suturas de las parejas de escudos del plastrón, es la siguiente:  $abd > pect > fem > an > hum > gul$ .



**Figura 11. Area de distribución de *R. annulata*.**

La cabeza es negruzca, con manchas redondeadas de color claro. El hocico está ligeramente expandido a nivel anterior; maxilar superior ganchudo y aserrado a los lados. Las extremidades no son palmeadas; las anteriores se caracterizan por las hileras de manchas redondeadas de color negro que presentan en su cara anterior.

De hábitos preferentemente terrestres, la especie se encuentra en hábitats selváticos hasta una altura de 1500 m sobre el nivel del mar. Cuando no se encuentra activa, *R. annulata* se refugia en troncos caídos o bajo la maleza, lo cual hace difícil encontrarla en el sustrato del bosque. Se alimenta de vegetales; aunque predominan hojas y tallos tiernos, también son consumidas frutas como la papaya o el plátano. Se reproduce todo el año; al igual que la mayor parte de las tortugas del género *Rhinoclemmys*, el tamaño de puesta es muy reducido, con sólo un huevo (en ocasiones dos). El tamaño del mismo (70 X 37 mm) es proporcionalmente enorme comparado con el tamaño de la hembra. Los neonatos miden 63 mm al nacer. A pesar de la gran variabilidad que presentan los individuos de esta especie, no han sido descritas subespecies de la misma.

*Rhinoclemmys areolata* (Duméril, Bibron y Duméril, 1851)

*R. areolata* se encuentra distribuida en el sur de México (Veracruz, Tabasco y este de Chiapas hasta la península de Yucatán y la isla Cozumel), Belice y mitad oriental de Guatemala. Ernst & Barbour (1989) señalan una cita cuestionable del este de Honduras. Es una especie de tamaño mediano, hasta 206 mm de longitud en el caparazón (Ernst, 1980b). El espaldar es de forma redondeada, más ancho en su mitad posterior y ligeramente serrado en su borde posterior. Los anillos del crecimiento no existen en adultos, aunque sí en juveniles. El espaldar presenta un color general marrón-verdoso, con las suturas entre escudos de color negro y manchas amarillas de pequeño tamaño. Los juveniles presentan manchas en forma de ocelo y coloración amarilla o negra en el centro de cada uno de los escudos costales; a menudo desaparecen en adultos. El plastrón es de color amarillo, y se caracteriza por su gran mancha oscura central, así como por las manchas negras situadas en las suturas entre escudos. Presenta la siguiente fórmula plastral: abd > pect > fem > an > gul > hum.

La cabeza es de tamaño pequeño en proporción al caparazón, y presenta el hocico ligeramente expandido hacia delante y el maxilar superior ganchudo. El

patrón de manchas de la misma está compuesto por una línea de color rojo o amarillo que se extiende a ambos lados desde la órbita ocular a lo largo del cuello, otra línea situada entre la órbita y el tímpano, y dos manchas alargadas de color rojo o amarillo en la nuca. También existen manchas de pequeño tamaño en forma de ocelo en la barbilla y garganta. Las extremidades posteriores están levemente palmeadas.



**Figura 12.** Área de distribución de *R. areolata*.

*R. areolata* se encuentra distribuida preferentemente en áreas abiertas de vegetación baja, principalmente sabanas. A pesar de ello, es posible encontrarla también en zonas boscosas contiguas a las anteriores. Al igual que en la mayoría de especies *Rhinoclemmys*, los huevos son de forma alargada y tamaño enorme (60 X 31 mm). Los neonatos miden al nacer entre 52 y 55 mm de longitud. No existen subespecies, aunque Ernst (1978) señala diferencias entre los individuos de la isla Cozumel (México) y los procedentes del continente.

*R. melanosterna* (Gray, 1861)

*R. melanosterna* se encuentra distribuida en la vertiente caribeña del sureste de Panamá y norte de Colombia, además de la vertiente pacífica

colombiana y ecuatoriana. Es una especie de tamaño grande dentro del género (hasta 29 cm), de forma moderadamente abombada y hábitos acuáticos. Presenta una quilla longitudinal en el espaldar, la cual no suele desaparecer ni siquiera en individuos muy longevos. Color de fondo marrón oscuro o negro, con la quilla antes mencionada ligeramente más clara. Plastrón bien desarrollado, de color marrón o negro, con los bordes y las suturas entre escudos de color amarillo. La fórmula plastral es la siguiente:  $abd > pect > fem > an > gul > hum$ .

La cabeza es pequeña, con el hocico proyectado hacia delante y una hendidura en el maxilar superior. Presenta una coloración marrón o negra con líneas de tonalidad verdosa o anaranjada a ambos lados de la cabeza desde las órbitas oculares al tímpano.



**Figura 13.** Área de distribución de *R. melanosterna*.

*R. melanosterna* se distribuye en una gran variedad de cursos acuáticos, desde lagunas hasta grandes ríos y zonas inundadas de sabana; en ocasiones, se la ha observado en aguas costeras. Se alimenta principalmente de vegetales, aunque en cautividad puede aceptar alimento de origen animal (Medem, 1962). La puesta puede tener lugar en cualquier época del año, pero es más frecuente durante junio, julio y agosto; consta de uno, dos o excepcionalmente tres huevos elípticos (48-71 X 28-38 mm; Medem, 1962; Castaño y Medem, 1983). La hembra no excava nido

para depositar la puesta, sino que utiliza depresiones del terreno o abandona los huevos bajo la maleza. El periodo de incubación dura aproximadamente 85-141 días según los autores antes mencionados; los neonatos miden al nacer entre 39 y 59 mm. No se han descrito subespecies.

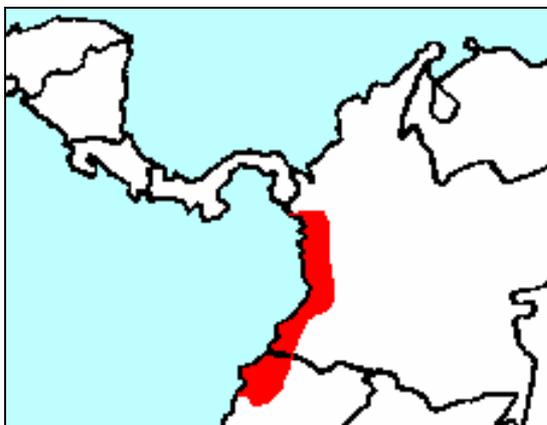
*Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger, 1902)

*R. nasuta* es una de las especies *Rhinoclemmys* de distribución suramericana, concretamente en la vertiente pacífica de los Andes colombianos y ecuatorianos. El límite sur de su distribución parece ser la localidad de Esmeraldas, en el noroeste de Ecuador. Se trata de una tortuga de hasta 223 mm de longitud, caparazón moderadamente abombado y coloración general oscura (Ernst, 1980d). El espaldar presenta su superficie lisa, y sólo en algunos juveniles conserva restos de anillos de crecimiento; el plastrón es de tamaño grande, presenta una hendidura en su borde posterior a nivel de la sutura entre escudos anales y es de color amarillo oscuro con una gran mancha marrón-rojiza en cada escudo y dos manchas oscuras en cada uno de los puentes. La fórmula plastral es la siguiente:  $abd > pect > fem > an > gul > hum$ .

La cabeza es de tamaño mediano en proporción al cuerpo, con una coloración dorsal similar a la del espaldar, con una línea amarilla que se extiende desde los orificios nasales hasta la nuca (interrumpiéndose en las órbitas oculares). El hocico está notablemente expandido hacia delante (lo cual da nombre a la especie) y el maxilar superior presenta en su parte central una hendidura característica.

Al contrario que las dos especies antes comentadas, *R. nasuta* habita en ríos de gran caudal y corriente fuerte. Pasa prácticamente todo el tiempo en el medio acuático, restringiendo sus estancias en tierra firme a las necesarias para termorregularse (tomando el sol) y reproducirse. Medem (1962) indica una dieta

herbívora para la especie; señala asimismo un tamaño de puesta de entre 1 y 2 huevos, de dimensiones 67-70 X 35-39 mm. No se han descrito subespecies.



**Figura 14.** Área de distribución de *R. nasuta*.

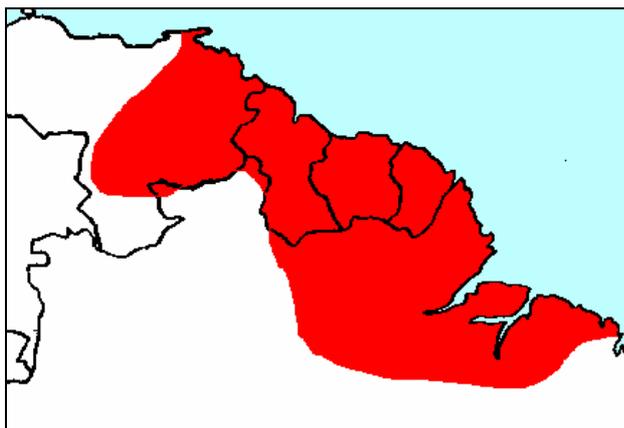
*R. punctularia* (Daudin, 1802)

*R. punctularia* es la especie de más amplia distribución de todo el género, además de la única que se distribuye en la vertiente oriental de la cordillera andina. Ocupa vastos territorios, que se extienden por buen parte del norte de América del Sur, desde el este de Colombia hasta la isla de Trinidad, incluyendo toda la cuenca del Orinoco, y penetrando en el macizo de Guayanas y el noreste de Brasil.

Es una tortuga de tamaño mediano-grande dentro del género, alcanzando 290 mm de longitud de caparazón (Ernst, 1981c). Este es moderadamente abombado, con una quilla vertebral de tamaño notable (que tiende a hacerse menor en individuos longevos) y el borde posterior serrado, sobre todo en juveniles. Es de color marrón muy oscuro o negro en adultos, y con manchas amarillas en los escudos costales en juveniles. El plastrón es igualmente oscuro,

aunque algo menos que el espaldar. La fórmula plastral es la siguiente:  $abd > pect > fem > an > gul > hum$ .

La cabeza es proporcionalmente pequeña, con una hendidura en el maxilar superior y el hocico ligeramente expandido. La coloración de fondo es negra, sobre la que se disponen manchas amarillas o rojas de forma irregular y tamaño variable; las mayores se sitúan en la región parietal, mientras que las de menor tamaño se extienden desde los orificios nasales hasta las comisuras de la boca y el tímpano. La gran variabilidad en el tamaño y la forma de estas manchas se tratará en la diferenciación de subespecies.



**Figura 15.** Área de distribución de *R. punctularia*.

*R. punctularia* se alimenta a base de una dieta omnívora. La puesta está compuesta por uno o dos huevos, elípticos y de gran tamaño (52-75 X 30-37 mm) que son depositados en cualquier época del año. Al igual que otras especies *Rhinoclemmys*, la especie no suele excavar un nido, sino que pone los huevos en una pequeña depresión del terreno o los esconde bajo la maleza. Se han descrito tres subespecies: *R. p. punctularia* (Daudin, 1802), *R. p. diademata* (Mertens, 1954a), *R. p. flammigera* (Paolillo, 1985). La primera se distribuye en el extremo este de Venezuela, macizo de Guayanas y cuenca amazónica en el noreste de

Brasil, la segunda en la cuenca caribeña del este de Colombia y noroeste de Venezuela, y la tercera en la confluencia en el sur de Venezuela de los ríos Ventuari y Orinoco. Las tres subespecies son diferenciables externamente por los patrones de coloración que exhiben en sus cabezas. *R. p. punctularia* presenta una línea amarilla o roja que se extiende desde la órbita ocular hasta el tímpano, así como dos manchas redondeadas de color claro en la nuca. *R. p. diademata* se caracteriza por su mancha en forma de “uve” situada detrás de las órbitas en la zona parietal, y la mancha blanquecina a nivel del hocico. Por último, *R. p. flammigera* presenta hileras de manchas de pequeño tamaño que irradian desde la región loreal, lateral media y posterior, y parietal; una mancha oscura frente a cada órbita y, al igual que *R. p. punctularia*, dos manchas claras en la nuca. La validez de la subespecie *R. p. diademata*, como ya se indicó al principio, ha sido cuestionada por algunos autores que la consideran una especie independiente. Asimismo, la forma *R. lunata* es sólo una variedad de la subespecie *R. p. punctularia* (Ernst, 1978).

#### *R. rubida* (Cope, 1870)

*R. rubida* está distribuida en una reducida área de la costa oeste de México, desde Jalisco a Michoacán, y desde Oaxaca al oeste de Chiapas. Es una especie de tamaño mediano (hasta 23 cm de longitud en el caparazón); su espaldar es aplanado, presenta una quilla central sobre los escudos vertebrales que perdura incluso en los adultos y surcos como restos de los anillos de crecimiento. El borde posterior es serrado. La coloración varía desde el marrón claro al marrón oscuro, y pueden existir además manchas de color amarillo dispersas en los escudos. El plastrón es de color amarillo con una gran mancha central marrón; presenta la siguiente fórmula plastral: abd > pect > an > gul > fem > hum.

La cabeza se caracteriza por su hocico expandido anteriormente y el maxilar superior ganchudo. Presenta un complicado patrón de manchas, sujeto además a una variabilidad relativamente grande: una línea gruesa de color claro se

extiende en forma de “uve” sobre el espacio interorbital y hasta la nuca, otra mancha redondeada se sitúa a cada lado en la zona timpánica, una línea algo más estrecha sobre el hocico, y varias líneas finas desde la base de la órbita hasta las comisuras de la boca. Todas las manchas presentan una coloración variable entre el amarillo oscuro y el gris claro. Extremidades posteriores levemente palmeadas; las anteriores presentan unas características escamas de color amarillo o rojo.



**Figura 16.** Área de distribución de *R. rubida*.

La especie, básicamente terrestre, prefiere hábitats abiertos como los de sabana. Se alimenta de vegetales, aunque puede añadir materia animal a su dieta. Los huevos son, al igual que en todas las especies *Rhinoclemmys*, muy grandes en proporción al tamaño de las hembras, con forma elíptica y dimensiones 62 X 25 mm. Los neonatos miden al nacer entre 50 y 52 mm. Se han descrito dos subespecies (Ernst, 1981d): *R. r. rubida* (Cope, 1870) y *R. r. perixantha* (Mosimann & Rabb, 1953). La primera se distribuye desde Oaxaca central hasta el sur de Chiapas, y la segunda en el sur de Jalisco, Colima y Michoacán. Se diferencian porque la segunda no presenta manchas oscuras en el espaldar, y la longitud de su sutura intergular es sólo ligeramente mayor que la interhumeral (en *R. r. rubida* es aproximadamente el doble).

## 5.- Morfología

Para la descripción de *R. funerea* y *R. pulcherrima* se analizaron ejemplares vivos y preservados. Los individuos vivos se utilizaron para la descripción de los escudos de espaldar y plastrón, extremidades, cabeza y cola, así como para la coloración. Los ejemplares de tortuga negra (n = 12) procedían del Parque Nacional de Tortuguero, provincia de Limón, y del Zoo Simón Bolívar, y los de tortuga roja (n = 8), de la Estación Experimental de la Universidad Nacional en Punta Morales, provincia de Puntarenas. Es preciso señalar que los individuos examinados de la especie *R. pulcherrima* correspondieron siempre a la subespecie presente en Costa Rica, *R. p. manni*. A partir de ahora nos referiremos siempre a dicha subespecie en este trabajo.

Los datos sobre estructura ósea se llevaron a cabo sobre ejemplares preparados, en el Laboratorio Húmedo de la Escuela de Biología de la Universidad Nacional, en la localidad de Heredia.

### Descripción de *R. funerea*

#### **Escudos del espaldar**

En vista dorsal, el caparazón es alargado en adultos y redondeado en juveniles. Aunque de forma muy leve, el borde posterior del mismo adopta forma apuntada a nivel de los escudos supracaudales. Lateralmente, el espaldar es aplanado, alcanzando la altura máxima a nivel del escudo vertebral III. El borde del espaldar es liso en individuos adultos, y ligeramente serrado a nivel posterior en juveniles. Existe una ligera expansión lateral a la altura de las extremidades posteriores, coincidiendo con los marginales VIII, IX y X. Aunque en adultos no

se observan quillas vertebrales, en juveniles existe una quilla central que se extiende a lo largo de la línea media longitudinal del espaldar.



**Figura 17. Hembra adulta de *R. funerea*, fotografiada en enero de 2000 en el Zoo Simón Bolívar. Longitud recta de espaldar: 330 mm, anchura recta de espaldar: 235 mm.**

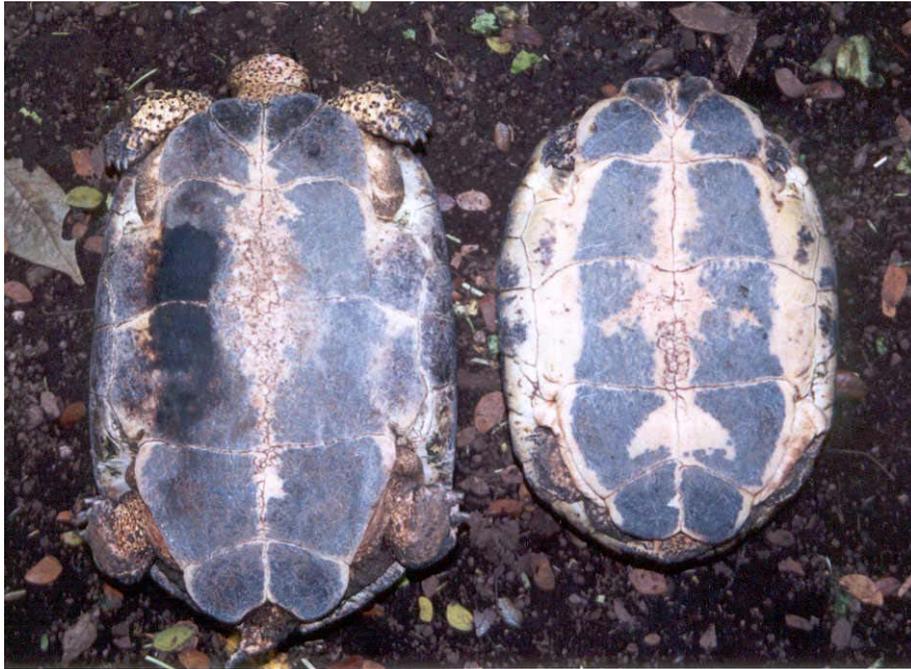
Cinco escudos vertebrales situados en la línea media longitudinal del espaldar. Los mayores son los vertebrales II y III, y el menor el V. En juveniles, los escudos vertebrales son todos más anchos que largos, pero en adultos adoptan forma cuadrangular; todos ellos presentan una hendidura a nivel posterior que coincide con la también reducida expansión a nivel anterior del vertebral que los precede (esto es mucho más acusado en los vertebrales II y III). El vertebral I presenta un borde anterior apuntado, y contacta con los escudos cervical, vertebral II, costales I, y par de marginales I. El escudo cervical es muy reducido, y presenta forma rectangular. Cuatro pares de escudos costales, todos de forma cuadrangular, y destacando por su mayor tamaño el par I. Once pares de escudos marginales. Supracaudal dividido y de pequeño tamaño; los escudos forman una prominencia hacia arriba a nivel de la sutura entre los mismos. En ejemplares juveniles se observan anillos de crecimiento en los escudos del espaldar, pero esta

característica se pierde a lo largo del crecimiento (en individuos de dos años ya no son apreciables), presentando los adultos espaldares lisos.

### **Escudos del plastrón**

Plastrón de forma alargada, muy grande en proporción al espaldar. Tanto en inmaduros como en adultos, se observa una escotadura a nivel del borde anterior de los escudos gulares, y otra a nivel de la sutura entre anales. En neonatos y juveniles, se presenta un característico patrón de escotaduras compuesto por varias cúspides que se proyectan hacia delante: un primer par situado en el borde externo de los escudos gulares, y un segundo par en la región central del borde anterior de los mismos; este patrón desaparece a lo largo del crecimiento. Línea media longitudinal plastral bien definida. Presenta dos escudos axilares y dos inguinales, todos ellos de reducido tamaño. Los escudos gulares están proyectados hacia delante, sobresaliendo del borde anterior plastral. Los escudos plastrales de mayor tamaño son los abdominales, y los menores los gulares.

Las suturas entre parejas de escudos son, de mayor a menor, interabdominal, interpectoral, interfemoral, intergular, interanal e interhumeral. Abdominales y femorales están levemente expandidos a nivel lateral para formar el puente con el espaldar. Los escudos anales están proyectados a nivel posterior, formando expansiones de forma semicircular a ambos lados de la cola. Los escudos gulares son de forma triangular, y el resto cuadrangulares (humerales, femorales y anales con lados asimétricos). Los anillos del crecimiento se observan muy levemente en individuos juveniles, pero se pierden por completo a lo largo del crecimiento. Es común observar la presencia de anillos adicionales en el plastrón de la especie, situados siempre en la línea media longitudinal plastral a nivel de los escudos abdominales y, menos frecuentemente, pectorales y femorales.



**Figura 18.** Vista ventral de dos hembras adultas de *R. funerea* fotografiadas en el Zoo Simón Bolívar en marzo de 2000. De izquierda a derecha: longitud recta de plastrón de 291 y 200 mm, anchura recta de plastrón de 200 y 161 mm.

### **Huesos del espaldar**

Siete huesos neurales formando una serie continua desde el nugal al primer suprapigal. Neurales de forma hexagonal, todos de similar tamaño. Hueso nugal de forma hexagonal, considerablemente mayor que los anteriores; presenta el borde anterior expandido. Contacta con el primer neural, primer par de pleurales y primer par de periféricos. Dos huesos suprapigales y un pigal, todos de forma cuadrangular. El pigal, a nivel posterior, presenta una hendidura a nivel de la línea media longitudinal.

Ocho pares de huesos pleurales. El mayor de todos es el par I, que presenta forma casi pentagonal; el resto son rectangulares, salvo el VII, que debido a su apuntamiento en la línea de contacto con los vertebrales aparece con forma casi triangular. Once pares de huesos periféricos, todos de similar tamaño y forma cuadrangular.

### **Huesos del plastrón**

Plastrón compuesto por nueve huesos, entoplastrón unitario y epiplastrón, hioplastrón, hipoplastrón y xifiplastrón pareados a ambos lados de la línea media longitudinal plastral. Entoplastrón de forma eminentemente pentagonal, contactando con epiplastrón e hioplastrón. Se encuentra cubierto por los escudos humerales y pectorales, y levemente a nivel anterior por la pareja de gulares. El epiplastrón está ligeramente expandido a nivel de su borde anterior, coincidiendo con la expansión gular observada en la especie. Se encuentra cubierto por los escudos gulares y humerales. Hioplastrón e hipoplastrón son los mayores huesos del plastrón, ocupando más de la mitad de la superficie del mismo. Presentan forma cuadrangular, aunque expandidos lateralmente a l altura de los puentes con el espaldar. Hioplastrón está cubierto por escudos humerales, pectorales y abdominales, e hipoplastrón por abdominales y femorales. El xifiplastrón está expandido posteriormente a nivel del borde trasero plastral. Sólo contacta con hipoplastrón, y se encuentra cubierto por los escudos femorales y anales. Las suturas entre parejas de huesos plastrales son, de mayor a menor, hipoplastrón, xifiplastrón, hioplastrón y epiplastrón.

### **Cabeza**

La cabeza es proporcionalmente pequeña en relación al caparazón. Está aplanada dorso-ventralmente. El hocico es grande y proyectado anteriormente. Superficie dorsal cubierta por una piel lisa, en la que no se diferencian escamas. Tímpanos visibles. Orbitas oculares de gran tamaño y situadas en posición antero-lateral. Cresta occipital notablemente expandida a nivel posterior. Maxilar superior dentado, con hendidura central y una cúspide redondeada a cada lado de la misma. Mandíbula ganchuda, que encaja sólo levemente en la hendidura maxilar.



**Figura 19. Detalle de la cabeza de *R. funerea*; se observa la característica coloración amarilla de la garganta, la ubicación de tímpano y órbitas oculares, y el hocico prominente.**

### **Extremidades y cola**

Extremidades grandes, aplanadas lateralmente y adaptadas a la natación. Cinco garras en las extremidades delanteras y cuatro en las traseras. No se observan membranas interdigitales en las extremidades delanteras; todas las escamas de la extremidad son de similar tamaño, salvo las de la palma de la mano y las comprendidas entre codo y muñeca, ligeramente mayores. Extremidades posteriores fuertemente palmeadas, con membranas interdigitales bien desarrolladas. En cuanto a la composición de escamas, todas son de similar tamaño, aunque las de la palma de la mano se suelen presentar algo mayores; destaca por su tamaño la gran escama que cubre el talón. La cola es corta (aunque en machos se presenta proporcionalmente mayor que en hembras), y está cubierta de escamas de tamaño pequeño.

## Descripción de *R. pulcherrima*

### Escudos del espaldar

En vista dorsal, el caparazón es redondeado, ligeramente apuntado a nivel de los escudos supracaudales, y con una hendidura en su extremo anterior (a la altura del escudo cervical). Lateralmente es bastante abombado, alcanzando la altura máxima a nivel del escudo vertebral III. El borde del espaldar es liso tanto en individuos adultos como inmaduros. Existe una ligera expansión lateral a la altura de las extremidades posteriores, coincidiendo con los marginales IX y X.



**Figura 20.** Vista dorsal de una pareja de ejemplares adultos de *R. pulcherrima manni*. Fotografiados en el Zoo Simón Bolívar en enero de 2000. De izquierda (macho) a derecha (hembra): longitud recta de espaldar: 150.6 y 172 mm. Anchura recta de espaldar: 116 y 132.8 mm.

Cinco escudos vertebrales situados en la línea media longitudinal del espaldar. El primero presenta un borde anterior apuntado, y contacta con los escudos cervical, vertebral II, costales I, y par de marginales I. Todos los vertebrales son de similar tamaño, aunque los vertebrales II y III suelen ser

ligeramente mayores. En cuanto a su forma, vertebrales II, III y IV son cuadrangulares, mientras que los I y V son pentagonales. El escudo cervical es muy reducido, y presenta forma rectangular. Cuatro pares de escudos costales, todos de forma cuadrangular, y destacando por su mayor tamaño el par I. Generalmente existen once pares de escudos marginales, aunque en algunos ejemplares se han encontrado doce pares. Los marginales IV, V, VI y VII están dispuestos casi verticalmente a ambos lados del espaldar. Los marginales VIII, IX y X están proyectados hacia fuera, coincidiendo con las extremidades traseras. Supracaudal dividido y de pequeño tamaño; los escudos forman una prominencia hacia arriba a nivel de la sutura entre los mismos. En ejemplares juveniles se observan anillos de crecimiento en los escudos del espaldar, pero esta característica se pierde rápidamente a lo largo del crecimiento, presentando los adultos espaldares lisos.

### **Escudos del plastrón**

Plastrón de forma alargada, muy grande en proporción al espaldar. Borde liso en individuos adultos, aunque los jóvenes presentan una característica escotadura a nivel del borde anterior de los escudos gulares. Línea media longitudinal plastral bien definida. Presenta una proyección a nivel de los escudos gulares.

Los escudos de mayor tamaño son los abdominales, y los menores los gulares. Las suturas entre parejas de escudos son, de mayor a menor, interpectoral, interabdominal, interfemoral, interanal, intergular e interhumeral. Abdominales y femorales están expandidos lateralmente para formar el puente con el espaldar. Los escudos anales están proyectados a nivel posterior, formando expansiones de forma semicircular a ambos lados de la cola. Salvo los escudos gulares, que son de forma triangular, todas las placas plastrales son cuadrangulares. Los anillos del crecimiento se observan muy levemente en individuos juveniles, pero se pierden

por completo a lo largo del crecimiento. No se ha observado la aparición de escudos adicionales en el plastrón de la especie.



**Figura 21. Vista ventral de la pareja de la figura anterior. De izquierda (macho) a derecha (hembra): longitud recta de plastrón: 136.3 y 170 mm. Anchura recta de plastrón: 98,4 y 112 mm.**

### **Huesos del espaldar**

Los huesos del espaldar son muy gruesos, casi tanto como los observados en testudínidos como *T. graeca* (Merchán, obs. pers.). Siete huesos neurales, un nucal, dos suprapigales y un pigal. El hueso nucal es grande y de forma hexagonal; contacta con el neural I, par pleural I y periféricos I. Está cubierto por los escudos cervical y marginal I; no se ha observado cubierto por costales I. Siete huesos neurales, formando una línea continua antero-posterior desde el nucal hasta el primer suprapigal. Los neurales son de forma rectangular o cuadrangular; el neural I contacta con el nucal, el par de pleurales I, y muy levemente y a nivel posterior con el par pleural II. El neural VII contacta con el neural VI, pleurales VI, VII y VIII, y con el suprapigal I. Todos los neurales son de similar tamaño,

aunque los neurales II, III y IV pueden presentarse ligeramente mayores, y los neurales VI y VII algo menores que el resto. Ocho pares de huesos pleurales; el mayor de todos es el pleural I, que contacta con el hueso nugal, los periféricos I al IV, el neural I y el par de pleurales II. Los pleurales II al VI son rectangulares y muy alargados, y contactan con los neurales de su mismo número y con los inmediatamente posteriores. El pleural VIII contacta con neural VII, suprapigales I y II, y los periféricos X y XI. Once pares de huesos periféricos, todos de similar tamaño y forma cuadrangular. En adultos, los mayores periféricos son los VIII y IX, y en menor medida, los VII y X, coincidiendo con las expansiones laterales a nivel de las extremidades posteriores. Dos huesos suprapigales; el suprapigal I contacta con el neural VII, pleurales VIII, y suprapigal II, y tiene forma cuadrangular (su tamaño es muy reducido, de hecho, es junto al neural VI el menor de los huesos del espaldar). Suprapigal II grande y de forma hexagonal, contacta con suprapigal I, pleurales VIII, periféricos XI y pigal. Hueso pigal de forma cuadrangular o ligeramente alargado a nivel lateral. Contacta con suprapigal II y periféricos XI. El suprapigal I está cubierto por los escudos vertebrales IV y V; el suprapigal II está cubierto por el vertebral V, y el pigal por el vertebral V y la pareja de supracaudales.

### **Huesos del plastrón**

Plastrón compuesto por 9 huesos; entoplastron unitario, y epiplastrón, hioplastrón, hipoplastrón y xifiplastrón pareados a ambos lados de la línea media longitudinal plastral. Entoplastrón de forma similar a un rombo, más afilado a nivel anterior que posterior. Contacta con epiplastrón en su mitad anterior, y con hioplastrón por la posterior. Cubierto por escudos gulares, humerales y pectorales. El epiplastrón está ligeramente expandido a nivel anterior, y contacta con entoplastrón e hioplastrón. Está cubierto por los escudos gulares y humerales. Hioplastrón e hipoplastrón son los mayores huesos del plastrón, ocupando las dos terceras partes de la superficie del mismo. Se encuentran expandidos lateralmente a nivel de los puentes de unión al espaldar. Las dos parejas son de forma

cuadrangular, con los hipoplastrones levemente mayores que los hioplastrones. El hioplastrón se encuentra cubierto por escudos humerales, pectorales y el extremo anterior de los abdominales. El hipoplastrón se cubre por abdominales y femorales. El xifiplastrón es grande, aunque menor que hioplastrón e hipoplastrón, y presenta entre las sutura de sus dos huesos (a nivel posterior) una acusada hendidura. Sólo contacta con hipoplastrón. Está cubierto por escudos femorales y anales. Las suturas entre huesos plastrales son, de mayor a menor, hipoplastrón, xifiplastrón, hioplastrón y epiplastrón.

### Cabeza

La cabeza es proporcionalmente muy pequeña en relación al espaldar. Presenta forma redondeada, ligeramente aplanada dorso-ventralmente. El hocico está proyectado hacia delante de manera leve. Superficie dorsal cubierta por una piel lisa, en la que no se diferencian escamas. Tímpanos visibles. Órbitas oculares de gran tamaño y situadas en posición antero-lateral. El maxilar superior es ganchudo. Mandíbula ligeramente ganchuda.



**Figura 22.** Detalle de la cabeza de un juvenil de *R. pulcherrima*, donde se observa el patrón de coloración y la orientación antero-lateral de las órbitas oculares.

### **Extremidades y cola**

Extremidades de mediano tamaño y forma cilíndrica, no adaptadas para la natación; de hecho, recuerdan más a las de las especies de la familia Testudinidae que a las de Bataguridae. Presenta cinco garras en las extremidades delanteras y cuatro en las traseras. No se observan membranas interdigitales ni en las extremidades delanteras ni en las traseras; las escamas situadas en la cara anterior de las extremidades anteriores son ligeramente mayores que el resto, así como las de las plantas de las posteriores. La cola es corta (aunque en machos se presenta proporcionalmente mayor que en hembras), y está cubierta de escamas de tamaño pequeño.

### **Coloración de *R. funerea***

La coloración dorsal de *R. funerea* es marrón oscuro o negra. El plastrón es negro con manchas amarillas de tamaño variable. Las suturas entre escudos suelen aparecer coloreadas de amarillo, al igual que la parte central del plastrón (cubriendo normalmente regiones de las placas pectorales, abdominales y femorales). Aunque la variabilidad en la coloración plastral es relativamente pequeña, se han observado ejemplares adultos con tonalidades generales marrones en lugar de negras, y con manchas casi rojizas situadas en regiones que no coincidían con las suturas entre escudos. Asimismo, la mancha clara que aparece a la altura del puente entre espaldar y plastrón, puede extenderse en adultos por ambos bordes laterales del plastrón. Los juveniles a menudo presentan plastrones completamente negros.

La cabeza es negra en vista dorsal, y amarilla con manchas negras en su mitad ventral. La piel de la barbilla y el cuello está profusamente moteada de manchas de forma redondeada, tamaño reducido y color negro. Tanto el tamaño como el número de manchas decrece desde la barbilla hacia la garganta, hasta casi desaparecer a la altura de la piel cercana al borde del espaldar. La cara interna de

las cuatro extremidades es amarilla por completo. La cola es negra en su mitad dorsal y amarillenta en la ventral. Las axilas e ingles pueden presentarse levemente coloreadas de tonalidades rosadas o anaranjadas. En general, la piel del cuello y la mitad dorsal de las extremidades adopta tonalidades grisáceas; esto último es más notable en individuos longevos.



**Figura 23. Ejemplar adulto de *R. funerea*. Se observan las características tonalidades amarillas moteadas de negro que cubren la garganta y cara anterior de las extremidades.**

### Coloración de *R. pulcherrima*

La tortuga roja es una especie profusamente pigmentada, tanto a nivel de su caparazón, como en la piel que cubre su cabeza, extremidades y cola. De hecho, contrasta con el resto de especies *Rhinoclemmys*, débilmente adornadas salvo casos muy concretos, y en las que generalmente predominan los colores

marrón y negro, con ausencia casi total de manchas. El espaldar de *R. p. manni* presenta un color de fondo marrón, sobre el que destacan grandes manchas en forma de ocelo situadas en el centro de cada uno de sus escudos costales. En los escudos vertebrales, asimismo, se observan numerosas manchas vermiformes de distribución irregular (no se han observado patrones concretos en la disposición de



**Figura 24. Adulto en vista frontal de *R. pulcherrima manni*. Fotografiado en la Estación Experimental de Punta Morales en diciembre de 2000. Aunque es más intenso en los ejemplares juveniles, el patrón de manchas es uniforme en la especie.**

estos dibujos). En los escudos marginales, las manchas adoptan de nuevo la forma de ocelo, tendiendo a situarse en la esquina inferior trasera de cada escudo. En todos los casos, son de color amarillo, naranja y marrón (este tan oscuro que a veces se convierte en negro). Cuando éstas adoptan forma de ocelo (en costales y marginales), el centro del mismo es de color marrón oscuro (o negro); alrededor de este centro, se dispone una línea circular cerrada de color amarillo, seguida de otra de tonalidad marrón, y envuelta a su vez por una anaranjada. Más allá de la línea naranja, se observa la coloración general marrón del espaldar, surcada por líneas irregulares de color amarillo y grosor variable. En los escudos vertebrales, este patrón tan bien definido en costales y marginales, se convierte en una mezcla

aleatoria de las líneas que se situaban concéntricamente en los anteriores, aunque se mantienen los mismos colores para las mismas y para la superficie de escudo no cubierto por manchas.

El plastrón presenta una coloración predominante amarilla. Destaca en el mismo la gran mancha de color marrón oscuro o negro situada a lo largo de su línea media antero-posterior; esta mancha es bastante gruesa, y se extiende hasta aproximadamente un tercio de su anchura en todos los escudos salvo en las parejas de gulares y anales, donde ocupa toda su superficie. En algunos ejemplares, hemos observado que la citada mancha es apenas una delgada línea a lo largo de la sutura entre parejas de escudos, pero no es el patrón más frecuente. A nivel de los puentes entre espaldar y plastrón se encuentra dispuesta otra línea en dirección antero-posterior de color marrón; esta mancha no suele alcanzar los escudos humerales ni los femorales.

La cabeza es de color marrón o verde oliváceo, y está surcada por un complicado patrón de numerosas líneas longitudinales de coloración roja, amarilla y negra. Las líneas se disponen en la cabeza como sigue: una primera línea forma una “uve” en la región fronto-parietal, desplazándose por el borde superior de las órbitas oculares hasta casi la altura de los orificios nasales. Otra línea se dispone entre las órbitas, prolongándose por detrás de éstas hasta la base del cuello. Bajo esta línea se sitúan tres líneas más, dos sobre el maxilar superior, y una bajo éste; esta última se ve interrumpida a nivel de la barbilla, donde se engrosa formando dos ocelos cuyo centro es de color amarillo. Aunque la intensidad de las manchas varía principalmente en función de la edad (los colores son más vivos en ejemplares jóvenes), el patrón se mantiene uniforme. En la garganta se observan dos o tres parejas de manchas, de forma irregular y color marrón oscuro o negro. Las extremidades y la cola son de color marrón oscuro, y están surcadas por líneas paralelas entre sí de tonalidad amarilla o naranja; en ejemplares jóvenes y en algunos machos adultos, estas líneas se presentan un color rojo intenso.

## 6.- Distribución y variación geográfica

*R. funerea* se encuentra preferentemente en orillas de lagos y ríos de abundante caudal y flujo lento (Acuña, 1993a); según este autor, en Costa Rica se localiza desde el nivel del mar hasta una altura de 1049 metros. En el presente estudio hemos observado ejemplares de la especie en las masas de lirio acuático (*Eichhornia crassipes*), aunque la mayor parte de los mismos se encontraban sobre troncos en las orillas de canales en Tortuguero. La mayor parte de los individuos estaban en canales de gran anchura y orillas despejadas, aunque algunas poblaciones se encontraban en pequeños canales de orillas cubiertas parcialmente por vegetación; no se han registrado concentraciones numerosas de individuos, salvo en una ocasión en que se capturaron seis ejemplares adultos cerca de la Estación canadiense de COTERC, en dirección a la Reserva de Barra del Colorado, al norte de Tortuguero. La presencia de tortugas negras en zonas de bosque parcialmente inundado, citada por Acuña (1993a), se observó en una ocasión, en septiembre de 2001, cerca del pueblo de Tortuguero. Se trataba de una hembra adulta (24 cm de longitud de caparazón) que nadaba en un camino inundado (profundidad en torno a los 20 cm). Por último, *R. funerea* es común en las plantaciones bananeras, donde utiliza los canales de regadío para desplazarse, y se alimenta de los restos de fruta y la vegetación herbácea que crece alrededor de los bananos (Acuña, com. pers.); las fumigaciones que se efectúan regularmente sobre estas plantaciones no parecen afectar a la especie. Aunque no hemos observado tortugas negras en plantaciones de banano, sí hemos encontrado ejemplares de *Kinosternon leucostomum* en las márgenes de caminos contiguos a dichas plantaciones, cerca de la localidad de Sarapiquí.

*R. pulcherrima* se encuentra en hábitats típicamente terrestres, a una altura máxima de 1400 metros en Costa Rica (Acuña, 1993a); a pesar de su carácter terrestre, presenta una clara dependencia de los cursos acuáticos, principalmente de pequeño tamaño y aguas tranquilas y abundante vegetación ribereña. El autor

anterior señala una temperatura promedio del agua de entre 24 y 27.5 °C, y una alcalinidad de hasta 91.4 ppm.

En Carara se han observado preferentemente cerca de los riachuelos y quebradas que recorren el Parque; de igual modo, se encuentra concentrada cerca de los cursos acuáticos en zonas como Turrúcares de Alajuela (Acuña, com. pers.). La estacionalidad dominante en su área de distribución en el país provoca que los individuos tiendan a concentrarse en los cursos acuáticos entre los meses de noviembre y abril; tanto en Carara como en Turrúcares de Alajuela, la búsqueda de ejemplares durante la estación seca fue infructuosa.

Acuña (1993a) señala que la especie desarrolla gran parte de su actividad en el piso del bosque, entre la hojarasca; sin embargo, en Carara no hemos encontrado individuos desplazándose en terreno abierto, sino entre la vegetación ribereña. Es muy posible que nuestra falta de observaciones en este sentido en libertad se deba a la baja densidad de ejemplares, ya que en semicautividad, en condiciones similares, los desplazamientos eran relativamente frecuentes. La estacionalidad antes señalada provoca que numerosas tortugas mueran atropelladas en zonas como Punta Morales (Puntarenas), donde se aprecia un claro aumento de desplazamientos de la especie al comienzo de la época húmeda (Viquez, com. pers.).

## Distribución

La distribución de *R. funerea* y *R. pulcherrima* en Costa Rica ha sido considerada por numerosos autores (Acuña et al., 1983; Monge-Nájera et al., 1988; Iverson, 1992; Merchán, 1992; Acuña, 1993a; Acuña et al., 1996; Acuña & García, 1999; Merchán & Mora, 2000 y 2001), pero la mayor parte de los citados sólo mencionan datos de distribución de forma aleatoria al verdadero objetivo de sus trabajos. Sólo Acuña (1993a) proporciona mapas de distribución con punteado de localidades completas, aunque no publica esas localidades.

En el presente estudio se aporta un listado completo de localidades de ambas especies, para confeccionar un mapa fiable de distribución de las mismas en Costa Rica, a partir de los ejemplares conservados actualmente en museos. Se han empleado cuadrículas de 20 X 20 km para señalar en el mapa la presencia de cada especie según las localidades de los listados.

Para la recopilación de localidades se solicitó información a diferentes instituciones de todo el mundo, basándose en los listados de museos y colecciones publicados por Pritchard & Trebbau (1984) e Iverson (1992). A partir de los citados listados se realizó la selección de instituciones a contactar, y es preciso notar que no todas las previstas contestaron a nuestra solicitud, y que muchas otras que sí lo hicieron nos confirmaron que no disponían de ejemplares de ninguna de las dos especies. Todas las instituciones que respondieron a nuestra solicitud se incluyen a continuación, incluyendo las que no tenían ejemplares de nuestro interés; consideramos, sin embargo, que el hecho de que queden incluidas en el presente trabajo añade información adicional no a la distribución de *R. funerea* y *R. pulcherrima*, pero sí sobre su representación en las colecciones de todo el mundo.

Las localidades de la bibliografía, tales como “Costa Rica”, “norte de Costa Rica”, “desde Honduras a Panamá”, etc... no fueron incluidas en los listados. Con las localidades se procedió a completar un mapa de cuadrículas de 20 X 20 km, donde se puntearon aquéllas en que -según los datos de las tablas 5 y 6- se encontró a cada una de las especies.

Las localidades de *R. funerea* y *R. pulcherrima* se presentan en las tablas 5 y 6 respectivamente.

**Tabla 3. Instituciones (abreviaturas) que poseen ejemplares de *R. funerea* o *R. pulcherrima* procedentes de Costa Rica.**

AMNH	American Museum of Natural History (Nueva York, Estados Unidos).
ANSP	Academy of Natural Sciences (Philadelphia, Estados Unidos).
CU	Columbia University (Washington D. C., Estados Unidos).
FSM	Florida State Museum (Gainesville, Estados Unidos).
KU	University of Kansas (Lawrence, Estados Unidos).
LACM	Los Angeles County Museum of Natural History (Los Angeles, Estados Unidos).
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard Univ. (Cambridge, Estados Unidos).
MNHN	Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile).
MZUCR	Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (San José, Costa Rica).
RMNH	Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (Leiden, Países Bajos).
SMF	NaturMuseum Senckenberg (Frankfurt, Alemania).
TCWC	Texas A & M University (College Station, Estados Unidos).
UMMZ	University of Michigan Museum of Zoology (Ann Arbor, Estados Unidos).
USNM	National Museum of Natural History (Washington, Estados Unidos).
UU	University of Utah (Salt Lake City, Estados Unidos).
ZMB	Universität Humboldt (Berlín, Alemania).

**Tabla 4. Instituciones consultadas que confirmaron que no tenían en sus colecciones ejemplares de *R. funerea* ni *R. pulcherrima* procedentes de Costa Rica.**

Musée Zoologique (Strasbourg, Francia).
Museum für Naturkunde (Berlin, Alemania).
Museum D'Histoire Naturelle de Toulouse (Toulouse, Francia).
Oxford University Museum of Natural History (Oxford, Reino Unido).
Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid, España).
Estación Biológica de Doñana (Sevilla, España).
Illinois Natural History Survey (Champaign, Estados Unidos).
Texas Memorial Museum of Science and History (Austin, Estados Unidos).
Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart, Alemania).
Museum of the Royal College of Surgeons of England (Londres, Reino Unido).
Museum of Vertebrate Zoology, University of California (Berkeley, Estados Unidos).
Field Museum of Natural History (Chicago, Estados Unidos).
University of Colorado (Denver, Estados Unidos).
Tulane University Museum of Natural History (Belle Chase, Estados Unidos).

**Tabla 5. Localidades de *R. funerea* en Costa Rica.**

AMNH-12426	Barro Colorado, 1047N 8335W	Limón
AMNH-89157	50 millas, NW Limón, 1024N 8335W	Limón
AMNH-95076	Río la Suerte, 1 milla WSW Tortuguero	Limón
FSM-10272	Tortuguero 1035N 8331W	Limón
FSM-103402	Sin precisar	Sin precisar
FSM-10500	Tortuguero 1035N 8331W	Limón
FSM-10500	Tortuguero	Limón
FSM-116450	Sin precisar	Sin precisar
FSM-116451	Sin precisar	Sin precisar
FSM-15666	Tortuguero 1035N 8331W	Limón
FSM-31715	Río Frío, Standart Fruit Co., 1020N 8353W	Heredia
FSM-33123	Tortuguero 1035N 8331W	Limón
FSM-37163	Río Tortuguero	Limón
FSM-37164	Río Tortuguero	Limón
FSM-52518	Tortuguero 1035N 8331W	Limón
KU-104096	Puerto Viejo	Heredia
LACM-146933	La Lola	Limón
LACM-146984	100 yardas W La Lola	Limón
LACM-146985	100 yardas W La Lola	Limón
MCZ-28702	Limón	Limón
MCZ-28904	Limón	Limón
MCZ-28905	Limón	Limón
MCZ-29112	Limón	Limón
MCZ-29116	Limón	Limón
MCZ-29117	Limón	Limón
MCZ-29118	Limón	Limón
MPM-14673	Cerca de Puerto Viejo, 1026N 8359W	Heredia
MPM-14674	Cerca de Puerto Viejo, 1026N 8359W	Heredia
MPM-14751	Puerto Viejo	Heredia
MPM-14752	Puerto Viejo	Heredia
MZUCR-10357	Río Pizote, Upala	Guanacaste
MZUCR-135	La Florida, Siquirres	Limón
MZUCR-325	Puerto Viejo	Heredia
MZUCR-9880	Parque Nacional Tortuguero	Limón

MZUCR-9881	Parque Nacional Tortuguero	Limón
SMF-57958	Limón	Limón
TCWC-58337	Sin precisar	Sin precisar
UMMZ-126039	Río La Suerte, cerca del pueblo de Tortuguero	Limón
USNM-45900	Limón	Limón
USNM-45901	Limón	Limón
USNM-46134	Limón	Limón
USNM-46135	Limón	Limón
USNM-8216	Talamanca	Limón
USNM-8218	Talamanca	Limón
USNM-8269	Sin precisar	Sin precisar
USNM-8270	Sin precisar	Sin precisar
USNM-8271	Sin precisar	Sin precisar
USNM-8272	Sin precisar	Sin precisar
USNM-8273	Sin precisar	Sin precisar
USNM-8274	Sin precisar	Sin precisar
UU-12414	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-7957	1/4 millas E Valliente	Limón
UU-7958	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-7959	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8200	Puerto Viejo	Heredia
UU-8201	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8202	1/4 millas del Río Sarapiquí	Heredia
UU-8203	Puerto Viejo	Heredia
UU-8204	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8205	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8206	Puerto Viejo	Heredia
UU-8207	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8208	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8209	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8210	1/4 millas del río Sarapiquí	Heredia
UU-8211	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8212	Puerto Viejo	Heredia
UU-8213	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8214	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8215	Quebrada Grande, Puerto Viejo	Heredia
UU-8216	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8217	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8218	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8219	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8220	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia

UU-8221	0.9 millas NNW Puerto Viejo	Heredia
UU-8222	Guácimo	Limón
UU-8223	Guácimo	Limón
UU-8224	La Lola	Limón
UU-8225	La Lola	Limón
UU-8226	La Lola	Limón
UU-8227	La Lola	Limón
UU-8228	La Lola	Limón
UU-8229	La Lola	Limón
UU-8230	La Lola	Limón
UU-8231	La Lola	Limón
UU-8232	La Lola	Limón
UU-8233	COLONIA, 7 km N Guápiles	Heredia
UU-8234	COLONIA, 7 km N Guápiles	Heredia
UU-8235	7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8236	Colonia, 7 km N Guápiles	Heredia
UU-8237	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8238	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8239	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8240	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8241	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8242	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8243	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8244	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8245	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8246	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8247	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8248	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8249	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8250	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8251	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8252	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8253	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8254	Colonia, 7 km N Guápiles	Heredia
UU-8255	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8256	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8257	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8258	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8259	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8260	6.5 km ENE Los Diamantes	Limón
UU-8261	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón

UU-8262	Colonia, 7 km N Guápiles	Limón
UU-8263	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8264	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8265	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8266	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8267	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8268	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8269	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8270	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8271	Canal Numancia, 7 km N Los Diamantes	Limón
UU-8272	Daytonia (C.L.C.R.R. Mi 29.5), Que. Cana	Limón
UU-8281	Daytonia (Clc.Rr. Mi29.5), Que. Cana	Limón
ZMB-36496	Sin precisar	Sin precisar
ZMB-38139	Puerto Limón	Limón

**Tabla 6. Localidades de *R. pulcherrima* en Costa Rica.**

ANSP-32536	De San Pateo a Atenas, 8 km W Barrio Jesús	Alajuela
CU-9658	38 km SE Cañas, 1009N 8451W	Guanacaste
CU-9661	10 km SW Liberia, 1030N 8535W	Guanacaste
FSM-33129	Sin precisar	Puntarenas
FSM-33130	Sin precisar	Puntarenas
Janzen, 1980	35 km N Liberia, Parque Nacional Santa Rosa	Guanacaste
KU-102540	Finca La Pacífica	Guanacaste
KU-102541	Finca La Pacífica	Guanacaste
KU-43613	Sin precisar	Sin precisar
KU-43614	Sin precisar	Sin precisar
KU-67459	Río Bebedero, 2.5 km S Bebedero, 1020N 8512W	Guanacaste
LACM-114057	2 millas SE Estación Experimental E. Jiménez Núñez	Guanacaste
LACM-146956	Esparta, finca de Toquin Gutiérrez	Puntarenas
LACM-146957	8 km E Playa Tamarindo, 1.5 millas SE Villarreal	Guanacaste
LACM-146959	Río Tempisque, cerca de carretera Interamericana	Guanacaste
LACM-146960	Esparta, finca de Toquin Gutiérrez	Puntarenas
LACM-146961	2.4 km E de la entrada de finca Taboga	Guanacaste

LACM-146962	San Pedro Montes de Oca, individuo comprado	San José
LACM-146999	Cañas	Guanacaste
LACM-147000	3.2 km E finca Jiménez	Guanacaste
LACM-147001	Boca del río Barranca	Puntarenas
LACM-147002	52 millas S Liberia, 2 km N río Lagarto, Rancho Ania	Guanacaste
LACM-147009	La Pacífica, río Corobici	Guanacaste
LACM-147011	Cañas	Guanacaste
LACM-8022	Boca del río Barranca	Puntarenas
LACM-9349	Cerca de Playa Linda, túnel del ferrocarril del Pacífico	Puntarenas
MCZ-29097	San José	San José
MNHN-5363	Sin precisar	Sin precisar
MZUCR-	Cañas	Guanacaste
MZUCR-13711	Parque Nacional Santa Rosa	Guanacaste
MZUCR-1476	Liberia	Guanacaste
MZUCR-1585	Montes de Oro, Cuatrocruces	Puntarenas
PCHP-391	Sin precisar	Sin precisar
PCHP-392	Sin precisar	Sin precisar
RMNH-27441	Area Conservación Guanacaste, ctra. a playa Hacha	Guanacaste
TCWC-17363	Hacienda Mojica, 2 millas S y 11 millas W de Cañas	Guanacaste
TCWC-17364	6.5 millas N y 2 millas W de Puntarenas	Puntarenas
TCWC-17368	1 milla N y 2 millas E de Santa Rosa, 1052N 8536W	Guanacaste
TCWC-56999	Sin precisar	Sin precisar
TCWC-83395	Quebrada Bonita, Carara National Park	Puntarenas
TCWC-83396	1.9 millas al sur del río Tárcoles, carretera 34	Puntarenas
TCWC-83397	1.9 millas al sur del río Tárcoles, carretera 34	Puntarenas
TCWC-83398	1.9 millas al sur del río Tárcoles, carretera 34	Puntarenas
UMMZ-117437	Sin precisar	Sin precisar
UMMZ-124561	Boca de Barranca, cerca de Puntarenas	Puntarenas
USNM-198633	Comprada, sin precisar	Sin precisar
UU-11226	Río Barranca	Puntarenas
UU-12752	Río Barranca	Puntarenas
UU-5145	Boca del río Barranca	Puntarenas
UU-5146	Boca del río Barranca	Puntarenas
ZMB-119	Sin precisar	Sin precisar
ZMB-36409	Sin precisar	Sin precisar

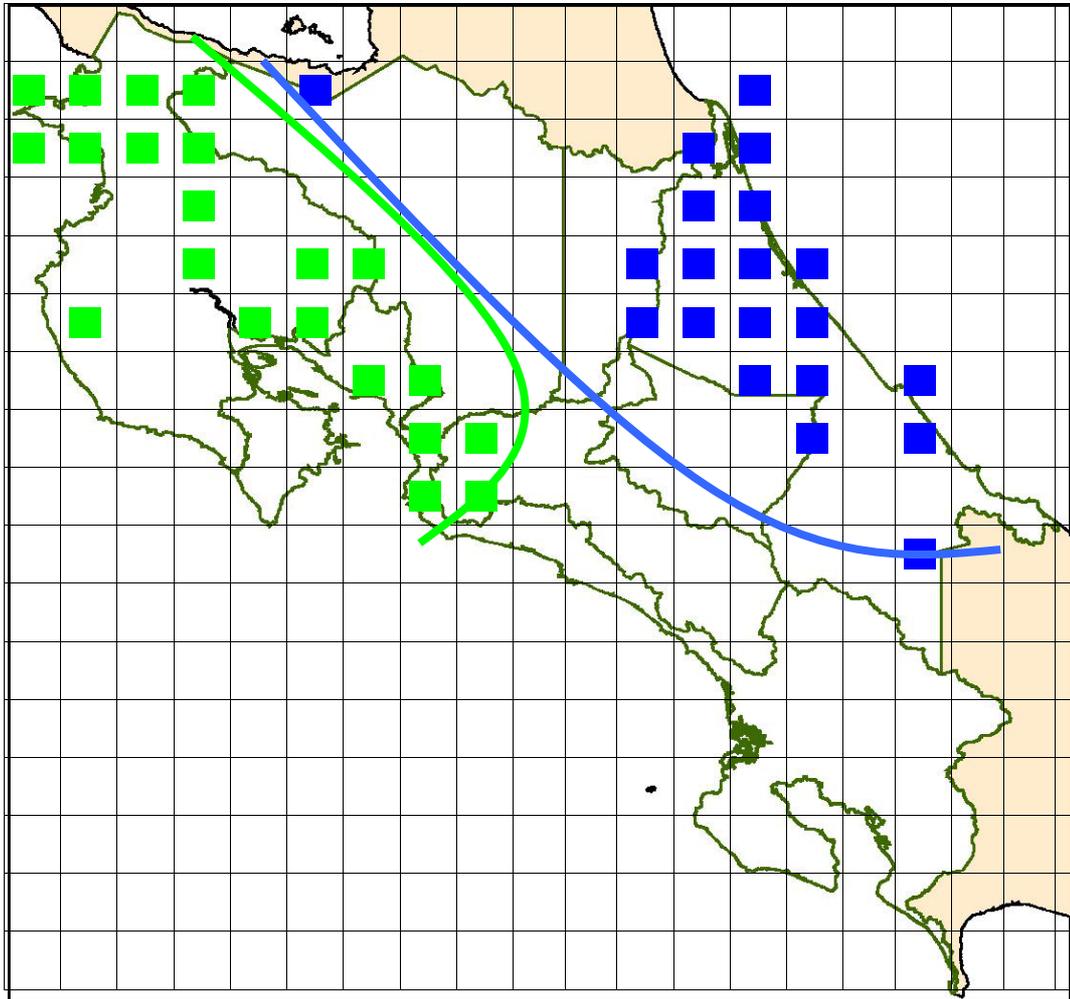


Figura 25. Mapa de distribución de *R. funerea* (en azul) y *R. pulcherrima* (en verde) en Costa Rica. Las cuadrículas corresponden a áreas de 400 km<sup>2</sup> (20 X 20 km). Las líneas verde y azul indican el límite de distribución de cada especie según Acuña (1993a). Escala 1: 2630000.

### ***R. funerea***

A nivel global, *R. funerea* se distribuye a través de la cuenca caribeña centroamericana desde el río Coco, en la frontera entre Honduras y Nicaragua, hasta la zona del Canal de Panamá (Ernst & Barbour, 1989); Pritchard (1979) la sitúa también en la isla de Bastimentos, Panamá, donde hemos confirmamos su presencia. En Nicaragua, está citada en la vertiente caribeña del país por Campbell & Howell (1965), Villa (1983), Kohler (1998), Vences et al. (1998) y Kohler (1999).

Acuña-Mesén (1993a) señala su distribución para Costa Rica en la vertiente caribeña, alcanzando por el oeste la vertiente oriental de la Cordillera de Guanacaste (río Las Haciendas y río Pizote; noroeste del país), aunque sin alcanzar la Península de Santa Elena ni la de Nicoya. En la vertiente sur del Caribe, se la localiza hasta el río Estrella y el río Telire (cerca de la frontera con Panamá).

En Costa Rica, está presente en las siguientes cuencas fluviales: Blanco, Banano, Chirripó, Colorado, Estrella, Frío, Guacalillo, Haciendas, Jiménez, Matina, Pacuare, Parismina, Pizote, Reventazón, San Carlos, San Juan (frontera con Nicaragua), Sarapiquí, Sixaola (frontera con Panamá), Sucio, Telire, Tortuguero y Tres Amigos.

### ***R. pulcherrima***

*R. pulcherrima manni* se encuentra distribuida en el sur de Nicaragua y norte de Costa Rica, en la vertiente pacífica de ambos países. En Costa Rica se extiende desde la frontera nicaragüense a través de la península de Nicoya y la vertiente del Pacífico hasta la desembocadura del río Grande de Tárcoles, límite meridional de distribución de la especie (ya establecido hace años por Alfaro, 1912). También se la encuentra en el Valle Central, en el extremo norte y oeste

del mismo, en la provincia de Alajuela, donde hemos confirmado su presencia, concretamente en la localidad de Garita de Alajuela. Su distribución hacia el este queda limitada por las cordilleras de Guanacaste y Tilarán.

En Costa Rica está presente en las siguientes cuencas fluviales: Barranca, Bebedero, Cañas, Grande de Tárcoles (constituye el límite sur de distribución general), Guacimal, Jesús María, Lagarto, Liberia, Poás (?), Saballos, Salto, Sapoa (constituye el límite norte de distribución en Costa Rica), Tempisque, Torres (?) y Virilla (?).

### **Análisis comparado de patrones de distribución**

La orografía de Costa Rica divide al país en varias unidades bien definidas y prácticamente aisladas entre sí (ver generalidades Físicas de Costa Rica, en Material y Métodos General). La distribución de las tortugas roja y negra no solapan debido a estas barreras; las cordilleras de Guanacaste, Volcánica Central y de Talamanca dividen Costa Rica en dos grandes vertientes: la Norte-Caribe y la del Pacífico. El aislamiento de la vertiente caribeña costarricense respecto al resto del país se pone de manifiesto también en la distribución de otras especies de tortugas continentales centroamericanas. La subespecificación del complejo *Kinosternon scorpioides* en Costa Rica, por ejemplo, se ha determinado en gran parte debido a la imposibilidad de mezcla de poblaciones de una y otra vertiente (Acuña & Merchán, en prensa). Las tortugas continentales de la vertiente pacífica, al contrario que las anteriores, sí han penetrado con facilidad en las tierras altas del Valle Central.

Si bien la distribución de la *R. funerea* se identifica fielmente con un patrón de distribución caribeño en Nicaragua, Costa Rica y Panamá, llama la atención que *R. pulcherrima* no rebase la desembocadura del río Grande de Tárcoles. Partiendo de la base de que no es posible que sea el propio río como barrera geográfica el que impide la expansión hacia el sur de la especie, ya que

ésta es capaz de nadar, y de hecho el río es relativamente angosto durante la época seca, la limitación parece ligada a los cambios en el clima y en el ecosistema. De hecho, *R. pulcherrima* penetra apenas en la vertiente pacífica de Costa Rica unos cientos de kilómetros, cuando su distribución global abarca varios miles de ellos hacia el norte. Y en Costa Rica se encuentra en lo que son, de hecho, las regiones más cálidas y secas del país, con una vegetación eminentemente herbácea y arbustiva. Sin embargo, hacia el sur del Grande de Tárcoles, el clima se hace paulatinamente más húmedo, y comienzan a aparecer importantes macizos boscosos, hasta llegar a las selvas lluviosas de la Península de Osa o de la vertiente occidental de la cordillera de Talamanca. La mayor uniformidad climática de la vertiente caribeña no limita, por el contrario, la expansión de *R. funerea* hacia el sur, aunque serán necesarios posteriores estudios para precisar exactamente hasta donde llega su distribución en el Caribe panameño.

## Variación geográfica

### *Rhinoclemmys funerea*

Hasta la fecha, no se han descrito subespecies de *R. funerea*. En los ejemplares que hemos examinado en Costa Rica, sólo se han identificado ligeras variaciones en cuanto al número de escudos del espaldar y la coloración plastral. En siete de los individuos examinados se ha constatado la presencia de escudos supernumerarios (dos placas en dos de los ejemplares, y una en los cinco restantes). Los escudos supernumerarios, de menor tamaño que el resto, se han situado en todos los casos en la fila de escudos vertebrales, preferentemente entre el cuarto y el quinto; en una ocasión, apareció una placa suplementaria entre el vertebral V y el suprapigal.

También se han observado ligeras variaciones en la coloración plastral, referidas en el capítulo de Morfología. Sin embargo, el patrón de manchas plastrales se ha mantenido invariable, con tan sólo diferencias en cuanto al tamaño

de la mancha central. Las variaciones en el tamaño de la mancha situada a nivel del puente entre espaldar y plastrón ha variado sólo en algunos individuos juveniles, pero no en adultos. En cuanto a la coloración y las manchas de la garganta, sólo se han apreciado variaciones ontogénicas, debidas principalmente a las coloraciones más vivas de los neonatos y el progresivo oscurecimiento en adultos muy longevos.

### ***Rhinoclemmys pulcherrima***

Se han descrito cuatro subespecies de *R. pulcherrima* (Pritchard, 1979; Ernst, 1981b; Ernst & Barbour, 1989): *R. p. pulcherrima*, *R. p. incisa*, *R. p. rogerbarbouri* y *R. p. manni*.

*R. p. pulcherrima* se encuentra restringida al estado de Guerrero (México). Su espaldar es aplanado, de color marrón, con una mancha roja o anaranjada en el centro de cada uno de sus escudos costales, y dos o tres manchas claras de forma alargada en la cara ventral de cada escudo marginal.

*R. p. incisa* se encuentra distribuida en la vertiente pacífica desde Oaxaca (México) hasta el norte de Nicaragua. Presenta característicos ocelos amarillos y rojos en cada escudo costal, y una única mancha alargada en la cara ventral de cada marginal; a nivel plastral, destaca una gran mancha oscura sobre la coloración marrón de fondo.

*R. p. rogerbarbouri* se distribuye exclusivamente en México, desde el sur de Sonora hasta Colima, en la vertiente pacífica del país. Su caparazón es aplanado, sin manchas costales definidas en el espaldar (a veces sólo una difusa coloración rojiza sobre el color marrón de fondo), y con una mancha alargada clara en la cara ventral de cada marginal. Se observa una gran mancha negra en el centro del plastrón, de coloración general terrosa.

*R. p. manni* es la subespecie más profusamente ornamentada. Se distribuye en el sur de Nicaragua y la mitad septentrional de la vertiente pacífica costarricense (ver detalles en el apartado de Distribución). Presenta un complejo patrón de manchas espaldares y plastrales, así como un complicado dibujo de líneas rojas en la cabeza. El plastrón es amarillo con una gran mancha negra en el centro y líneas más delgadas a nivel de los escudos anales.



**Figura 26. Plastrón de ejemplar juvenil de *R. pulcherrima*. Fotografiado en ZooAve en noviembre de 2000. El patrón de manchas es idéntico al observado en adultos, aunque la coloración es más viva en juveniles.**

En el presente estudio sólo se han examinado ejemplares procedentes de Costa Rica, en los que se han apreciado ligeras variaciones en la coloración y en la forma y disposición de las manchas. Sin embargo, estas diferencias tienen, para los ejemplares costarricenses de la especie, un claro origen ontogénico. Se ha observado que la coloración de *R. p. manni* es más intensa en individuos jóvenes, a pesar de que los colores se mantienen vivos durante toda la vida. La coloración de fondo y las manchas del plastrón son especialmente intensas en neonatos. Asimismo, el patrón de líneas de colores de la cabeza y el cuello se mantiene constante en todas las etapas de la vida del animal, aunque pueden aparecer con mayor intensidad y nitidez en juveniles. Los ocelos de los escudos costales del

espaldas se han presentado en algunas situaciones con los bordes ligeramente difuminados, pero tanto su disposición como su coloración no han variado. Sólo en una ocasión se observaron escudos supernumerarios, concretamente en un individuo juvenil nacido en la Reserva ZooAve. El escudo se encontraba situado entre las placas vertebrales cuarta y quinta.

No se han descrito en la bibliografía variaciones en las poblaciones costarricenses de la subespecie; en los ejemplares de *R. p. manni* examinados en este trabajo en La Garita de Alajuela, la Reserva Biológica Carara y la Estación Experimental de Punta Morales (Puntarenas), no se han observado variaciones que pudieran significar la existencia de nuevas subespecies.

## 7.- Biometría

### Introducción

Los estudios biométricos en tortugas se remontan a la época de Linneo, que describió varias especies en base a las diferencias morfológicas entre las mismas (Acuña, 1993b). En la actualidad, se siguen utilizando para la determinación de diferencias entre poblaciones o de nuevos taxa, los estudios de dimorfismo sexual, los que analizan las variaciones ontogénicas o aquellos encaminados a la determinación de parámetros de crecimiento parcial de las partes de un animal. En el presente estudio, se utilizarán otros métodos para analizar las características de dimorfismo sexual, así como para la estimación de los niveles de crecimiento; por ello, en este capítulo nos centraremos en el estudio del crecimiento parcial en *R. funerea* y *R. pulcherrima*. Del mismo modo, la medición de individuos con este propósito posibilita el establecimiento de los tamaños máximos, mínimos, medios y demás estadística descriptiva para establecer las características de la población costarricense de las especies estudiadas.

Existen trabajos similares en diversas especies de reptiles, aunque generalmente se centran en la relación entre el peso y algunas medidas corporales (Ramo, 1982); la importancia de las relaciones entre peso y longitud de espaldar ya fue referida por Merchán & Martínez (1999) para la elaboración de índices de condición corporal y su empleo en el diagnóstico de enfermedades en reptiles. Monteiro & Soares (1997) trabajaron en la biometría del género *Caiman*, Pleguezuelos (1989) lo hace en la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*), y en trabajos con quelonios, destacan entre otros, Pérez et al. (1979) en *Mauremys leprosa*, Braza et al. (1981) con *Testudo graeca*, Castaño & Lugo (1981) con *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Acuña (1994) con *Kinosternon scorpioides* o Ramo (1982) con *Podocnemis vogli*. Respecto a *R. funerea* y *R. pulcherrima* sólo se ha encontrado la referencia de Acuña (1993b) sobre la

primera de las especies, basado en el peso y en cuatro medidas morfológicas tomadas a 30 individuos.

## Material y Métodos

Se midieron un total de 78 ejemplares de *R. funerea* (19 machos, 29 hembras y 30 juveniles), y 111 de *R. pulcherrima* (28 machos, 72 hembras y 11 juveniles) entre el 21-1-00 y el 2-10-01. Todos los individuos procedían de Costa Rica; la localidad de los ejemplares es sin embargo heterogénea, y en algunos casos tan vaga que sólo es posible encuadrar la muestra geográficamente a nivel de país. Por ello, los resultados del presente estudio biométrico deben considerarse como un estudio de la especie en la localidad “Costa Rica”.

Se han utilizado muchas de las medidas propuestas en estudios similares por Pérez et al. (1979), Braza et al. (1981) y Ramo (1982), además de otras nuevas como las longitudes y anchuras curvas de espaldar (LCE y ACE) y plastrón (LCP y ACP), las anchuras parciales a nivel de los escudos plastrales (AG y AH; AF ya fue considerada por Ramo, 1982), y la distancia interanal (IA). En *R. funerea* se consideraron todas las medidas abajo descritas, mientras que en *R. pulcherrima* no se midieron ni la Distancia Espaldar Plastrón (DEP) ni la Distancia Interanal (IA); en el caso de la primera medida, debido a que el plastrón de la especie presenta cierta movilidad (sobre todo en individuos de pequeño y mediano tamaño) e imposibilita la medición fiable, y en el de la segunda, a que los extremos redondeados de los escudos anales del plastrón en la especie dificultan el establecimiento de puntos concretos de medición, por lo que favorecen un elevado índice de error debido al observador.

La abreviatura, descripción y puntos de referencia de todas las medidas son las siguientes:

-LRE. Longitud recta de espaldar. Longitud recta tomada desde el borde anterior del escudo nocal hasta el borde posterior del escudo supracaudal, a nivel de la línea media longitudinal del espaldar.

-LCE. Longitud curva de espaldar. Longitud curva tomada desde el borde anterior del escudo nocal hasta el borde posterior del escudo supracaudal, a nivel de la línea media longitudinal del espaldar.

-ARE. Anchura recta máxima de espaldar. Anchura recta tomada en el punto de máxima anchura del espaldar.

-ACE. Anchura curva máxima del espaldar. Longitud curva tomada en el punto de máxima anchura del espaldar.

-AR3. Anchura recta en marginal 3. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior del tercer par de escudos marginales.

-AR9. Anchura recta en marginal 9. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior del noveno par de escudos marginales.

-LV1. Longitud vertebral 1. Longitud del escudo vertebral 1, a nivel de la línea media antero-posterior corporal.

-LV2. Longitud vertebral 2. Longitud del escudo vertebral 2, a nivel de la línea media antero-posterior corporal.

-LV3. Longitud vertebral 3. Longitud del escudo vertebral 3, a nivel de la línea media antero-posterior corporal.

-LV4. Longitud vertebral 4. Longitud del escudo vertebral 4, a nivel de la línea media antero-posterior corporal.

-LV5. Longitud vertebral 5. Longitud del escudo vertebral 5, a nivel de la línea media antero-posterior corporal.

-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.

-LCP. Longitud curva de plastrón. Longitud curva tomada desde el borde anterior de la sutura entre escudos gulares y el borde posterior de la sutura entre escudos anales.

-ARP. Anchura recta máxima de plastrón.

-ACP. Anchura curva máxima de plastrón.

-AG. Anchura gular. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos gulares y humerales.

-AH. Anchura humeral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos humerales y pectorales.

-AP. Anchura pectoral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos pectorales y abdominales.

-AAB. Anchura abdominal. Anchura recta a nivel de la sutura entre parejas de escudos abdominales y femorales.

-AF. Anchura femoral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos femorales y anales.

-LSAB. Longitud sutura abdominal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos abdominales.

-LSF. Longitud sutura femoral. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos femorales.

-LSAN. Longitud sutura anal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos anales.

-LCOL. Longitud de la cola.

-DC. Distancia cloacal. Longitud recta de la distancia entre el orificio cloacal y la base de la cola.

-LPI. Longitud del píleo.

-API. Anchura del píleo.

-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).

-AM. Altura máxima.

-IA. Distancia interanal. Distancia entre los extremos posteriores de los escudos anales del plastrón.

-PESO.

Además de las medidas anteriores, todos los ejemplares adultos fueron sexados utilizando para ello su concavidad plastral, la longitud de la cola, el nivel de engrosamiento en su base y la distancia cloacal.

Las medidas menores de 165 mm se tomaron con un calibre micrométrico 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. Las medidas curvas se tomaron con ayuda de una cinta métrica flexible de precisión 1 mm.

#### **Análisis efectuados.**

Para los análisis estadísticos se utilizó el programa Statistica (versión 98) de StatSoft. Se dividieron los datos en tres grupos para cada especie: machos, hembras y juveniles. Los análisis efectuados se realizaron tomando cada uno de estos grupos por separado, salvo el de Componentes Principales, que se efectuó con toda la muestra primero, y separando los grupos después.

Para comprobar el ajuste de cada una de las variables a una distribución normal, se utilizaron aproximaciones visuales (Normal Probability Plot); se ha desechado la utilización de los testes analíticos de ajuste a una distribución normal, principalmente el de Shapiro Wilk, debido al bajo tamaño muestral resultante al analizar los sexos por separado.

Para cada especie y grupo se calcularon los tamaños medios, mínimos, máximos, desviación típica e intervalo de confianza a  $p < 0.05$  de todas las variables. Para el estudio del crecimiento de las diferentes partes del animal a lo largo de su desarrollo 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 los análisis utilizando para ello la longitud recta del espaldar (LRE).

b = parámetro.

a = coeficiente de alometría.

a > 1, alometría positiva. El crecimiento parcial de la parte estudiada es mayor que el crecimiento general del animal a lo largo del desarrollo.

a < 1, alometría negativa. El crecimiento parcial de la parte estudiada es menor que el crecimiento general del animal a lo largo del desarrollo.

a = 1, crecimiento isométrico. 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 correlación lineal, calculando los logaritmos de todas las variables, con la siguiente expresión:

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

En la expresión resultante, el coeficiente de alometría no se ve afectado por las conversiones logarítmicas; en los resultados, se expresará la constante como Log b.

Dado el gran número de variables consideradas en este estudio, se realizó un Análisis de Componentes Principales para agrupar variables en Factores. Para ello se realizaron las matrices de correlación parcial de todas las variables, primero reuniendo todos los sexos y edades, y luego distinguiendo machos, hembras y juveniles.

## Dimensiones de los individuos

Todas las medidas tomadas para ejemplares adultos se ajustaron a una distribución normal según las aproximaciones visuales (Normal Probability Plot).

### *Rhinoclemmys funerea*

Los valores encontrados para cada una de las medidas efectuadas en *R. funerea* se detallan en las tablas 7, 8 y 9. El tamaño medio es mayor en machos (longitud recta media de espaldar de 279.2 mm, frente a los 248.9 mm en hembras), aunque el mayor individuo encontrado ha sido una hembra (longitud recta de espaldar de 330 mm; el mayor macho midió 309 mm). El valor medio para la longitud recta de plastrón es de nuevo mayor en machos (243.2 mm frente a 228.4 mm en hembras), aunque el máximo registrado corresponda a hembras (con 308 mm; el mayor macho midió 276 mm). El peso medio fue mayor en machos (3231.7 g frente a 2851 g en hembras), aunque el máximo se registró entre estas últimas (6700 g; máximo de 4750 g en machos). La longitud de la cola y la distancia precloacal resultaron mayores en todos los casos en machos; la importancia de todas estas medidas en la distinción de sexos se estudiará en el apartado de Dimorfismo sexual. Los juveniles han presentando una longitud recta de espaldar media de 84.3 mm, con un mínimo de 55.8 mm y un máximo de 130.6 mm. Para LRP, la media ha sido de 78.1 mm (mínimo de 51 mm y máximo de 115.7 mm); el peso menor registrado ha sido de 23 g, con un máximo de 400 g y una media de 129.1 g. Los valores de nacimiento en la especie para cada medida, así como su evolución durante las primeras semanas de vida, se detallarán en el apartado de Crecimiento.

**Tabla 7. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en machos de *R. funerea*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	19	279.2	266.1 - 292.2	217.0	309.0	27.0
LCE	19	305.9	292.3 - 319.5	244.0	341.0	28.3
ARE	19	186.3	178.5 - 194.1	150.0	205.0	16.2
ACE	19	251.3	238.8 - 263.8	194.0	283.0	25.9
AR3	19	164.2	157.0 - 171.4	128.9	178.0	14.9
AR9	19	146.1	137.8 - 154.5	112.8	169.4	17.4
LV1	19	52.6	49.6 - 55.6	41.9	61.8	6.2
LV2	19	55.3	52.5 - 58.1	40.9	64.4	5.8
LV3	19	54.2	51.5 - 57.0	38.7	64.5	5.7
LV4	19	53.3	49.9 - 56.8	40.0	66.4	7.2
LV5	19	61.3	56.9 - 65.7	42.8	74.4	9.1
LRP	19	243.2	233.3 - 253.1	200.0	276.0	20.5
LCP	19	247.5	237.4 - 257.6	202.0	280.0	21.0
ARP	19	146.6	141.3 - 151.8	124.0	166.0	10.9
ACP	19	152.3	145.7 - 158.8	124.0	180.0	13.6
AG	19	57.3	54.4 - 60.3	43.2	66.1	6.1
AH	19	108.2	103.7 - 112.7	87.2	121.8	9.4
AP	17	144.0	138.2 - 149.9	121.5	158.0	11.3
AAB	19	127.6	123.0 - 132.3	101.8	137.4	9.6
AF	19	84.1	80.0 - 88.2	67.1	92.0	8.5
LSAB	19	62.2	58.9 - 65.6	48.2	73.5	7.0
LSF	19	43.2	41.2 - 45.2	33.0	49.3	4.1
LSAN	19	33.7	31.7 - 35.7	27.5	40.0	4.2
LCOL	19	73.0	66.9 - 79.2	57.6	104.5	12.7
DC	19	43.3	38.5 - 48.1	28.0	60.8	10.0
LPI	19	54.0	51.7 - 56.3	46.0	62.8	4.8
API	19	37.8	35.9 - 39.7	31.0	46.0	3.9
DEP	19	44.1	40.7 - 47.6	28.5	52.6	7.1
AM	19	104.7	100.3 - 109.1	82.0	119.0	9.1
P	18	3231.7	2856.4 - 3606.9	1570.0	4750.0	754.5
IA	19	39.2	36.5 - 42.0	27.0	48.1	5.7

**Tabla 8. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en hembras de *R. funerea*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	29	248.9	228.4 - 269.4	154.0	330.0	53.9
LCE	29	265.1	243.9 - 286.2	166.0	356.0	55.6
ARE	29	175.2	162.7 - 187.7	120.4	235.0	32.8
ACE	29	229.2	210.3 - 248.1	146.0	328.0	49.7
AR3	29	151.3	139.4 - 163.2	98.7	208.0	31.2
AR9	29	128.7	119.0 - 138.3	83.3	162.3	25.3
LV1	29	45.8	41.7 - 49.9	26.7	66.4	10.8
LV2	29	50.4	46.2 - 54.7	28.2	68.6	11.2
LV3	29	49.1	44.8 - 53.4	25.8	71.6	11.3
LV4	29	48.6	44.6 - 52.5	31.4	65.0	10.4
LV5	29	45.3	41.7 - 48.9	27.6	60.0	9.5
LRP	29	228.4	210.2 - 246.5	140.3	308.0	47.8
LCP	29	232.4	214.2 - 250.7	144.0	320.0	48.0
ARP	29	145.8	136.8 - 154.7	106.2	198.0	23.6
ACP	29	149.3	140.4 - 158.2	108.0	202.0	23.4
AG	29	51.2	47.9 - 54.5	33.0	66.8	8.7
AH	29	102.0	94.6 - 109.3	63.2	146.8	19.3
AP	28	140.5	131.9 - 149.0	102.0	174.0	21.9
AAB	29	119.7	110.8 - 128.7	76.1	157.0	23.5
AF	29	76.9	71.1 - 82.6	49.3	102.2	15.1
LSAB	29	59.2	53.9 - 64.6	30.2	83.8	14.1
LSF	29	40.8	36.9 - 44.6	19.4	53.9	10.1
LSAN	29	29.5	27.0 - 32.0	17.4	40.0	6.6
LCOL	29	43.4	38.9 - 47.9	22.6	61.2	11.8
DC	29	20.4	17.4 - 23.5	7.1	35.4	8.0
LPI	29	48.0	44.1 - 51.9	27.3	64.0	10.1
API	29	34.4	31.8 - 37.0	20.2	46.0	6.8
DEP	29	40.6	35.9 - 45.3	18.0	60.9	12.3
AM	28	98.3	89.7 - 107.0	61.2	150.0	22.3
P	26	2851.9	2237.4 - 3466.4	600.0	6700.0	1521.4
IA	29	35.1	31.4 - 38.8	18.5	54.8	9.7

**Tabla 9. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en juveniles de *R. funerea*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	30	84.3	76.0 - 92.6	55.8	130.6	22.3
LCE	24	93.4	83.6 - 103.2	63.0	142.0	23.2
ARE	30	71.6	64.8 - 78.4	48.2	106.2	18.1
ACE	24	86.0	76.7 - 95.4	55.0	130.0	22.1
AR3	30	59.3	54.2 - 64.5	39.9	89.4	13.8
AR9	29	51.4	46.3 - 56.5	35.4	78.0	13.3
LV1	30	17.2	15.6 - 18.7	12.4	28.8	4.1
LV2	30	15.7	13.8 - 17.6	9.0	26.7	5.1
LV3	30	15.3	13.4 - 17.2	8.6	25.9	5.1
LV4	25	15.7	13.7 - 17.8	8.5	27.2	5.0
LV5	24	15.1	12.9 - 17.2	8.4	25.5	5.1
LRP	30	78.1	70.2 - 86.0	51.0	115.7	21.1
LCP	24	84.8	75.8 - 93.7	55.0	120.0	21.1
ARP	30	61.2	55.1 - 67.2	37.0	93.3	16.2
ACP	24	68.3	61.9 - 74.7	48.0	96.0	15.1
AG	30	21.6	19.7 - 23.4	15.1	33.1	5.0
AH	30	38.7	34.8 - 42.5	25.4	62.3	10.3
AP	30	59.5	53.8 - 65.2	36.2	90.0	15.3
AAB	30	43.4	38.8 - 47.9	27.9	67.4	12.2
AF	30	25.6	22.8 - 28.3	17.0	40.7	7.4
LSAB	30	17.4	15.3 - 19.5	8.0	28.3	5.7
LSF	30	13.4	12.0 - 14.8	7.5	22.6	3.8
LSAN	30	11.7	10.7 - 12.7	8.2	17.3	2.7
LCOL	30	14.7	13.2 - 16.2	9.1	25.3	3.9
DC	30	6.2	5.4 - 7.0	2.9	11.6	2.1
LPI	29	19.5	17.9 - 21.1	13.2	27.3	4.2
API	30	14.7	13.6 - 15.7	10.0	19.9	2.8
DEP	27	14.5	13.2 - 15.9	9.1	22.0	3.5
AM	30	33.9	30.1 - 37.8	20.2	54.1	10.2
P	30	129.1	89.4 - 168.8	23.0	400.0	106.4
IA	30	9.1	8.1 - 10.0	5.0	15.0	2.6

***Rhinoclemmys pulcherrima***

Los valores encontrados para cada una de las medidas efectuadas en *R. pulcherrima* se detallan en las tablas 10, 11 y 12. Cabe destacar el mayor tamaño medio de las hembras (longitud recta media de espaldar de 167.1 mm, frente a los 139.2 mm en machos); el valor máximo para la misma variable es de 207 mm en hembras y de 166 mm en machos. Los valores medio y máximo para la longitud recta de plastrón son de nuevo mayor en hembras, con 160.9 mm y 198.0 mm respectivamente (126.4 mm y 151.5 mm en machos). El peso máximo encontrado en toda la muestra corresponde a una hembra de 1525 g (media de 944.6 g); el mayor macho pesó 800 g, con un valor medio para ese sexo de 494.3 g. A pesar del mayor tamaño de las hembras, los valores para las medidas Longitud de la Cola y Distancia Precloacal han resultado más elevados en machos; al igual que en *R. funerea*, la importancia de ambas medidas en la distinción de sexos se estudiará en el apartado de Dimorfismo Sexual.

Los juveniles han mostrado un valor medio para LRE de 78.5 mm (máximo de 97.4 mm y mínimo de 42.7 mm). La longitud del plastrón ha sido de 72.9 mm de media (máximo 94.3 mm; mínimo de 39.1 mm), y el peso de 95.6 g (máximo de 185 g y mínimo de 15 g.). Los valores de nacimiento en la especie para cada medida, así como su evolución durante las primeras semanas de vida, se detallarán en el apartado de Crecimiento.

**Tabla 10. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en machos de *R. pulcherrima*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	28	139.2	134.1 - 144.2	109.9	166.0	13.1
LCE	28	160.5	154.7 - 166.2	132.0	188.0	14.8
ARE	28	108.3	105.2 - 111.4	92.8	123.7	7.9
ACE	28	144.6	139.9 - 149.4	119.0	166.0	12.2
AR3	28	87.8	85.3 - 90.3	72.7	101.0	6.5
AR9	28	87.3	84.4 - 90.2	73.1	101.5	7.4
LV1	27	26.2	25.0 - 27.4	21.1	33.2	3.1
LV2	27	27.7	26.7 - 28.8	22.8	35.0	2.7
LV3	28	28.5	27.3 - 29.7	22.9	36.0	3.1
LV4	28	29.1	27.7 - 30.5	22.1	36.7	3.6
LV5	28	26.6	25.4 - 27.8	21.1	32.8	3.1
LRP	28	126.4	122.1 - 130.7	101.4	151.5	11.1
LCP	28	130.5	125.5 - 135.5	104.0	164.0	12.9
ARP	28	88.5	85.8 - 91.3	75.9	102.4	7.2
ACP	28	91.7	87.9 - 95.5	76.0	126.0	9.7
AG	28	29.0	28.0 - 30.0	25.4	35.2	2.5
AH	28	62.7	60.9 - 64.5	53.3	72.0	4.6
AP	28	86.5	83.9 - 89.1	74.2	101.0	6.7
AAB	28	74.2	71.3 - 77.1	59.0	88.3	7.5
AF	28	48.6	46.4 - 50.9	34.3	59.1	5.9
LSAB	28	26.4	25.2 - 27.5	20.2	32.7	3.0
LSF	28	20.6	19.5 - 21.8	14.6	28.5	3.0
LSAN	28	18.1	17.1 - 19.2	13.4	23.1	2.7
LCOL	28	36.2	34.1 - 38.3	22.6	47.3	5.4
DC	28	18.5	16.5 - 20.4	10.0	29.1	5.0
LPI	28	29.9	28.3 - 31.4	22.9	36.4	4.0
API	28	21.7	20.4 - 23.0	15.4	30.0	3.3
AM	28	61.0	59.0 - 63.0	50.3	72.1	5.1
P	28	494.3	441.7 - 546.8	250.0	800.0	135.4

**Tabla 11. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en hembras de *R. pulcherrima*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	72	167.1	163.3 - 170.8	101.9	207.0	16.1
LCE	72	192.7	188.5 - 196.9	116.0	228.0	18.0
ARE	72	128.0	125.2 - 130.7	89.4	154.0	11.8
ACE	72	181.5	177.4 - 185.7	111.0	222.0	17.7
AR3	72	105.9	103.6 - 108.1	74.2	123.0	9.6
AR9	71	99.6	97.2 - 102.1	63.0	129.2	10.4
LV1	72	30.7	29.8 - 31.5	22.6	41.3	3.7
LV2	72	36.8	35.7 - 37.9	22.0	46.0	4.7
LV3	72	36.5	35.5 - 37.4	22.0	44.2	4.2
LV4	71	36.3	35.2 - 37.5	18.0	46.5	4.9
LV5	72	29.4	28.5 - 30.3	19.8	39.1	3.8
LRP	72	160.9	157.1 - 164.8	98.0	198.0	16.4
LCP	72	165.2	161.3 - 169.1	100.0	200.0	16.8
ARP	71	107.8	105.5 - 110.1	76.1	126.2	9.8
ACP	72	112.1	109.7 - 114.6	78.0	136.0	10.4
AG	72	32.0	31.4 - 32.7	24.2	39.5	2.6
AH	72	77.5	75.9 - 79.1	52.0	92.0	6.9
AP	70	105.1	102.9 - 107.2	75.5	123.1	9.1
AAB	72	94.0	91.8 - 96.2	60.9	114.9	9.4
AF	72	58.6	57.1 - 60.2	34.8	70.9	6.4
LSAB	72	35.4	34.2 - 36.7	21.5	51.0	5.3
LSF	72	24.9	24.0 - 25.7	17.0	34.8	3.6
LSAN	72	24.1	23.2 - 24.9	14.1	34.0	3.6
LCOL	72	31.5	30.4 - 32.6	16.8	41.0	4.6
DC	72	12.4	11.8 - 12.9	7.2	19.5	2.4
LPI	71	33.2	32.3 - 34.1	22.3	42.0	3.7
API	72	24.4	23.7 - 25.0	17.9	30.4	2.8
AM	72	78.3	76.3 - 80.2	53.0	96.0	8.4
P	68	944.6	888.1 - 1001.1	230.0	1525.0	233.3

**Tabla 12. Valores medios, intervalo de confianza ( $p < 0.05$ ), mínimos, máximos y desviación estándar (D. E.) de las medidas consideradas en juveniles de *R. pulcherrima*. Todas las medidas en mm, peso en g.**

	N	Media	Rango ( $p = 0.05$ )	Mínimo	Máximo	D. E.
LRE	11	78.5	67.1 - 89.9	42.7	97.4	17.0
LCE	7	99.1	83.8 - 114.5	72.0	116.0	16.6
ARE	11	68.2	59.1 - 77.4	38.8	83.3	13.7
ACE	7	92.4	77.7 - 107.1	64.0	110.0	15.9
AR3	11	54.2	46.8 - 61.5	32.2	66.7	11.0
AR9	11	50.6	43.3 - 58.0	27.0	63.0	11.0
1LV1	11	15.4	13.0 - 17.8	9.0	21.7	3.6
LV2	11	14.9	12.0 - 17.8	7.3	21.0	4.3
LV3	11	15.4	12.5 - 18.3	7.2	21.2	4.3
LV4	11	16.1	13.2 - 18.9	7.6	20.7	4.3
LV5	11	13.7	11.2 - 16.1	6.6	18.6	3.7
LRP	11	72.0	60.6 - 83.3	39.1	94.3	16.9
LCP	7	81.1	69.7 - 92.6	59.0	95.0	12.4
ARP	11	55.8	48.1 - 63.6	32.3	68.3	11.5
ACP	7	63.6	56.2 - 70.9	49.0	71.0	8.0
AG	11	17.6	15.5 - 19.7	11.8	20.9	3.1
AH	11	36.9	31.6 - 42.2	22.7	46.2	7.9
AP	11	54.4	46.9 - 61.9	31.4	67.3	11.2
AAB	11	42.3	36.0 - 48.6	24.8	53.3	9.4
AF	11	23.8	19.6 - 28.1	13.3	34.2	6.4
LSAB	11	14.4	11.8 - 17.0	7.3	21.3	3.9
LSF	11	11.2	9.0 - 13.5	6.2	16.1	3.4
LSAN	11	11.0	9.6 - 12.4	6.7	14.2	2.1
LCOL	11	13.6	10.7 - 16.4	8.8	22.2	4.2
DC	11	4.9	3.8 - 6.1	2.9	8.0	1.7
LPI	10	16.3	13.7 - 18.9	10.7	23.4	3.7
API	11	12.3	10.9 - 13.7	10.0	15.5	2.1
AM	11	33.7	27.1 - 40.4	17.7	48.0	9.9
P	11	95.6	57.1 - 134.2	15.0	185.0	57.4

## Crecimiento parcial y alometría

### *Rhinoclemmys funerea*

Los resultados del análisis de correlación entre los logaritmos de las medidas y los logaritmos de la longitud recta de espaldar en *R. funerea* se exponen en las tablas 13, 14 y 15. Todos los coeficientes de correlación ( $r$ ) son significativos ( $p < 0.05$ ). La mayor parte de los coeficientes de alometría han resultado negativos ( $a < 1$ ). En machos, se han observado coeficientes mayores de 1 en las medidas LV4 ( $a = 1.065$ ), LV5 (1.254), LCOL (1.058), DC (1.645), DEP (1.543), P (2.109) e IA (1.096). En hembras, los resultados se asemejan bastante a los obtenidos en machos, siendo mayores que la unidad los coeficientes de alometría de las siguientes variables: LV1 (1.055), LV3 (1.029), LSAB (1.015), LSF (1.149), LCOL (1.030), DC (1.175), DEP (1.275), P (2.890) e IA (1.187). Todas coinciden, salvo las suturas abdominales y femorales, y el diferente crecimiento relativo de los escudos vertebrales en ambos sexos. En juveniles, destaca el coeficiente del peso (3.262), el mayor de toda la muestra, lo cual indica el rápido incremento de peso que experimenta la especie durante sus primeras etapas de vida; el peso siempre registra el mayor crecimiento parcial, y en nuestro trabajo esto ocurre a todas las edades e independientemente del sexo (Ramo, 1982, sobre el galápagos llanero *Podocnemis vogli*, obtiene similares resultados con esta variable). También es significativo que variables que muestran coeficientes positivos en adultos, como LCOL y DC, sean negativos en juveniles. Este proceso de diferenciación en el crecimiento parcial de determinadas partes del cuerpo tiene relación con los procesos de aparición de caracteres sexuales. En las figuras 27 a 56 se presenta la relación entre cada medida y LRE; en todas ellas, los rombos corresponden a los machos, los cuadrados a las hembras y los triángulos a los juveniles.

**Tabla 13. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en machos de *R. funerea*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.**

	N	Log b	a	r
Log LRE	19	0	1	1
Log LCE	19	0.225	0.924	0.979
Log ARE	19	0.200	0.846	0.952
Log ACE	19	0.115	0.934	0.890
Log AR3	19	-0.017	0.913	0.974
Log AR9	19	-0.279	0.999	0.836
Log LV1	19	-0.598	0.948	0.817
Log LV2	19	-0.616	0.964	0.887
Log LV3	19	-0.609	0.958	0.880
Log LV4	19	-0.880	1.065	0.799
Log LV5	19	-1.283	1.254	0.824
Log LRP	19	0.424	0.802	0.951
Log LCP	19	0.408	0.812	0.955
Log ARP	19	0.607	0.638	0.867
Log ACP	19	0.266	0.783	0.892
Log AG	19	-0.322	0.850	0.787
Log AH	19	0.051	0.811	0.928
Log AP	17	0.442	0.702	0.910
Log AAB	19	0.451	0.677	0.883
Log AF	19	-0.441	0.967	0.944
Log LSAB	19	-0.554	0.960	0.862
Log LSF	19	-0.287	0.786	0.809
Log LSAN	19	-0.111	0.669	0.539
Log LCOL	19	-0.728	1.058	0.651
Log DC	19	-2.395	1.645	0.730
Log LPI	19	0.287	0.591	0.686
Log API	19	-0.176	0.717	0.705
Log DEP	19	-2.133	1.543	0.906
Log AM	19	0.075	0.795	0.901
Log P	18	-1.655	2.109	0.840
Log IA	19	-1.088	1.096	0.726

**Tabla 14. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en hembras de *R. funerea*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.**

	N	Log b	a	r
Log LRE	29	0	1	1
Log LCE	29	0.134	0.956	0.996
Log ARE	29	0.331	0.799	0.976
Log ACE	29	0.070	0.956	0.982
Log AR3	29	0.052	0.888	0.973
Log AR9	29	0.087	0.845	0.957
Log LV1	29	-0.868	1.055	0.978
Log LV2	29	-0.642	0.978	0.959
Log LV3	29	-0.774	1.029	0.972
Log LV4	29	-0.476	0.902	0.959
Log LV5	29	-0.365	0.843	0.909
Log LRP	29	0.079	0.951	0.991
Log LCP	29	0.131	0.933	0.991
Log ARP	29	0.582	0.661	0.956
Log ACP	29	0.662	0.632	0.942
Log AG	29	-0.016	0.721	0.940
Log AH	29	0.057	0.815	0.965
Log AP	28	0.538	0.674	0.970
Log AAB	29	-0.032	0.881	0.988
Log AF	29	-0.233	0.885	0.986
Log LSAB	29	-0.662	1.015	0.922
Log LSF	29	-1.145	1.149	0.954
Log LSAN	29	-0.806	0.950	0.925
Log LCOL	29	-0.837	1.030	0.840
Log DC	29	-1.527	1.175	0.680
Log LPI	29	-0.558	0.934	0.957
Log API	29	-0.520	0.859	0.960
Log DEP	29	-1.454	1.275	0.909
Log AM	28	-0.357	0.982	0.977
Log P	26	-3.537	2.890	0.986
Log IA	29	-1.304	1.187	0.942

**Tabla 15. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en juveniles de *R. funerea*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.**

	N	Log b	a	r
Log LRE	30	0	1	1
Log LCE	24	0.007	1.005	0.997
Log ARE	30	0.015	0.956	0.996
Log ACE	24	-0.086	1.034	0.986
Log AR3	30	0.101	0.869	0.991
Log AR9	29	-0.207	0.993	0.983
Log LV1	30	-0.326	0.811	0.939
Log LV2	30	-1.144	1.213	0.972
Log LV3	30	-1.282	1.278	0.986
Log LV4	25	-1.029	1.150	0.960
Log LV5	24	-1.124	1.191	0.910
Log LRP	30	-0.094	1.031	0.994
Log LCP	24	-0.088	1.033	0.996
Log ARP	30	-0.153	1.007	0.993
Log ACP	24	0.096	0.891	0.986
Log AG	30	-0.291	0.844	0.977
Log AH	30	-0.254	0.956	0.963
Log AP	30	-0.101	0.974	0.989
Log AAB	30	-0.403	1.059	0.990
Log AF	30	-0.679	1.083	0.991
Log LSAB	30	-1.124	1.225	0.948
Log LSF	30	-0.740	0.968	0.893
Log LSAN	30	-0.556	0.844	0.957
Log LCOL	30	-0.329	0.775	0.773
Log DC	30	-1.045	0.948	0.756
Log LPI	29	-0.080	0.711	0.856
Log API	30	-0.130	0.675	0.911
Log DEP	27	-0.463	0.839	0.903
Log AM	30	-0.632	1.122	0.981
Log P	30	-4.272	3.262	0.993
Log IA	30	-0.918	0.972	0.859

***Rhinoclemmys pulcherrima***

Al igual que en *R. funerea*, casi todas medidas han presentado coeficientes de alometría negativos; se aprecian, sin embargo, interesantes divergencias en el comportamiento de algunas variables según sexos.

En machos, las medidas con  $a > 1$  han sido las siguientes: AF (1.120), LSAN (1.006), LCOL (1.124), DC (1.571), LPI (1.035), API (1.129) y P (2.924). De todas ellas, son prácticamente isométricas ( $a = 1$ ) LSAN y LPI. El mayor valor encontrado corresponde de nuevo al peso, y son notables los coeficientes positivos para las medidas de la cola LCOL y, sobre todo, DC, muy diferentes a los encontrados en hembras. En éstas, los valores alométricos positivos corresponden a medidas de escudos vertebrales LV2 (1.039), LV3 (1.032) y LV4 (1.002), y a AF (1.006), LSAB (1.087) y P (2.695). Todos ellos son prácticamente isométricos, salvo el peso, con fuerte crecimiento parcial frente a la longitud recta de espaldar. Los valores encontrados para LCOL y DC en hembras son negativos (LCOL = 0.898; DC = 0.662), con el interés en la diferenciación sexual que esto representa. La implicación de las medidas en la diferenciación de sexos se detallará en Dimorfismo sexual. Los juveniles recogen al igual que en *R. funerea* el mayor valor de todos los coeficientes de alometría, correspondiente al peso (3.078); es significativo el bajo valor de “a” que presenta la anchura del píleo (API), con 0.476, lo cual indica que la cabeza se hace considerablemente más delgada durante el crecimiento; de nuevo, el desarrollo durante las primeras semanas de vida se tratará en profundidad en el apartado de Crecimiento. La relación entre LRE y cada una de las medidas se expone en las figuras 57 a 84.

**Tabla 16. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en machos de *R. pulcherrima*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación. (\*):  $p = 0.078$ .**

	N	Log b	a	r
LRE	28	0	1.000	1.000
LCE	28	0.243	0.916	0.936
ARE	28	0.492	0.720	0.936
ACE	28	0.396	0.823	0.916
AR3	28	-0.473	0.686	0.884
AR9	28	0.362	0.737	0.818
LV1	27	-0.494	0.892	0.755
LV2	27	-0.340	0.832	0.837
LV3	28	-0.362	0.847	0.758
LV4	28	0.510	0.444	0.340*
LV5	28	-0.323	0.815	0.664
LRP	28	0.270	0.854	0.928
LCP	28	0.132	0.925	0.906
ARP	28	0.333	0.753	0.884
ACP	28	0.023	0.905	0.860
AG	28	0.451	0.471	0.537
AH	28	0.351	0.675	0.873
AP	28	0.435	0.701	0.863
AAB	28	-0.231	0.980	0.910
AF	28	-0.714	1.120	0.852
LSAB	28	0.367	0.491	0.410
LSF	28	-0.711	0.944	0.621
LSAN	28	-0.901	1.006	0.629
LCOL	28	-0.852	1.124	0.687
DC	28	-2.115	1.571	0.538
LPI	28	-0.744	1.035	0.731
API	28	-1.087	1.129	0.706
AM	28	0.311	0.688	0.778
P	28	-3.585	2.924	0.960

**Tabla 17. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en hembras de *R. pulcherrima*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.**

	N	Log b	A	R
LRE	72	0	1	1
LCE	72	-0.238	0.921	0.934
ARE	72	0.384	0.775	0.849
ACE	72	0.150	0.949	0.924
AR3	72	0.328	0.763	0.842
AR9	71	0.062	0.871	0.848
LV1	72	0.235	0.563	0.504
LV2	72	-0.745	1.039	0.796
LV3	72	-0.733	1.032	0.860
LV4	71	-0.671	1.002	0.707
LV5	72	-0.215	0.756	0.597
LRP	72	0.021	0.983	0.934
LCP	72	0.032	0.983	0.928
ARP	71	0.307	0.776	0.868
ACP	72	0.326	0.775	0.843
AG	72	0.328	0.530	0.666
AH	72	0.093	0.808	0.901
AP	70	0.387	0.735	0.873
AAB	72	-0.015	0.894	0.883
AF	72	-0.469	1.006	0.881
LSAB	72	-0.869	1.087	0.741
LSF	72	-0.206	0.719	0.524
LSAN	72	-0.543	0.865	0.603
LCOL	72	-0.502	0.898	0.600
DC	72	-0.387	0.662	0.363
LPI	71	-0.038	0.701	0.648
API	72	-0.120	0.678	0.614
AM	72	0.070	0.820	0.763
P	68	-3.031	2.695	0.925

**Tabla 18. Análisis de regresión de los logaritmos de las diferentes medidas respecto al logaritmo de la longitud recta de espaldar (LRE) en juveniles de *R. pulcherrima*. Log b: parámetro, a: coeficiente de alometría, r: coeficiente de correlación.**

	N	Log b	a	R
LRE	11	0	1	1
LCE	7	-0.331	1.199	0.901
ARE	11	0.093	0.919	0.996
ACE	7	-0.735	1.391	0.994
AR3	11	0.029	0.900	0.993
AR9	11	-0.197	1.003	0.984
LV1	11	-0.588	0.936	0.939
LV2	11	-1.193	1.246	0.967
LV3	11	-1.239	1.279	0.986
LV4	11	-1.097	1.213	0.975
LV5	11	-1.175	1.218	0.978
LRP	11	-0.138	1.053	0.995
LCP	7	-0.454	1.218	0.992
ARP	11	-0.018	0.932	0.995
ACP	7	-0.116	0.989	0.992
AG	11	-0.126	0.724	0.940
AH	11	-0.147	0.905	0.974
AP	11	-0.029	0.932	0.996
AAB	11	-0.220	0.974	0.984
AF	11	-0.981	1.179	0.965
LSAB	11	-0.985	1.129	0.953
LSF	11	-1.225	1.197	0.937
LSAN	11	-0.492	0.810	0.955
LCOL	11	-0.667	0.946	0.775
DC	11	-0.947	0.860	0.639
LPI	10	-0.174	0.728	0.825
API	11	0.189	0.476	0.702
AM	11	-0.815	1.234	0.964
P	11	-3.912	3.078	0.988

## Análisis de Componentes Principales

### *Rhinoclemmys funerea*

Se realizó la matriz de correlaciones parciales de los logaritmos de todas las variables estudiadas en *R. funerea*; todas las correlaciones resultaron estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) considerando la muestra completa (sin dividir machos, hembras y juveniles). En el análisis de componentes principales se extrajo un solo factor, que con un autovalor de 30.30 aglutinaba el 97.75 % de la varianza muestral; el segundo factor, con un autovalor de 0.27, sólo representa el 0.88 % de la variabilidad muestral (tabla 19). Todas las variables presentaron factores de carga superiores a 0.9 en el Factor 1.

**Tabla 19. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre todos los individuos de *R. funerea*, sin distinguir sexos ni edades. N = 78.**

Factor	Autovalor	% Varianza	Autovalor acumulado	%Varianza acumulada
1	30.301	97.746	30.301	97.746
2	0.272	0.879	30.574	98.625
3	0.090	0.290	30.664	98.915
4	0.054	0.173	30.717	99.088
5	0.041	0.132	30.758	99.220

Para el análisis de componentes principales de machos, hembras y juveniles por separado, se realizaron las correspondientes matrices de correlación. En hembras y juveniles todas las variables se encontraron estadísticamente correlacionadas entre sí, pero en los machos, tanto LSAN como LCOL no se correlacionaron significativamente con todas las demás variables, faltando al presupuesto de linealidad para posibilitar la realización del análisis factorial; por ello, en el análisis de machos estas dos variables fueron excluidas.

En machos se obtuvieron dos factores con autovalor mayor de 1; el Factor 1 (autovalor 23.31) absorbía el 80.4 % de la varianza muestral, mientras que el Factor 2 (autovalor 1.45) absorbía el 5.0 % de la varianza. Todas las variables presentaron factores de carga superiores a 0.7 en el Factor 1; ninguna presentó un factor de carga significativo (0.7) en el Factor 2.

En hembras sólo se extrajo un Factor con autovalor mayor de 1, que absorbía el 90.9 % de la varianza. Todas las variables presentan factores de carga significativos en el Factor 1, salvo DC, que presenta 0.725 en el Factor 2. El crecimiento diferente de DC en hembras, indicado por su situación en el Factor 2, es en cualquier caso muy leve, por lo que es difícil señalar diferencias ontogénicas o sexuales en base al mismo.

En juveniles, sólo se extrajo un Factor, con autovalor de 28.14 y porcentaje de varianza de 90.77 %. Todas las variables presentaron factores de carga superiores a 0.7 en el Factor 1, y ninguna en el Factor 2.

Los autovalores y porcentajes de varianza absorbida por los cinco primeros factores se presentan en las tablas 20, 21 y 22.

**Tabla 20. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre machos de *R. funerea*. N = 19.**

Factor	Autovalor	% Varianza	Autovalor acumulado	%Varianza acumulada
1	23.314	80.395	23.314	80.395
2	1.453	5.010	24.767	85.404
3	0.881	3.039	25.649	88.443
4	0.832	2.869	26.480	91.312
5	0.531	1.832	27.012	93.143

**Tabla 21. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre hembras de *R. funerea*. N = 29.**

Factor	Autovalor	% Varianza	Autovalor acumulado	%Varianza acumulada
1	28.188	90.928	28.188	90.928
2	0.901	2.905	29.088	93.833
3	0.446	1.439	29.534	95.271
4	0.275	0.886	29.809	96.158
5	0.241	0.776	30.049	96.934

**Tabla 22. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre juveniles de *R. funerea*. N = 30.**

	Autovalor	% Varianza	Autovalor acumulado	%Varianza acumulada
1	28.138	90.769	28.138	90.769
2	0.852	2.748	28.990	93.517
3	0.566	1.826	29.557	95.344
4	0.329	1.061	29.886	96.405
5	0.317	1.023	30.203	97.428

### *Rhinoclemmys pulcherrima*

Se realizó la matriz de correlaciones parciales de los logaritmos de todas las variables estudiadas en *R. funerea*; todas las correlaciones resultaron estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) considerando la muestra completa (sin dividir machos, hembras y juveniles). En el análisis de componentes principales se extrajeron dos factores con autovalores mayores a la unidad: el primero con un autovalor de 24.969 y una varianza porcentual del 86.1 %, y el segundo con autovalor de 1.398 y varianza de 4.820 %. Entre ambos, absorben más del 90 % de la variabilidad muestral (tabla 23).

Todas las variables se agruparon en el primer Factor, con factores de carga superiores a 0.7 en todos los casos, salvo la Distancia Precloacal (DC), que presentó un valor de 0.84 en el segundo factor; del mismo modo, y a pesar de encontrarse en el primer factor, la longitud de la cola (LCOL) presentó un factor de carga de 0.65 en el segundo factor. Los elevados factores de carga de las dos medidas de la cola en la segunda componente indican importantes diferencias en el comportamiento de estas variables respecto al resto (agrupadas en la primera componente). Estudios similares en otras especies, tales como *Trachemys scripta emolli* (Merchán, en prensa) y *Emys orbicularis* (Llorente, en prep.), coinciden fielmente con nuestros resultados, y apuntan al carácter sexualmente dimórfico de la cola.

El análisis de Componentes Principales distinguiendo los grupos de machos, hembras y juveniles no fue posible, debido a que al separar en grupos la muestra, muchas variables no se encontraban correlacionadas con todas las demás.

**Tabla 23. Autovalores, varianza (%), autovalores acumulados y varianzas acumuladas (%) en los cinco primeros factores extraídos en el Análisis de Componentes Principales sobre todos los individuos de *R. pulcherrima*, sin distinguir sexos ni edades. N = 111.**

Factor	Autovalor	% Varianza	Autovalor acumulado	%Varianza acumulada
1	24.969	86.100	24.969	86.100
2	1.398	4.820	26.367	90.920
3	0.406	1.399	26.772	92.319
4	0.334	1.151	27.106	93.470
5	0.286	0.985	27.392	94.455

Sólo los datos presentados por Acuña (1993b) para *R. funerea* posibilitan un análisis comparado con nuestro estudio. Los datos de *R. funerea* del anterior autor coinciden bastante fielmente con los encontrados en el presente trabajo. Dado que el tamaño mínimo de los individuos medidos por Acuña era de LRE = 127.0 mm, y que nuestros juveniles presentan un tamaño máximo de 130.6 mm,

consideramos que toda la muestra del citado autor era adulta. En base a esto, los resultados medios de Acuña (1993b) para LRE son de 270.6 mm, 249.2 mm para ARE, 94.8 mm para AM y 2989.36 g para el peso (prácticamente idénticos a los valores medios correspondientes al total de nuestros adultos).

La relación alométrica encontrada en *R. funerea* por Acuña (1993b) no es comparable con nuestros resultados, ya que se ajustan los datos a una recta de regresión lineal, y no se sigue la fórmula de crecimiento parcial de Huxley (1972). No hemos encontrado datos sobre este aspecto referidos a *R. pulcherrima*.

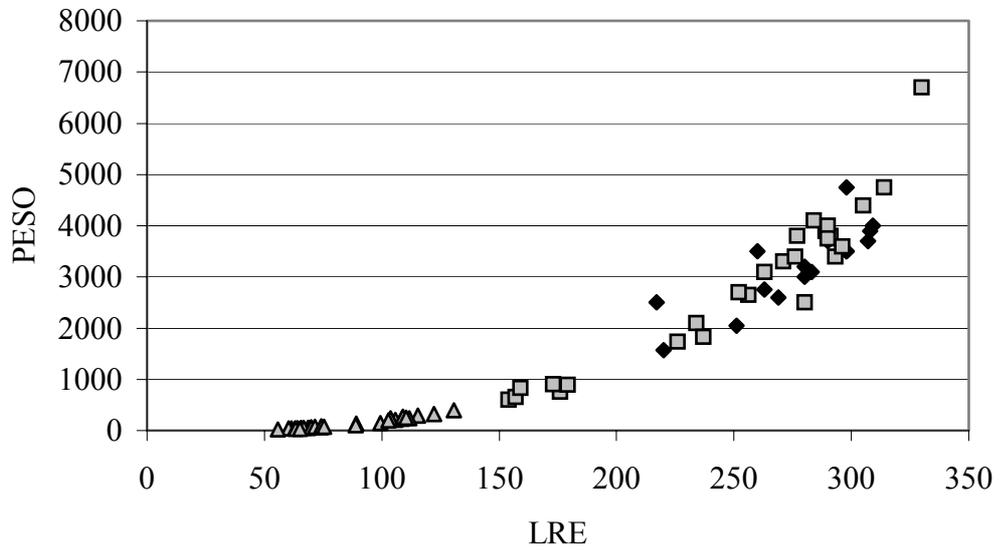


Figura 27. Relación entre el PESO y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Triángulos: juveniles. Cuadrados: hembras. Rombos: machos.

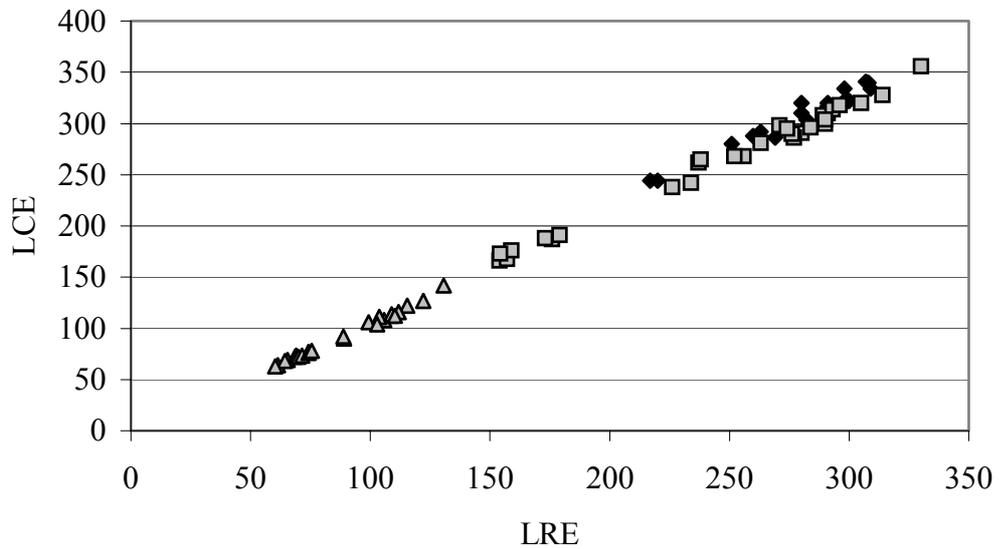


Figura 28. Relación entre la longitud curva de espaldar (LCE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

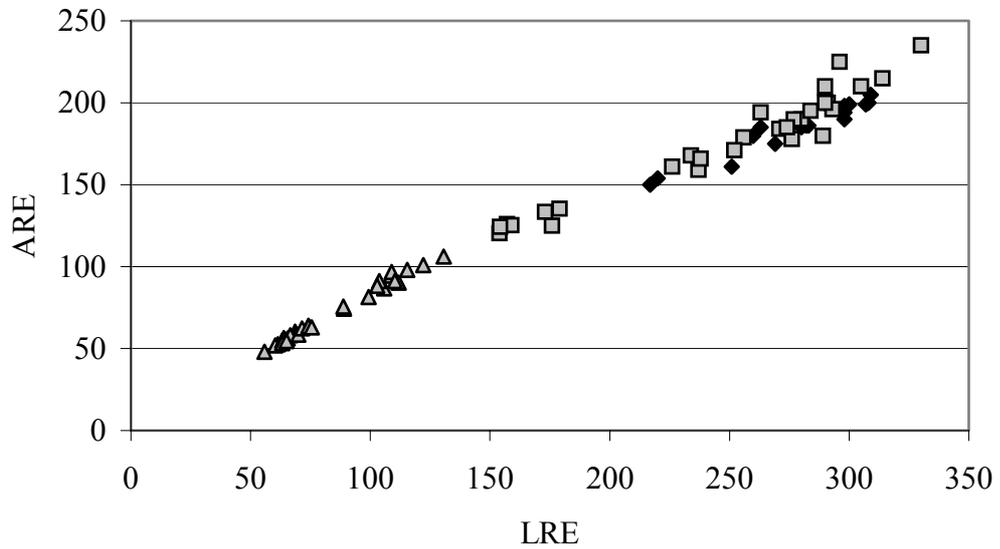


Figura 29. Relación entre la anchura recta de espaldar (ARE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

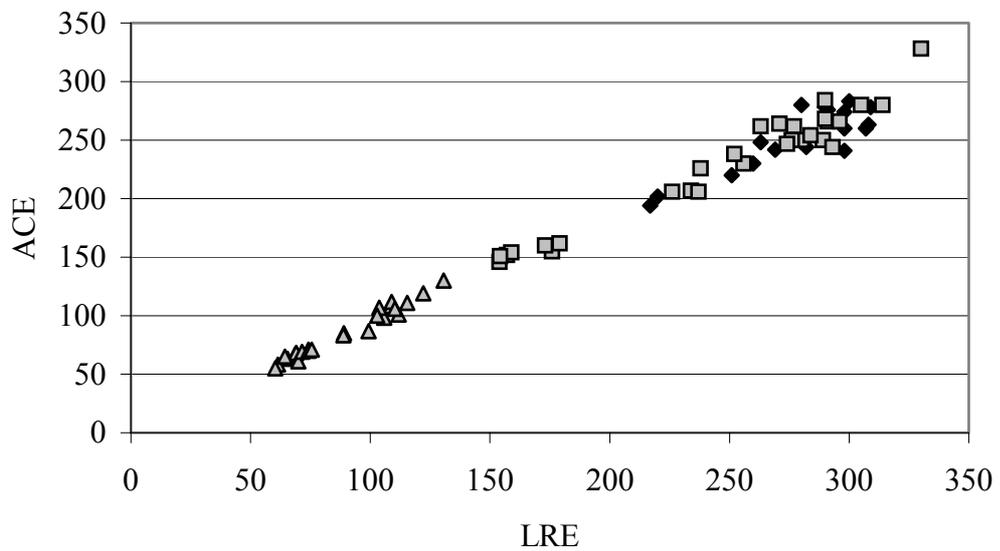
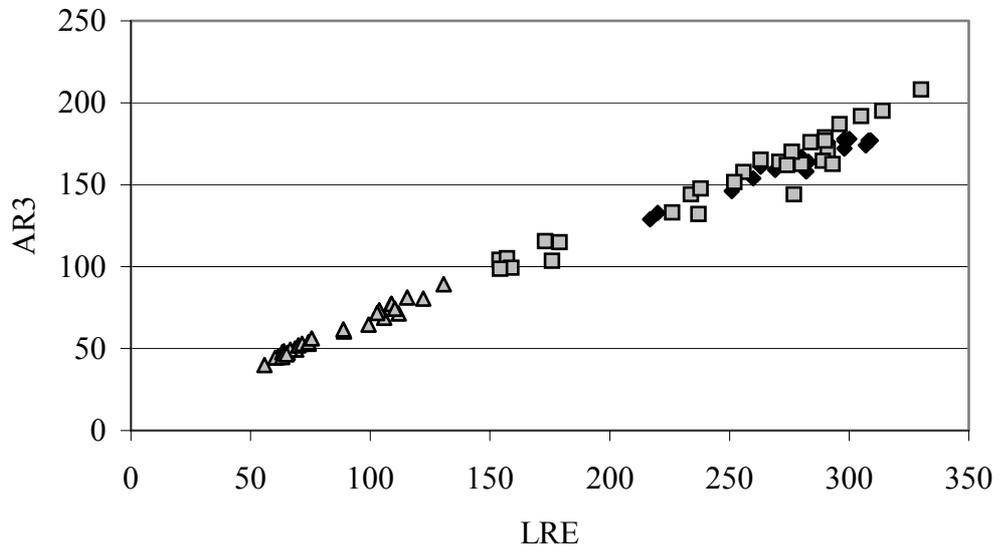
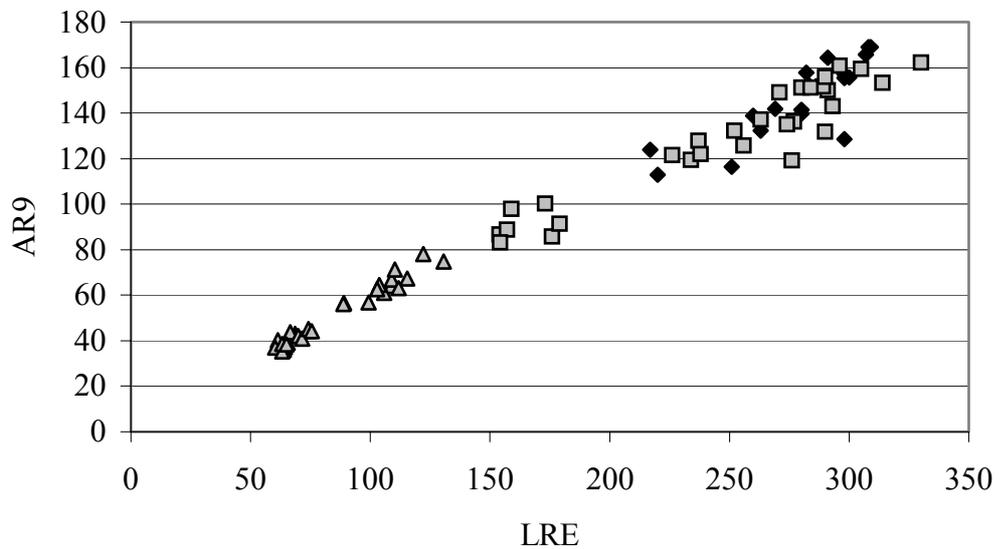


Figura 30. Relación entre la anchura curva de espaldar (ACE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.



**Figura 31.** Relación entre la anchura recta 3 (AR3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.



**Figura 32.** Relación entre la anchura recta 9 (AR9) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

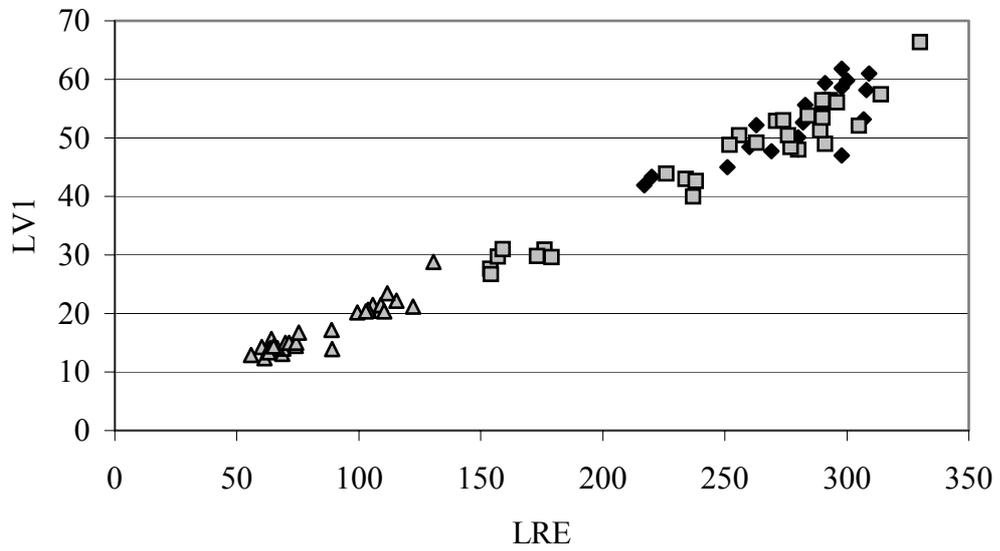


Figura 33. Relación entre la longitud del vertebral 1 (LV1) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

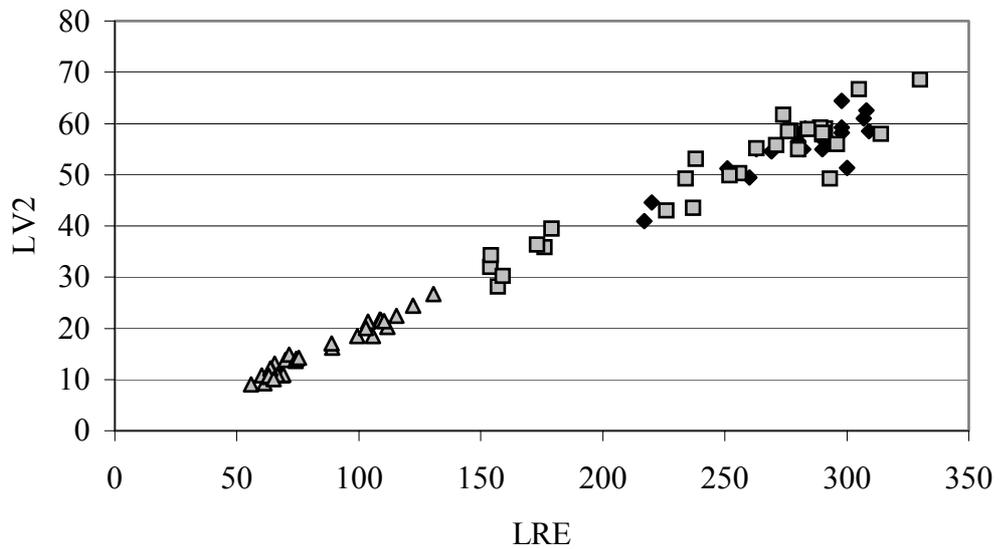


Figura 34. Relación entre la longitud del vertebral 2 (LV2) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

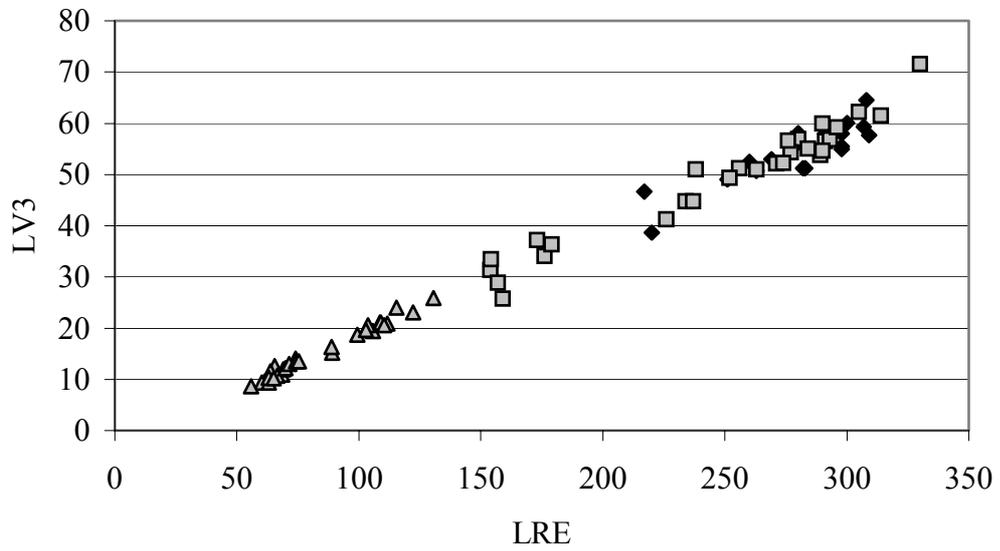


Figura 35. Relación entre la longitud del vertebral 3 (LV3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

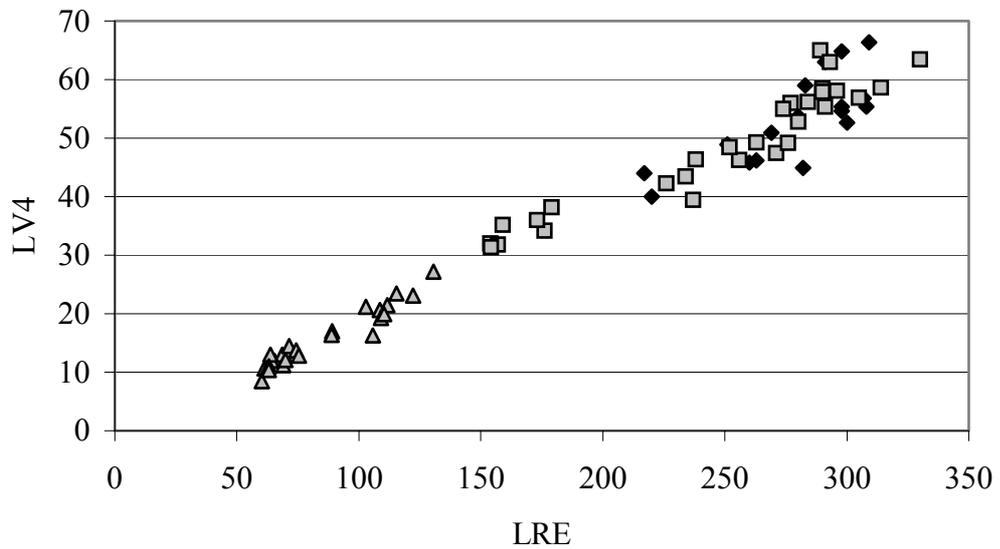


Figura 36. Relación entre la longitud del vertebral 4 (LV4) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

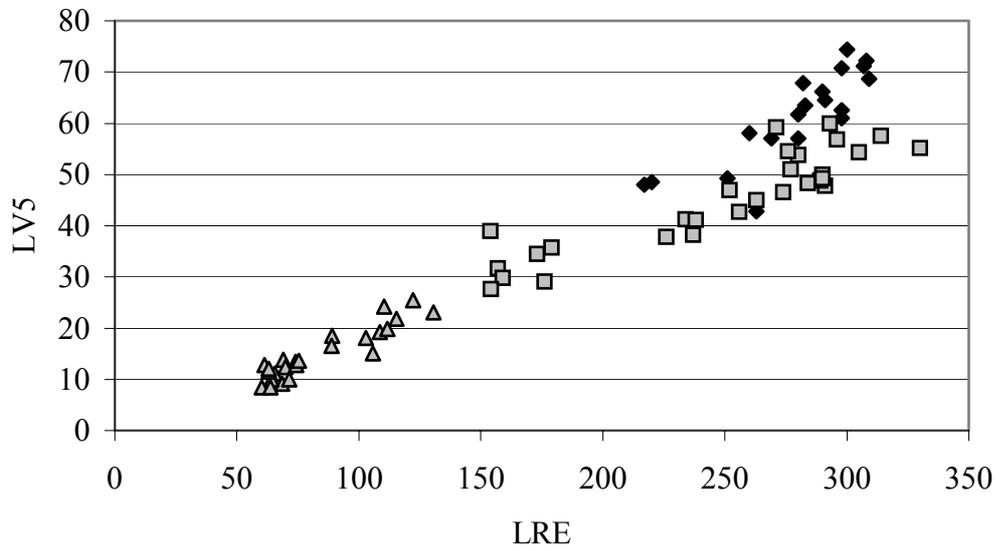


Figura 37. Relación entre la longitud del vertebral 5 (LV5) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

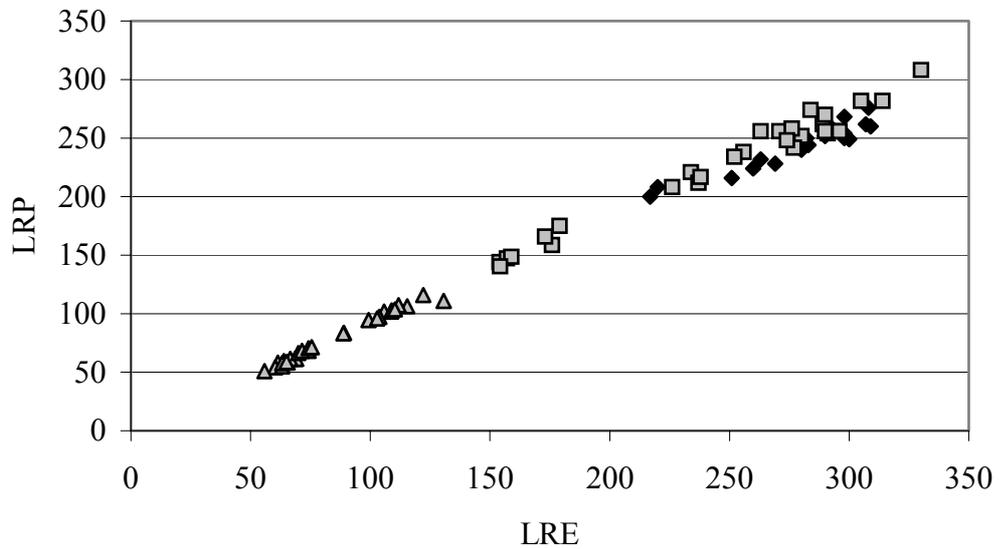


Figura 38. Relación entre la longitud recta de plastrón (LRP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

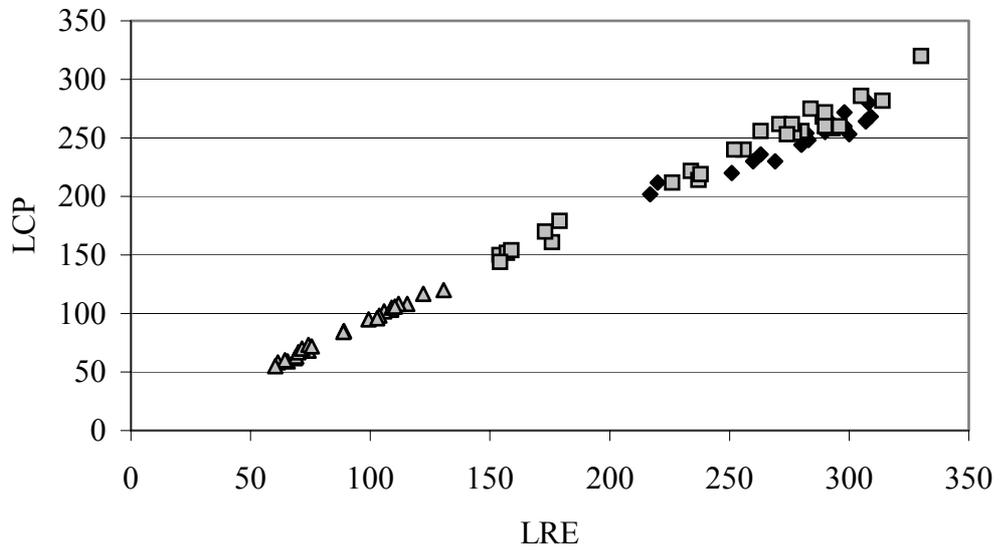


Figura 39. Relación entre la longitud curva de plastrón (LCP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

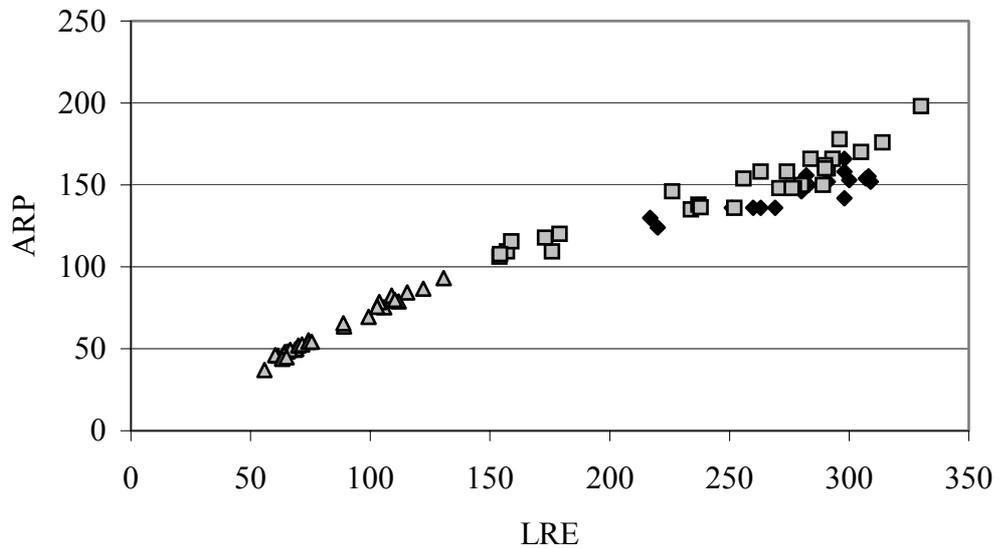
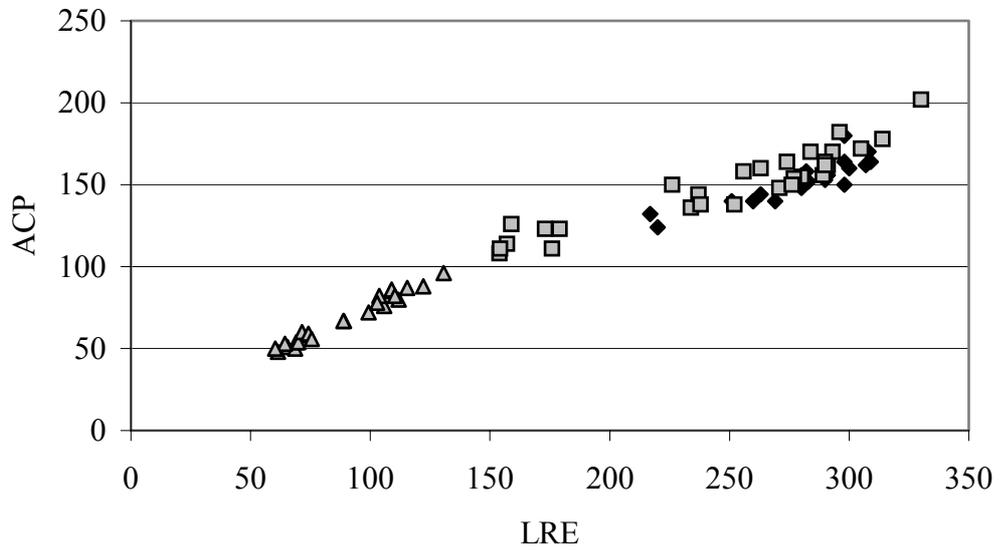
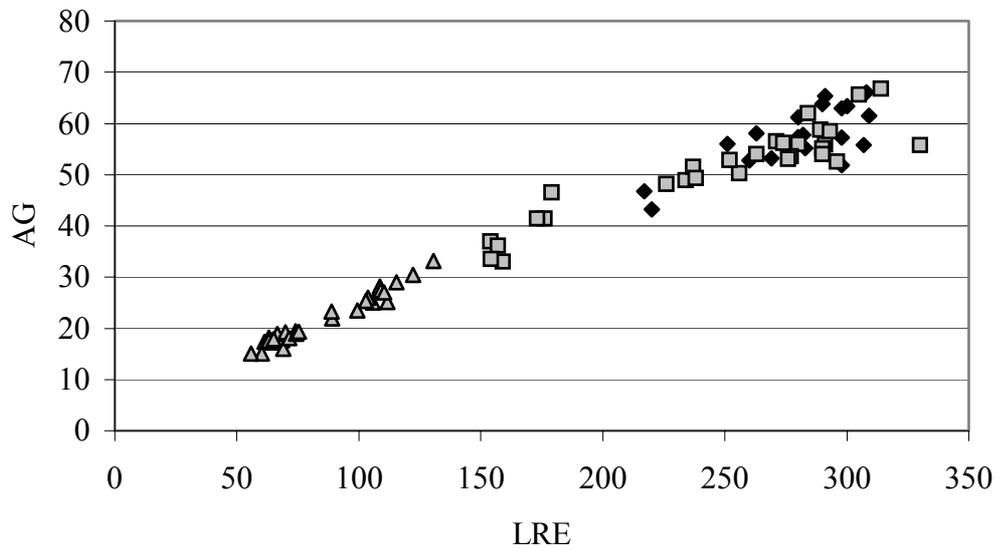


Figura 40. Relación entre la anchura recta de plastrón (ARP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.



**Figura 41. Relación entre la anchura curva de plastrón (ACP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.**



**Figura 42. Relación entre la anchura gular (AG) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.**

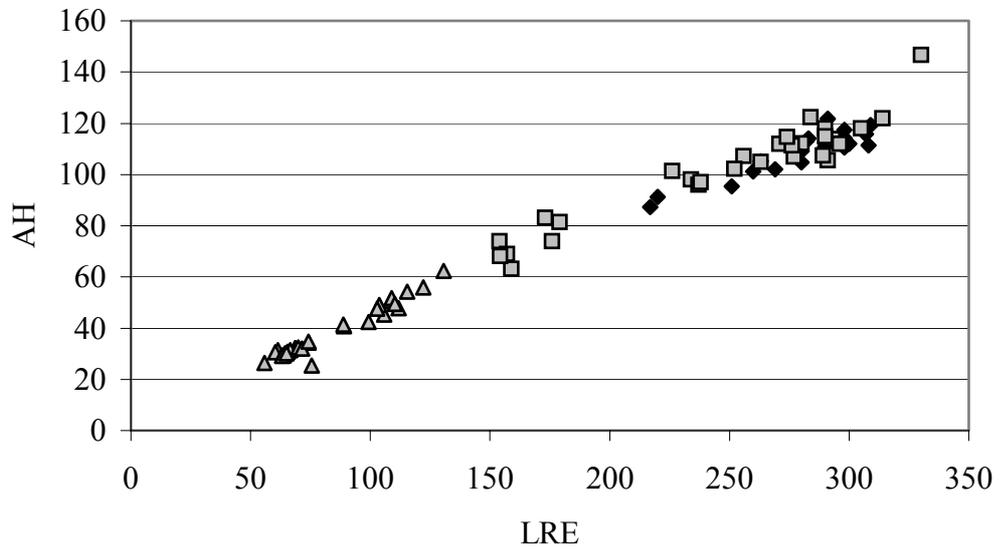


Figura 43. Relación entre la anchura humeral (AH) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

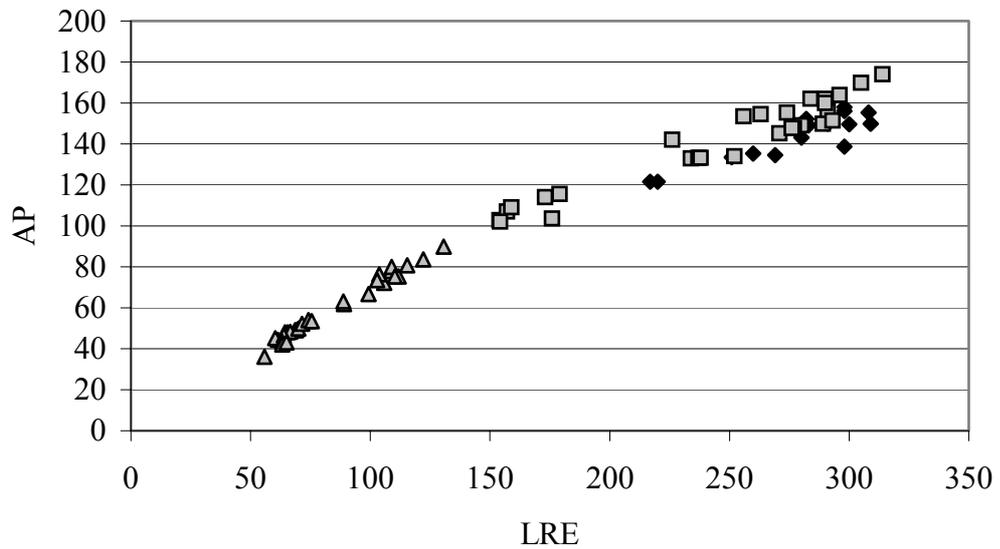


Figura 44. Relación entre la anchura pectoral (AP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

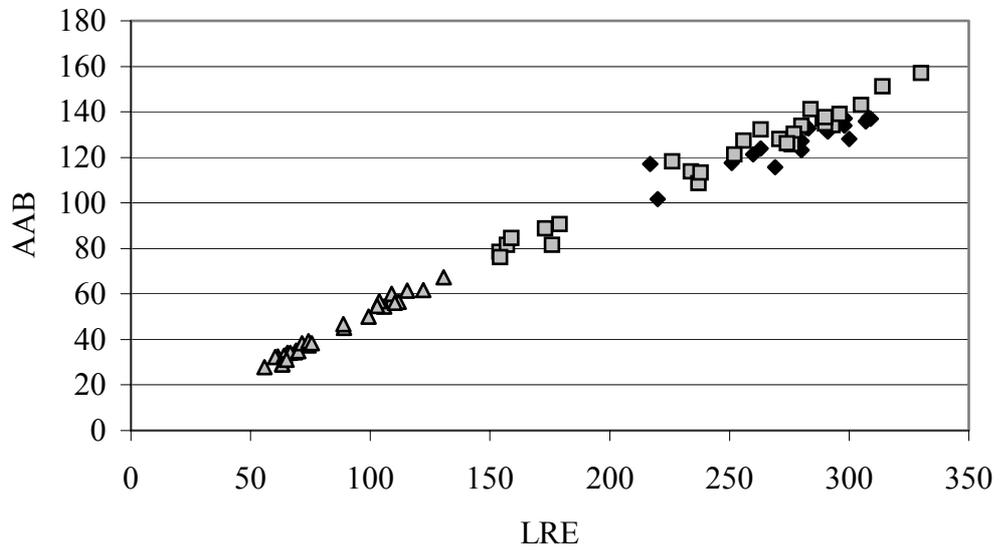


Figura 45. Relación entre la anchura abdominal (AAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

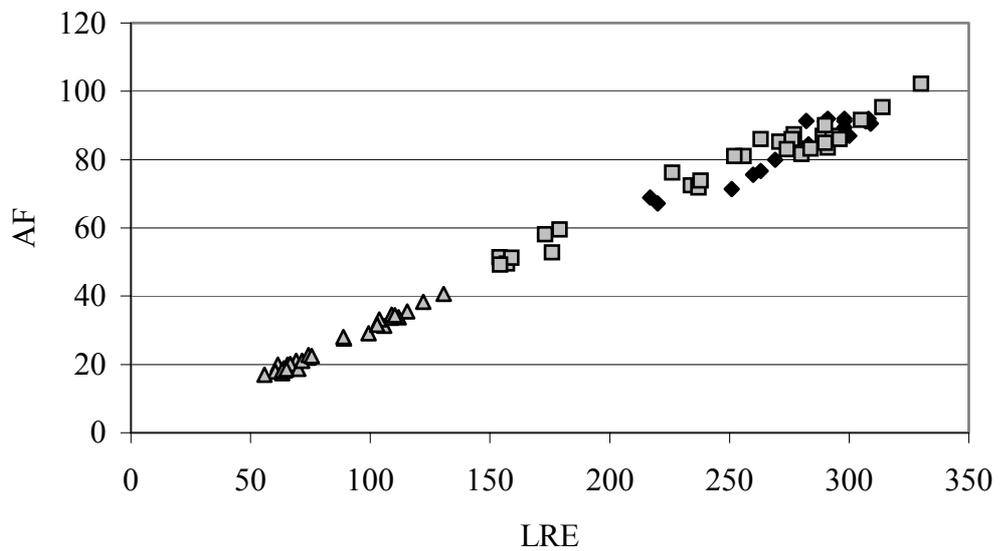


Figura 46. Relación entre la anchura femoral (AF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

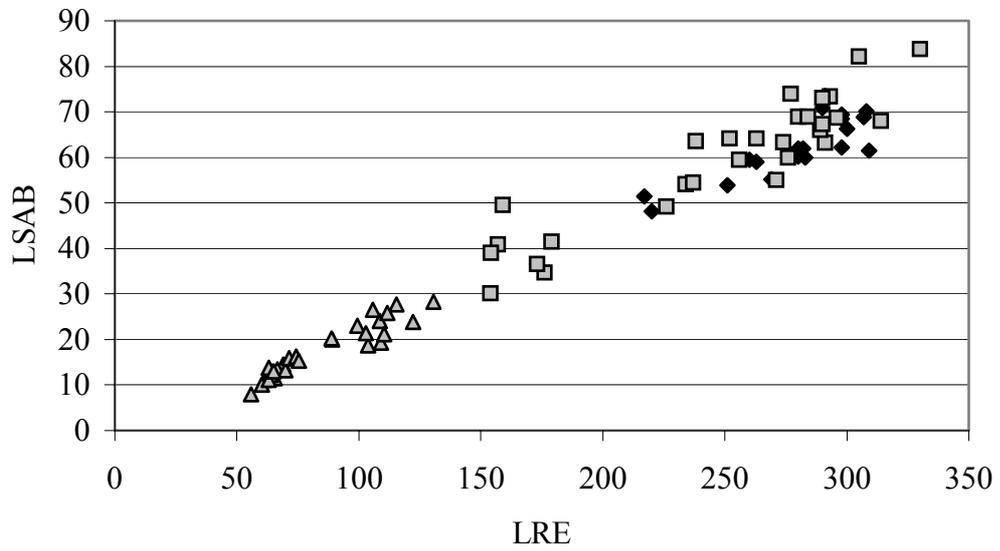


Figura 47. Relación entre la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

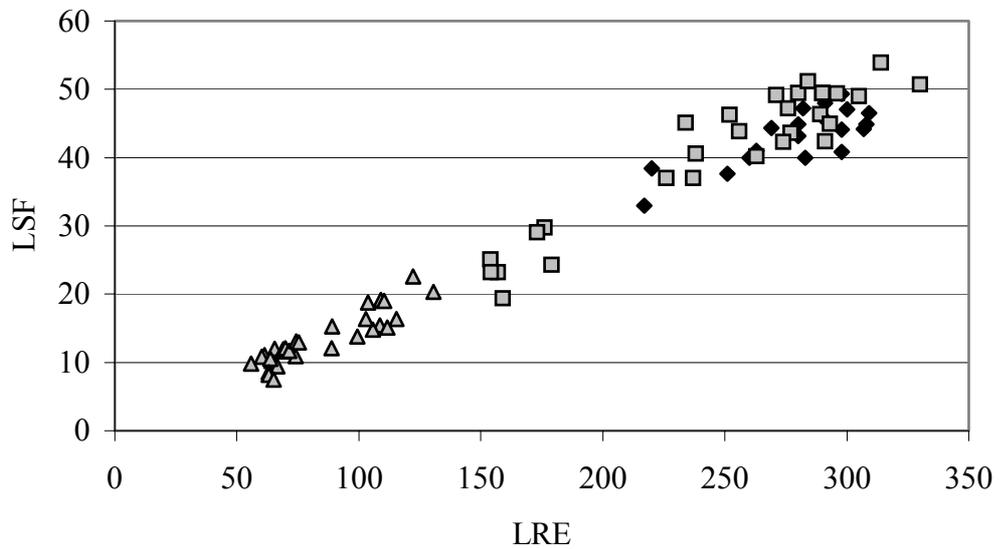


Figura 48. Relación entre la longitud de la sutura femoral (LSF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

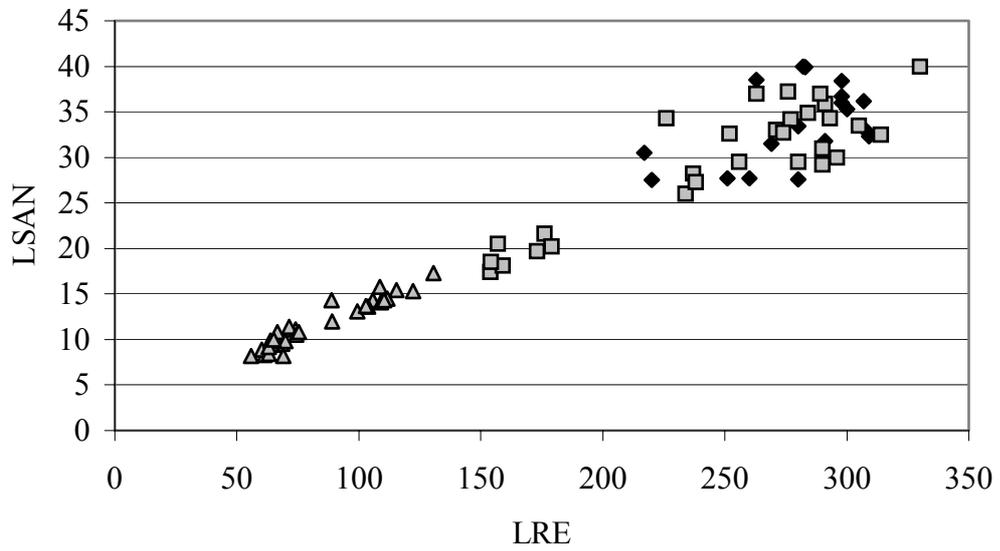


Figura 49. Relación entre la longitud de la sutura anal (LSAN) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

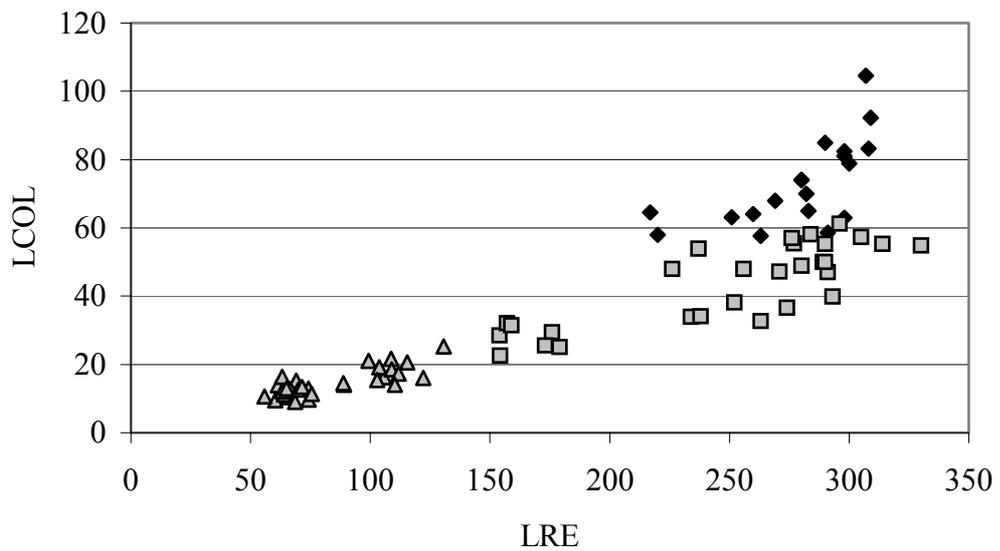
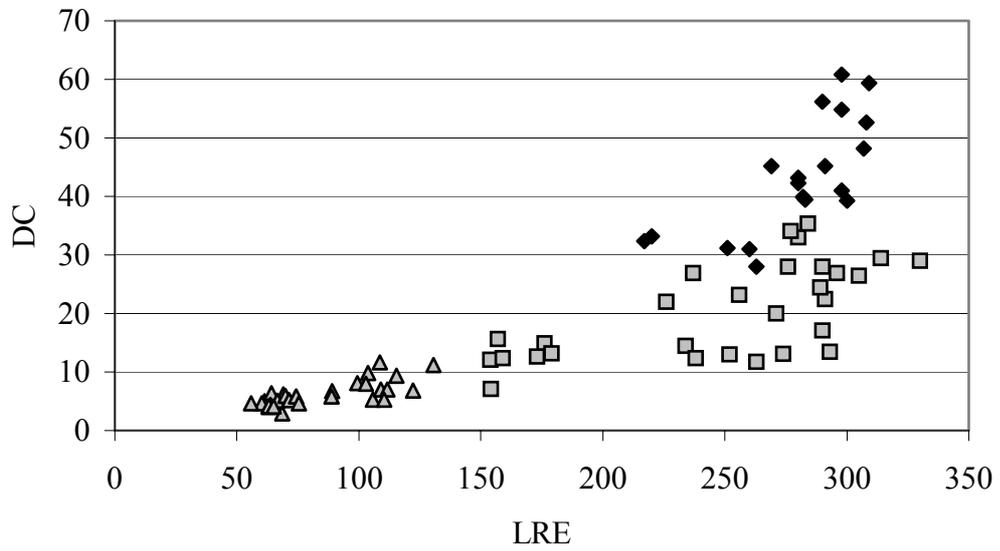
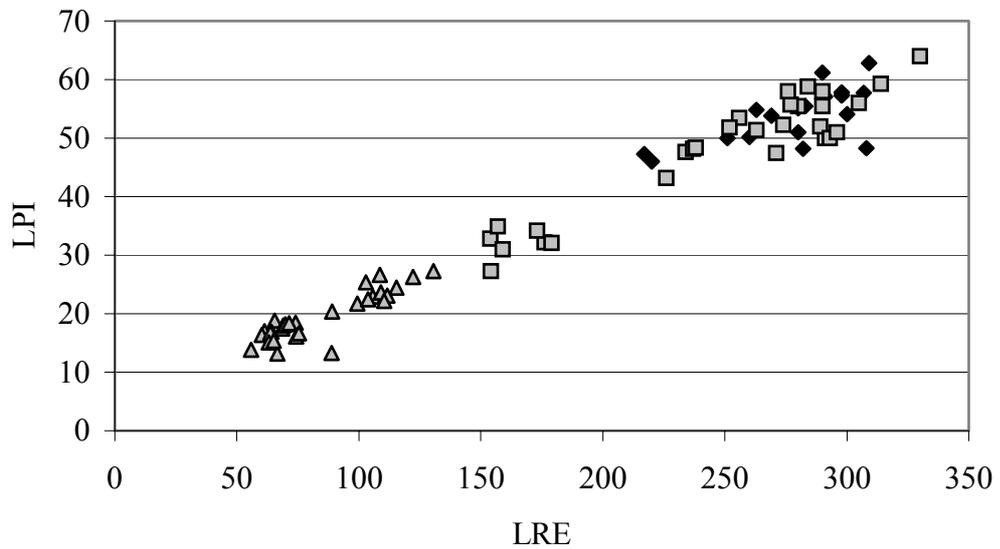


Figura 50. Relación entre la longitud de la cola (LCOL) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.



**Figura 51.** Relación entre la distancia preloacal (DC) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.



**Figura 52.** Relación entre la longitud del pïleo (LPI) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

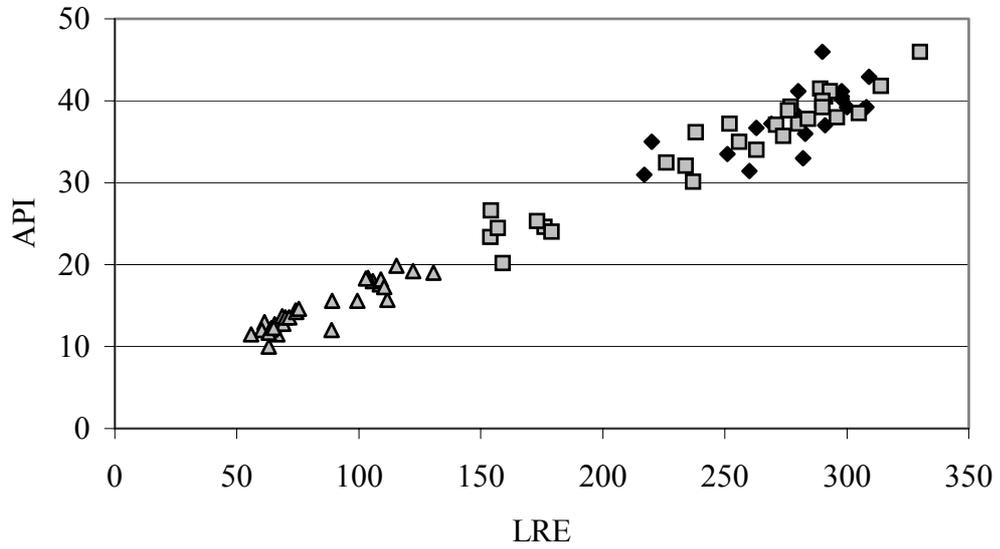


Figura 53. Relación entre la anchura del pïleo (API) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

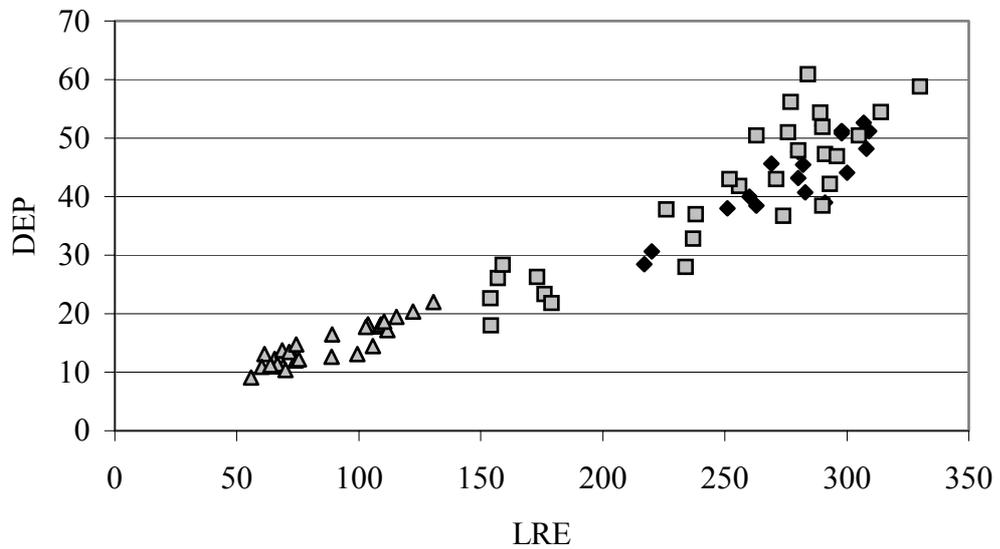


Figura 54. Relación entre la distancia espaldar-plastrón (DEP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

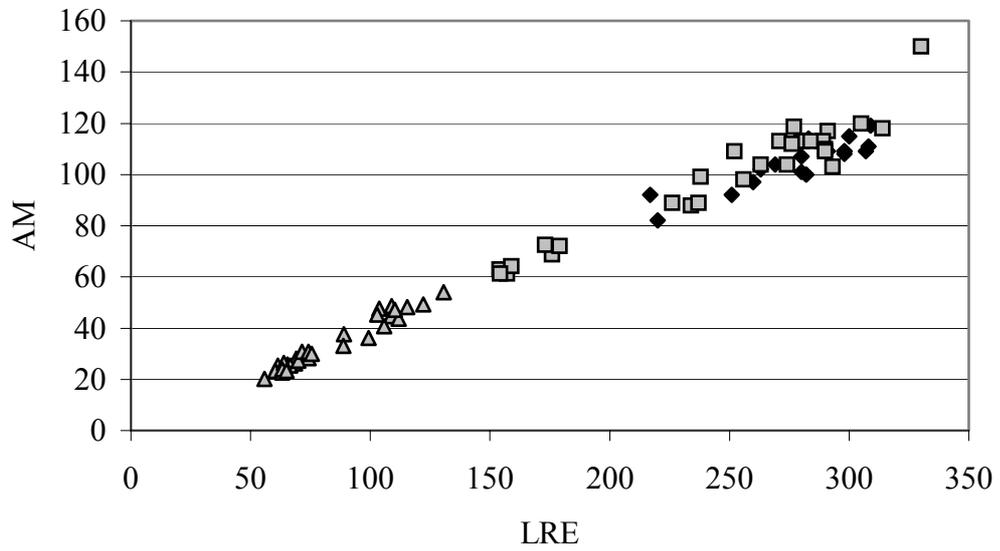


Figura 55. Relación entre la altura máxima (AM) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

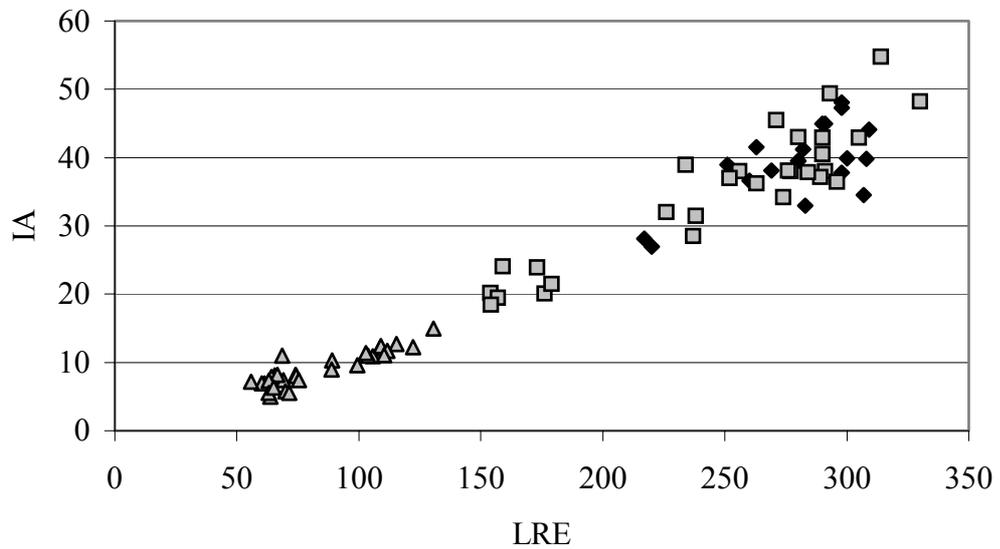


Figura 56. Relación entre la distancia interanal (IA) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. funerea*. Simbología como en la figura 27.

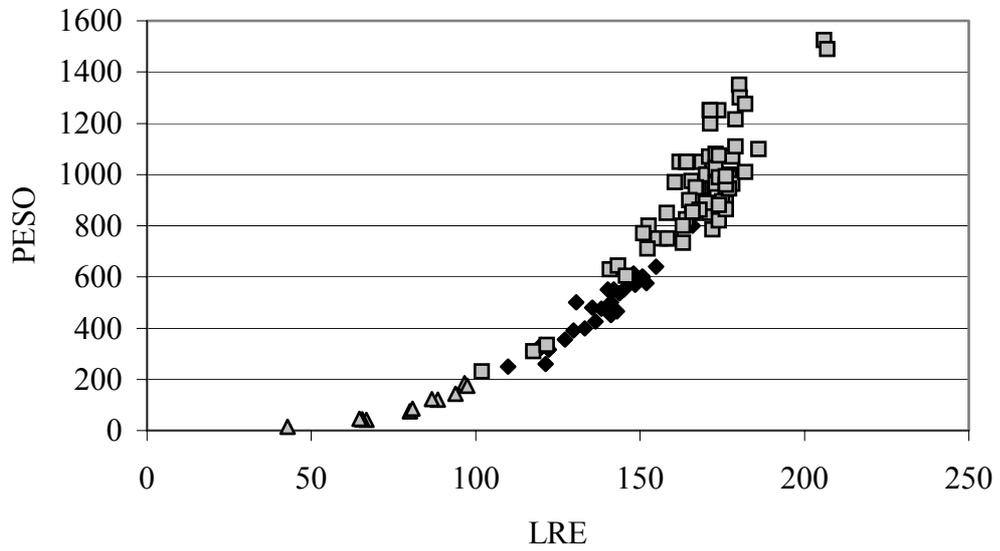


Figura 57. Relación entre el peso y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Triángulos: juveniles. Cuadrados: hembras. Rombo: machos.

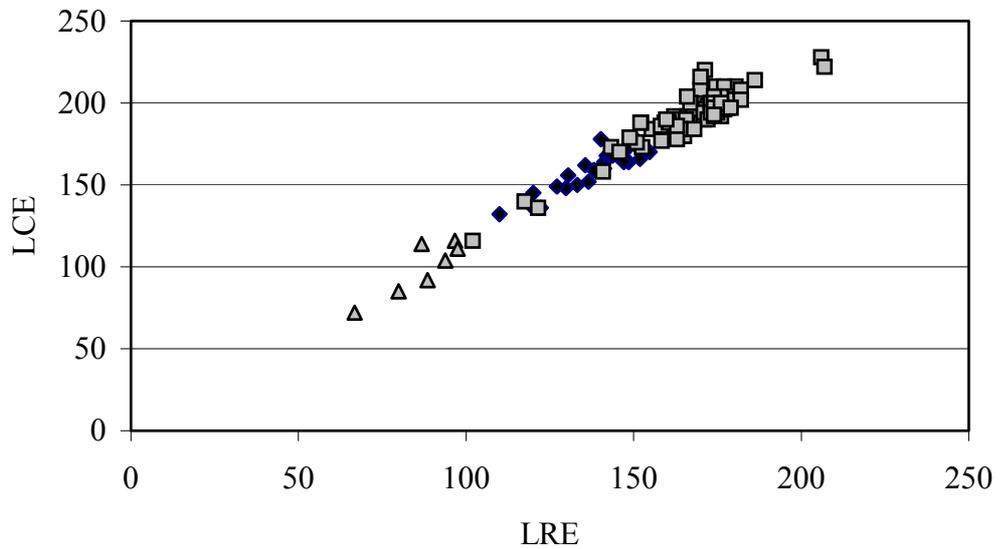


Figura 58. Relación entre la longitud curva de espaldar (LCE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

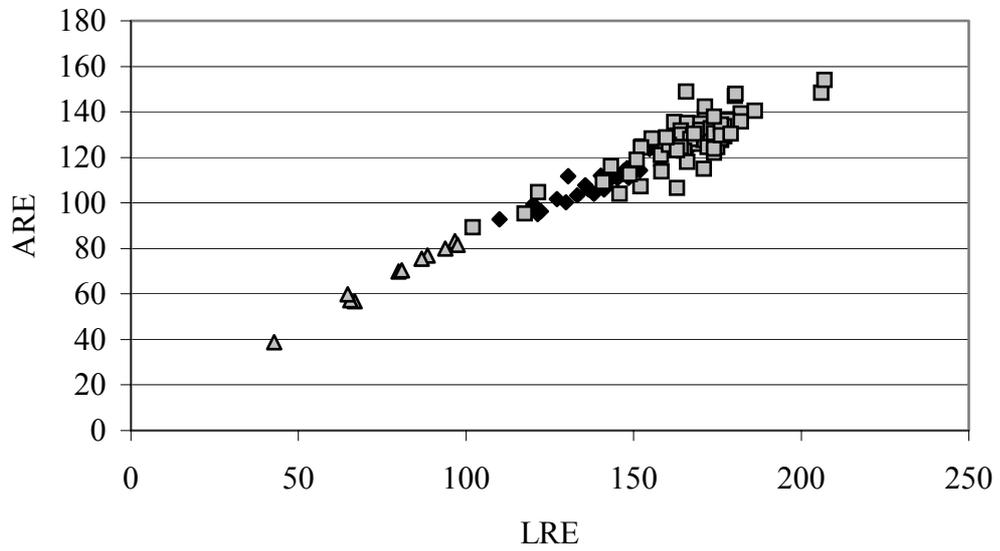


Figura 59. Relación entre la anchura recta de espaldar (ARE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

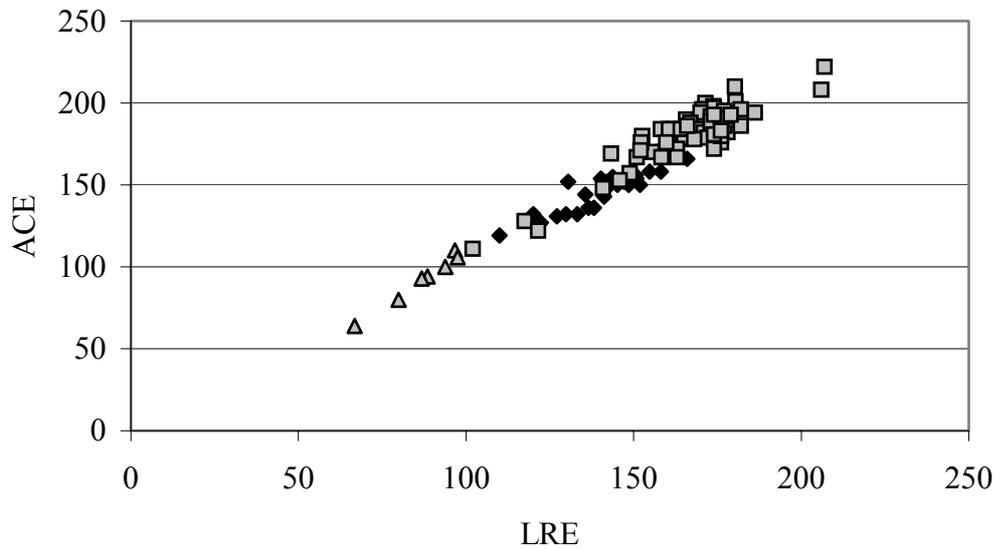


Figura 60. Relación entre la anchura curva de espaldar (ACE) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

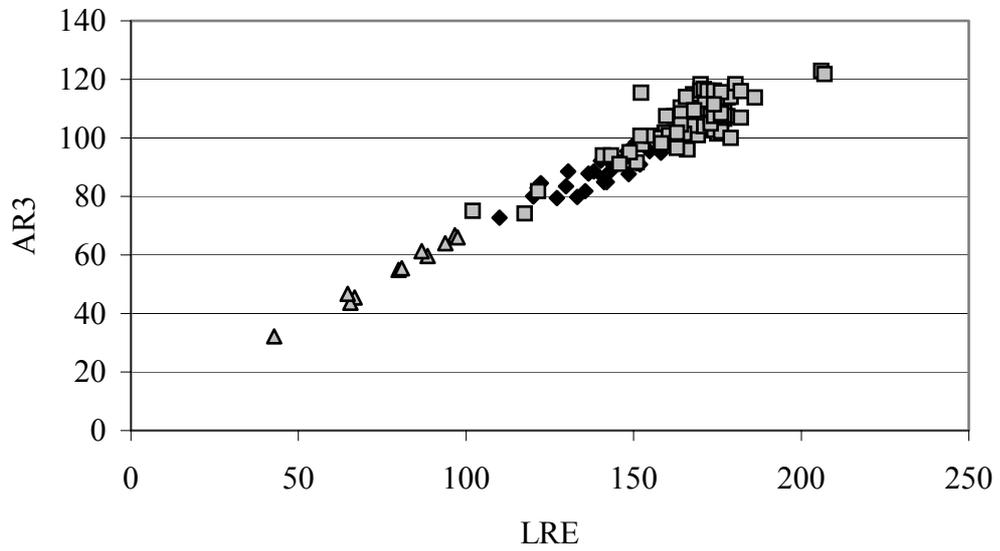


Figura 61. Relación entre la anchura recta 3 (AR3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

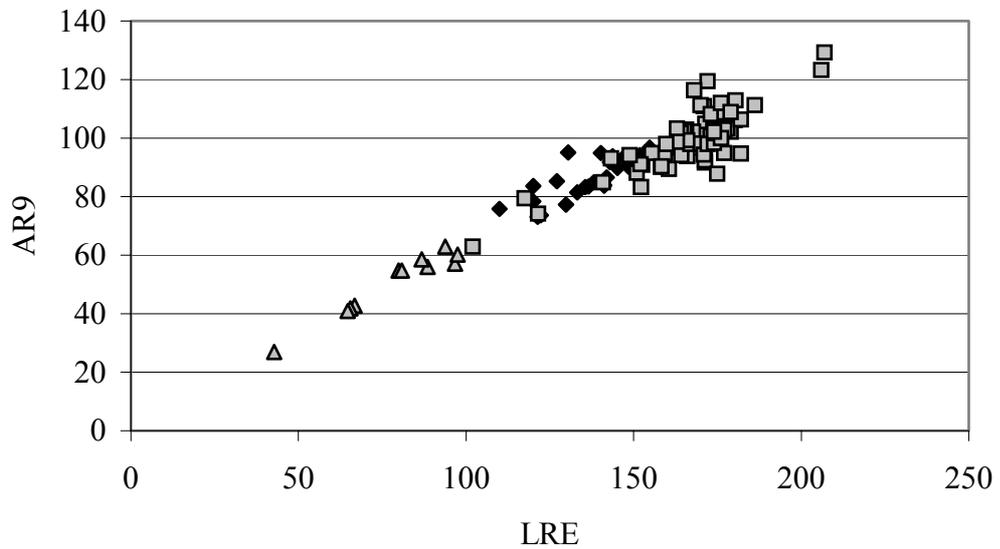


Figura 62. Relación entre la anchura recta 9 (AR9) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

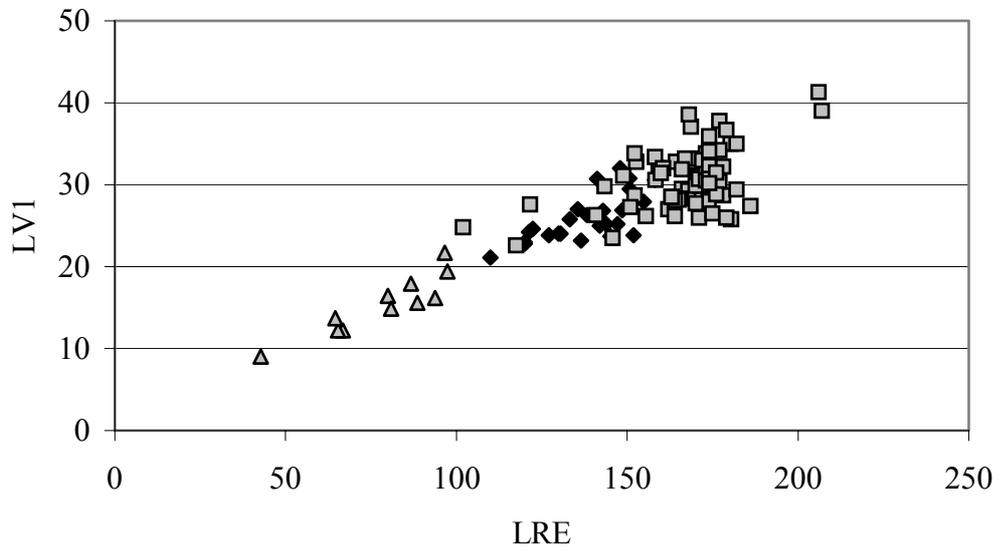


Figura 63. Relación entre la longitud del vertebral 1 (LV1) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

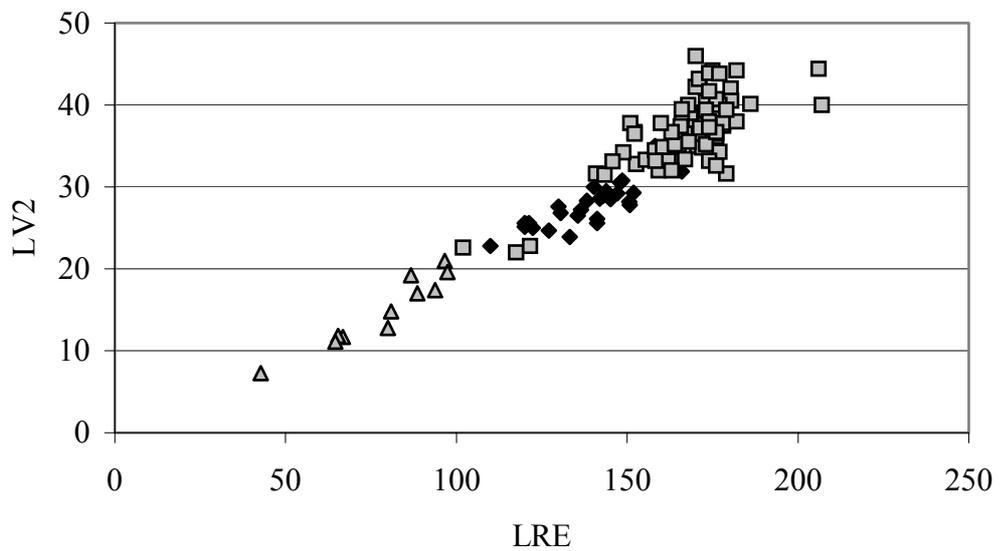


Figura 64. Relación entre la longitud del vertebral 2 (LV2) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

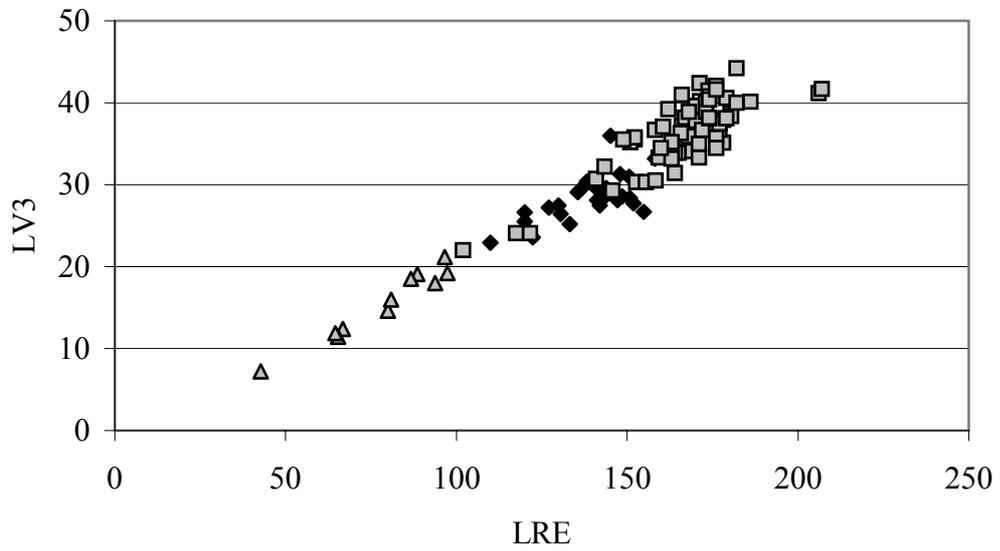


Figura 65. Relación entre la longitud del vertebral 3 (LV3) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

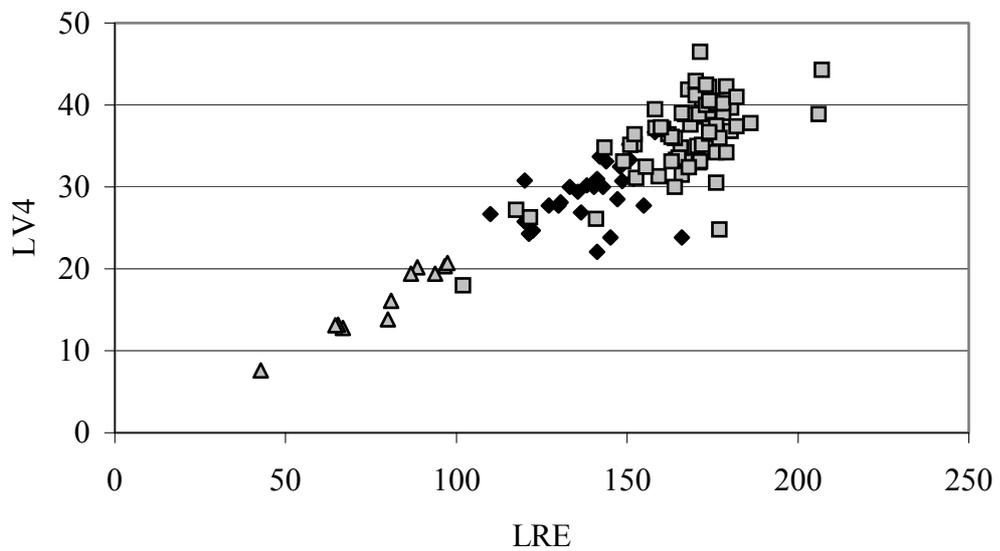


Figura 66. Relación entre la longitud del vertebral 4 (LV4) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

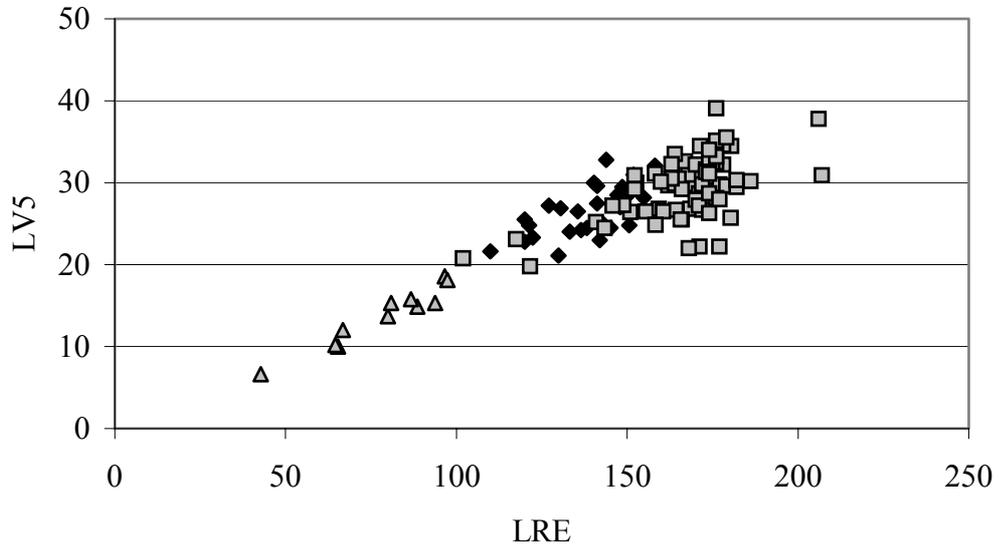


Figura 67. Relación entre la longitud del vertebral 5 (LV5) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

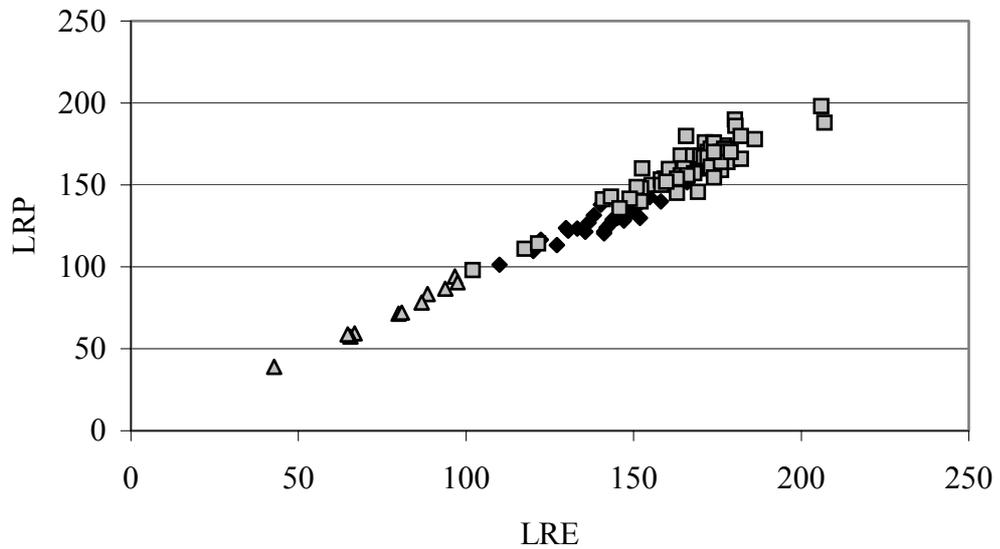
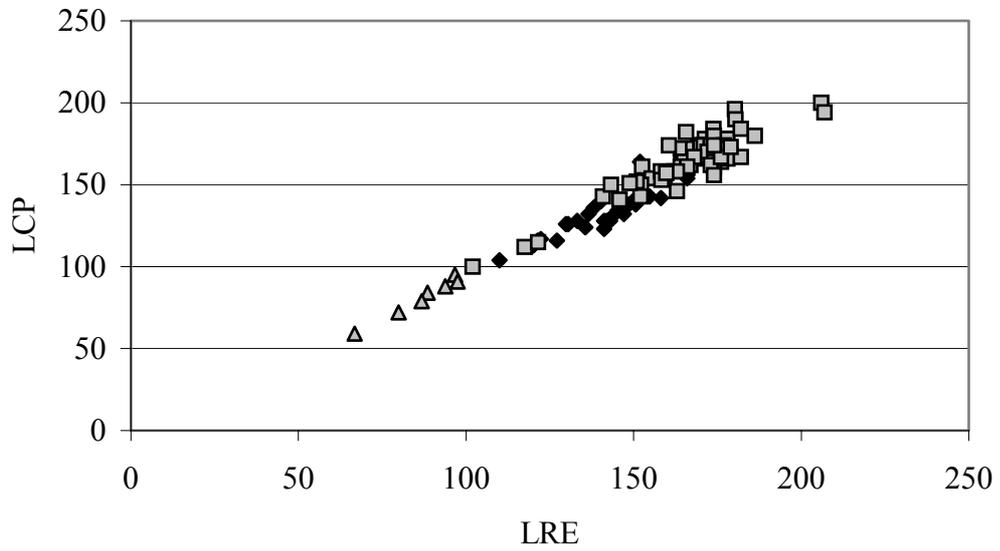
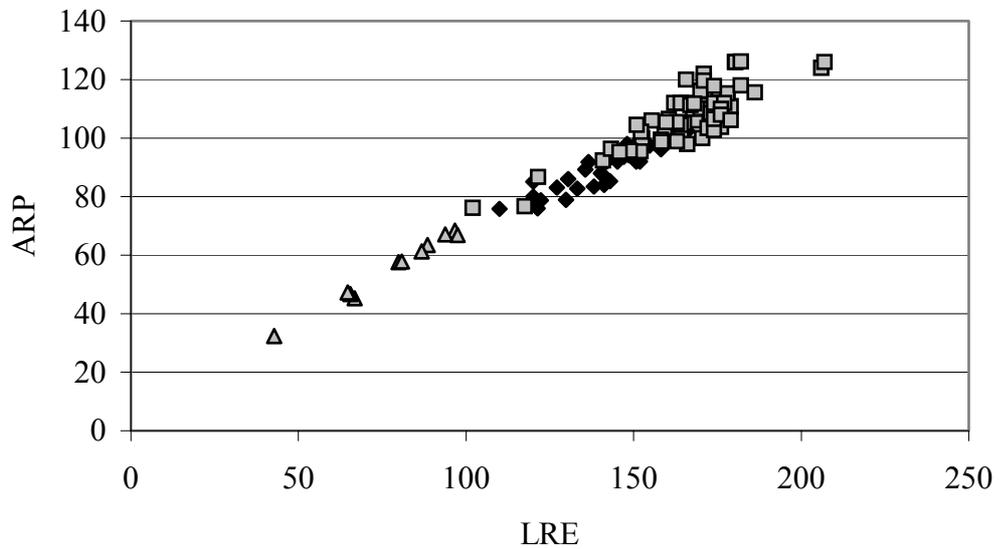


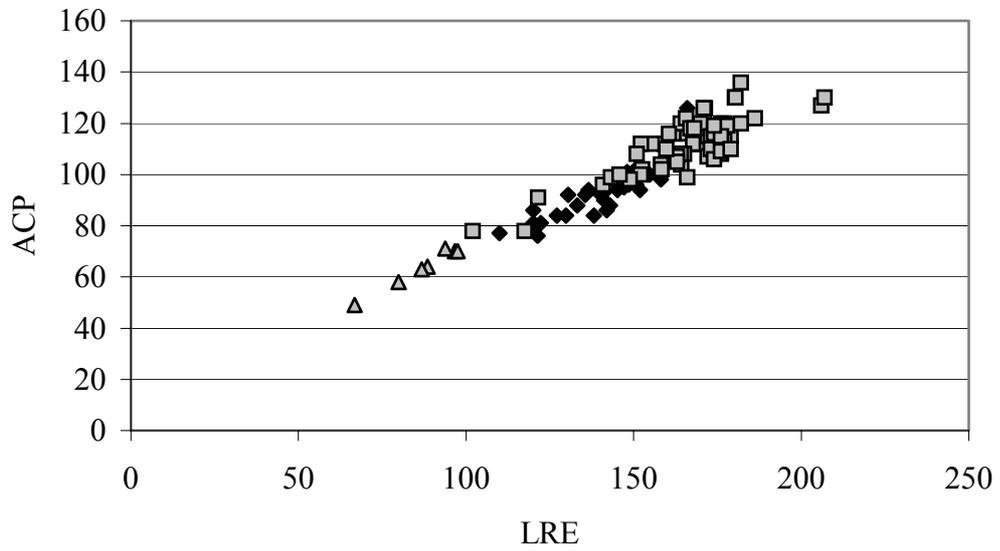
Figura 68. Relación entre la longitud recta de plastrón (LRP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



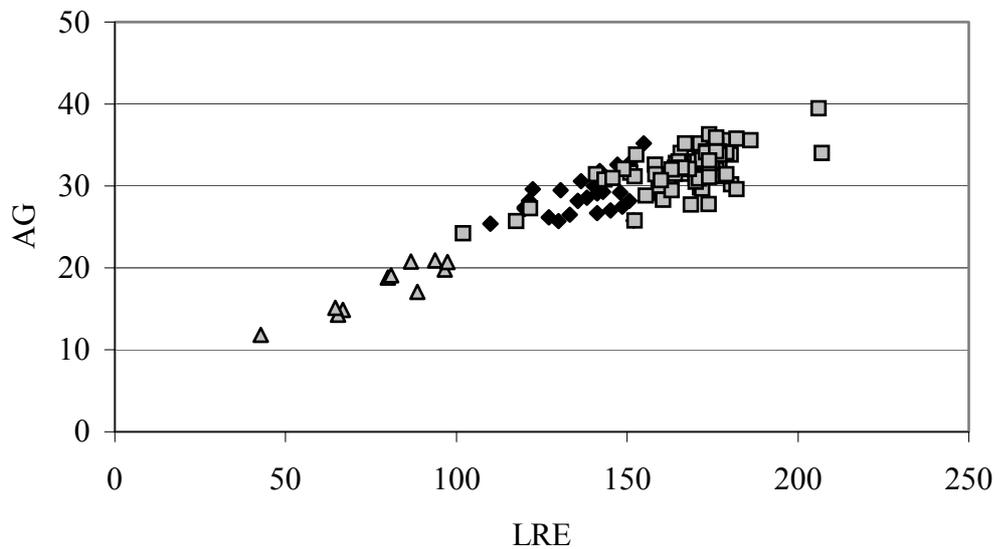
**Figura 69.** Relación entre la longitud curva de plastrón (LCP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



**Figura 70.** Relación entre la anchura recta de plastrón (ARP) y la longitud recta del espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



**Figura 71.** Relación entre la anchura curva de plastrón (ACP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



**Figura 72.** Relación entre la anchura gular (AG) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

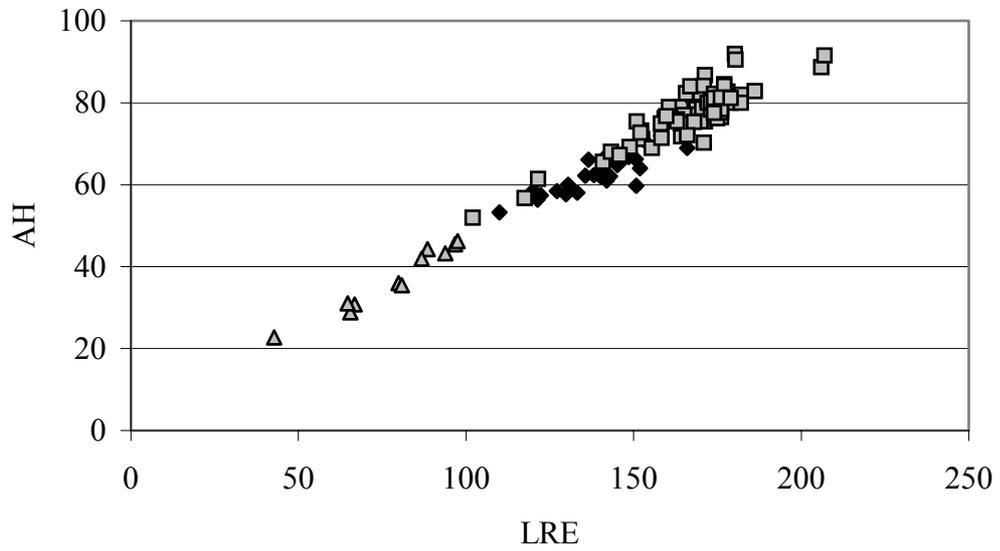


Figura 73. Relación entre la anchura humeral (AH) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

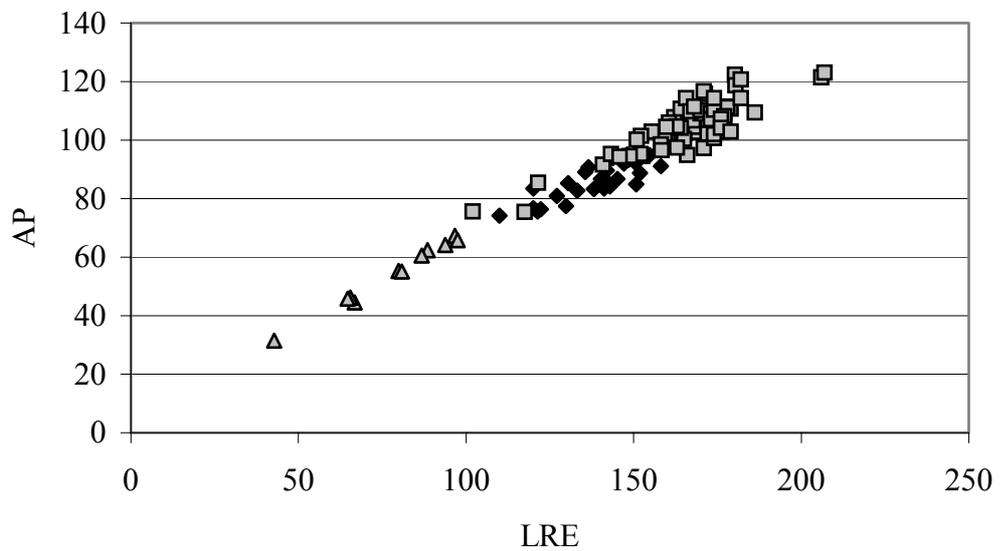


Figura 74. Relación entre la anchura pectoral (AP) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

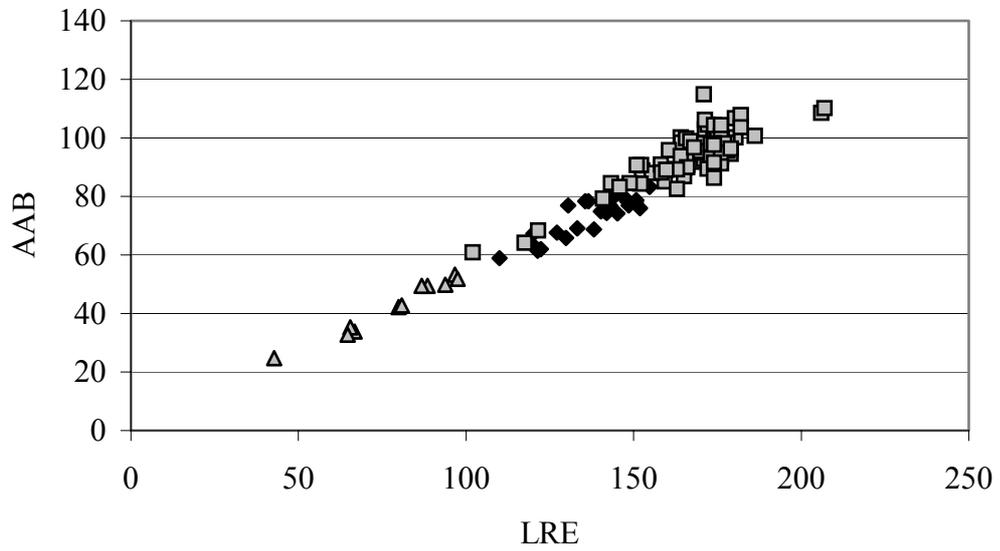


Figura 75. Relación entre la anchura abdominal (AAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

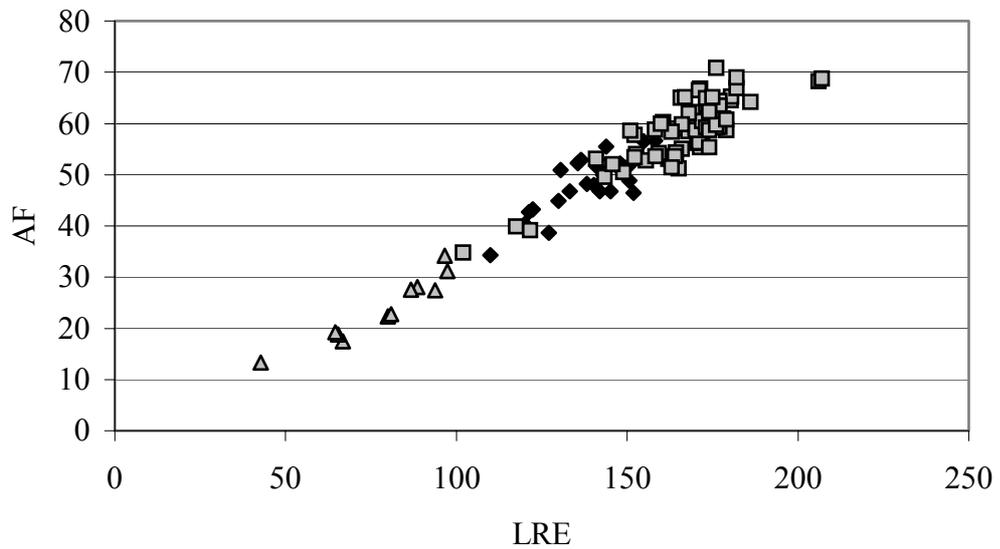


Figura 76. Relación entre la anchura femoral (AF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

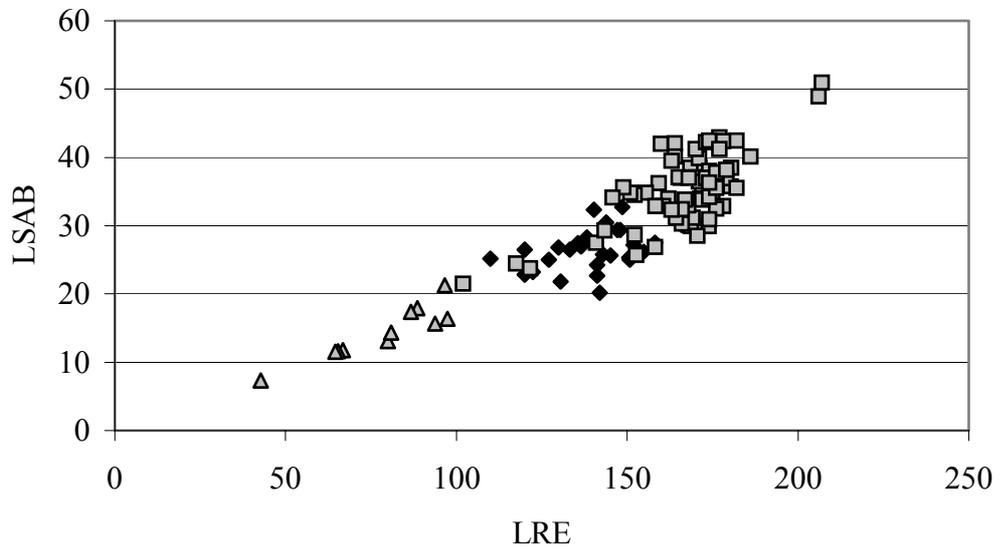


Figura 77. Relación entre la longitud de la sutura abdominal (LSAB) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

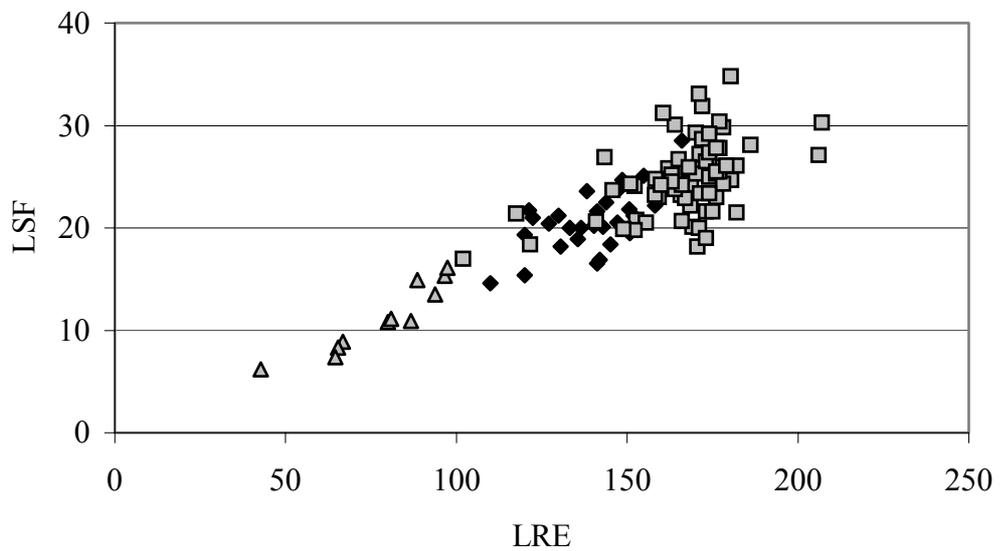


Figura 78. Relación entre la longitud de la sutura femoral (LSF) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

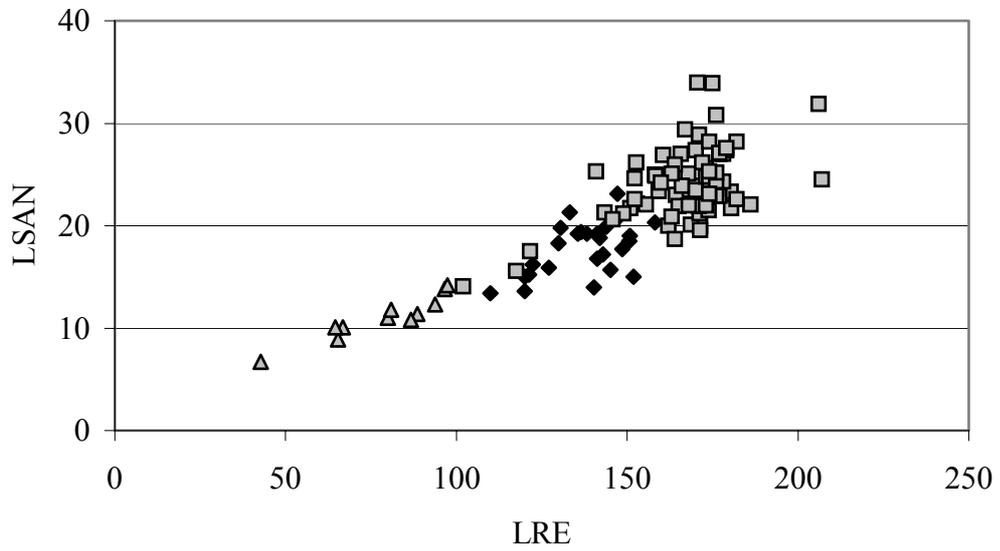


Figura 79. Relación entre la longitud de la sutura anal (LSAN) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

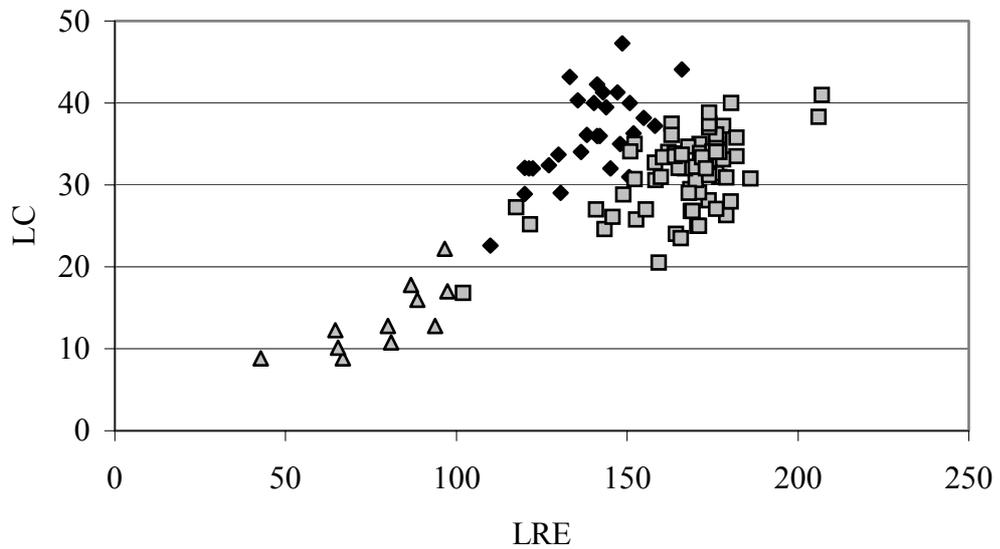


Figura 80. Relación entre la longitud de la cola (LCOL) y la longitud recta de espaldar (LRE). Simbología como en la figura 57.

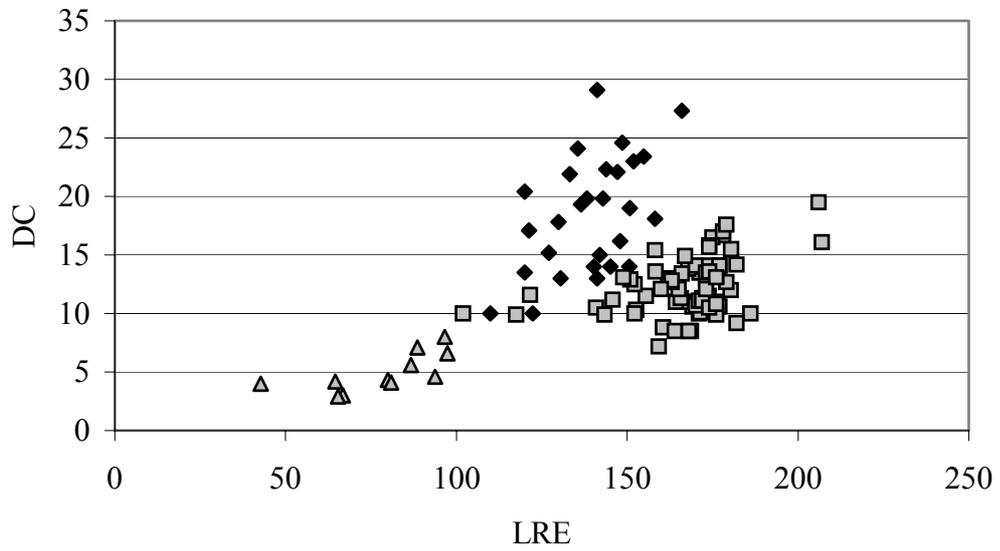


Figura 81. Relación entre la distancia preloacal (DC) y la longitud recta de espaldar (LRE). Simbología como en la figura 57.

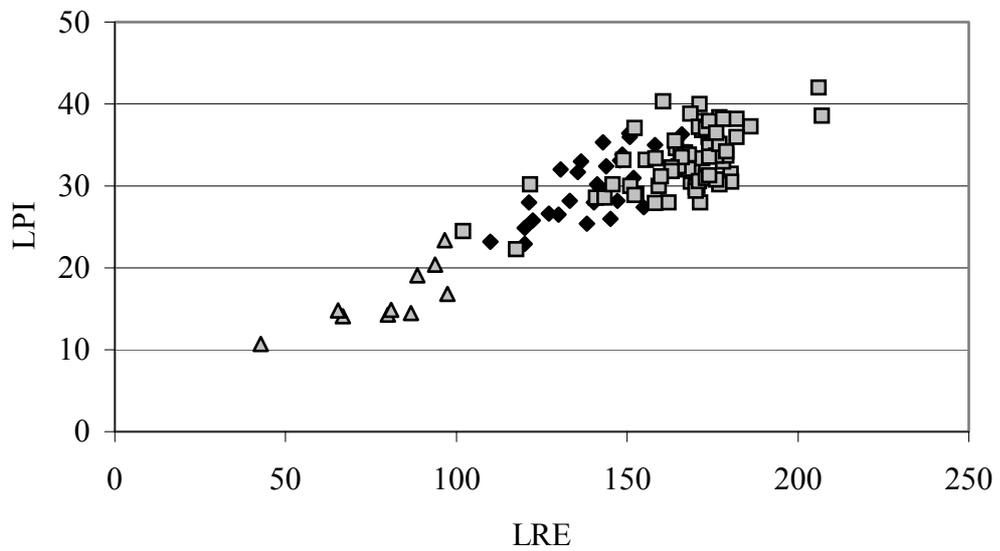
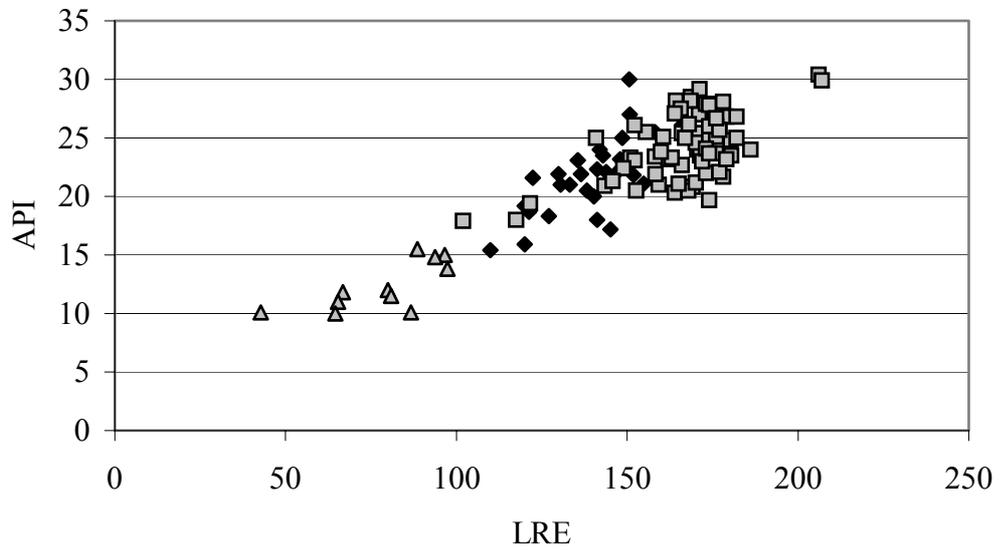
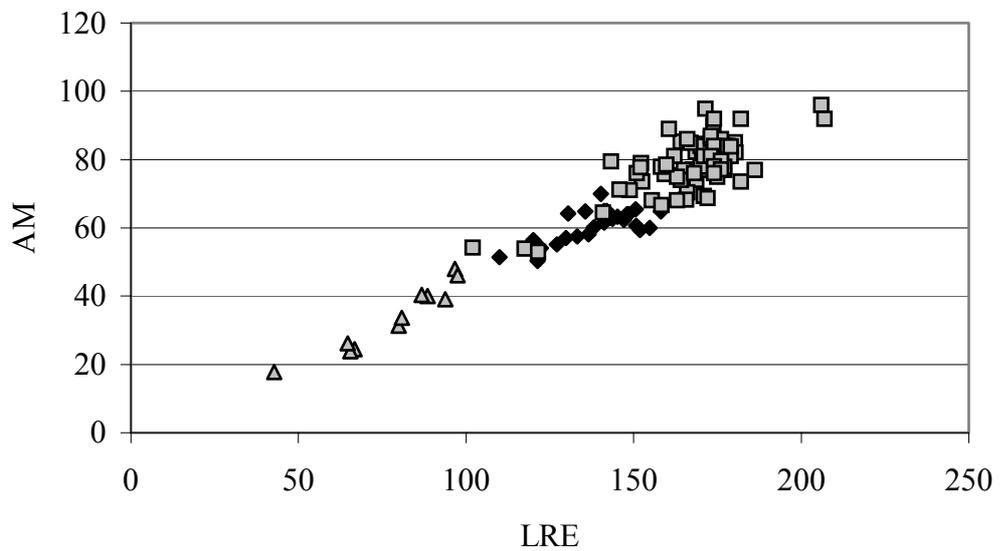


Figura 82. Relación entre la longitud del pïleo (LPI) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



**Figura 83.** Relación entre la anchura del pïleo (API) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.



**Figura 84.** Relación entre la altura máxima (AM) y la longitud recta de espaldar (LRE) en *R. pulcherrima*. Simbología como en la figura 57.

## 8.- Dimorfismo sexual

### Introducción

Las tortugas 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 sólo una pequeña parte de los profundos cambios estructurales, algunos externos pero la mayoría internos que han debido afrontar los quelonios (Merchán, 1992).

Las características que permiten el sexado de individuos son bastante similares en la mayor parte de las tortugas actuales, y se refieren generalmente a caracteres sexuales secundarios de machos (Gibbons & Greene, 1990), que permiten el sexado mediante la presencia-ausencia de las mismas. En líneas generales, y como ya se ha apuntado antes, son diferencias entre sexos encaminadas a posibilitar la reproducción, con dos procesos clave: la cópula y la ovoposición. Del mismo modo, y debido a que el medio acuático posibilita la maniobrabilidad en tres dimensiones, y el terrestre, sólo en dos, las tortugas terrestres suelen presentar caracteres de dimorfismo sexual más acentuados que las acuáticas (sobre todo las referidas a la cópula; Merchán, obs. pers).

En general, los machos presentan colas más largas, más engrosadas en la base, y con una mayor distancia entre la cloaca y la base de la cola. Esto es debido a que los genitales que se exteriorizan durante la cópula están alojados en la base de la cola, y del mismo modo, una cola larga con una cloaca alejada de la base facilita alcanzar la cloaca de la hembra para consumar la cópula. Para las hembras, por el contrario, colas cortas y cloacas cercanas a la base de las mismas, favorecen el proceso de ovoposición (esta característica es especialmente importante en

especies de tortugas que, como las del género *Rhinoclemmys*, ponen los que con seguridad son los huevos proporcionalmente más grandes del mundo; Pritchard & Trebbau, 1984).

Existen otras características presentes en el caparazón que permiten la diferenciación de sexos: los machos de muchas especies presentan plastrones cóncavos, mientras el de las hembras se presenta plano o convexo. Esto es debido a que la forma cóncava del plastrón masculino se adapta mejor a la forma convexa del espaldar de la hembra, y facilita la cópula. En el mismo sentido, un plastrón convexo amplía el espacio interno del animal, lo cual posibilita a las hembras albergar la puesta. Los espaldares también pueden presentarse diferentes, más altos en hembras que en machos, para ampliar del mismo modo el espacio interno en las primeras.

La región posterior del plastrón presenta notables diferencias, como por ejemplo la distancia entre los extremos posteriores de los escudos anales (abreviado IA en el presente trabajo), la longitud de las suturas entre parejas de escudos anales y en algunos casos también las de escudos femorales, en ambos casos menores en hembras (observado por el autor en *Geochelone carbonaria*).

Numerosos trabajos abordan el análisis del dimorfismo debido al sexo en tortugas, siendo los caracteres anteriormente señalados compendio de muchos de ellos; queremos citar, a modo de ejemplo, los estudios de Ramo (1982) con *Podocnemis vogli*, Braza et al. (1981) con *Testudo graeca*, Pérez et al. (1979) con *Mauremys leprosa*, Dodd (1997) con *Terrapene carolina bauri*, Lovich et al. (1990) con *Clemmys insculpta*, Acuña & Márquez (1993) con *Kinosternon scorpioides*, Lambert (1993) con *Geochelone sulcata*, Keller (1997) con *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*, Pritchard & Trebbau (1984) sobre tortugas de Venezuela, Merchán & Martínez (1999) sobre especies españolas, o las obras generales de Berry & Shine (1980) o Gibbons & Lovich (1990).

En el caso de *Rhinoclemmys funerea* y *R. pulcherrima*, nos ha parecido importante realizar el análisis de los caracteres que permiten la distinción de sexos, debido a la posibilidad antes señalada de que pudieran encontrarse importantes conclusiones provocadas por el enorme tamaño de los huevos de ambas especies. La bibliografía referida a estas especies está resumida en Acuña (1993a), pero éste no incluye muchos de los parámetros que consideraremos en el presente trabajo.

## Material y métodos

Para el análisis de dimorfismo sexual se utilizaron las medidas morfológicas tomadas para el estudio biométrico de cada una de las especies. El total de individuos considerados fue de 47 *R. funerea* (19 machos y 28 hembras) y de 99 *R. pulcherrima* (28 machos y 71 hembras); no se consideraron los juveniles. Los individuos fueron sexados mediante criterios visuales: longitud de la cola, distancia precloacal y concavidad plastral. Los datos fueron transformados logarítmicamente para minimizar el efecto debido al tamaño corporal y la relación alométrica entre las medidas (Keller, 1997).

Se realizó un análisis discriminante paso a paso; según la metodología propuesta por Keller (1997), la selección de las variables más relevantes para la elaboración de una ecuación de asignación de sexo (función discriminante) se llevó a cabo utilizando el valor más alto de F como criterio de entrada. Se comprobaron, para cada paso, los porcentajes de individuos bien clasificados con las variables incluidas en el modelo hasta ese paso.

## Resultados

### *Rhinoclemmys funerea*

En la función discriminante, DC clasifica bien el 94.74 % de los machos y el 89.66 % de las hembras (total 91.67 %). DC y DEP clasifican el 94.74 % de los machos y el 96.55 % de las hembras (total 95.83 %). DC, DEP y LV5 clasifican el 94.74 % de los machos y el 100 % de las hembras (total 97.92 %). A partir de LV5 hacen falta los restantes 19 para clasificar el 100 % de los individuos.

**Tabla 24.** Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para la distinción de sexos en *R. funerea*. Las variables se encuentran ordenadas según su orden de entrada en la función discriminante.

	F	p	R <sup>2</sup>
DC	56.22	0.00	0.72
DEP	14.82	0.00	0.91
LV5	16.45	0.00	0.90
AH	10.06	0.00	0.96
LSAN	3.80	0.06	0.89
LCE	2.26	0.14	1.00
LRE	5.39	0.03	1.00
LCP	2.48	0.13	1.00
AR3	3.11	0.09	0.98
LV2	2.60	0.12	0.99
LV1	7.45	0.01	0.97
AM	2.21	0.15	0.98
LPI	2.97	0.10	0.94
AAB	3.14	0.09	0.99
ARP	3.32	0.08	0.98
ARE	2.20	0.15	0.99
LRP	2.90	0.10	1.00
ACE	1.70	0.21	0.99
AR9	1.33	0.26	0.93

Función de clasificación de sexos para *R. funerea*, utilizando las tres primeras variables de la función discriminante:

Machos:  $38.38 \log (DC) - 128.55 \log (DEP) + 388.15 \log (LV5) - 272.99$

Hembras:  $4.85 \log (DC) - 75.26 \log (DEP) + 336.33 \log (LV5) - 220.65$

**Tabla 25. Valores de la función discriminante para cada una de las variables consideradas en la asignación de sexos en individuos adultos de *R. funerea*.**

	Machos	Hembras
DC	-661.9	-757.0
DEP	-1200.1	-1139.2
LV5	-2772.6	-3027.1
AH	185.2	320.1
LSAN	-1324.3	-1497.6
LCE	-20675.3	-22596.2
LRE	26755.9	28985.7
LCP	58462.2	61407.8
AR3	2528.4	2592.4
LV2	-14253.4	-15136.2
LV1	-9115.0	-9599.3
AM	5281.3	5752.2
LPI	-1185.1	-1343.2
AAB	-7838.7	-8333.5
ARP	12507.3	13223.2
ARE	-9653.5	-10429.3
LRP	-36238.3	-37746.8
ACE	5747.9	6104.9
AR9	-2337.9	-2474.8
Constante	-14504.6	-15955.7

**Tabla 26. Matriz de clasificación de los 47 individuos adultos de *R. funerea*, obtenida mediante análisis discriminante.**

Sexo	N	Asignados a categoría		% correcto
		Machos	Hembras	
Machos	19	19	0	100
Hembras	28	0	28	100
Total	47	19	28	100

***Rhinoclemmys pulcherrima***

LRP clasifica bien el 82.14 % de los machos y el 94.44 % de las hembras (total 91.0 %). LRP y DC clasifican el 92.86 % de los machos y el 95.83 % de las hembras (total 95.0 %). LRP, DC y LC clasifican el 96.43 % de los machos y el 95.83 % de las hembras (total 96.0 %). Los mismos porcentajes se mantienen aunque se incorpore al modelo la siguiente variable (AM). Cuando se incluye LSAN, se clasifican correctamente el 100 % de los machos y el 95.88 % de las hembras (97 % del total), porcentajes que se mantienen añadiendo LSAB Y AH. Cuando se incorpora AF, el porcentaje de hembras asciende al 97.22 % (total de 98 %), y con AR9, a 98.59 % (total de 98.99 %); este valor es el máximo que alcanza la función de clasificación por sexos.

Función de clasificación de sexos para *R. pulcherrima*, utilizando sólo las tres primeras variables de la función discriminante.

Machos:  $1028.93 \log(\text{LRP}) - 25.17 \log(\text{DC}) - 29.79 \log(\text{LC}) - 1041.05$

Hembras:  $1115.94 \log(\text{LRP}) - 45.15 \log(\text{DC}) - 54.10 \log(\text{LC}) - 1167.04$

**Tabla 27. Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para la distinción de sexos en *R. pulcherrima*. Las variables se encuentran ordenadas según su orden de entrada en la función discriminante.**

	F	p	R <sup>2</sup>
LRP	106.67	0.00	0.90
DC	59.03	0.00	0.46
LC	6.55	0.01	0.61
AM	6.99	0.01	0.72
LSAN	6.56	0.01	0.56
LSAB	5.46	0.02	0.58
AH	3.45	0.07	0.84
AF	5.94	0.02	0.90
AR9	5.36	0.02	0.68
AAB	3.24	0.08	0.88
LCE	1.65	0.20	0.91
LV4	1.76	0.19	0.51

**Tabla 28. Valores de la función discriminante para cada una de las variables consideradas en la asignación de sexos en individuos adultos de *R. pulcherrima*.**

	Machos	Hembras
LRP	577.41	623.74
DC	4.66	-25.91
LC	86.94	66.40
AM	-117.31	-69.31
LSAN	86.75	131.48
LSAB	-486.06	-459.21
AH	1135.70	1226.19
AF	-1380.52	-1479.14
AR9	204.96	155.57
AAB	230.98	302.62
LCE	1502.31	1427.49
LV4	-403.92	-385.71
Constante	-1913.56	-2028.82

**Tabla 29. Matriz de clasificación de los 99 individuos adultos de *R. pulcherrima*, obtenida mediante análisis discriminante.**

Sexo	N	Asignados a categoría		% correcto
		Machos	Hembras	
Machos	28	28	0	100
Hembras	71	1	70	98.59
Total	99	29	70	98.99

## Discusión

En *R. funerea* la medida corporal que diferencia con mayor fiabilidad los sexos es la distancia cloacal (DC), con porcentajes medios de casi el 90 % del total de la muestra examinada. Las hembras se clasifican al 100 % utilizando, además de DC, las variables DEP y LV5, pero para los machos estas medidas junto a DC sólo clasifican correctamente el 94.74 %. Aún así, las funciones discriminantes resultantes con estas tres variables pueden emplearse con gran fiabilidad para el sexado de individuos adultos. En *R. pulcherrima*, la función

discriminante incluye en primer lugar a las variables longitud recta de plastrón, seguida de las dos medidas consideradas de la cola (DC y LC); la función compuesta con estas tres medidas clasifica correctamente al 96 % de los individuos de la muestra.

Las medidas encontradas en primer lugar en la función discriminante para la determinación del sexo en *R. funerea* corresponden a la región posterior, y las tres presentan una clara influencia en los procesos de cópula y ovoposición antes señalados como fuente de variabilidad en caracteres sexuales de tortugas. DC influye en los machos –donde es mayor que en hembras- a la hora de copular, y en éstas para depositar la puesta. DEP, la distancia posterior entre el espaldar y el plastrón, es mayor en hembras, ya que de este modo queda un mayor espacio posterior en el caparazón para que los huevos puedan ser expulsados por la cloaca femenina. En cuanto a LV5, es preciso mencionar que en los machos de muchas especies se presenta una curvatura del borde posterior del espaldar (correspondiente al quinto escudo vertebral y el supracaudal) para proteger los genitales alojados en la base de la cola; esta característica es más frecuente en tortugas de tierra que en acuáticas, pero nuestros resultados determinan que se observa en *R. funerea*.

En *R. pulcherrima*, las variables que mejor discriminan los sexos corresponden al plastrón y a la cola; la longitud del plastrón clasifica correctamente más del 90 % de la muestra, y es siempre mayor en hembras. Tanto LCOL como DC son mayores en machos, lo cual sí tiene una interpretación certera en los parámetros que se reseñaban antes referidos a las facilidades copulatorias y ovopositoras. Sin embargo, los datos plastrales obtenidos para esta especie no se corresponden con los que cabría esperar según otras especies analizadas en este sentido por nosotros; tanto en *Geochelone carbonaria*, como en *Testudo hermanni*, hemos encontrado mayores tamaños proporcionales plastrales en los machos de las especies, y en esto tiene mucho que ver la ovoposición (por ello, DEP es proporcionalmente mayor en hembras, como se confirma en *R. funerea*). Keller (1997), en un estudio de metodología similar al presente,

encontró que la longitud plastral se presentaba como dimórfica en el galápagos europeo (*Emys orbicularis*). Para nuestra muestra de *R. pulcherrima* debemos encontrar la explicación de estos resultados en dos motivos: la mayor talla global de las hembras analizadas, y la curvatura plastral (concavidad) mayor en machos, ya que la medida se toma con carácter recto en el plastrón; por ello, plastrones que realmente fueran de igual longitud, se presentarían más largos en hembras, ya que en éstas presentarían una curvatura mucho menor, con plastrones que frecuentemente se presentan planos.

## 9.- Crecimiento

### Introducción

Existen numerosos estudios de crecimiento y estimación de la edad en reptiles, desarrollados según diferentes técnicas de análisis. El único modo completamente fiable y exacto de calcular la edad de un reptil es realizar el seguimiento de la evolución de sus medidas corporales desde el momento de su nacimiento (Zug, 1991). Los inconvenientes de este método son obvios para animales que, como las tortugas, alcanzan una gran longevidad (Gibbons & Semlitsh, 1982).

Sin embargo, existen varias técnicas indirectas para estimar el crecimiento y la edad en este grupo animal. La captura, marcado y posterior recaptura es un método directo utilizado en numerosos estudios: Pearse (1923), Frazer et al. (1991) y Frazer et al. (1993) en *Chrysemys picta*, Medica et al. (1975) en *Gopherus agassizii*, Stickel & Bunck (1989) en *Terrapene carolina carolina*, Keller (1997) en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*, Bjorndal & Bolten (1988) en *Chelonia mydas*, Kennett (1996) en *Chelodina rugosa* y *Elseya dentata* y Congdon & Van Loben (1991) con *Emydoidea blandingi*, entre otros.

Los inconvenientes de este método son que implica la recaptura del ejemplar marcado, lo cual puede presentar dificultades. Si el hábitat de la especie es cambiante, o ésta efectúa grandes desplazamiento a lo largo de su ciclo vital, las posibilidades de que el individuo marcado nunca sea recapturado aumentan considerablemente; del mismo modo, cuando la captura del individuo presenta dificultades debido a su baja densidad poblacional, la inaccesibilidad del medio en que habita, o la peligrosidad de la especie, el método de recaptura se presenta complicado.

También pueden hacerse estimas de crecimiento mediante el conteo de líneas de detención del crecimiento en secciones óseas (Castanet, 1978). Este método ha sido utilizado principalmente con lagartos (Cheylan, 1984; Castanet & Báez, 1991; Mateo & Castanet, 1994; Romero-Beviá et al., 1999); en tortugas, sólo hemos encontrado el estudio de Castanet & Cheylan (1979) realizado sobre *Testudo hermanni* y *T. graeca*. Uno de los métodos más utilizados en quelonios es el de conteo de anillos de crecimiento del caparazón (Zug, 1991). Este método consiste en estimar la edad en función del número de anillos de los escudos del espaldar y/o plastrón, que están relacionados con diferencias estacionales en el metabolismo e implican así periodos de reducción o detención del crecimiento entre los cuales el crecimiento es ininterrumpido (Graham, 1989). Numerosos autores han empleado este método para la estimación de la edad: Sergeev (1937) en *Emys orbicularis* y *Testudo graeca*, Sexton (1965) en *Chrysemys picta marginata*, Dobie (1971) en *Macroclermys temmincki*, Moll & Legler (1971) en *Trachemys scripta*, Ramo (1982) en *Podocnemis vogli*, Germano (1988) en *Gopherus agassizii*, Iverson (1988) en *Graptemys geographica*, Seidel (1990) en *Trachemys decussata* y Keller (1997) en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*, entre otros.

La combinación de este método con el de captura-recaptura ha presentado resultados bastante satisfactorios (Cagle, 1946; Gibbons, 1970; Germano, 1988; Keller, 1997). El principal inconveniente del conteo de anillos del crecimiento es que los surcos del caparazón tienden a desaparecer o hacerse menos ostensibles a lo largo del crecimiento, por lo que su validez decrece considerablemente (o desaparece) en individuos longevos.

Un tercer método es el de mantener en cautividad individuos de edad exacta conocida, es decir, nacidos en cautividad o recogidos del medio en el momento de la eclosión. El seguimiento regular del crecimiento de estos individuos posibilita un conocimiento certero del incremento de sus medidas corporales en función del tiempo. A partir de los datos proporcionados por estos individuos, es posible determinar ecuaciones logarítmicas de crecimiento, para

inferir las tasas de crecimiento a lo largo de su vida y calcular tamaños a edades determinadas o viceversa. El principal problema, aparte del de la excesiva duración del estudio (común, por otra parte, a los otros métodos referidos), es que las condiciones de cautividad pueden no adecuarse a las del medio en que la especie vive, por lo que los datos de crecimiento obtenidos pueden presentar importantes diferencias. El método de la medición regular de individuos en cautividad ha sido empleado, entre otros, por Medem et al. (1979) en *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Hildebrand (1932) en *Malaclemys terrapin*, Williamson et al. (1988) en *Chelydra serpentina*, Kaufmann (1975) en varias especies de tortugas marinas, Medica et al. (1975) y Jackson et al. (1978) en *Gopherus agassizii*, o Merchán et al. (en prensa) en *Geochelone sulcata*.

## Material y métodos

Para el presente estudio de crecimiento y estimación de la edad hemos elegido el último de los métodos, por una serie de razones. La primera de ellas, la dificultad en la captura de individuos de ambas especies. Asimismo, el tipo de hábitat donde tanto tortugas negras como rojas se encuentran distribuidas disminuye enormemente las probabilidades de volver a capturar un individuo previamente marcado. El tiempo de realización de una tesis doctoral, obviamente limitado a pocos años, ha sido otro factor que desaconsejó el método de captura-recaptura. Por último, las observaciones preliminares que se realizaron tanto sobre individuos en libertad como en cautividad a comienzos de la toma de datos pusieron de manifiesto que ambas especies pierden los anillos de crecimiento a temprana edad, sobre todo la tortuga negra. Todo ello, unido a la disponibilidad de individuos de edad conocida de ambas especies, aconseja en el presente trabajo el empleo del método de medición regular de individuos de edad conocida. La limitación de la cautividad y las modificaciones en los resultados obtenidos frente a los hipotéticos que se pudieran obtener en libertad se han visto atenuadas en nuestro caso por cuanto que los individuos se han mantenido en todo momento al aire libre (en condiciones climáticas muy similares si no idénticas a las que

hubieran tenido en libertad), y que no han sido objeto de ninguna medicación. Sólo el aporte de alimento ha diferenciado sus condiciones de los de los individuos en libertad.

La toma de mediciones se llevó a cabo entre el 1 de febrero de 2000 y el 24 de noviembre de 2001 en las instalaciones de la Reserva Zoo Ave (La Garita, Alajuela). Los individuos se marcaron semanalmente con pintura desde el momento de nacer. Cuando alcanzaban una edad de tres semanas y habían ganado cierta consistencia en el espaldar, se les realizaba una muesca en el borde del mismo, mediante incisión con bisturí en los escudos marginales. Este método ha sido ampliamente utilizado por numerosos autores en diferentes especies (Pérez et al. 1979 en *Mauremys leprosa*; Ramo, 1982 en *Podocnemis vogli*; Keller, 1997 en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*; entre otros), ya que perdura bastante tiempo a lo largo del crecimiento del individuo, y no ocasiona daños al mismo.

Sólo se consideraron medidas de estructuras rígidas (espaldar y plastrón), ya que dado el pequeño tamaño de los ejemplares, la medición de estructuras blandas incluía un elevado índice de error debido al observador. Las medidas se tomaron aproximadamente cada 30 días; no todos los ejemplares fueron medidos en todos los registros de crecimiento, ya que en algunas ocasiones, y debido a la disposición de las instalaciones donde se encontraban, los individuos no eran encontrados; del mismo modo, individuos que habían sido medidos para el estudio, fueron encontrados muertos, por lo que sus datos corresponden sólo a sus primeras etapas de vida. Algunos individuos habían nacido antes de comenzar el presente estudio, por lo que no presentan medidas hasta cumplidos varios meses de vida, salvo las de longitud y anchura de espaldar y plastrón y el peso, recogidos por el personal de la Reserva ZooAve como datos de archivo de las especies de la institución. Por último, varios ejemplares nacieron prácticamente cuando finalizaba el periodo de recogida de datos para el presente trabajo, por lo que sólo se pudo efectuar su seguimiento durante tres meses.

Las mediciones se tomaron utilizando un calibre micrométrico de precisión 0.1 mm y el peso con una pesola electrónica de precisión 1 g. Para cada serie de medidas, se calculó la edad en días del individuo. Las medidas consideradas (abreviatura, descripción y puntos de referencia) fueron las siguientes:

-LRE. Longitud recta de espaldar. Longitud recta tomada desde el borde anterior del escudo nual hasta el borde posterior del escudo supracaudal, a nivel de la línea media longitudinal del espaldar.

-ARE. Anchura recta máxima de espaldar.

-AR3. Anchura recta en marginal 3. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior del tercer par de escudos marginales.

-AR9. Anchura recta en marginal 9. Anchura recta tomada a nivel de la sutura posterior del noveno par de escudos marginales.

-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.

-ARP. Anchura recta máxima de plastrón.

-AG. Anchura gular. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos gulares y humerales.

-AH. Anchura humeral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos humerales y pectorales.

-AP. Anchura pectoral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos pectorales y abdominales.

-AAB. Anchura abdominal. Anchura recta a nivel de la sutura entre parejas de escudos abdominales y femorales.

-AF. Anchura femoral. Anchura recta a nivel de la sutura entre las parejas de escudos femorales y anales.

-LSAB. Longitud sutura abdominal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos abdominales.

-LSF. Longitud sutura femoral. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos femorales.

-LSAN. Longitud sutura anal. Longitud recta de la sutura entre la pareja de escudos anales.

-AM. Altura máxima.

-IA. Distancia interanal. Distancia entre los extremos posteriores de los escudos anales del plastrón. No considerada en *R. pulcherrima*, debido a que la forma del plastrón en juveniles de la especie no presenta las expansiones posteriores sobre las cuales se toma esta medida.

-PESO.

Se efectuó un análisis de regresión para determinar la función que mejor explicaba la variabilidad muestral en cada una de las medidas consideradas; mediante la ecuación obtenida se expresó la ley de crecimiento de cada medida para las dos especies durante el periodo estudiado. La ecuación se derivó para determinar la tasa de crecimiento instantánea para un tiempo en concreto. Asimismo, se obtuvieron las tasas de crecimiento medias observadas utilizando los primeros y últimos datos de cada medida y calculando el incremento de cada una de ellas en el tiempo estudiado.

## Resultados

La ecuación que mejor modeliza la variación del peso en función de la edad en *R. funerea* es una curva exponencial. En el resto de medidas de la especie, así como en todas las de *R. pulcherrima*, la expresión que más se ajusta a los datos es una recta de regresión lineal. La relación de las medidas consideradas y la edad de los individuos se presenta en las figuras 85 a 117, junto a las tablas 30 a 62 donde, para cada medida, se expresan los parámetros de la regresión lineal, el cuadrado del coeficiente de correlación y las tasas de crecimiento observadas (con las edades entre las que se estimaron). En todos los casos, el valor de A es la tasa de crecimiento diaria de cada medida, y B el tamaño al nacer según la aproximación lineal. En algunos casos no se ha llevado a cabo la regresión lineal, debido a la falta de datos.

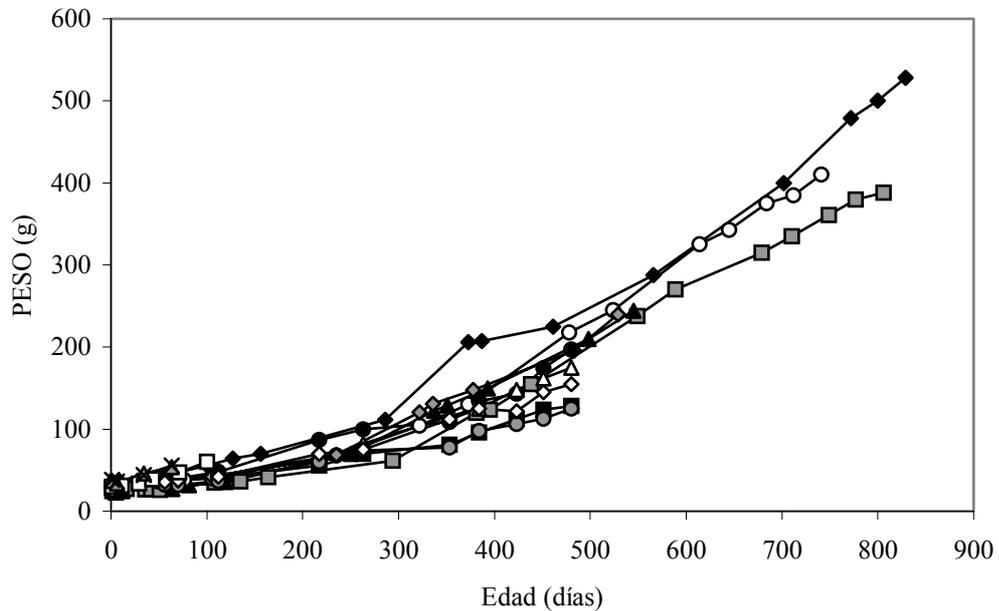
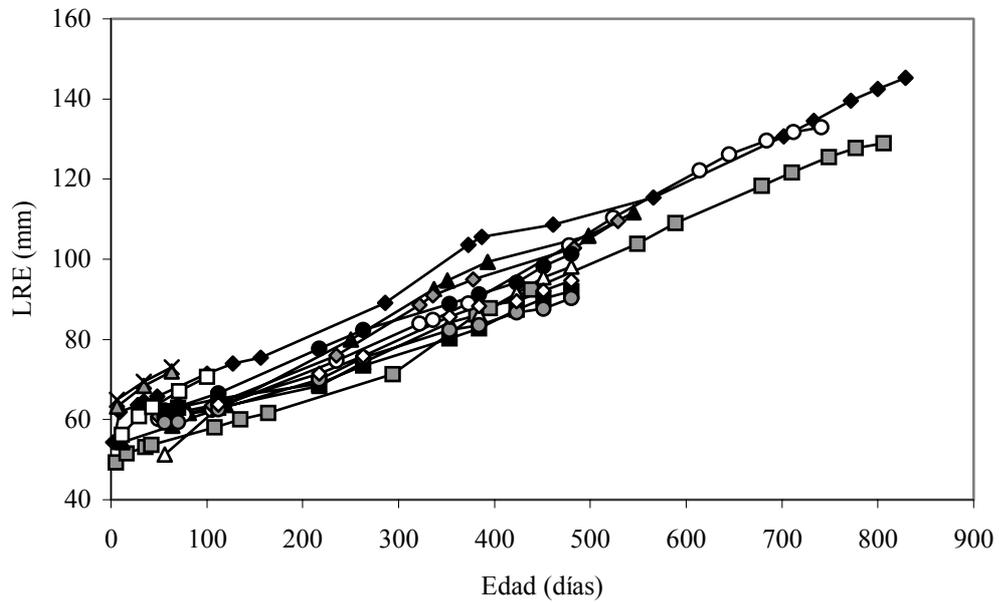


Figura 85. Evolución del peso en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 30. Parámetros estimados y observados de la variación del peso en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Peso					
	PESO = b*e <sup>ax</sup>			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.0034	39.238	0.974	1	829	0.594
2	0.0038	23.802	0.984	5	806	0.456
3	0.0046	22.710	0.988	1	545	0.403
4	0.0037	30.242	0.990	1	741	0.512
5	0.0039	31.055	0.985	1	529	0.392
6	0.0037	33.029	0.982	1	480	0.344
7	0.0038	29.672	0.997	1	480	0.305
8	0.0031	29.984	0.990	1	480	0.209
9	0.0032	27.594	0.983	1	480	0.200
10	0.0037	28.161	0.987	1	480	0.271
11	0.0071	28.741	0.992	1	100	0.303
12	0.0071	34.969	0.934	1	63	0.274
13	0.0068	35.947	0.957	1	63	0.290



**Figura 86. Evolución de la longitud recta de espaldar (LRE) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 31. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del espaldar (LRE) en función de la edad en *R. funerea*.**

Individuo	Longitud recta de espaldar					
	LRE = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.103	60.449	0.993	2	829	0.110
2	0.103	47.487	0.995	5	806	0.100
3	0.112	52.419	0.990	12	545	0.108
4	0.113	50.343	0.992	49	741	0.105
5	0.104	54.097	0.990	49	529	0.101
6	0.090	57.182	0.997	56	480	0.092
7	0.105	47.250	0.988	56	480	0.111
8	0.071	56.655	0.978	56	480	0.071
9	0.075	54.571	0.996	56	480	0.073
10	0.086	53.797	0.992	112	480	0.084
11	0.156	55.561	0.976	11	100	0.162
12	0.154	62.572	0.987	6	63	0.123
13	0.140	64.352	0.993	6	63	0.140

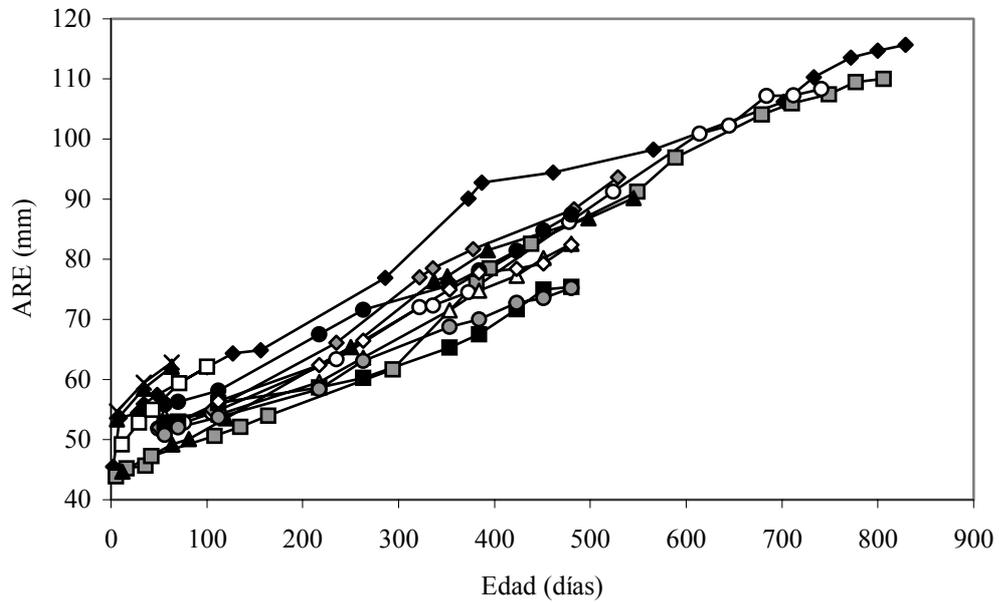


Figura 87. Evolución de la anchura recta de espaldar (ARE) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 32. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta del espaldar (ARE) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Anchura recta de espaldar					
	ARE = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.079	53.556	0.977	2	829	0.085
2	0.088	42.069	0.995	5	806	0.083
3	0.090	43.703	0.990	12	545	0.085
4	0.088	44.849	0.993	49	741	0.082
5	0.089	46.954	0.991	49	529	0.087
6	0.073	51.052	0.993	56	480	0.075
7	0.072	46.633	0.974	56	480	0.068
8	0.053	48.764	0.961	56	480	0.053
9	0.059	47.322	0.995	56	480	0.058
10	0.073	47.921	0.983	112	480	0.071
11	0.145	48.340	0.982	11	100	0.145
12	0.152	52.765	0.988	6	63	0.153
13	0.142	54.127	0.986	6	63	0.142

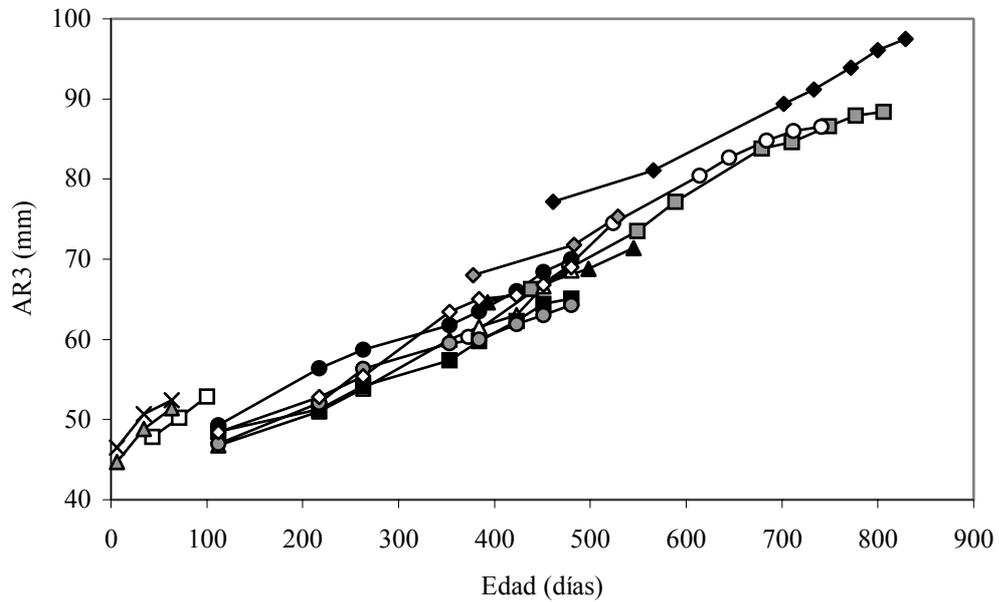


Figura 88. Evolución de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 33. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Anchura recta 3					
	AR3 = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.057	49.984	0.991	461	829	0.055
2	0.062	39.893	0.983	438	806	0.060
3	0.044	47.233	0.993	393	545	0.045
4	0.073	34.707	0.980	373	741	0.071
5	0.046	50.271	0.961	378	529	0.048
6	0.053	43.914	0.987	112	480	0.056
7	0.060	38.886	0.986	112	480	0.059
8	0.048	41.927	0.979	112	480	0.045
9	0.046	42.588	0.983	112	480	0.047
10	0.058	41.189	0.980	112	480	0.056
11	0.089	43.916	0.999	43	100	0.089
12	0.117	44.270	0.981	6	63	0.118
13	0.103	46.322	0.939	6	63	0.104

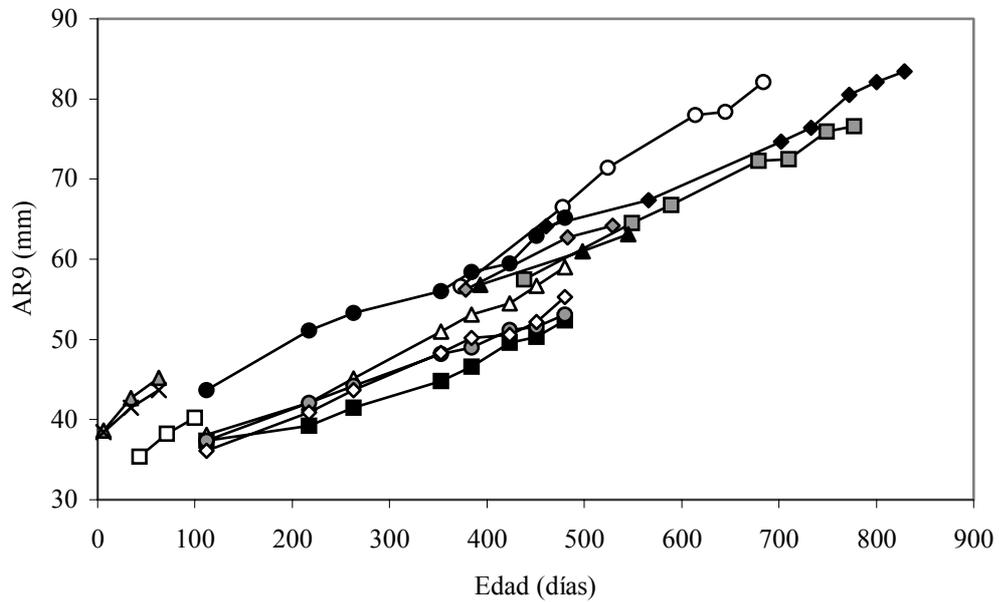
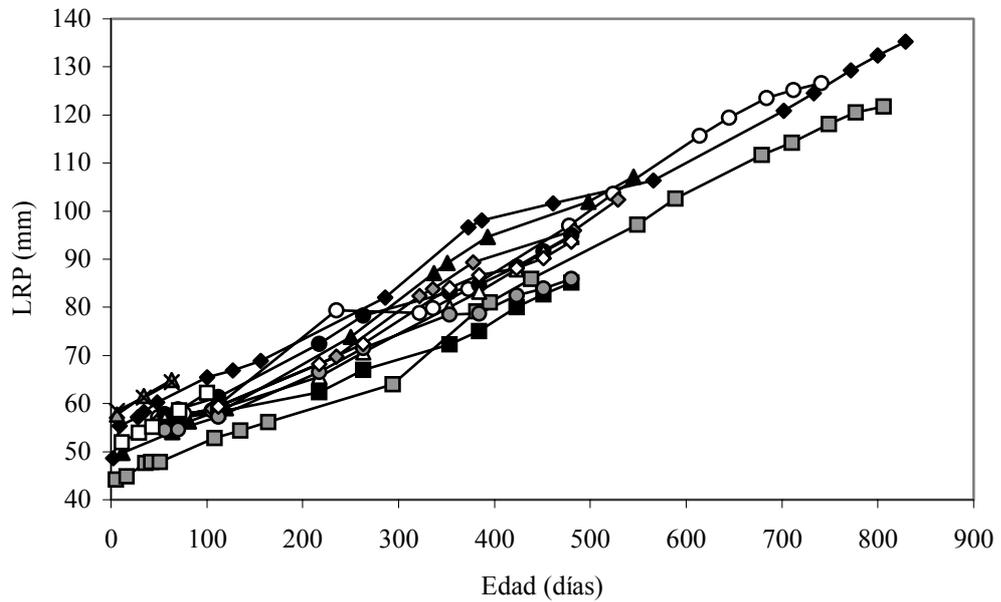


Figura 89. Evolución de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 34. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en *R. funerea*.

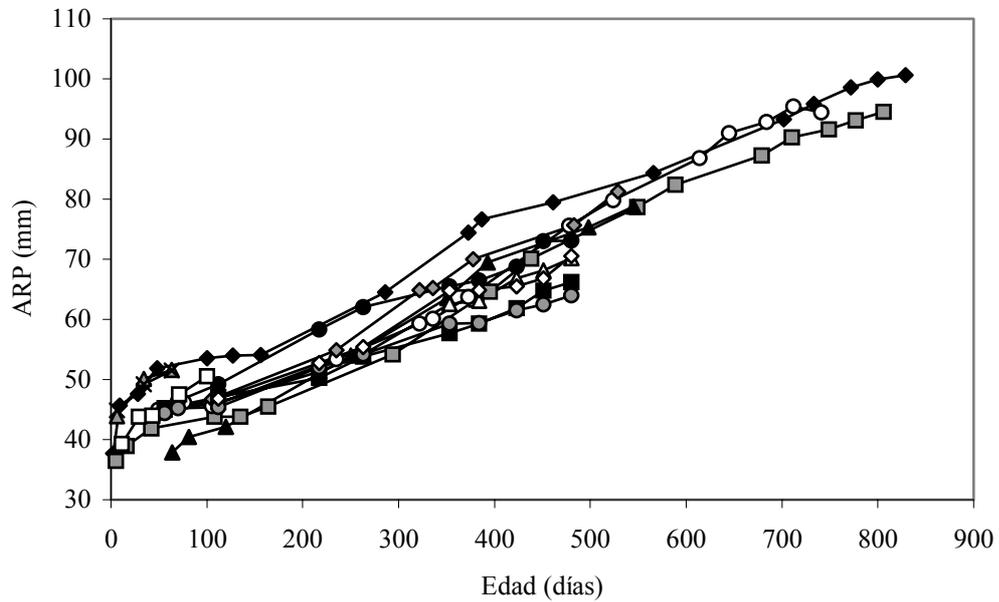
Anchura recta 9						
Individuo	AR9 = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.054	37.635	0.977	461	829	0.052
2	0.056	33.244	0.993	438	777	0.056
3	0.041	40.577	0.999	393	545	0.041
4	0.080	27.742	0.986	373	684	0.082
5	0.054	35.773	0.985	378	529	0.053
6	0.053	38.358	0.976	112	480	0.058
7	0.058	30.535	0.991	112	480	0.057
8	0.042	31.083	0.964	112	480	0.041
9	0.042	32.871	0.997	112	480	0.043
10	0.050	30.388	0.990	112	480	0.052
11	0.084	31.933	0.989	43	100	0.084
12	0.116	38.197	0.978	6	63	0.116
13	0.093	38.011	0.988	6	63	0.093



**Figura 90. Evolución de la longitud recta de plastrón (LRP) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 35. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta del plastrón (LRP) en función de la edad en *R. funerea*.**

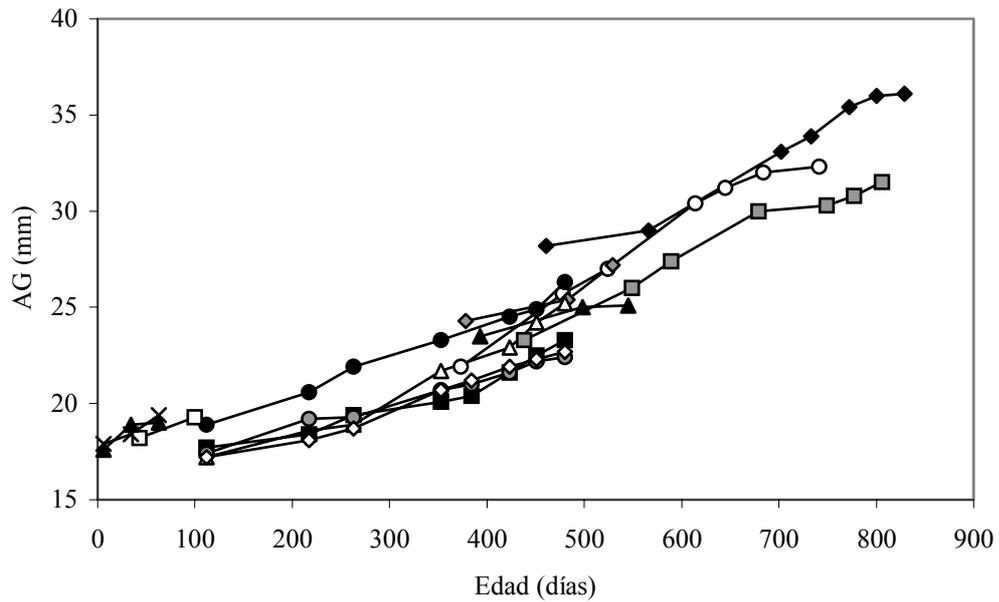
Individuo	Longitud recta de plastrón					
	LRP = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.097	54.614	0.992	2	829	0.105
2	0.100	41.952	0.995	5	806	0.097
3	0.113	47.342	0.993	12	545	0.108
4	0.106	48.657	0.986	49	741	0.100
5	0.099	49.784	0.988	49	529	0.096
6	0.086	52.975	0.993	56	480	0.088
7	0.093	48.369	0.981	56	480	0.089
8	0.068	50.283	0.975	56	480	0.071
9	0.077	49.782	0.994	56	480	0.074
10	0.095	48.491	0.990	112	480	0.093
11	0.116	50.481	0.998	11	100	0.116
12	0.126	57.066	0.997	6	63	0.126
13	0.105	57.784	0.998	6	63	0.105



**Figura 91. Evolución de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 36. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en *R. funerea*.**

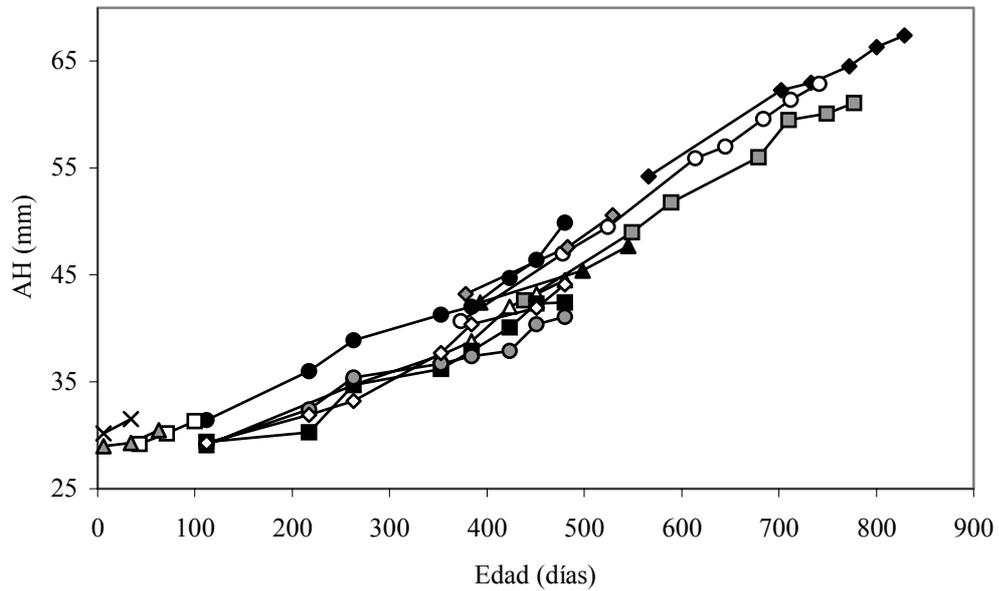
Individuo	Anchura recta de plastrón					
	ARP = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.069	45.396	0.985	2	829	0.076
2	0.075	35.805	0.992	5	806	0.072
3	0.068	32.724	0.994	12	545	0.077
4	0.079	37.252	0.983	49	741	0.071
5	0.078	38.973	0.990	49	529	0.077
6	0.067	42.114	0.984	56	480	0.068
7	0.063	39.439	0.983	56	480	0.059
8	0.050	41.118	0.980	56	480	0.050
9	0.047	41.465	0.993	56	480	0.046
10	0.064	39.541	0.973	112	480	0.064
11	0.118	39.047	0.958	11	100	0.126
12	0.135	43.912	0.883	6	63	0.135
13	0.116	44.565	0.967	6	63	0.116



**Figura 92. Evolución de la anchura gular (AG) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 37. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura gular (AG) en función de la edad en *R. funerea*.**

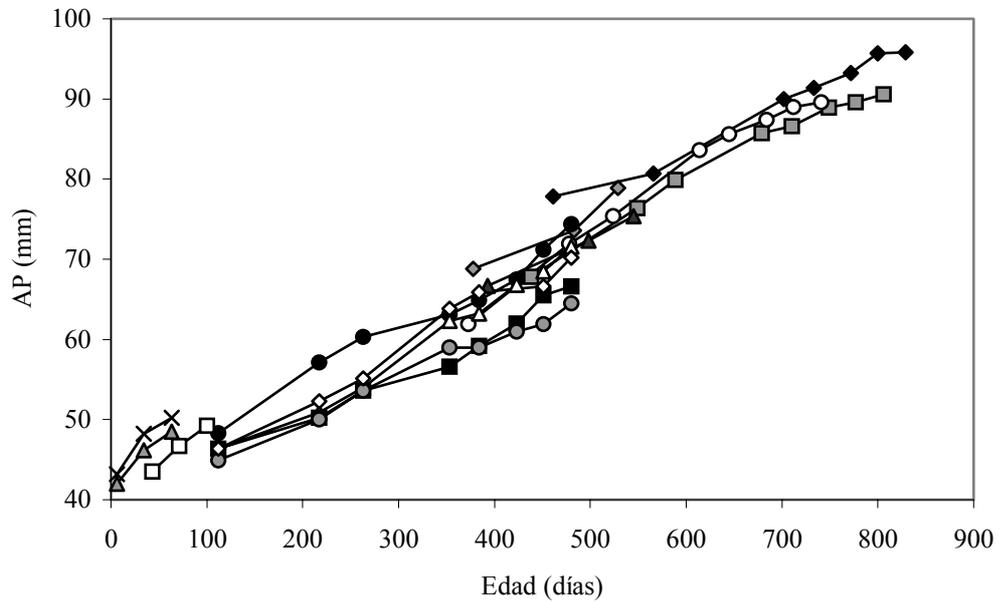
Individuo	Anchura gular					
	AG = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.024	16.412	0.969	461	829	0.021
2	0.022	14.116	0.971	438	806	0.022
3	0.011	19.193	0.938	393	545	0.011
4	0.030	11.267	0.971	373	741	0.028
5	0.018	17.432	0.876	378	529	0.019
6	0.019	16.679	0.987	112	480	0.020
7	0.022	13.990	0.964	112	480	0.022
8	0.015	15.490	0.925	112	480	0.015
9	0.013	15.969	0.991	112	480	0.014
10	0.016	14.932	0.981	112	480	0.015
11	-	-	-	43	100	0.019
12	0.024	17.661	0.795	6	63	0.025
13	0.026	17.661	0.968	6	63	0.026



**Figura 93. Evolución de la anchura humeral (AH) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 38. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura humeral (AH) en función de la edad en *R. funerea*.**

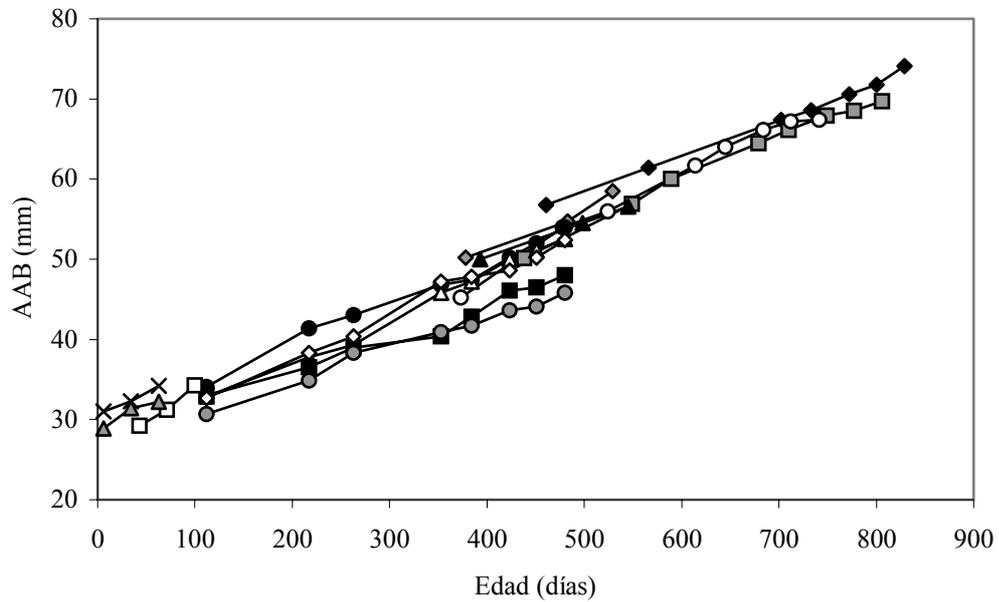
Individuo	Anchura humeral			$t_o$	$t_n$	Tasa diaria observada
	AH = A * t + B					
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.050	26.436	0.989	461	829	0.045
2	0.056	18.387	0.989	438	777	0.055
3	0.034	28.981	0.980	393	545	0.035
4	0.061	17.886	0.999	373	741	0.060
5	0.048	24.994	0.987	378	529	0.049
6	0.046	26.063	0.966	112	480	0.050
7	0.042	23.826	0.980	112	480	0.042
8	0.038	23.834	0.950	112	480	0.035
9	0.031	26.050	0.967	112	480	0.032
10	0.042	23.513	0.974	112	480	0.040
11	0.037	27.605	0.999	43	100	0.037
12	0.026	28.693	0.899	6	63	0.026
13	-	-	-	6	63	0.046



**Figura 94. Evolución de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 39. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en *R. funerea*.**

Individuo	Anchura pectoral					
	AP = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.053	52.313	0.983	461	829	0.049
2	0.062	42.174	0.979	438	806	0.062
3	0.057	44.382	0.997	393	545	0.057
4	0.077	34.700	0.983	373	741	0.075
5	0.063	44.466	0.939	378	529	0.067
6	0.064	41.944	0.969	112	480	0.071
7	0.070	36.878	0.986	112	480	0.068
8	0.056	38.861	0.971	112	480	0.055
9	0.052	39.313	0.989	112	480	0.053
10	0.066	38.829	0.975	112	480	0.065
11	0.100	39.339	0.993	43	100	0.100
12	0.114	41.659	0.969	6	63	0.114
13	0.122	42.995	0.937	6	63	0.123



**Figura 95. Evolución de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 40. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en *R. funerea*.**

Individuo	Anchura abdominal					
	AAB = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.046	35.627	0.996	461	829	0.047
2	0.053	27.641	0.988	438	806	0.053
3	-	-	-	393	545	0.043
4	0.061	23.682	0.984	373	741	0.060
5	0.053	29.966	0.970	378	529	0.055
6	0.050	29.251	0.985	112	480	0.054
7	0.056	25.957	0.993	112	480	0.053
8	0.041	27.872	0.970	112	480	0.041
9	0.040	26.645	0.989	112	480	0.041
10	0.053	26.911	0.988	112	480	0.054
11	0.090	25.177	0.987	43	100	0.089
12	0.058	28.852	0.913	6	63	0.058
13	0.056	30.571	0.991	6	63	0.056

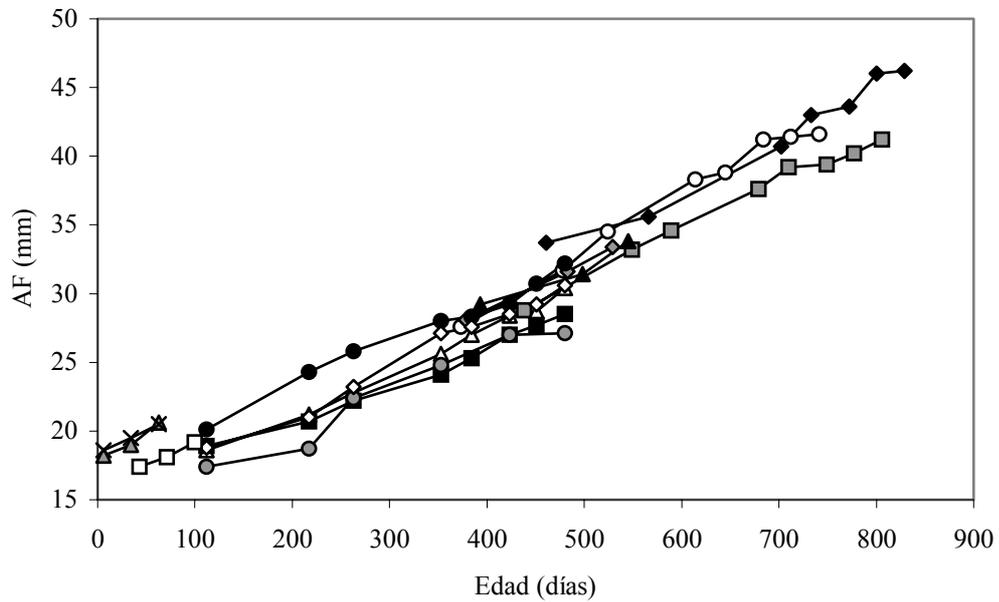


Figura 96. Evolución de la anchura femoral (AF) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 41. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura femoral (AF) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Anchura femoral					
	AF = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.036	16.116	0.974	461	829	0.034
2	0.033	14.749	0.988	438	806	0.034
3	0.029	17.728	0.943	393	545	0.030
4	0.040	12.985	0.984	373	741	0.038
5	0.035	14.912	0.998	378	529	0.035
6	0.030	17.300	0.980	112	480	0.033
7	0.032	14.570	0.993	112	480	0.032
8	0.027	15.261	0.983	112	480	0.026
9	0.029	13.807	0.946	112	480	0.026
10	0.033	14.684	0.986	112	480	0.032
11	0.032	15.978	0.986	43	100	0.032
12	0.042	17.818	0.968	6	63	0.042
13	-	-	-	6	63	0.033

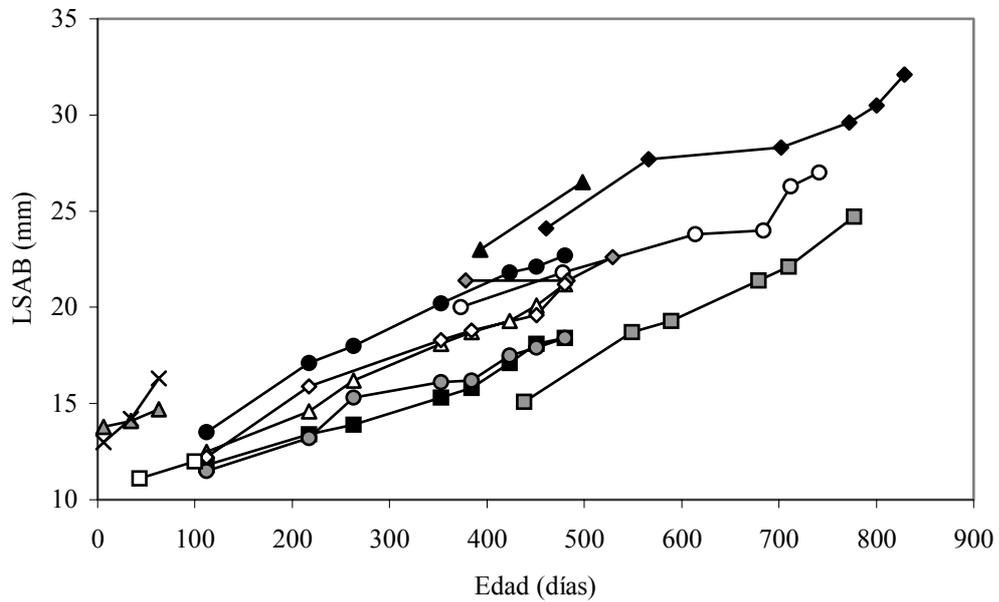


Figura 97. Evolución de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 42. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Longitud de la sutura abdominal					
	LSAB = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.018	16.278	0.913	461	829	0.022
2	0.027	3.560	0.988	438	777	0.028
3	-	-	-	393	545	0.033
4	0.017	13.322	0.927	373	741	0.019
5	0.007	18.753	0.540	378	529	0.008
6	0.024	11.352	0.987	112	480	0.025
7	0.023	9.875	0.994	112	480	0.024
8	0.018	9.397	0.970	112	480	0.018
9	0.018	9.582	0.971	112	480	0.019
10	0.022	10.302	0.970	112	480	0.024
11	-	-	-	43	100	0.016
12	0.016	13.657	0.968	6	63	0.016
13	0.058	12.509	0.979	6	63	0.058

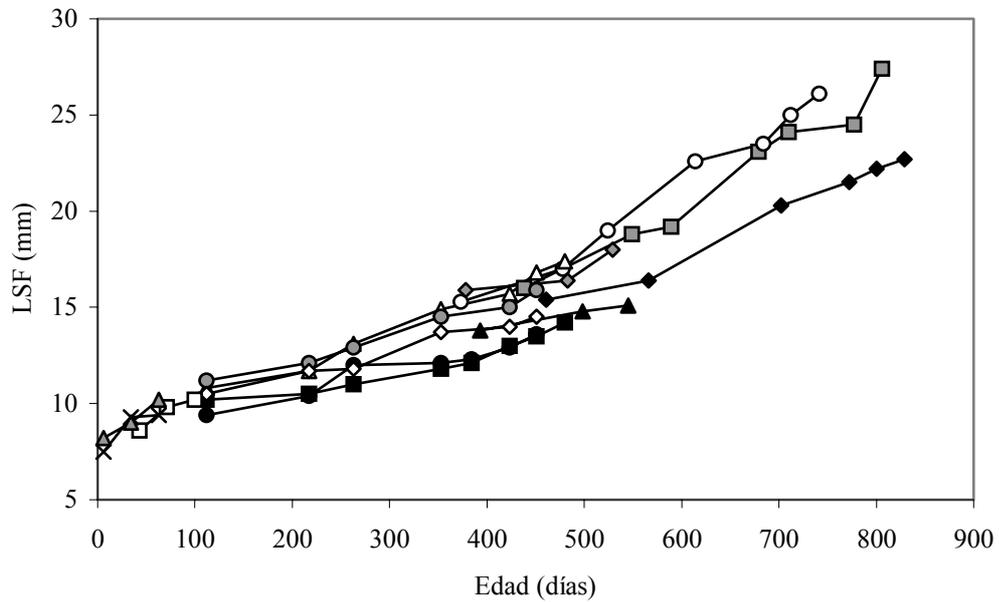
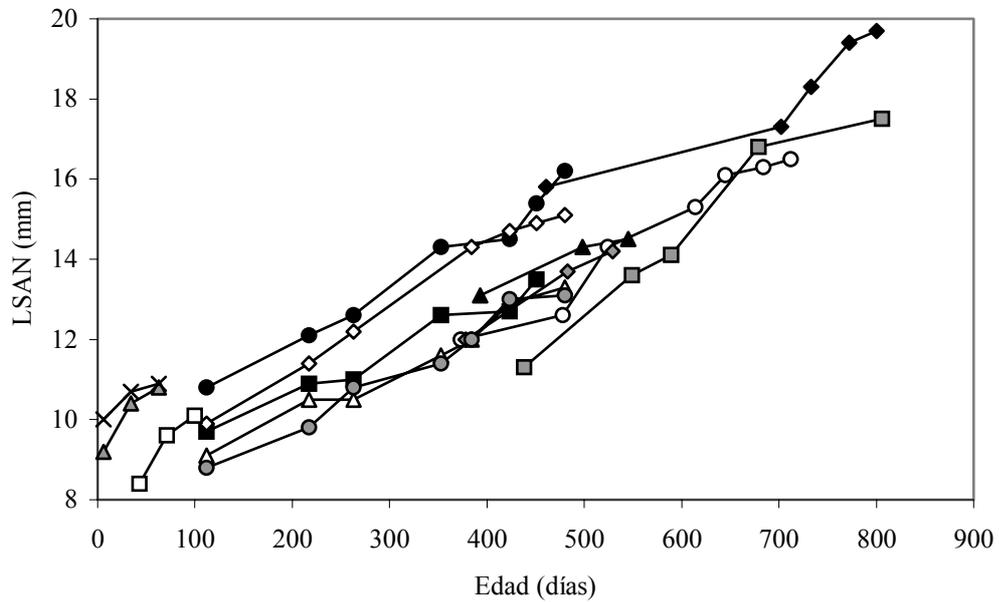


Figura 98. Evolución de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 43. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Longitud de la sutura femoral					
	LSF = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.021	5.209	0.982	461	829	0.020
2	0.030	2.565	0.964	438	806	0.031
3	0.009	10.395	0.993	393	545	0.009
4	0.030	3.443	0.980	373	741	0.029
5	0.012	11.053	0.757	378	529	0.014
6	0.011	8.230	0.929	112	451	0.012
7	0.018	8.284	0.979	112	480	0.018
8	0.011	8.404	0.913	112	480	0.011
9	0.014	9.400	0.979	112	451	0.014
10	0.012	9.050	0.971	112	451	0.012
11	0.028	7.537	0.918	43	100	0.028
12	0.035	7.927	0.989	6	63	0.035
13	0.033	7.595	0.781	6	63	0.033



**Figura 99.** Evolución de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

**Tabla 44.** Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en *R. funerea*.

Individuo	Longitud de la sutura anal					
	LSAN = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.011	10.440	0.873	461	800	0.012
2	0.018	3.844	0.946	438	806	0.017
3	0.010	9.380	0.970	393	545	0.009
4	0.015	6.326	0.958	373	712	0.013
5	0.015	6.420	0.993	378	529	0.015
6	0.014	9.101	0.976	112	480	0.015
7	0.011	7.770	0.977	112	480	0.011
8	0.011	8.459	0.966	112	451	0.011
9	0.012	7.342	0.973	112	480	0.012
10	0.015	8.287	0.991	112	480	0.014
11	0.030	7.244	0.942	43	100	0.030
12	0.028	9.172	0.918	6	63	0.028
13	0.016	9.993	0.901	6	63	0.016

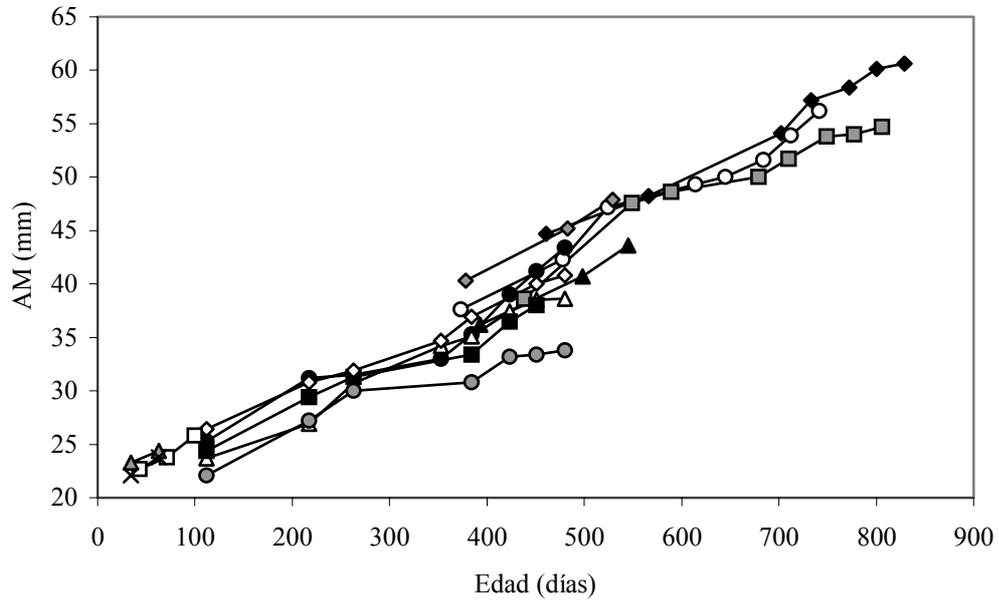
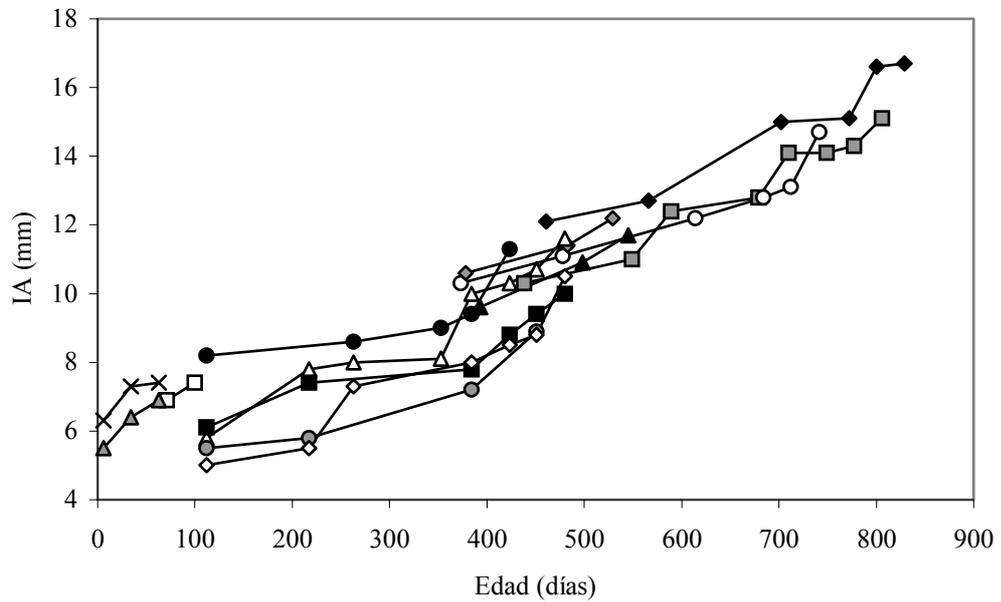


Figura 100. Evolución de la altura máxima (AM) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.

Tabla 45. Parámetros estimados y observados de la variación de la altura máxima (AM) en función de la edad en *R. funerea*.

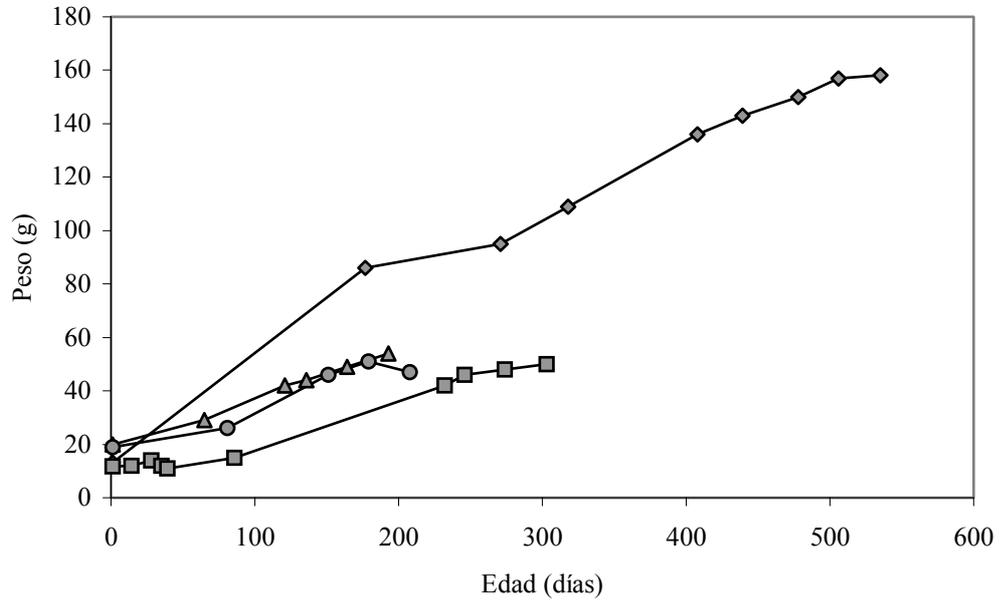
Individuo	Altura máxima					
	AM = A * t + B			t <sub>o</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.046	23.102	0.988	461	829	0.043
2	0.040	23.506	0.924	438	806	0.044
3	0.048	17.331	0.991	393	545	0.049
4	0.047	20.422	0.971	373	741	0.051
5	0.050	21.439	0.997	378	529	0.050
6	0.045	19.863	0.926	112	480	0.049
7	0.043	18.634	0.987	112	480	0.040
8	0.037	20.839	0.967	112	451	0.040
9	0.030	20.214	0.929	112	480	0.032
10	0.039	21.886	0.991	112	480	0.039
11	0.054	20.214	0.976	43	100	0.054
12	-	-	-	34	63	0.038
13	-	-	-	34	63	0.059



**Figura 101. Evolución de la distancia interanal (IA) en función de la edad en 13 individuos de *R. funerea*.**

**Tabla 46. Parámetros estimados y observados de la variación de la distancia interanal (IA) en función de la edad en *R. funerea*.**

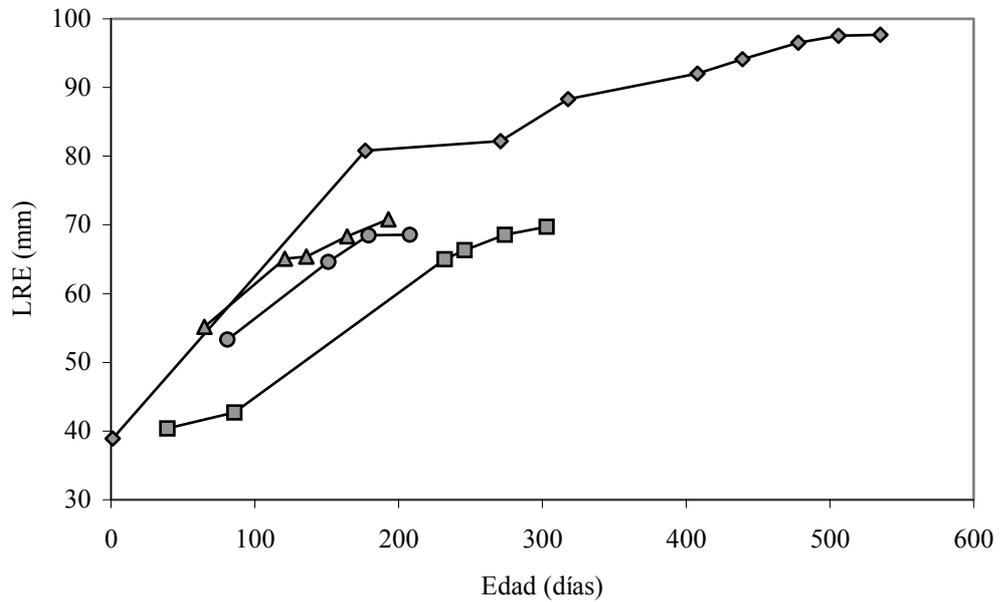
Individuo	Distancia interanal					
	IA = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.013	5.832	0.946	461	829	0.012
2	0.013	4.343	0.953	438	806	0.013
3	0.014	4.235	0.994	393	545	0.014
4	0.010	6.318	0.892	373	741	0.012
5	0.010	6.728	0.952	378	529	0.011
6	0.008	6.946	0.623	112	423	0.010
7	0.014	4.179	0.925	112	480	0.016
8	0.009	5.074	0.895	112	480	0.011
9	0.009	4.093	0.888	112	451	0.010
10	0.013	3.230	0.910	112	480	0.015
11	-	-	-	71	100	0.017
12	0.024	5.425	0.970	6	63	0.025
13	0.019	6.341	0.810	6	63	0.019



**Figura 102. Evolución del peso en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 47. Parámetros estimados y observados de la variación del peso en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

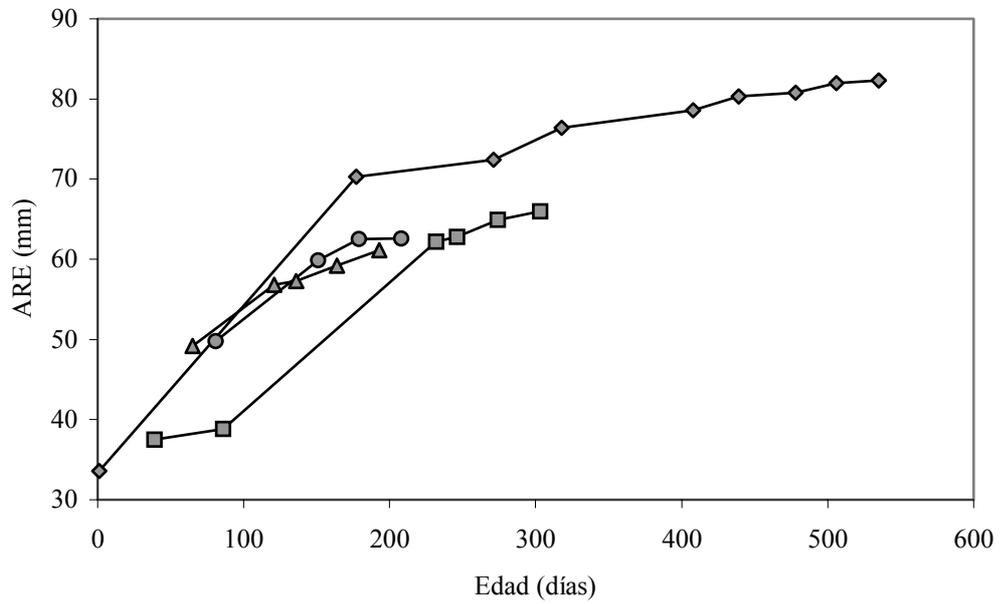
Individuo	Peso					
	PESO = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.265	23.959	0.975	1	535	0.271
2	0.143	8.225	0.976	1	303	0.126
3	0.182	19.006	0.994	1	193	0.177
4	0.163	17.541	0.906	1	208	0.135



**Figura 103. Evolución de la longitud recta de espaldar (LRE) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 48. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta de espaldar (LRE) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

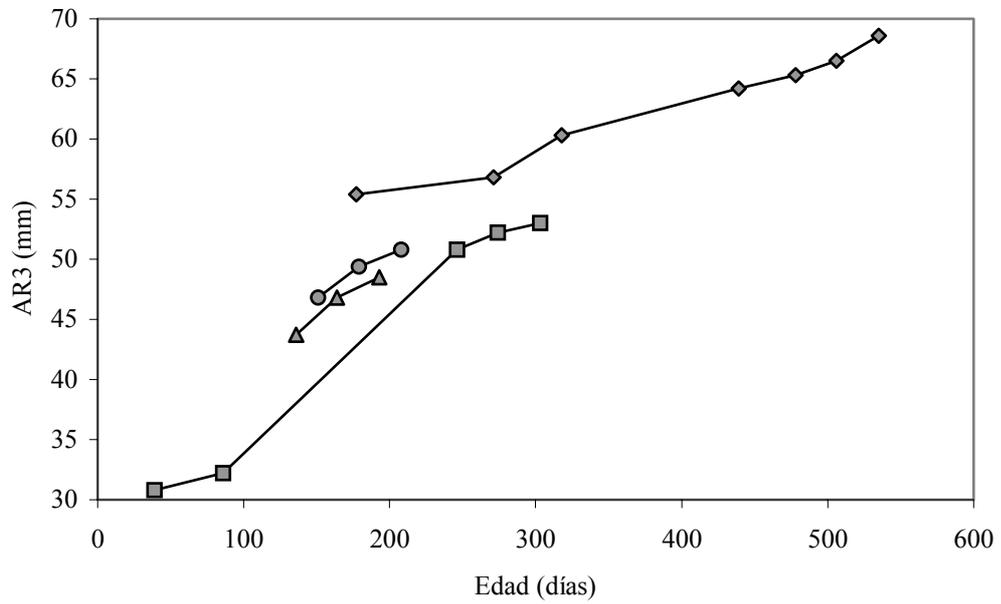
Longitud recta de espaldar						
Individuo	LRE = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.098	51.367	0.851	1	535	0.110
2	0.124	34.439	0.981	39	303	0.111
3	0.120	48.643	0.954	65	193	0.122
4	0.129	43.830	0.940	81	208	0.120



**Figura 104. Evolución de la anchura recta de espaldar (ARE) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 49. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta de espaldar (ARE) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

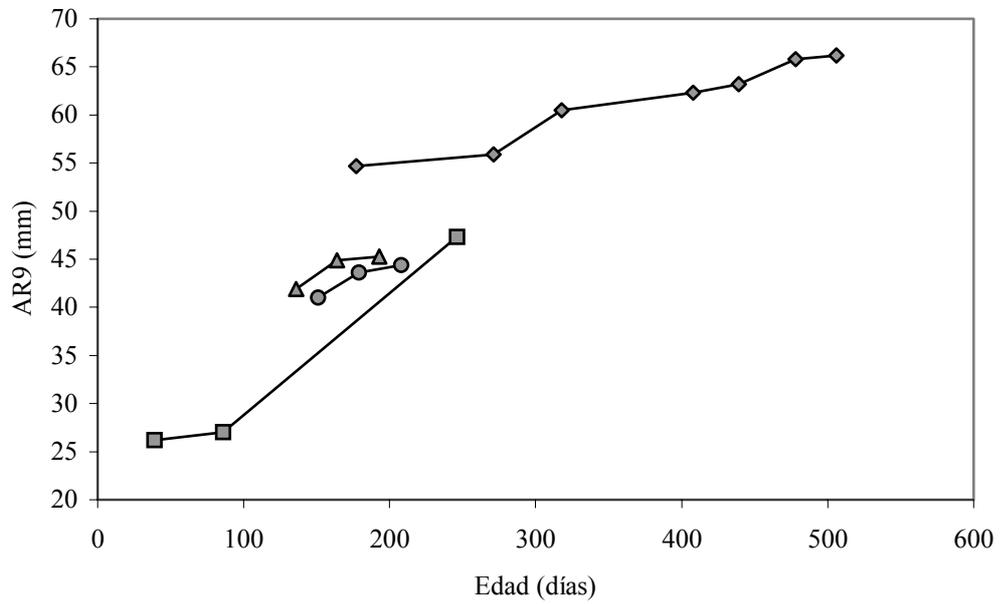
Anchura recta de espaldar						
Individuo	ARE = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.078	45.632	0.802	1	535	0.091
2	0.123	31.234	0.972	39	303	0.108
3	0.092	44.280	0.949	65	193	0.093
4	0.107	42.109	0.925	81	208	0.101



**Figura 105. Evolución de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 50. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 3 (AR3) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

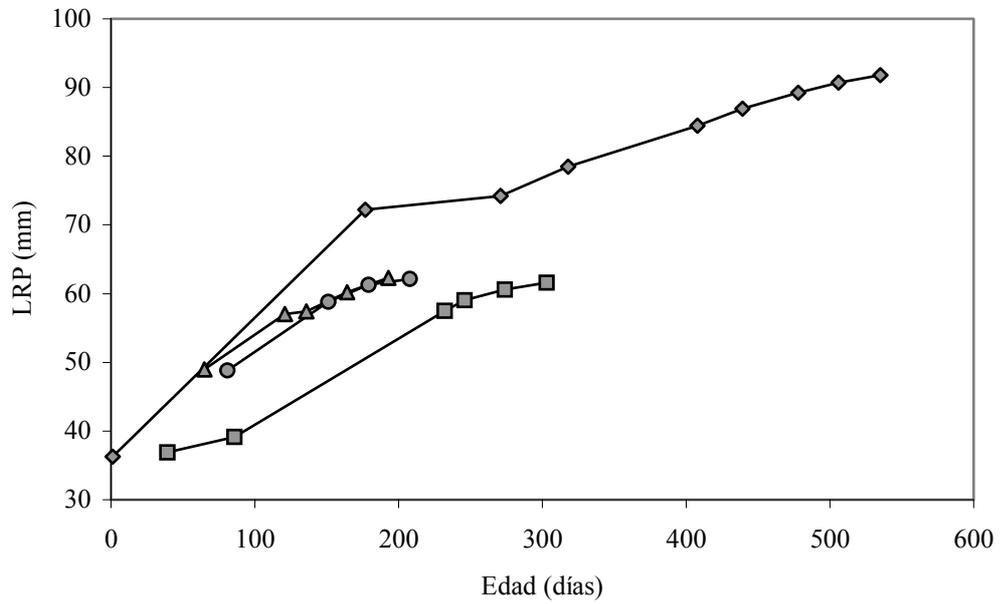
Individuo	Anchura recta 3					
	AR3 = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.037	48.111	0.978	177	535	0.037
2	0.094	26.017	0.980	39	303	0.084
3	0.084	32.520	0.969	136	193	0.084
4	0.070	36.439	0.967	151	208	0.070



**Figura 106. Evolución de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 51. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta 9 (AR9) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

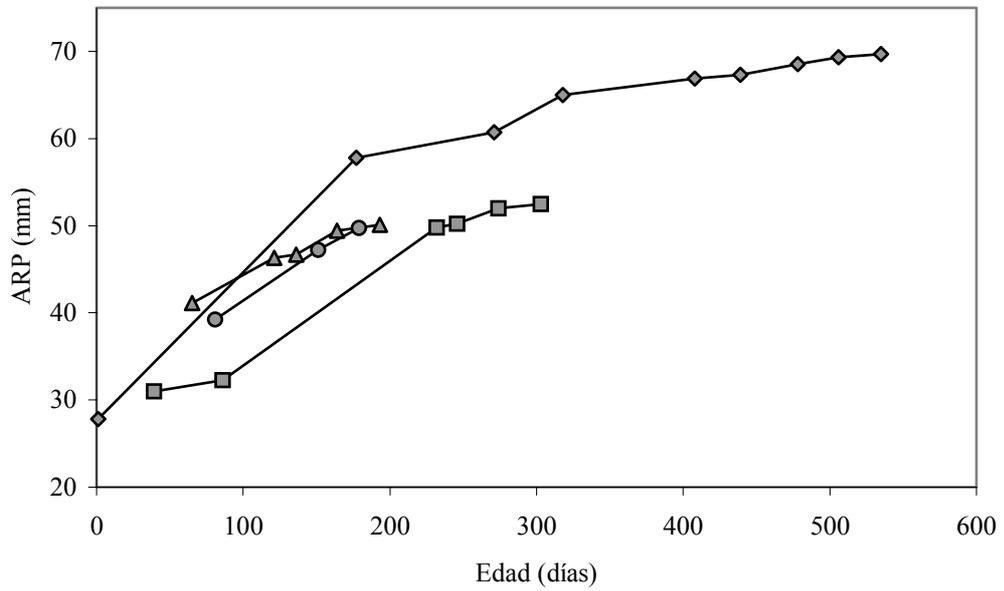
Individuo	Anchura recta 9					
	AR9 = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.037	47.563	0.956	177	535	0.035
2	0.108	20.105	0.966	39	303	0.102
3	0.059	34.276	0.829	136	193	0.060
4	0.059	32.337	0.909	151	208	0.060



**Figura 107. Evolución de la longitud recta de plastrón (LRP) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 52. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud recta de plastrón (LRP) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

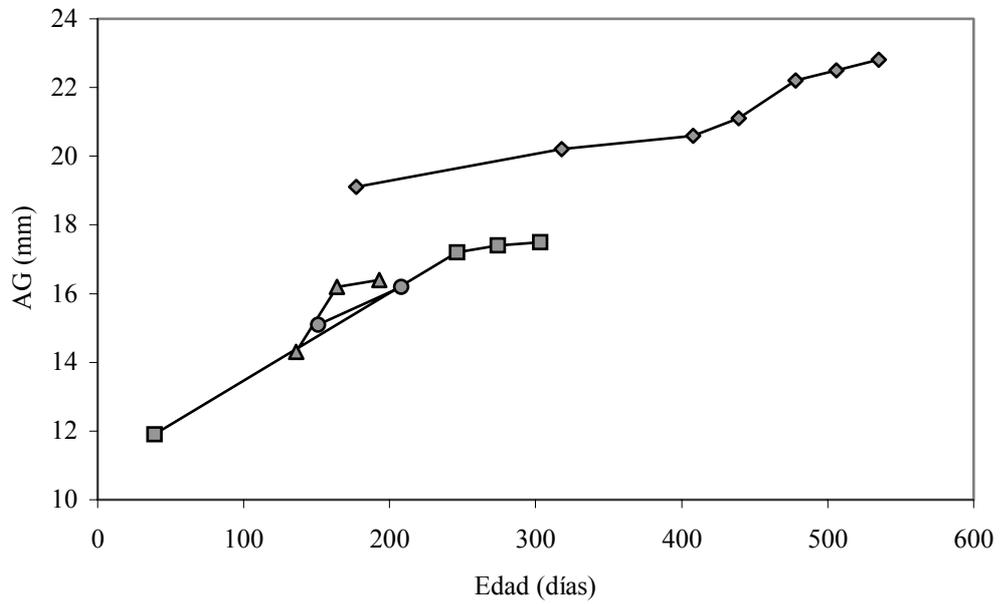
Longitud recta de plastrón						
Individuo	LRP = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.094	45.624	0.903	1	535	0.104
2	0.104	32.017	0.982	39	303	0.094
3	0.103	43.162	0.968	65	193	0.104
4	0.110	40.773	0.948	81	208	0.105



**Figura 108. Evolución de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 53. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura recta de plastrón (ARP) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

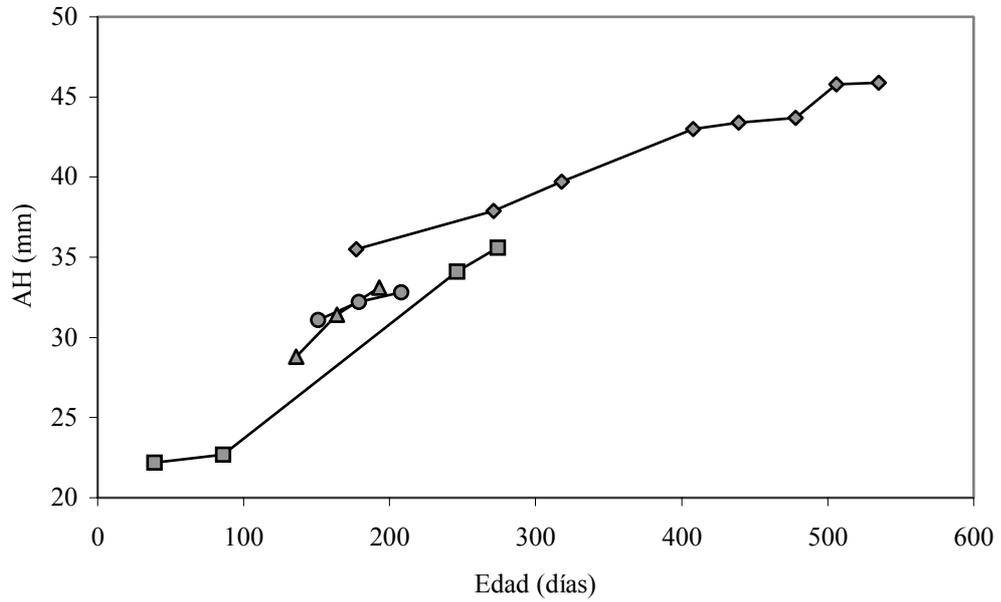
Anchura recta de plastrón						
Individuo	ARP = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.069	37.577	0.822	1	535	0.078
2	0.093	26.422	0.973	39	303	0.081
3	0.072	36.891	0.967	65	193	0.070
4	0.108	30.500	0.997	81	179	0.107



**Figura 109. Evolución de la anchura gular (AG) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 54. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura gular (AG) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

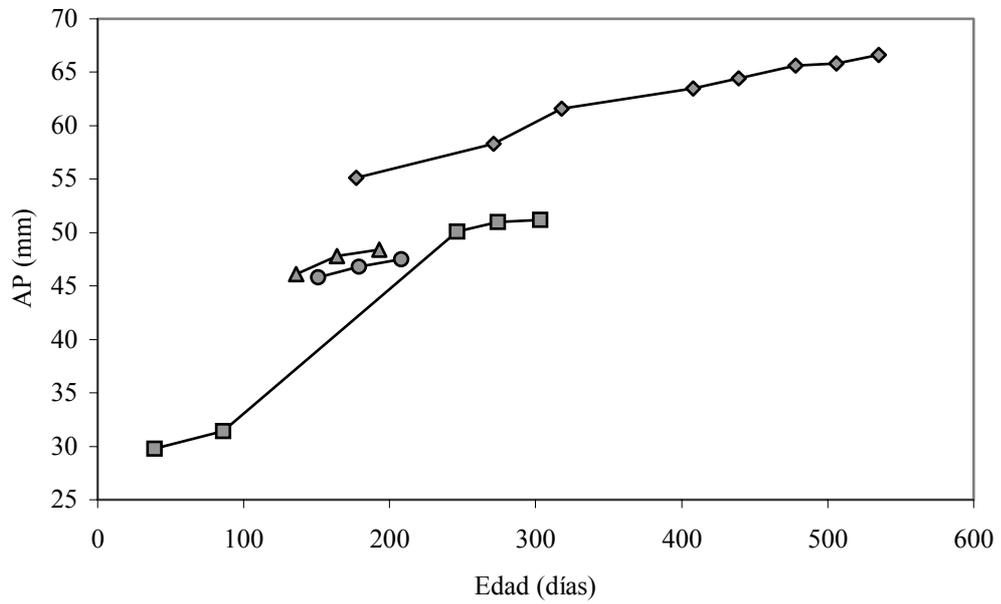
Individuo	Anchura gular					
	AG = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.010	16.943	0.922	177	535	0.010
2	0.023	11.140	0.977	39	303	0.021
3	0.037	9.608	0.813	136	193	0.037
4	-	-	-	151	208	0.019



**Figura 110. Evolución de la anchura humeral (AH) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 55. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura humeral (AH) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

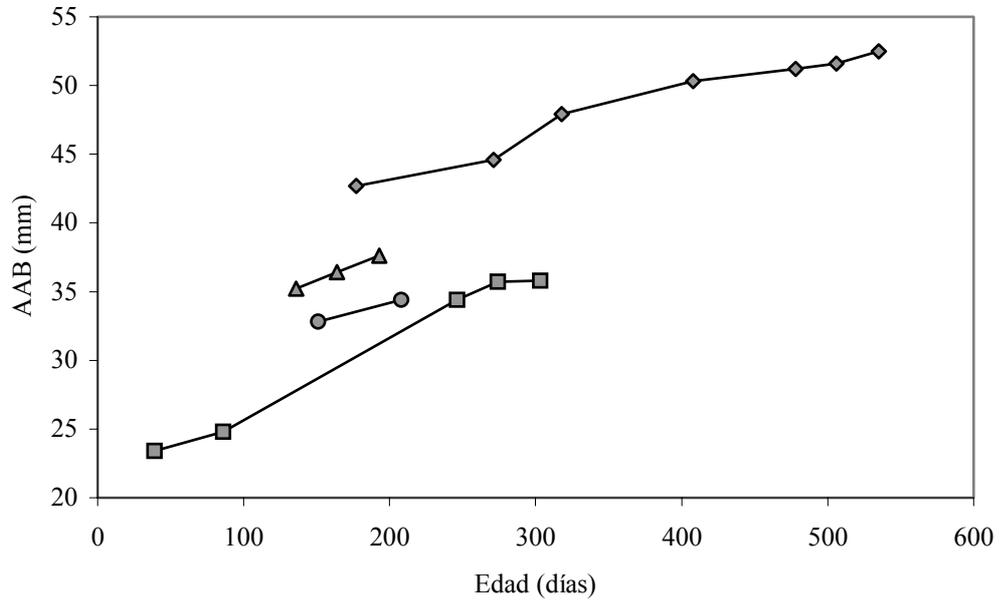
Anchura Humeral						
Individuo	AH = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.030	30.143	0.985	177	535	0.029
2	0.061	18.770	0.981	39	274	0.057
3	0.075	18.719	0.983	136	193	0.075
4	0.030	26.695	0.968	151	208	0.030



**Figura 111. Evolución de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 56. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura pectoral (AP) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

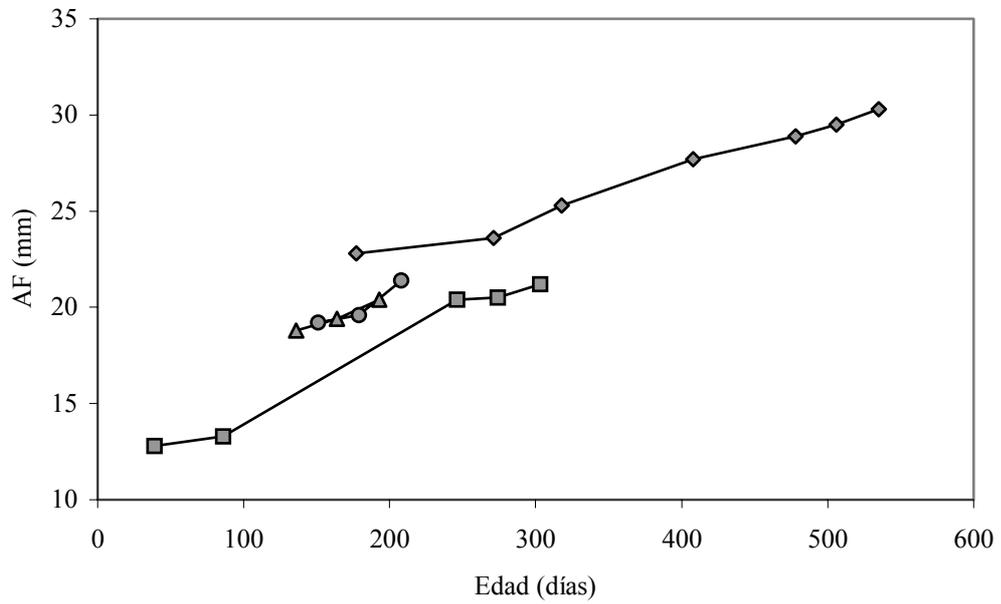
Anchura pectoral						
Individuo	AP = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.032	50.113	0.972	177	535	0.032
2	0.092	25.290	0.974	39	303	0.081
3	0.040	40.812	0.924	136	193	0.040
4	0.030	41.358	0.988	151	208	0.030



**Figura 112. Evolución de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 57. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura abdominal (AAB) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

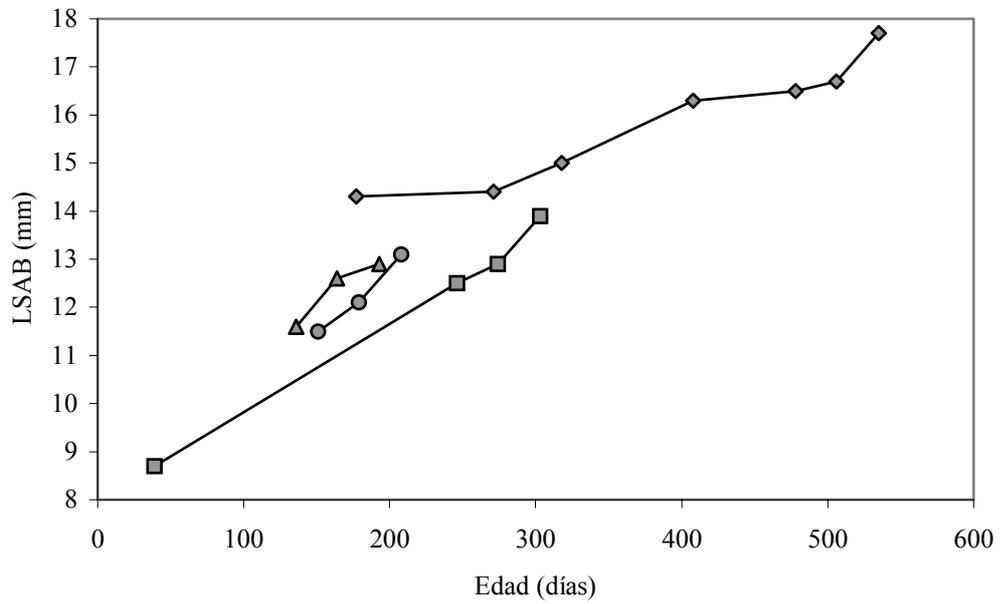
Individuo	Anchura abdominal					
	AAB = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.028	38.053	0.961	177	535	0.027
2	0.052	21.036	0.986	39	303	0.047
3	0.042	29.481	1.000	136	193	0.042
4	-	-	-	151	208	0.028



**Figura 113. Evolución de la anchura femoral (AF) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 58. Parámetros estimados y observados de la variación de la anchura femoral (AF) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

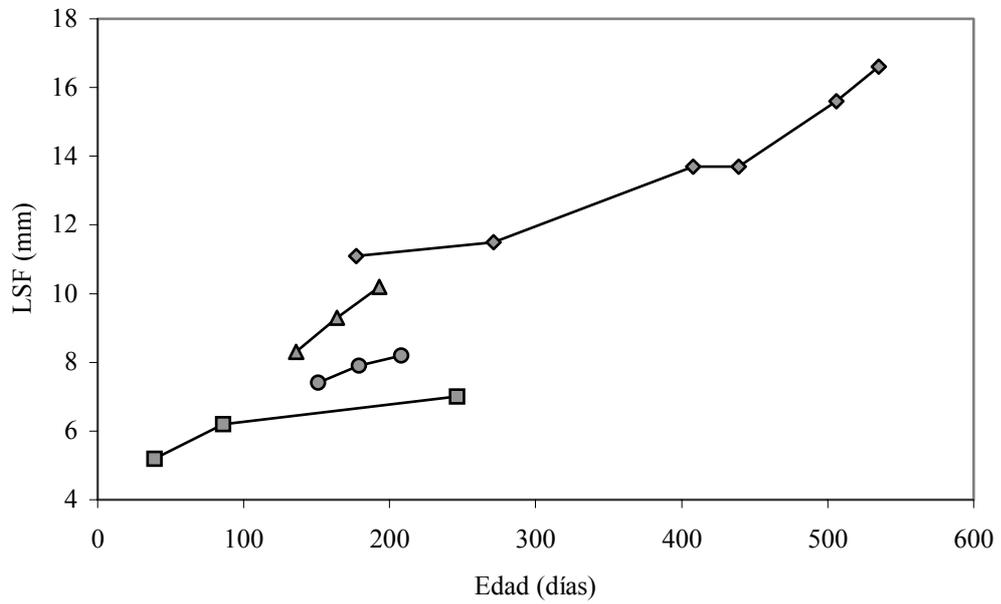
Individuo	Anchura femoral					
	AF = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.022	18.373	0.982	177	535	0.021
2	0.035	11.007	0.979	39	303	0.032
3	0.028	14.914	0.982	136	193	0.028
4	0.039	13.120	0.887	151	208	0.039



**Figura 114.** Evolución de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.

**Tabla 59.** Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura abdominal (LSAB) en función de la edad en *R. pulcherrima*.

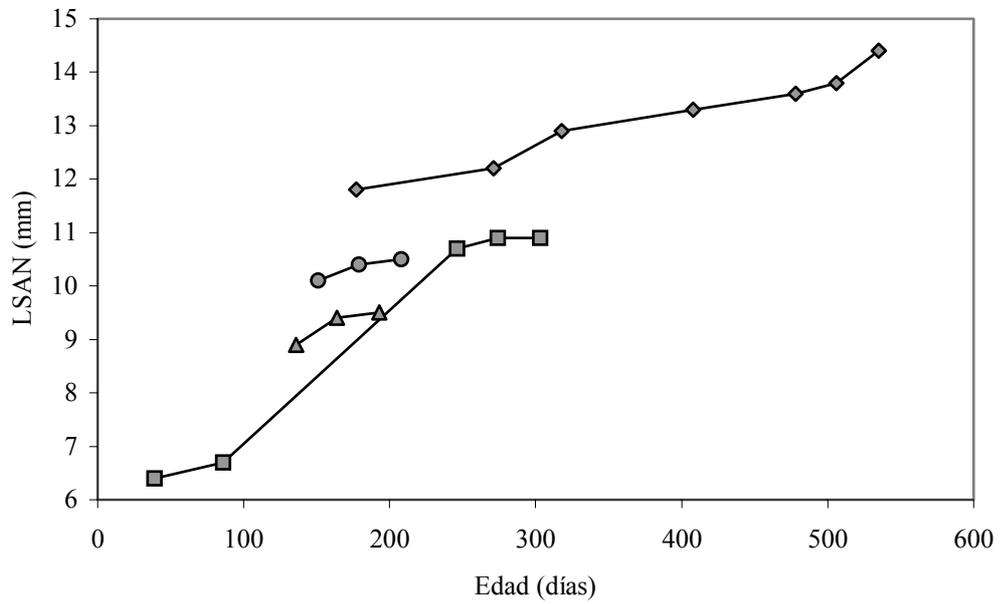
Longitud de la sutura abdominal						
Individuo	LSAB = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.009	12.265	0.926	177	535	0.010
2	0.019	7.923	0.993	39	303	0.020
3	0.023	8.631	0.906	136	193	0.023
4	0.028	7.193	0.982	151	208	0.028



**Figura 115. Evolución de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 60. Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura femoral (LSF) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

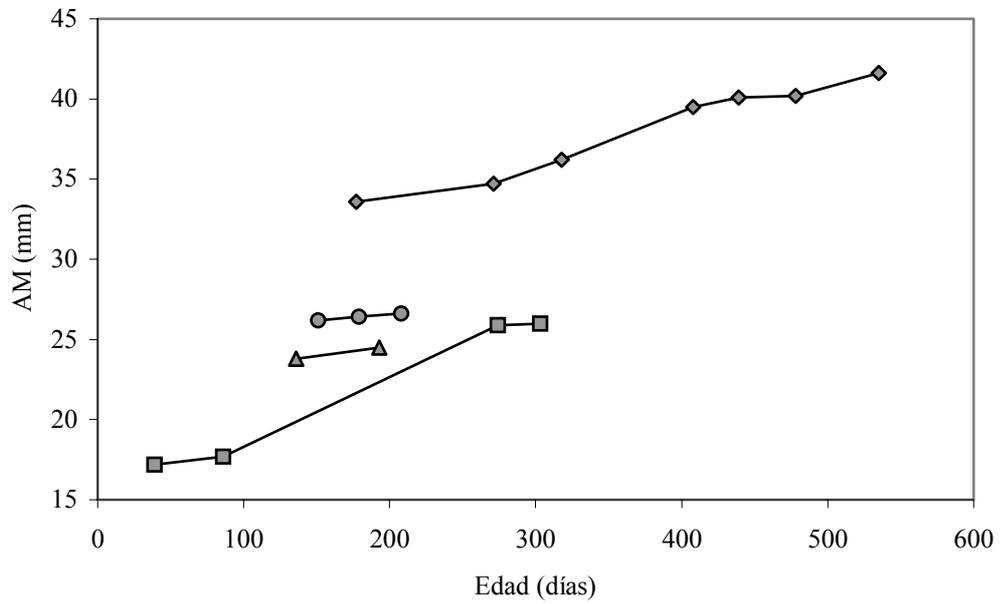
Individuo	Longitud de la sutura femoral					
	LSF = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.015	7.838	0.928	177	535	0.015
2	0.008	5.175	0.870	39	246	0.009
3	0.033	3.791	0.998	136	193	0.033
4	0.014	5.320	0.977	151	208	0.014



**Figura 116.** Evolución de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.

**Tabla 61.** Parámetros estimados y observados de la variación de la longitud de la sutura anal (LSAN) en función de la edad en *R. pulcherrima*.

Longitud de la sutura anal						
Individuo	LSAN = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.007	10.566	0.962	177	535	0.007
2	0.019	5.428	0.971	39	303	0.017
st3	0.010	7.544	0.864	136	193	0.011
4	0.007	9.079	0.918	151	208	0.007



**Figura 117. Evolución de la altura máxima (AM) en función de la edad en 4 individuos de *R. pulcherrima*.**

**Tabla 62. Parámetros estimados y observados de la variación de la altura máxima (AM) en función de la edad en *R. pulcherrima*.**

Altura máxima						
Individuo	AM = A * t + B			t <sub>0</sub>	t <sub>n</sub>	Tasa diaria observada
	A	B	R <sup>2</sup>			
1	0.024	28.857	0.967	177	535	0.022
2	0.037	15.247	0.983	39	303	0.033
3	-	-	-	136	193	0.012
4	0.007	25.142	1.000	151	208	0.007

La derivada de la función lineal resultante para todas las medidas salvo el peso de *R. funerea* es una constante, e indica la tasa instantánea de crecimiento; en el caso del peso de *R. funerea*, la tasa de crecimiento sí varía respecto al tiempo.

Las funciones resultantes son las siguientes:

Función sin derivar  $Y = A*t + B$

Función derivada:  $Y' = A$

En el caso del peso:

Función si derivar:  $Y = B* e^{A*t}$

Función derivada:  $Y' = A*B*e^{a*t}$

Las tasas de crecimiento medias diarias observadas para cada una de las medidas en ambas especies se presentan en la tabla 63.

**Tabla 63. Valor promedio y desviación estándar (D.E.) de las tasas de crecimiento diarias observadas en los 13 ejemplares de *R. funerea* y 4 de *R. pulcherrima* estudiados.**

	<i>R. funerea</i>		<i>R. pulcherrima</i>	
	Promedio	D. E.	Promedio	D. E.
PESO	127.86	42.61	64.80	24.2
LRE	38.72	9.23	42.29	2.25
ARE	33.25	12.17	35.85	2.81
AR3	23.97	8.56	25.13	8.14
AR9	23.28	8.36	23.38	10.15
LRP	35.58	5.63	37.06	1.94
ARP	29.13	10.25	30.78	5.81
AG	7.23	1.88	8.00	4.02
AH	15.55	3.50	17.46	8.22
AP	26.93	8.62	16.73	8.73
AAB	19.80	4.50	13.19	3.62
AF	12.00	1.55	10.90	2.69
LSAB	8.69	4.40	7.31	2.85
LSF	7.47	3.49	6.52	3.91
LSAN	5.68	2.31	3.82	1.70
AM	16.51	2.73	6.84	4.24
IA	5.17	1.55	-	-

## Discusión

Tanto en *R. funerea* como en *R. pulcherrima*, la mayor tasa de crecimiento corresponde al peso y a la longitud del espaldar, seguidos de la longitud recta del plastrón y la anchura recta del espaldar. Las tasas observadas han sido mayores para *R. pulcherrima* en las medidas correspondientes a las longitudes y anchuras de espaldar; de hecho, todas las medidas del espaldar presentan mayores tasas de crecimiento en *R. pulcherrima*, mientras la mayor parte de las medidas plastrales lo hacen en *R. funerea*. Las diferencias de edad media en los individuos considerados para ambas especies contribuyen a acrecentar las diferencias observables, ya que como se discutirá más adelante, las tasas de crecimiento en el presente estudio son proporcionalmente menores conforme mayor es la edad del individuo.

A pesar de la relativa escasez de individuos, sobre todo en el caso de *R. pulcherrima*, los coeficientes de regresión obtenidos en las aproximaciones lineales de ambas especies han resultado muy elevados. El hecho de que la aproximación más exacta haya sido una recta de regresión lineal indica un crecimiento constante de los individuos considerados, lo cual no puede mantenerse indefinidamente a lo largo de la toda vida porque derivaría en tamaños no observables en la naturaleza. El carácter constante del crecimiento de la muestra analizada se explica por la baja edad de los individuos. Es más que probable que la ley lineal de crecimiento obtenida aquí se convierta en una ley logarítmica una vez llegada la madurez sexual, tal y como propone Andrews (1982), que asocia al costo reproductor la ralentización del crecimiento en individuos maduros sexualmente. De hecho, las tasas de crecimiento proporcionalmente más elevadas en nuestro estudio corresponden a los individuos más jóvenes, lo cual indica una ralentización en el crecimiento observable ya desde los primeros años de vida. Del mismo modo, la tasa de crecimiento diaria "A" obtenida según las regresiones lineales, es mayor en los individuos de menor edad. Numerosos autores señalan un rápido crecimiento en tortugas jóvenes seguido de una ralentización una vez alcanzada la madurez sexual, como por ejemplo Cagle (1946) y Moll & Legler (1971) con *Trachemys scripta*, Jackson

(1970) con *Pseudemys concinna*, Cagle (1952) con *Malaclemmys terrapin* o Patterson & Brattstrom (1972) con *Gopherus agassizi*, pero existen también numerosos casos de tortugas que no siguen este modelo, como *Chelonia mydas* (Carr & Goodman, 1970), *Pseudemys rubiventris* (Graham, 1971) o *Macrolemmys temmincki* (Dobie, 1971). Keller (1997) indica diferencias entre el galápagos leproso (*Mauremys leprosa*) y el europeo (*Emys orbicularis*) en cuanto al crecimiento observado; la primera especie sigue creciendo después de alcanzar la madurez sexual (aunque presenta un descenso notable del crecimiento a partir de ese momento), mientras que la segunda detiene prácticamente por completo su crecimiento al madurar sexualmente. El crecimiento de *R. funerea* y *R. pulcherrima* una vez alcanzada la madurez sexual no puede ser inferido con nuestros datos, y no existe bibliografía al respecto. Los resultados del actual seguimiento de los ejemplares analizados en este trabajo permitirá aportar conclusiones sobre el crecimiento de ambas especies en el momento crítico de la maduración sexual.

# 10.- Etología

## Introducción

Los estudios etológicos en tortugas han sido empleados como herramientas en proyectos de conservación de especies (Ruby & Niblick, 1994; Ruby et al., 1994; Berry, 1986; Hailman & Elowson, 1992), y para la descripción de eventos concretos de su ciclo vital (Monge-Nájera et al., 1988; Dodd & Brodie, 1975; Formanovich et al., 1989; Lovich, 1988 y 1990; Lovich et al., 1990; Lovich et al., 1991; Monge-Nájera & Morena-Brenes, 1987; Murphy & Lamoreaux, 1978; Auffenberg, 1966), con numerosas aplicaciones en el conocimiento general de la biología y la conservación de las mismas.

Aunque son relativamente numerosos los estudios sobre momentos concretos en el ciclo vital de los reptiles, hemos encontrado que la bibliografía acerca de los etogramas completos de tortugas continentales es relativamente escasa. Carpenter & Ferguson (1977) publican una lista de comportamientos estereotipados en reptiles, y existen algunos trabajos donde se detallan en cada caso las de una especie en concreto (Molina, 1981 y 1986; Brattstrom, 1971; Carpenter, 1961a, 1961b, 1962, 1963, 1967, 1970 y 1978; Clarke, 1965; Greenberg, 1976; Jenssen, 1971 y 1977; entre otros). En tortugas continentales, Weaver (1970) resume numerosos trabajos referidos a pautas comportamentales de combate y cortejo en testudínidos (principalmente referidos al género *Gopherus*), detallando también en el suyo el cortejo y las pautas de combate en *Gopherus berlandieri*. Ehrenfeld (1979) aborda el estudio de los comportamientos de nidificación, resumiendo buena parte de la bibliografía referente a este tema. Aunque refiriéndose principalmente a testudínidos, Auffenberg (1977) señala que las pautas comportamentales en tortugas son menos variadas que en otros grupos reptilianos, en parte debido a la existencia de caparazón, y destaca que en muchas ocasiones es la posición de un individuo respecto a otro la que cobra importancia

a la hora de describir un patrón comportamental. Por último, destacar el trabajo de Ruby & Niclick (1994) sobre la tortuga del desierto *Gopherus agassizii*, donde se detallan todas las pautas encontradas para la especie, incluyendo aquéllas no tratadas por otros autores como las de mantenimiento, defensa o de termorregulación.

En *R. funerea* y *R. pulcherrima*, sólo conocemos referencias que aluden a su cortejo (Iverson, 1975; Mora & Merchán, 2000) y comportamiento de puesta (Acuña et al., 1996; Monge-Nájera et al., 1988), pero no hay estudios exhaustivos de ambas especies. Se trata además, de dos especies que a pesar de estar englobadas en el mismo género, son muy diferentes tanto morfológicamente como en lo que a hábitat se refiere (Pritchard, 1979), por lo que queremos corroborar desde un punto de vista etológico esas diferencias. La falta de información y las divergencias presupuestas para ambas especies, justifican la realización del presente estudio comportamental.

## Material y Métodos

La toma de datos se llevó a cabo tanto en libertad como en cautividad. Las observaciones en libertad de *R. funerea* se llevaron a cabo en el Parque Nacional de Tortuguero, provincia de Limón, entre el 25 de enero de 2001 y el 30 de noviembre del mismo año. Las de *R. pulcherrima* en libertad se llevaron a cabo en el Parque Nacional Carara, provincia de Puntarenas, entre el 14 de marzo de 2000 y el 25 de noviembre de 2001.

Las observaciones en cautividad se realizaron en la Reserva Zoo Ave, Garita de Alajuela. El tiempo total de observaciones fue de 137 horas (29 h en libertad y 108 h en cautividad) para *R. funerea* y de 106 horas (21 h en libertad y 85 h en cautividad) para *R. pulcherrima*.

Las instalaciones en las que se realizaron las observaciones en cautividad en Zoo Ave estaban compuestas por una laguna de 15 X 10 m, rodeada de vegetación baja y zonas para solearse en el caso de *R. funerea*, y de áreas terrestres cubiertas por vegetación y con acceso a pequeños cursos de agua en el caso de *R. pulcherrima*.

Las observaciones de episodios concretos como el cortejo y las cópulas se efectuaron íntegramente en cautividad, ya que no tuvimos ocasión de observar esos comportamientos en libertad. De hecho, la mayor parte de los comportamientos en libertad se redujeron a actividades de mantenimiento. Del mismo modo, todas las pautas que se llevaron a cabo por parte de los animales bajo el agua se estudiaron en cautividad, por imposibilidad material de realizar observaciones subacuáticas.

La toma de datos se efectuó siempre directamente sobre los animales (no se realizaron filmaciones). En el caso de *R. funerea* en libertad, las observaciones se llevaron a cabo desde embarcaciones en los canales del parque, y estaban principalmente referidas a comportamientos de soleamiento y otros similares que tenían lugar fuera del agua (sobre todo en los troncos que asomaban de la superficie del agua). También se recogieron observaciones de individuos que se encontraron lejos de los canales en zonas semi inundadas cerca de la Estación Biológica de Cuatro Esquinas (Ministerio de Ambiente y Energía). Todos los avistamientos tuvieron lugar de día, salvo una ocasión en que se encontró un ejemplar cerca de la playa del Parque aproximadamente a las ocho de la noche.

Las observaciones de *R. pulcherrima* en Carara se efectuaron mediante recorridos a pie por los senderos del Parque, en la zona visitable cerca del puesto de entrada del MINAE, así como en la de la Laguna Meándrica. Aunque no se encontró ningún ejemplar, también se recorrieron las orillas del río Grande de Tárcoles; sin embargo, la frecuente presencia de cocodrilos de gran tamaño (sobre todo, hembras y sus nidos) desaconsejó este tipo de recorridos.

En Zoo Ave, las observaciones se llevaron a cabo mediante la observación directa de ejemplares, a distancia variable de entre 2 y 10 metros. Cuando eventos concretos requerían cercanía por parte del observador, se entró en las instalaciones, tratando de no modificar la conducta de los animales ante la presencia humana.

En todos los casos, se efectuaron muestreos de barrido de registro continuo (Altmann, 1974) para identificar la mayor parte de las pautas comportamentales de Mantenimiento y Termorregulación. Para la identificación del resto de categorías de comportamiento se empleó un muestreo focal de individuo de registro continuo, en el que se seguía a un individuo cuando éste se encontraba realizando alguna actividad concreta; para los casos en que intervenían dos o más individuos (la mayor parte de las pautas sociales implican relaciones interindividuales), se seguía a todos los animales que intervenían en la misma.

## Etograma de *R. funerea*

### 1.- Comportamientos de mantenimiento

**-Descansar (estado):** la tortuga mantiene las extremidades y la cabeza parcialmente retraídas. El plastrón está apoyado en el sustrato. Puede tener lugar de dos formas diferentes, pero siempre en tierra:

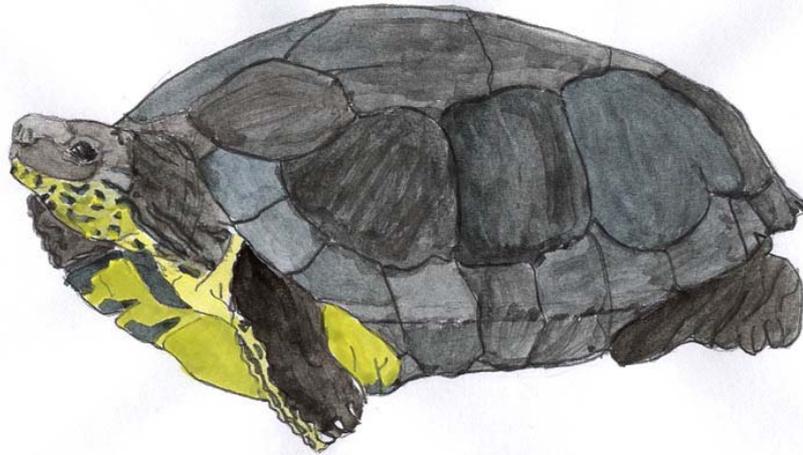
**-Ojos abiertos:** la tortuga está en *Descansar*, mientras mantiene los ojos abiertos.

**-Ojos cerrados:** la tortuga está en *Descansar*, mientras mantiene los ojos cerrados.

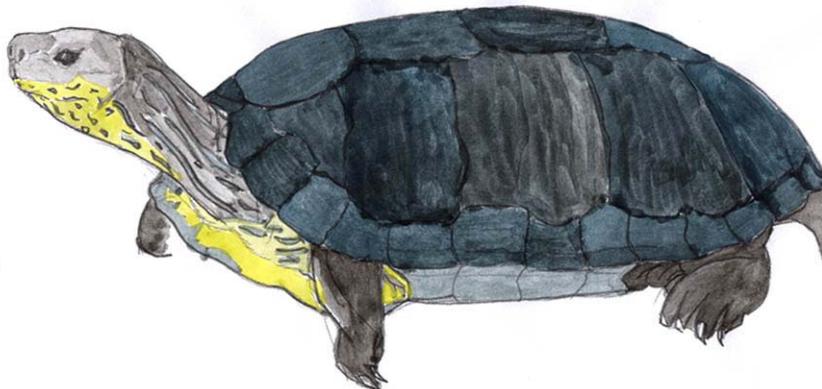
**-De pie (estado):** la tortuga se encuentra apoyada sobre sus cuatro extremidades, pero no se desplaza. Puede tener lugar de dos formas diferentes, pero siempre en tierra:

-**Con bombeo gular:** la garganta del animal se infla y desinfla alternadamente con la respiración del animal.

-**Sin bombeo gular:** la garganta no se infla y desinfla alternadamente con la respiración del animal.



**Figura 118.** Pauta comportamental *Descansar (Ojos abiertos)*. La postura corporal es idéntica en *R. pulcherrima*.



**Figura 119.** Pauta comportamental *De Pie*. La postura corporal es idéntica en *R. pulcherrima*.

**-De pie sobre otra tortuga (estado):** la tortuga se encuentra subida sobre otro individuo, asida a éste por el borde del caparazón a través de sus cuatro extremidades; es muy similar a la postura de cópula, pero tiene lugar independientemente del sexo de ambos animales, e incluso si el animal situado debajo se encuentra en posición inversa al que se encuentra subido sobre él. Se observa preferentemente en tierra.

**-Echado con cabeza +45° (estado):** la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza totalmente extendida y orientada hacia arriba en un ángulo superior a 45° sobre la horizontal. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Con bombeo gular:** la garganta del animal se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Sin bombeo gular:** la garganta del animal no se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Echado con cabeza -45° (estado):** la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza totalmente extendida y orientada hacia arriba en un ángulo inferior a 45° sobre la horizontal. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Con bombeo gular:** la garganta del animal se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Sin bombeo gular:** la garganta del animal no se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Echado con cabeza baja (estado):** la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza en posición semiextendida y paralela respecto al sustrato. Nunca se observa bombeo gular. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Rascarse (evento):** la tortuga frota su cabeza con la parte anterior de sus extremidades delanteras, para retirar objetos extraños de los ojos o trozos de

comida que hayan quedado adheridos a las comisuras de la boca. Para ello, mueve las extremidades de atrás a delante, orientándolas levemente hacia la cabeza, de modo que la cara externa de las mismas roza con las mejillas y los ojos; la cabeza suele desplazarse ligeramente hacia el lado que está siendo frotado con las extremidades. Aunque es más frecuente en tierra, también se observa cuando la tortuga se encuentra en el medio acuático.

**-Defecar (evento):** En movimiento o parado, el animal defeca. Durante la defecación, la cola se mantiene extendida. Suele tener lugar en el medio acuático, aunque ocasionalmente se observa también en tierra.

**-Bostezar (evento):** la tortuga mantiene su boca completamente abierta. A menudo, después de bostezar, la tortuga inicia un desplazamiento. Se observa siempre en tierra o con el individuo *Semisumergido*.

## **2.- Comportamientos de termorregulación**

**-Solearse (estado):** la tortuga está con el plastrón apoyado en el sustrato; las extremidades y cabeza están completamente extendidas, de modo que expone la máxima superficie de su piel al sol. Las extremidades traseras no suelen estar apoyadas en el sustrato, sino que se mantienen extendidas en el aire. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Semisumergido (estado):** la tortuga permanece sumergida en el agua sólo parcialmente, con la mitad o el tercio anterior de su cuerpo situados sobre la superficie. La cabeza permanece completamente extendida. Tiene lugar en el agua.



**Figura 120. Pauta comportamental *Solearse*. La postura corporal es idéntica en *R. pulcherrima*.**

### **3.- Comportamientos de búsqueda o exploración**

**-Olisquear (evento):** la tortuga olisquea el sustrato con la cabeza levemente inclinada hacia abajo y los orificios nasales orientados en dirección al mismo. Esta pauta se observa prácticamente siempre en tierra, aunque en raras ocasiones, una tortuga que se encuentra en el agua olisquea un tronco o roca que sobresale de la superficie.

**-Examinar (evento):** la tortuga está en posición de *Echado*, y mira hacia diferentes direcciones orientando su cabeza, que puede estar parcial o completamente extendida. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Explorar (evento):** la tortuga está en posición *De Pie*, y mira hacia diferentes direcciones orientando su cabeza, que se encuentra completamente extendida. Tiene lugar en tierra o con el individuo *Semisumergido*.

**-Investigar (evento):** mientras está desarrollando *Nadar despacio* o *Andar lentamente por el fondo del agua*, la tortuga mueve su cabeza a izquierda y

derecha alternamente, la mayor parte de las veces en búsqueda de alimento. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

#### **4.- Comportamientos locomotores**

**-Andar despacio (evento):** andando con paso lento; el plastrón se apoya ocasionalmente en el sustrato. Normalmente tiene lugar cuando la tortuga se desplaza de un lugar a otro cercano con el fin de seguir soleándose. Se realiza en tierra.

**-Andar normalmente (evento):** andando a ritmo normal; el plastrón se mantiene en todo momento elevado sobre el sustrato. Tiene lugar cuando se desplaza por el medio terrestre, y suele ir seguida de algún comportamiento de búsqueda o exploración. Se realiza siempre en tierra.

**-Correr (evento):** andando lo más rápido posible; el plastrón se mantiene en todo momento elevado sobre el sustrato. Tiene lugar cuando está huyendo de algún foco de amenaza. Cuando se encuentra corriendo, suele ser en dirección al agua. Se realiza en tierra.

**-Tregar (evento):** la tortuga tiene al menos dos extremidades sobre un objeto por encima de la línea de tierra. Mantiene la cabeza completamente extendida. Tiene lugar en tierra o, cuando está en el agua, durante los intentos por subir a troncos u otras superficies.

**-Dejarse caer al agua (evento):** normalmente ante una amenaza, la tortuga se deja caer al agua. También puede tener lugar cuando al animal quiere desplazarse hacia el medio acuático, y se encuentra situado sobre un tronco u otro accidente de la orilla sobre el que se mantiene aferrado con las extremidades. Al relajar éstas, pierde el equilibrio y cae al agua.

**-Saltar al agua (evento):** ante una amenaza, la tortuga se lanza al agua. Para ello extiende las extremidades traseras, y orienta la cabeza en dirección al medio acuático. A veces tiene que recorrer *Corriendo* un pequeño trecho antes de poder saltar al agua.

**-Sumergirse (evento):** la tortuga se sumerge bajo la superficie del agua. Va precedida de *Dejarse caer al agua*, *Saltar al agua*, *Flotar* o *Flotar con cabeza sumergida*. Siempre comienza la inmersión por la cabeza, para terminar por el borde posterior del caparazón.

**-Flotar (estado):** la tortuga permanece flotando en la superficie con la cabeza semi-sumergida, de modo que sitúa los orificios nasales por encima del nivel del agua.

**-Flotar con cabeza sumergida (estado):** la tortuga se mantiene *Flotando* en la superficie, pero su cabeza permanece por algunos segundos bajo la superficie del agua, ante la posible proximidad de otros individuos o de una posible fuente de alimento. La pauta tiene una duración muy corta, de apenas uno o dos segundos.

**-Nadar despacio (evento):** la tortuga nada de manera lenta, sin orientar claramente la cabeza hacia ningún punto concreto. Las extremidades se mueven adelante y atrás alternamente a ambos lados del animal.

**-Sumergida:** todo el cuerpo del animal se encuentra bajo la superficie del agua.

**-En superficie:** la cabeza y la superficie dorsal del caparazón se encuentran por encima de la superficie del agua.

**-Nadar deprisa (evento):** ante una amenaza, la tortuga se desplaza a la máxima velocidad que puede bajo la superficie del agua, mediante rápidos movimientos alternos de las extremidades delanteras y traseras.

**-Quedarse parada en el fondo del agua (evento):** la tortuga permanece en el fondo del agua sin desplazarse, con las cuatro extremidades apoyadas en el sustrato. La cabeza permanece semiextendida y en posición paralela al sustrato o ligeramente inclinada hacia él.

**-Andar lentamente por el fondo del agua (evento):** la tortuga se desplaza por el fondo del agua lentamente, alternando los movimientos de sus extremidades delanteras y traseras.

**-Andar rápidamente por el fondo del agua (evento):** la tortuga se desplaza por el fondo del agua a gran velocidad, alternando los movimientos de sus extremidades delanteras y traseras.

## **5.- Comportamientos alimenticios**

**-Morder alimento (evento):** la tortuga muerde con contundencia un posible alimento. El mordisco viene precedido de un movimiento de extensión de la cabeza, y va seguido de un movimiento de retracción, aún cuando la porción de alimento se haya desprendido por completo o su pequeño tamaño permita la ingestión por parte de la tortuga. Puede tener lugar indistintamente en tierra o en el medio acuático, pero es más frecuente en este último dada la mayor disponibilidad de alimento para la especie en ese medio.

**-Desgarrar mediante retracción (evento):** la tortuga se encuentra *Mordiendo* algún alimento, y para desgarrarlo, retrae con fuerza su cabeza en el interior del caparazón; aunque es menos frecuente, en ocasiones, se observan movimientos laterales de la cabeza, en función de la posición del objeto que está siendo desgarrado. La pauta puede repetirse varias veces si el alimento no es desgarrado en los sucesivos intentos. Puede tener lugar en tierra, pero es más frecuente en el medio acuático dada la mayor disponibilidad de alimento para la

especie en ese medio. Si se observa en el agua, siempre va seguida de *Desgarrar mediante natación*.

**-Desgarrar mediante extremidades (evento):** la tortuga se encuentra *Mordiendo* algún alimento, y efectúa movimientos con sus extremidades anteriores con el objeto de desgarrarlo; para ello, las manos de la tortuga se curvan hacia el alimento a nivel de las muñecas, y las garras se clavan en el alimento para, a continuación, estirar con fuerza las extremidades. Generalmente se realiza con ambas extremidades a la vez, pero ocasionalmente se emplea una sola extremidad, o se emplean las dos pero de modo alterno. La pauta puede repetirse varias veces si el alimento no es desgarrado en sucesivos intentos. Suele tener lugar en tierra, pero a veces se observa en el agua (donde es mucho más frecuente *Desgarrar mediante natación*).



**Figura 121.** Pauta comportamental *Desgarrar mediante extremidades*. La postura corporal es idéntica en *R. pulcherrima*.

**-Desgarrar mediante natación (evento):** la tortuga se encuentra *Mordiendo* algún alimento, y trata de nadar en dirección contraria a éste para así

desgarrarlo. La pauta puede repetirse varias veces si el alimento no es desgarrado los sucesivos intentos. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Tragar (evento):** la tortuga ingiere un alimento que previamente ha *Mordido* (y en función de su tamaño, también *Desgarrado*). Para ello, efectúa contracciones con el cuello, moviendo la cabeza de dentro hacia fuera repetidamente. No se ha podido determinar si aprovechan para beber al mismo tiempo que tragan en el agua, pero suponemos que sí, ya que no hemos observado ejemplares bebiendo desde el borde del agua. Puede tener lugar tanto en medio terrestre como acuático.

**-Succionar (evento):** la tortuga traga súbitamente una gran bocanada de agua con el objeto de que la corriente le ayude a ingerir un alimento. Normalmente no tiene el alimento mordido, sino suelto en el agua. Aunque al succionar la tortuga puede tragar pequeñas piedras o partículas junto al alimento, no se ha observado que ingieran elementos minerales de modo intencionado. Cuando el alimento se encuentra ya en la garganta del animal, la pauta puede repetirse varias veces para facilitar la deglución. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

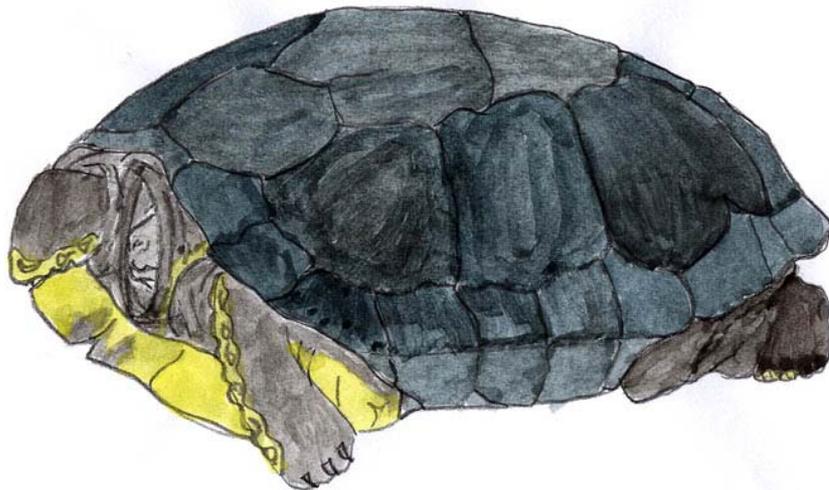
**-Regurgitar (evento):** la tortuga regurgita una porción de alimento. Para ello, la boca se mantiene completamente abierta, mientras cuello y cabeza se extienden y retraen alternamente varias veces hasta que la totalidad de lo deglutido es expulsado. Suele tener lugar en el medio acuático, pero a veces se observa en tierra.

## **6.- Comportamientos defensivos**

**-Completamente defensivo (estado):** la tortuga mantiene su cabeza y extremidades completamente retraídos en el interior del caparazón. El plastrón permanece apoyado sobre el sustrato. Tiene lugar en tierra; ante situaciones

similares que tengan lugar en el agua, la tortuga desarrolla las pautas *Nadando deprisa* o *Sumergiéndose*.

**-Cabeza defensiva (evento):** la tortuga mantiene la cabeza completamente retraída en el interior del caparazón; las extremidades se encuentran parcialmente retraídas. Tiene lugar siempre en tierra.



**Figura 122. Pauta comportamental *Cabeza defensiva*. La postura corporal es idéntica en *R. pulcherrima*.**

**-Detención súbita (evento):** la tortuga se detiene súbitamente en la actividad que esté realizando y mantiene una posición con las extremidades extendidas y el plastrón no apoyado sobre el sustrato. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Retracción lenta (evento):** la tortuga retrae lentamente su cabeza y extremidades ante una amenaza; el plastrón se apoya en el sustrato. La retracción se lleva a cabo lentamente cuando la fuente de posible amenaza se encuentra lejos de la tortuga o se acerca de modo lento. Se observa siempre en el medio terrestre.

**-Retracción rápida (evento):** la tortuga retrae rápidamente su cabeza y extremidades ante una amenaza; el plastrón se apoya en el sustrato. Siempre va seguida de la pauta *Completamente defensivo*; la retracción se lleva a cabo rápidamente cuando la fuente de posible amenaza se encuentra cerca de la tortuga o se acerca rápidamente. Tiene lugar en tierra.

**-Braceo defensivo (evento):** cuando es apresada y desprendida del sustrato, la tortuga intenta liberarse de su captor mediante movimientos alternos de sus cuatro extremidades. La cabeza permanece normalmente semiextendida, pero en ocasiones, se encuentra completamente extendida; la posición de la cabeza depende de si el animal asido está o no volteado; en el primer caso, la cabeza está semiextendida, y en el segundo, completamente extendida. Tiene lugar independientemente de si el animal se encontraba en el agua o en tierra en el momento de ser apresada.

**-Examinar amenaza (evento):** la tortuga extiende lentamente su cabeza (que se encuentra retraída) fuera del caparazón para apercibirse de que la amenaza que provocó la retracción ha desaparecido. Las extremidades permanecen completamente retraídas en el interior del caparazón. Suele tener lugar tras la pauta *Completamente defensivo*. Tiene lugar casi siempre en tierra, pero a veces se observa con el individuo *Semisumergido*.

**-Expulsar fluidos (evento):** la tortuga expulsa orina, excrementos o ambos por la cloaca ante una agresión o situación de estrés o ansiedad. Para ello contrae cabeza y extremidades mientras mantiene la cola completamente extendida. Es una pauta muy frecuente cuando la tortuga es asida y desprendida del sustrato, independientemente de si el animal se encontraba en tierra o en el agua.

**-Morder (evento):** ante la amenaza de un predador, la tortuga lanza mordiscos cortos mediante rápidas extensiones de cabeza; los mordiscos no se

mantienen, con objeto de no permitir al predador lesionar la cabeza de la tortuga. La dirección donde se dirigen los mordiscos depende de la posición del predador y de por dónde ha apresado a la tortuga, pero suelen ser laterales la mayor parte de las veces. Suele tener lugar en tierra, aunque a veces se observa también en el agua.

**-Voltearse (evento):** la tortuga, que se encuentra volteada sobre su espaldar, mueve rápida y alternamente sus extremidades, mientras intenta poner en contacto su cabeza con el substrato para darse la vuelta. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Patalear (evento):** la tortuga se encuentra volteada sobre su espaldar; cuando no ha podido *Voltearse*, agita sus extremidades frenéticamente para intentar establecer contacto con objetos que le ayuden a volver a su posición natural con el plastrón sobre el sustrato. Tiene lugar siempre en tierra.

## **7.- Comportamientos sociales**

**-Olisqueo exploratorio (evento):** la tortuga olisquea la cloaca o las extremidades traseras de otra tortuga, acercando sus orificios nasales hacia el tercio posterior de la misma. La cabeza permanece extendida parcial o completamente. Puede tener lugar mientras ambos animales están *Andando despacio* o *Andando normalmente*, así como cuando el animal que es olisqueado está *Descansando*, *Echado* o *De pie*. Tiene lugar preferentemente en el agua.

**-Apoyar barbilla (evento):** un macho coloca su barbilla sobre el espaldar de una hembra, acercándose a ella por su parte posterior. Tiene lugar preferentemente en el agua.

**-Aproximarse a una hembra (evento):** un macho se aproxima a una hembra; suele hacerlo mientras la hembra se encuentra en el agua, y se acerca a ésta por su parte posterior.

**-Dar vueltas alrededor (evento):** un macho, tras *Aproximarse a una hembra*, da vueltas alrededor de la misma mientras ella permanece quieta. Sólo puede tener lugar si ante el acercamiento del macho, la hembra no se ha alejado del mismo. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Balanceo de cabeza (evento):** el macho mueve su cabeza sincrónicamente arriba y abajo, con un ángulo de aproximadamente 30° respecto a la horizontal, mientras se aproxima a una hembra por la parte posterior de ésta. Tiene lugar tras las pautas *Aproximarse a una hembra*, y sobre todo, tras *Dar vueltas alrededor*, y la mayor parte de las veces se desarrolla en el agua.

**-Intentar montar (evento):** el macho coloca sus extremidades anteriores sobre el borde posterior del espaldar de la hembra, intentando montarla. Es similar a la pauta *Trepar*, pero siempre tiene fines copuladores. La pauta se repite varias veces hasta conseguir *Montar hembra*. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Montar hembra (evento):** el macho se encuentra montado sobre la hembra; está aferrado al espaldar de ésta con sus cuatro extremidades, y se ayuda de sus garras para no perder el equilibrio durante el tiempo que permanece sobre la hembra. Va precedida de *Intentar montar*, y tiene lugar siempre en el agua.

**-Morder hembra durante cópula (evento):** el macho muerde o intenta morder el cuello de la hembra mientras se encuentra copulando con ella. Permanece *Montando hembra* y *Copulando*, y dirige su cuello hacia abajo, en dirección al de la hembra. Una vez ha conseguido morder el cuello de la misma, mantiene el mordisco durante todo el tiempo que dura la cópula, a no ser que alguna perturbación distraiga la atención del macho copulador. Siempre ocurre en el agua.



**Figura 123. Pauta comportamental *Montar hembra*. Relacionada con *Intentar Montar*, *Copular* y *Retener hembra*. Las posturas corporales son idénticas en *R. pulcherrima*.**

**-Retraer cabeza en cópula (evento):** la hembra, ante la pauta comportamental *Morder hembra durante cópula* efectuada por el macho, retrae su cabeza en el interior del caparazón para evitar ser alcanzada por los mordiscos. La pauta tiene lugar todo el tiempo que dure la cópula, ya que el macho no cesará en sus intentos de morder el cuello de la hembra durante la totalidad de la misma. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Copular (evento):** mientras el macho está desarrollando la pauta *Montar hembra*, consigue unir su cloaca a la de la hembra, e introducir su pene en el interior del mismo. Puede durar algunos minutos. Mientras tiene lugar, el macho desarrolla las pautas *Montar hembra* y *Morder hembra durante cópula*; la hembra se encuentra en *Retraer cabeza en cópula*. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Morder machos mientras copula (evento):** mientras se encuentra *Copulando*, un macho muerde a otros machos que se acercan a la pareja que se aparea con el objeto de dificultar o impedir la cópula. Ante la presencia de otros machos, el macho copulador deja de intentar morder la cabeza de la hembra. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Retener hembra (evento):** el macho que se encuentra *Copulando* impide que la hembra se suelte, por ejemplo, cuando ésta comienza a desplazarse. Para ello, se mantiene aferrado con sus extremidades al espaldar de ésta, y si intenta comenzar a andar, desarrolla la pauta *Morder hembra durante cópula*, lo cual impide su huida. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Liberar hembra (evento):** una vez finalizada la cópula, el macho se suelta del espaldar de la hembra. En ese momento las cloacas de ambos animales se separan, y el pene puede quedar evaginado de la cloaca del macho por algunos segundos. Asimismo, en ocasiones se observa fluido seminal que se libera de la cloaca de la hembra y queda suspendido en el agua. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Alejarse de macho (evento):** una vez que el macho ha desarrollado la pauta *Liberar hembra*, ésta se aleja de él. Tiene lugar una vez finalizada la cópula. También se observa cuando la hembra rechaza el acercamiento del macho durante el cortejo y antes de que exista cópula o intento de cópula. Se desarrolla siempre en el medio acuático.

**-Amenazar (evento):** una hembra mantiene abierta su boca en disposición de morder ante el acercamiento de un macho; para ello, orienta su cabeza hacia la posición que ocupa éste, y modifica la orientación hacia él si el macho se mueve. El plastrón permanece apoyado en el sustrato. También puede tener lugar entre machos, como paso previo a una agresión entre ambos. La cabeza se mantiene semiextendida. Aunque suele ser más frecuente en el agua, en ocasiones se observa en tierra.



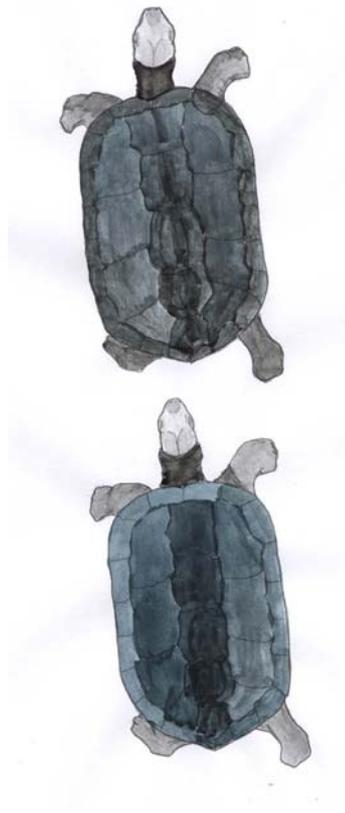
**Figura 124. Pauta comportamental *Cara a cara frontal*. Las posturas corporales son idénticas en *R. pulcherrima*.**

**-Mordisco de hembra (evento):** una hembra muerde la cabeza o las extremidades delanteras de un macho que se acerca a ella con intenciones de copular. Aunque suele ser más frecuente en el agua, en ocasiones se observa en tierra.

**-Mordisco de macho (evento):** un macho muerde a otro macho rival sin que ninguno de los dos se encuentre copulando. Los mordiscos se dirigen hacia diversas regiones corporales, pero son más frecuentes en cabeza y extremidades anteriores. También se muerden las extremidades posteriores, y hasta el borde

posterior del espaldar (cuando el ejemplar mordido se encuentra en *Huir*). Suele tener lugar en el medio acuático, pero a veces se observa en tierra.

**-Cara a cara frontal (evento):** dos machos se sitúan frontalmente el uno respecto al otro; la mayor parte de las veces va seguida de *Mordisco de macho*. Tiene lugar en el agua.



**Figura 125. Pautas comportamentales *Perseguir* y *Huir*. Las posturas corporales son idénticas en *R. pulcherrima*.**

**-Huir (evento):** una tortuga se aleja de otra que se encuentra desarrollando la pauta *Perseguir* hacia ella. Mientras se encuentra *Huyendo* puede recibir mordiscos en la parte posterior del espaldar, las extremidades posteriores y/o la cola. Tiene lugar preferentemente en el medio acuático, pero a veces se observa en tierra.

**-Perseguir (evento):** una tortuga persigue a otra que se encuentra desarrollando la pautas *Huir*. Mientras persigue a la otra tortuga, intenta morder el borde posterior del espaldar y las extremidades posteriores de la misma. Tiene lugar preferentemente en el medio acuático, pero a veces se observa en tierra.

## **8.- Comportamientos de nidificación**

**-Excavar nido (evento):** la tortuga realiza movimientos de excavación con sus cuatro extremidades de manera simultánea. Primero emplea las extremidades anteriores para retirar maleza y otros objetos que se encuentren en la zona que ha elegido para excavar el nido. Después, utiliza las extremidades posteriores para excavar propiamente el nido, mediante movimientos alternos de éstas sacando tierra y expulsándola hacia atrás con ayuda de sus garras. Tiene lugar siempre en medio terrestre.

**-Ovopositar (evento):** la hembra deposita sus huevos en la cavidad del nido, mediante leves contracciones de sus extremidades y cabeza. La cola oscila en el interior de la cavidad del nido. Mientras dura la ovoposición, se secreta una sustancia mucosa por la cloaca que ayuda a la expulsión de los huevos. La puesta puede ser recolocada en el interior del nido mediante leves movimientos de las extremidades posteriores. Tiene lugar siempre en el medio terrestre.

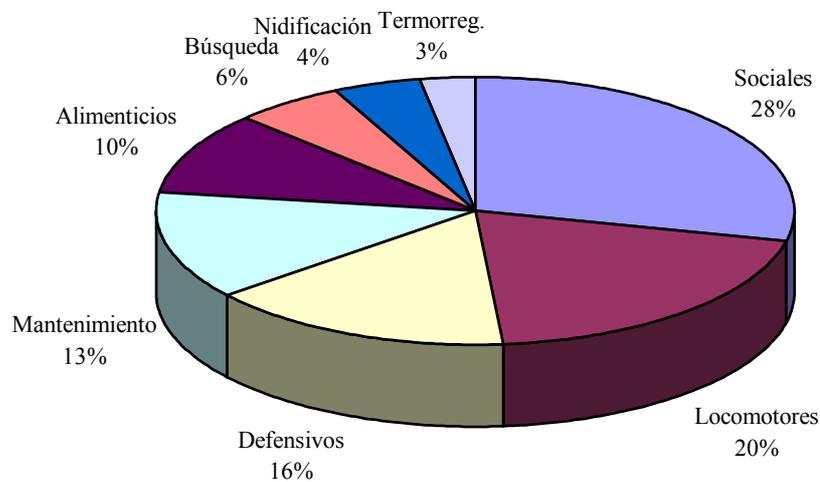
**-Cubrir nido (evento):** la hembra empuja tierra y otros materiales con sus extremidades posteriores hasta tapan por completo el nido.

## **9.- Vocalizaciones**

**-Bufar (evento):** sonido realizado mediante la expulsión de aire por contracción súbita de las extremidades y la cabeza.

## Categorías de comportamiento en *R. funerea*

Las pautas comportamentales registradas para la especie se han dividido en categorías funcionales, dependiendo del carácter de las mismas y del papel que desempeñan en el ciclo vital de los animales. La proporción que representa cada categoría en cuanto a número de pautas se presenta en la Figura 126.



**Figura 126.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales de *R. funerea* para cada Categoría de comportamiento descrita. N = 70 pautas.**

### Comportamientos de mantenimiento

Las tortugas negras pasan la mayor parte del tiempo desarrollando Pautas de Mantenimiento. Entre ellas, predominan en cuanto a ocupación temporal las de *Descansar* (tanto con *Ojos abiertos* como con *Ojos cerrados*), *Echado con cabeza -45°* y *Echado con cabeza baja*. Bastante similar a los comportamientos de *Echado* en cualquiera de las tres modalidades propuestas (*Cabeza +45°*, *Cabeza -45°* y *Cabeza baja*) son las pautas de *De pie* y *De pie sobre otra tortuga*; de

hecho, el desarrollo de éstas en lugar de las anteriores tiene claras connotaciones espaciales, ya que están propiciadas generalmente por la concentración de individuos en espacios reducidos (márgenes de ríos, por ejemplo). El denominado *Bombeo gular* se observa cuando las tortugas están *De pie*, o en los casos en los que están *Echadas*, pero con la cabeza elevada sobre el sustrato; la frecuencia de observación del *Bombeo gular* es diferente según la pauta, predominando en los animales que se encuentran en *Echado con cabeza +45°*, y siendo rara en *De pie* y *Echado con cabeza -45°*.

Bastante menos frecuentes que los anteriores son los comportamientos de *Bostezar*, *Defecar* y *Rascarse*, pautas en las que las tortugas emplean mucho menos tiempo por tratarse de comportamientos de corta duración, que aunque tuvieran una alta frecuencia de aparición, representarían un porcentaje de tiempo muy bajo. *Rascarse* es un comportamiento que a menudo aparece relacionado con comportamientos alimenticios, ya que suele llevarse a cabo para retirar porciones de alimento que quedan adheridas a las comisuras de la boca de las tortugas.

### **Comportamientos de termorregulación**

Representan junto a las pautas de Mantenimiento las que mayor espacio de tiempo ocupan en la actividad de las tortugas negras. La pauta *Solearse* está a menudo relacionada con las pautas de Mantenimiento, ya que se realiza a menudo junto a las pautas *Echado* y *Descansar*. La pauta *Semisumergido* se relaciona con las anteriores, y suele tener, al igual que algunas de las señaladas en el grupo de Mantenimiento, connotaciones espaciales, ya que se observa cuando la aglomeración de individuos es elevada en espacios reducidos; además de esta connotación espacial, también está relacionada con la temperatura y las horas de sol, ya que se observa preferentemente en las horas más calurosas del día, cuando la temperatura es tan alta que obliga a los animales a controlar su temperatura interna mediante su inmersión parcial en el agua. La pauta *Solearse* se observa a

principios de la mañana y a partir del mediodía, predominando *Semisumergido* en las horas de máximo calor, precisamente durante el mediodía.

### **Comportamientos de búsqueda o exploración**

Los comportamientos de Búsqueda o Exploración se llevan a cabo tanto en tierra como en el agua; aunque sólo *Investigar* tiene lugar en este último medio, es sin duda la que más frecuentemente se observa, y la que mayor porcentaje de tiempo representa. La pauta *Investigar* es desarrollada a cualquier hora del día, aunque es más frecuente durante el amanecer y el atardecer. Suele preceder a los comportamientos alimenticios.

Las pautas *Olisquear*, *Examinar* y *Explorar* se llevan a cabo en tierra o, en raras ocasiones, desde el agua pero con la fuente de atención que los propicia en tierra (*Olisquear* y *Explorar*). Al igual que *Investigar*, tienen connotaciones claramente alimenticias, aunque *Examinar* y *Explorar* también se utilizan como pautas encaminadas a descubrir posibles fuentes de peligro (por ello, suelen ir seguidas de comportamientos defensivos).

### **Comportamientos locomotores**

Los comportamientos locomotores engloban varias pautas que incluyen tanto los desplazamientos realizados por las tortugas en tierra, como aquellos que se llevan a cabo en el agua. Varias de las pautas que se han englobado entre las Locomotoras tienen un claro componente defensivo, aunque por su naturaleza deban incluirse aquí por cuanto implican desplazamientos. Entre éstas, destacan principalmente *Dejarse caer al agua* y *Saltar al agua*; ambas son el resultado de una reacción defensiva por parte de un individuo que ha advertido la presencia de un peligro potencial; si bien *Dejarse caer al agua* puede tener lugar simplemente como medio para entrar al medio acuático, *Saltar al agua* se observa ante una

fuente de perturbación (por ejemplo, ante al acercamiento de un bote a motor). En cuanto a la pauta *Correr*, presenta una ostensible relación con los comportamientos defensivos; cuando una tortuga negra se desplaza *Corriendo* lo hace generalmente para escapar de una fuente de peligro, y se dirige la mayor parte de las veces hacia el medio acuático. Otros comportamientos similares, tales como *Perseguir*, implican la presencia de otro individuo, lo cual lo convierten en una pauta de carácter Social.

Entre los comportamientos locomotores terrestres, aparte de los dos antes mencionados (*Dejarse caer al agua* y *Saltar al agua*), se encuentran *Andar despacio*, *Andar normalmente*, *Correr* y *Trepar*. De ellos, el más frecuente es *Andar despacio*, aunque también es común *Andar normalmente*. Cuando la tortuga se encuentra *Andando despacio* suele dirigirse de un soleadero a otro, o se desplaza sin destino aparentemente determinado. Cuando está *Andando normalmente* se observa una finalidad concreta para el desplazamiento que realiza, como por ejemplo, dirigirse hacia una fuente de comida, hacia el agua (en ausencia de amenaza), etc. La pauta *Trepar* está muy condicionada en cuanto a su frecuencia de aparición con las características del medio en que se encuentre la tortuga; así, se observa en numerosas ocasiones cuando las tortugas se encuentran sobre troncos en las orillas de los cursos acuáticos, y es muy rara si éstas se encuentran en orillas arenosas desprovistas de accidentes geográficos (troncos caídos, grandes rocas, etc...).

Debido a los hábitos eminentemente acuáticos de la tortuga negra, los comportamientos locomotores acuáticos son más variados que los que se observan en tierra. Se han descrito ocho posibles pautas comportamentales en este sentido; de todas ellas, las más frecuentes han sido *Nadar despacio*, *Andar lentamente por el fondo del agua* y *Quedarse parada en el fondo del agua*. Son las equivalentes en el medio acuático a las terrestres *Andar despacio*, *Andar normalmente* y *Echado*, al menos en cuanto a su funcionalidad. Tanto *Nadar despacio* como *Andar lentamente por el fondo del agua* implican un desplazamiento aparentemente desprovisto de causalidad. La pauta *Sumergirse* suele presentar

carácter defensivo, sobre todo en los casos en los que va precedida por *Saltar al agua* y, en menos ocasiones, por *Dejarse caer al agua*; sin embargo, también se ha observado con frecuencia en ausencia de peligro para las tortugas, como medio para simplemente iniciar pautas de desplazamiento bajo el agua. En esos casos, ha sido precedida por la pauta *Flotar* o *Flotar con cabeza sumergida*; es preciso señalar, sin embargo, que cuando las tortugas se encontraban *Flotando con cabeza sumergida* e inmediatamente después se *Sumergieron*, lo hicieron con una clara intencionalidad, principalmente ante la presencia de alimento (comportamientos de búsqueda o exploración, seguidos de comportamientos alimenticios) o de otro individuo (comportamientos sociales). La pauta *Flotar*, que implica que la cabeza sobresale de la superficie del agua está estrechamente relacionada con los comportamientos de termorregulación, ya que cuando la tortuga se encuentra *Flotando*, a menudo ha desarrollado antes las pautas *Solearse* y sobre todo, *Semisumergido*. Por último, las pautas *Nadar deprisa* y *Andar rápidamente por el fondo del agua* tienen lugar o bien ante situaciones de aparente amenaza hacia los animales, o bien como inicio de comportamientos de carácter social, por ejemplo, para aproximarse a un grupo de animales (dicho acercamiento puede desembocar en pautas de cortejo hacia hembras, de agresión, etc...).

### **Comportamientos alimenticios**

Los comportamientos alimenticios se encuentran fuertemente condicionados, por razones obvias y en lo que a su frecuencia de aparición se refiere, con las disponibilidades de alimento. Prácticamente todas las pautas que se han identificado tienen lugar en el agua. Aunque *Morder alimento*, *Desgarrar mediante extremidades* y *Regurgitar* pueden observarse en ocasiones en medio terrestre, es *Tragar* la más frecuente en este medio, ya que cuando las tortugas ingieren alimento en el medio acuático, se ayudan de corrientes de agua para ingerirlo, desarrollando la pauta *Succionar*.

La pauta más frecuente en la alimentación de las tortugas negras han sido *Morder alimento*; este comportamiento se ha registrado igualmente tanto para la ingesta de alimentos de origen animal, como de aquéllos de naturaleza vegetal. Cuando las tortugas muerden un alimento de reducidas dimensiones (proporcionalmente al tamaño del animal), no desarrollan pautas de *Desgarrar* en ninguna de las modalidades observadas. Las pautas registradas han sido llevadas a cabo por los animales ante fuentes de alimento voluminosas, demasiado grandes para ser tragadas enteras. En estos casos, la forma más frecuente de fraccionar el alimento para tragarlo fue *Desgarrar mediante extremidades*, acompañada de *Desgarrar mediante retracción*. De este modo, la tortuga puede desgarrar alimentos tanto en tierra como en el agua. La pauta *Desgarrar mediante natación* sólo se ha observado en el agua; se trata del método de *Desgarrar* más eficaz, y se acompaña frecuentemente por los dos anteriores. La pauta *Regurgitar* es bastante rara de observar, y a veces no es sino un paso intermedio para, una vez expulsado el alimento por las razones que fueren, volver a *Succionar*. Cuando el alimento recién ingerido ha sido regurgitado en tierra, no vuelve a ser ingerido.

### **Comportamientos defensivos**

Dentro de los comportamientos defensivos de la tortuga negra se han registrado once pautas diferentes. El desarrollo de unas pautas en lugar de otras está condicionado principalmente por la fuente de la amenaza, y más en concreto, por la intensidad de la misma. Las tortugas desarrollan otras pautas de carácter preventivo, que tienen lugar como respuesta a una hipotética amenaza (o lo que podría constituirse como tal).

Ante cualquier fuente de perturbación, el primer patrón que van a desarrollar las tortugas en el caso de que se encuentren cerca del agua es *Saltar al agua* (comportamiento locomotor); sólo en los casos en que no puedan evitar la amenaza *Saltando al agua*, desarrollarán las pautas que a continuación se refieren. Estos casos son aquellos en los que la tortuga debe permanecer en tierra haciendo

frente a la amenaza, y en ellos, optará por una defensa pasiva haciendo uso de su caparazón.

Como pautas previas, las tortugas negras desarrollan *Detención súbita*; quedan completamente quietas, y dejan de realizar cualquier otra pauta que estuvieran llevando a cabo con anterioridad. Inmediatamente después, si se confirma la amenaza, tiene lugar la *Retracción* de cabeza y extremidades en el interior del caparazón. La *Retracción lenta* tiene lugar cuando el potencial peligro se aproxima de manera lenta o bien está aún muy lejos. Si el predador está muy cerca, o aparece repentinamente, la tortuga realiza *Retracción rápida*. En ambos casos, tras la retracción de cabeza y extremidades, la tortuga se encuentra en comportamiento *Completamente defensivo*; la tortuga suele permanecer así, apenas unos segundos, desarrollando rápidamente *Cabeza defensiva*. Mediante esta pauta se intenta mover para alejarse de la fuente de perturbación, aunque protegiendo su cabeza en el interior del caparazón. Si la amenaza se incrementa, vuelve a *Completamente defensivo*, y si ésta se aleja, la tortuga *Examina amenaza*, extendiendo lentamente su cabeza pero con las extremidades aún retraídas.

En los casos en los que la tortuga es apresada por el predador, puede reaccionar *Mordiendo*, con intención de liberarse del mismo. Los mordiscos se llevan a cabo mediante fugaces extensiones (generalmente laterales) de cabeza, y no se mantienen para evitar exponer al predador la cabeza por mucho tiempo y así evitar lesiones en la misma. Junto a *Morder*, la tortuga *Braceo defensivamente* y *Expulsa fluidos*; mediante el *Braceo defensivo*, utiliza sus garras para hacer palanca entre su cuerpo y el del predador (normalmente la boca del mismo, pero también las extremidades) con intención de liberarse. La *Expulsión de fluidos* tiene por objeto idéntica función.

Por último, *Voltearse* y *Patalear* son pautas que tienen lugar cuando la tortuga ha sido volteada sobre su espaldar; cuando intenta *Voltearse*, la tortuga trata de hacer palanca con su cabeza sobre el sustrato para, con ayuda de su cuello, darse la vuelta; *Patalear* se observa cuando la pauta anterior ha resultado fallida

para darse la vuelta; entonces la tortuga opta por intentar utilizar sus extremidades como palanca contra algún objeto del terreno (ramas, piedras) con el mismo fin de volver a su posición normal.

### **Comportamientos sociales**

Dentro de los comportamientos sociales, pueden distinguirse varios subgrupos en base a la funcionalidad de los comportamientos que agrupan; así, podremos definir pautas que son eminentemente de Cortejo, otro subgrupo de Cópula, y un tercero de comportamientos agresivos entre individuos (aunque en éstos predominan los que tienen lugar entre machos).

Las pautas de cortejo forman una secuencia bastante definida que, de hecho, se repite invariablemente (aunque sujeta a las variaciones que ahora se detallan). La secuencia completa de cortejo se esquematiza en la figura 127. El macho se *Aproxima a una hembra*, generalmente en el agua; se acerca por la parte posterior de la misma la mayor parte de las veces, y mantiene su cuello estirado mientras desarrolla la pauta de acercamiento. La hembra responde a este acercamiento de varias formas; puede desarrollar pautas de rechazo al acercamiento, principalmente *Amenazar*, *Alejarse de macho* y *Mordisco de hembra*. En estos casos, el cortejo se verá abortado, al menos en lo que al primer intento se refiere, aunque es frecuente que el macho insista de nuevo ante el rechazo inicial de la hembra. Si ésta no lo rechaza, permanecerá *Flotando*, *Flotando con cabeza sumergida*, *Nadando despacio*, *Quedarse parada en el fondo del agua* o *Andando lentamente por el fondo del agua*, pautas todas ellas que posibilitan al macho proseguir con el cortejo. La siguiente pauta observada en la secuencia de cortejo es la de *Olisqueo exploratorio*, en la que el macho acerca sus orificios nasales a las región cloacal de la hembra; mantiene su cabeza totalmente extendida, y mientras efectúa la pauta, puede estar desarrollando otras tales como *Nadar lentamente*, *Andando lentamente por el fondo del agua*, etc... en función de los desplazamientos de la hembra (si es que los está realizando). De nuevo la

hembra puede rechazar al macho, mediante la pauta *Alejarse de macho* principalmente, pero también puede darse la vuelta y desarrollar *Amenazar* o *Mordisco de hembra*; es preciso notar que aunque los comportamientos de rechazo más frecuentes por parte de la hembra son los aquí expuestos, en ocasiones tienen lugar otros muy infrecuentes tales como *Correr* (si están en tierra), pautas que implican un alejamiento repentino de la presencia del macho. Cuando el macho ha *Olisqueado hembra*, el cortejo prosigue por parte de las hembra con las pautas *Quedarse parada en el fondo del agua*, *Andar lentamente por el fondo del agua* o *Nadar despacio*, ante las cuales, el macho comienza a *Dar vueltas alrededor* de la hembra, seguido de *Balaceo de cabeza*; el macho da varias vueltas a la hembra que permanece quieta o se desplaza lentamente, y mientras lo hace, balancea la cabeza arriba y abajo sincrónicamente. Estas dos pautas son las que inician propiamente el cortejo, una vez finalizada una fase inicial de aproximación como la anteriormente referida. Si la respuesta de la hembra es de nuevo no *Alejarse de macho*, sino permanecer cerca de él (mediante las pautas señaladas en anteriores fases de la secuencia), éste *Apoya barbilla* sobre el borde posterior del espaldar de la hembra, al mismo tiempo que trata de colocar sus extremidades anteriores sobre el mismo para *Intentar montar*. Es común que el macho deba repetir varias veces estas pautas hasta que consigue realmente una posición mínimamente estable para la cópula. Si la hembra no se *Aleja de macho*, comienza la secuencia que se ha denominado de cópula (su secuencia completa se esquematiza en la figura 128).

La secuencia de cópula, que tiene lugar cuando el cortejo ha sido exitoso por parte del macho, es mucho menos compleja y, de hecho, la mayor parte de las pautas que desarrollan los animales copulantes están encaminadas a mantener la posición de cópula, siempre dificultada por la presencia de caparazones rígidos. También son notables las pautas agresivas que desarrollan los machos mientras copulan, principalmente hacia las hembras que están montando, pero también frente a machos que se acerquen a la pareja mientras se aparean.

Cuando el macho, que estaba *Intentando montar*, consigue aferrarse al espaldar de la misma con sus cuatro extremidades, asiéndose al mismo con ayuda sus garras, está desarrollando la pauta *Montar hembra*; inmediatamente después, dirige su cola hacia la de la hembra, para introducir su pene en el orificio cloacal de ésta, momento en que comienzan a *Copular*. Mientras *Copula*, el macho estira su cuello en dirección a la cabeza de la hembra para *Morder hembra durante cópula*, lo cual implica que ésta *Retrae cabeza*, para evitar el mordisco. En los casos en los que el primer intento del macho de morder la cabeza o cuello de la hembra sea infructuoso, volverá a intentarlo durante la totalidad del periodo de tiempo que dure la cópula, y del mismo modo, la hembra *Retraerá cabeza* frente a cada uno de esos intentos. Si por el contrario, en alguno de ellos consigue morder el cuello o la cabeza de la hembra, mantendrá el mordisco durante todo el apareamiento; este mordisco por parte del macho, de claras connotaciones sexuales, es totalmente diferente al que se expuso entre los comportamientos defensivos, mucho más rápido y nunca prolongado (para evitar lesiones propias frente al predador). Mientras dura la cópula, la hembra puede mantenerse parada, pero es más frecuente que se desplace lentamente (*Andando lentamente por el fondo del agua*). Debido a este leve, aunque continuo, desplazamiento de la hembra, el macho desarrolla la pauta *Retener hembra*, aferrándose al espaldar de la misma para no perder contacto con ella, y *Mordiendo hembra durante cópula*; cuando efectúa esta última pauta, la hembra se detiene por unos momentos, aunque luego prosigue su marcha hasta que se produzcan nuevos intentos de morder por parte del macho. Por último, cuando la cópula ha finalizado, el macho *Libera hembra*, relajando sus cuatro extremidades y separando su cloaca de la de la hembra; cuando la hembra se *Aleja de macho*, la cópula se da por finalizada.

El comportamiento del macho es muy agresivo mientras tienen lugar el cortejo y la cópula. Es común que otros machos se acerquen a la pareja copulante en el momento del apareamiento; en todos los casos observados, la respuesta del macho que copulaba fue la de *Morder machos mientras copula*; cuando desarrolla esta pauta, el copulante deja por unos momentos de intentar *Morder hembra durante cópula*, y es capaz de dirigir mordiscos incluso a varios machos a la vez.

En ocasiones, el asedio de otros machos consigue que el macho descuide el apareamiento y que la hembra se *Aleje de macho*, interrumpiendo la cópula. Mientras están copulando, los machos que se acercan efectúan *Olisqueos exploratorios* en la zona cloacal de la pareja que se aparea hasta que son repelidos por el copulante o consiguen interrumpir la cópula.

Los comportamientos agresivos entre machos son más frecuentes que los que se observan entre machos y hembras; agresiones explícitas entre hembras son muy raras, y cuando tienen lugar, se deben más bien a mordiscos fortuitos mientras se alimentan. Aparte de las agresiones que tienen lugar entre machos cuando uno de ellos se encuentra copulando, se han observado numerosos casos de machos confrontados *Cara a cara*; ambos contendientes se sitúan el uno frente al otro, la mayor parte de las veces en el agua, y efectúan pautas de *Amenaza*, manteniendo sus bocas entreabiertas en actitud de morder. Cuando comienzan a morderse mutuamente (*Mordisco de macho*), los mordiscos se dirigen principalmente a las extremidades delanteras y a la cabeza, pero cuando uno de los individuos se da la vuelta, el otro macho puede morderle en las extremidades posteriores y la cola. Normalmente, las confrontaciones terminan con un individuo *Huyendo* y otro *Persiguiendo*; la persecución puede prolongarse por varios minutos, durante los cuales la tortuga perseguida recibe mordiscos en cualquier parte de su anatomía que quede expuesta al individuo perseguidor.

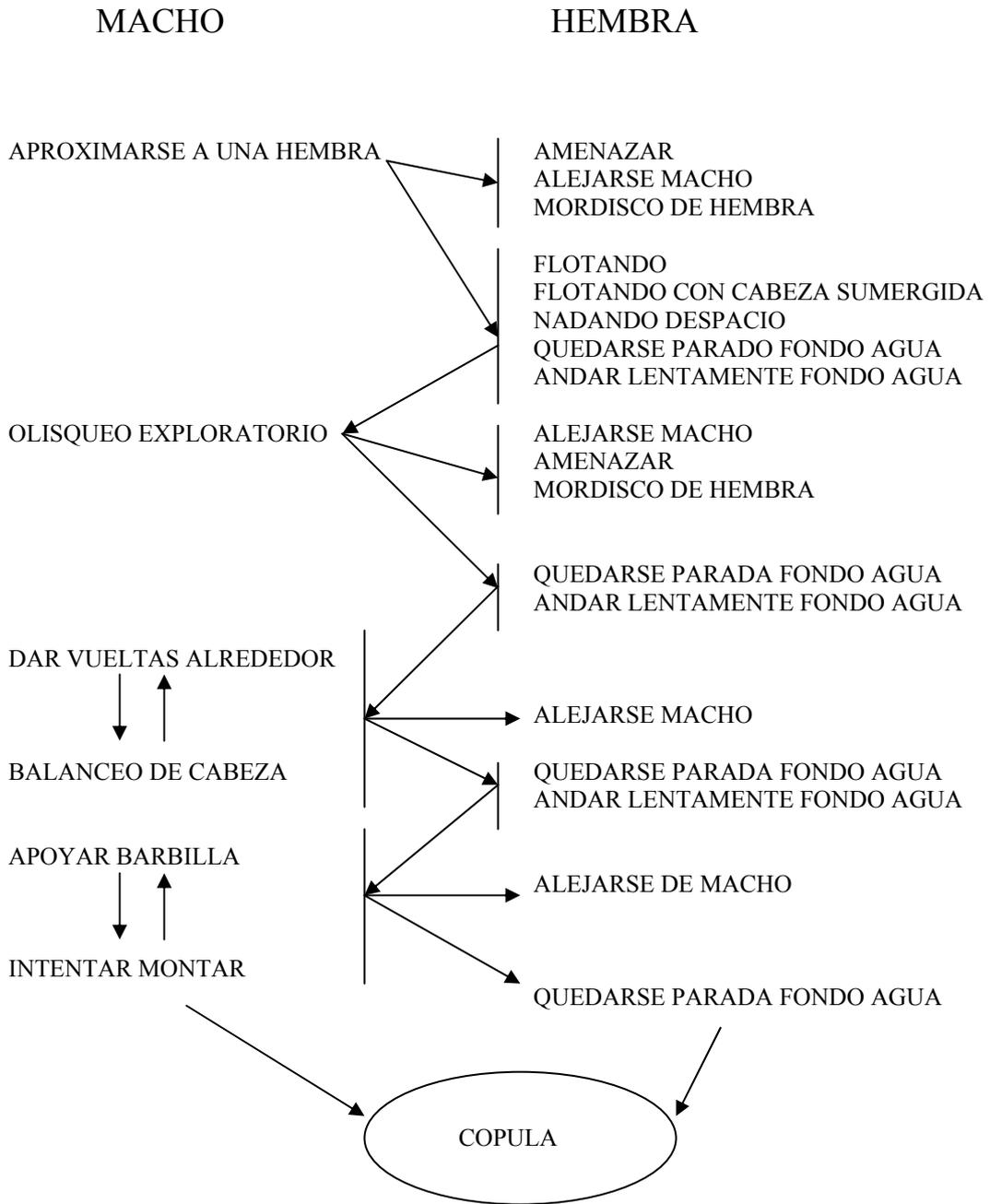


Figura 127.- Secuencia de cortejo en *R. funerea*.

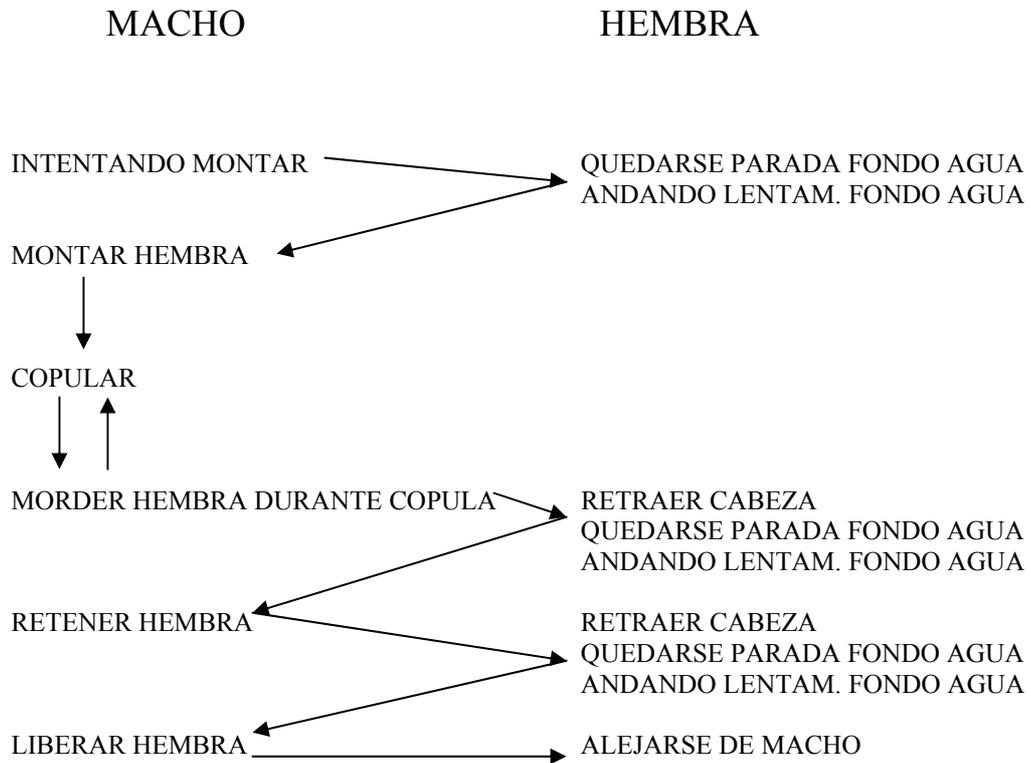


Figura 128.- Secuencia de cópula en *R. funerea*.

### **Comportamientos de nidificación**

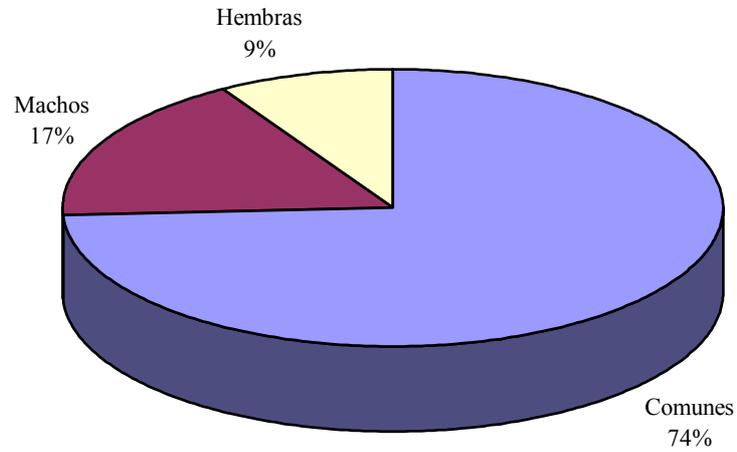
Los comportamientos de nidificación se han descrito a través de las pautas *Excavar nido*, *Ovopositar* y *Cubrir nido*; la puesta de huevos en esta especie no es demasiado elaborada, con casos donde incluso no se excavó un nido propiamente dicho, sino que se acondicionó una depresión del terreno o una oquedad para depositar la puesta.

### **Vocalizaciones**

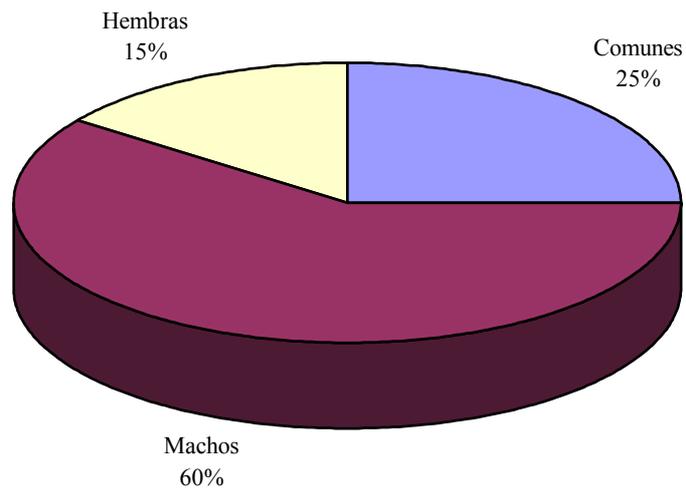
Sólo se ha registrado una vocalización para la tortuga negra, que se ha denominado como *Bufar*; ha tenido lugar preferentemente en casos donde la tortuga era molestada, o volteada. El sonido de *Bufar* es corto, similar a una espiración profunda, y va acompañado de una contracción de las extremidades anteriores y la cabeza del animal. No se han registrado sonidos en otras situaciones que no implicaran molestia o ansiedad por parte de los animales.

### **Proporción de sexos en *R. funerea***

Para analizar las diferencias entre sexos en lo que a desarrollo de pautas comportamentales se refiere, se efectuaron recuentos de las pautas que sólo son efectuadas por machos, las que sólo llevan a cabo las hembras, y las que son realizadas indistintamente por ambos sexos. Los resultados se exponen en la figura 129; a la vista de los resultados, es notable que todos los comportamientos en los que machos y hembras se han diferenciado han tenido carácter social y de nidificación. Sobre los comportamientos de nidificación, es obvio que las hembras aglutinen el 100 % de las pautas descritas; por el contrario, en las pautas sociales han predominado aquéllas llevadas a cabo por los machos (figura 130), debido a que éstos concentran gran parte de las pautas del cortejo, y también un elevado porcentaje de las pautas copulativas.



**Figura 129.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales de *R. funerea* exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 70 pautas.**



**Figura 130.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales sociales de *R. funerea* exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 20 pautas.**

## Dependencia del lugar en *R. funerea*

En cuanto a la relación entre las categorías de pautas comportamentales y el lugar donde éstas tienen lugar, se ha encontrado que ambos parámetros son estadísticamente dependientes ( $X^2$  de Pearson; g. l. = 14;  $p < 0.05$ ). La distribución según las clases de comportamiento registradas en función de su lugar de realización se presentan en la tabla 64. Es preciso notar que sólo se han incluido en los apartados de “Tierra” y “Agua” aquéllos que pueden tener lugar exclusivamente en uno de los dos medios; por ello, algunos de los comportamientos que se recogen en “Ambos”, son mucho más frecuentes en uno que en otro (ver Descripción de cada pauta para detalles).

**Tabla 64. Número de comportamientos observados para *R. funerea*, distinguiendo según el sustrato en que tienen lugar; entre paréntesis, frecuencias esperadas.**

	Mant.	Term.	Búsq.	Locom	Alim	Defens	Social	Nidif.	Total
Tierra	5 (2.829)	1 (0.629)	1 (1.257)	5 (4.4)	0 (2.2)	7 (3.457)	0 (6.286)	3 (0.943)	22
Agua	0 (3.214)	1 (0.714)	1 (1.429)	8 (5)	2 (2.5)	0 (3.929)	13 (7.143)	0 (1.071)	25
Ambos	4 (2.957)	0 (0.657)	2 (1.314)	1 (4.6)	5 (2.3)	4 (3.614)	7 (6.571)	0 (0.986)	23
Total	9	2	4	14	7	11	20	3	70

## Etograma de *R. pulcherrima*

### 1.- Comportamientos de mantenimiento

**-Descansar (estado):** la tortuga mantiene las extremidades y la cabeza parcialmente retraídas. El plastrón está apoyado en el sustrato. Puede tener lugar de dos formas diferentes, pero siempre en tierra:

**-Ojos abiertos:** la tortuga está en *Descansar*, mientras mantiene los ojos abiertos.

**-Ojos cerrados:** la tortuga está en *Descansar*, mientras mantiene los ojos cerrados.

**-De pie (estado):** la tortuga se encuentra apoyada sobre sus cuatro extremidades, pero no se desplaza. Puede tener lugar de dos formas diferentes, pero siempre en tierra:

**-Con bombeo gular:** la garganta del animal se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Sin bombeo gular:** la garganta no se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Echado con cabeza +45° (estado):** la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza totalmente extendida y orientada hacia arriba en un ángulo superior a 45° sobre la horizontal. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Con bombeo gular:** la garganta del animal se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

**-Sin bombeo gular:** la garganta del animal no se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

-**Echado con cabeza –45° (estado)**: la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza totalmente extendida y orientada hacia arriba en un ángulo inferior a 45° sobre la horizontal. Tiene lugar siempre en tierra.

-**Con bombeo gular**: la garganta del animal se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

-**Sin bombeo gular**: la garganta del animal no se infla y desinfla alternamente con la respiración del animal.

-**Echado con cabeza baja (estado)**: la tortuga se encuentra con su plastrón apoyado sobre el sustrato, las extremidades semiextendidas, y mantiene su cabeza en posición semiextendida y paralela respecto al sustrato. Nunca se observa bombeo gular. Tiene lugar siempre en tierra.



**Figura 131. Pauta comportamental *Rascarse*. La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.**

-**Rascarse (evento)**: la tortuga frota su cabeza con la parte anterior de sus extremidades delanteras, para retirar objetos extraños de los ojos o trozos de

comida que hayan quedado adheridos a las comisuras de la boca. Para ello, mueve las extremidades de atrás a delante, orientándolas levemente hacia la cabeza, de modo que la cara externa de las mismas roza con las mejillas y los ojos; la cabeza suele desplazarse ligeramente hacia el lado que está siendo frotado. Aunque es más frecuente en tierra, también se observa cuando la tortuga se encuentra en el medio acuático.

**-Defecar (evento):** En movimiento o parado, el animal defeca. Durante la defecación, la cola se mantiene extendida. Suele tener lugar en el medio terrestre, aunque ocasionalmente se observa también en el agua.

**-Bostezar (evento):** la tortuga mantiene su boca completamente abierta. A menudo, después de bostezar, la tortuga inicia un desplazamiento. Se observa siempre en tierra.

## **2.- Comportamientos de termorregulación**

**-Solearse (estado):** la tortuga está con el plastrón apoyado en el sustrato; las extremidades y cabeza están completamente extendidas, de modo que expone la máxima superficie de su piel al sol. Las extremidades traseras no suelen estar apoyadas en el sustrato, sino que se mantienen extendidas en el aire. Es una pauta que se observa con poca frecuencia; tiene lugar siempre en tierra.

**-Semisumergido (estado):** la tortuga permanece sumergida en el agua sólo parcialmente, con la mitad o el tercio anterior de su cuerpo situados sobre la superficie. La cabeza permanece completamente extendida. Tiene lugar en el agua.

## **3.- Comportamientos de búsqueda o exploración**

**-Olisquear (evento):** la tortuga olisquea el sustrato con la cabeza levemente inclinada hacia abajo y los orificios nasales orientados en dirección al mismo. Esta pauta se observa prácticamente siempre en tierra, aunque en raras ocasiones, una tortuga que se encuentra en el agua olisquea un tronco o roca que sobresale de la superficie.

**-Examinar (evento):** la tortuga está en posición de *Echado*, y mira hacia diferentes direcciones orientando su cabeza, que puede estar parcial o completamente extendida. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Explorar (evento):** la tortuga está en posición *De pie*, y mira hacia diferentes direcciones orientando su cabeza, que se encuentra completamente extendida. Tiene lugar en tierra o con el individuo *Semisumergido*.

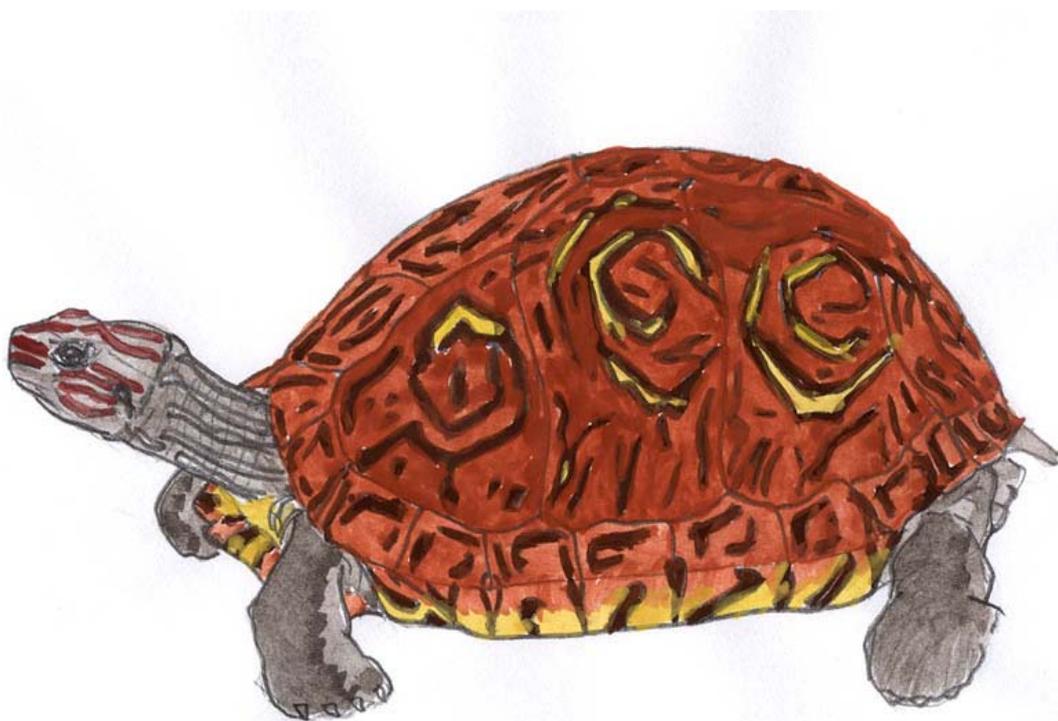


**Figura 132. Pauta comportamental *Investigar*. La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.**

**-Investigar (evento):** mientras está desarrollando *Nadar despacio* o *Andar lentamente por el fondo del agua*, la tortuga mueve su cabeza a izquierda y derecha alternamente, la mayor parte de las veces en búsqueda de alimento. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

#### **4.- Comportamientos locomotores**

**-Andar despacio (evento):** andando con paso lento; el plastrón se apoya ocasionalmente en el sustrato. Se realiza en tierra.



**Figura 133. Pauta comportamental *Andar* (incluiría *Andar despacio* y *normalmente* dependiendo de la velocidad de movimiento de las extremidades). La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.**

**-Andar normalmente (evento):** andando a ritmo normal; el plastrón se mantiene en todo momento elevado sobre el sustrato. Tiene lugar cuando se desplaza por el medio terrestre, y suele ir seguida de algún comportamiento de búsqueda o exploración. Se realiza siempre en tierra.

**-Correr (evento):** andando lo más rápido posible; el plastrón se mantiene en todo momento elevado sobre el sustrato. Tiene lugar cuando está huyendo de algún foco de amenaza. Cuando se encuentra corriendo, suele ser en dirección al agua. Se realiza en tierra.

**-Tregar (evento):** la tortuga tiene al menos dos extremidades sobre un objeto por encima de la línea de tierra. Mantiene la cabeza completamente extendida. Tiene lugar en tierra o, cuando está en el agua, durante los intentos por subir a troncos u otras superficies.

**-Saltar al agua (evento):** ante una amenaza, la tortuga se lanza al agua. Para ello extiende las extremidades traseras, y orienta la cabeza en dirección al medio acuático. A veces tiene que recorrer *Corriendo* un pequeño trecho antes de poder saltar al agua.

**-Sumergirse (evento):** la tortuga se sumerge bajo la superficie del agua. Va precedida de *Saltar al agua* o *Flotar*. Siempre comienza la inmersión por la cabeza, para terminar por el borde posterior del caparazón.

**-Flotar (estado):** la tortuga permanece flotando en la superficie con la cabeza extendida de modo que sitúa los orificios nasales por encima del nivel del agua.

**-Nadar despacio (evento):** la tortuga nada de manera lenta, sin orientar claramente la cabeza hacia ningún punto concreto. Las extremidades se mueven adelante y atrás alternamente a ambos lados del animal. El animal se encuentra completamente bajo la superficie del agua.

**-Nadar deprisa (evento):** ante una amenaza, la tortuga se desplaza a la máxima velocidad que puede bajo la superficie del agua, mediante rápidos movimientos alternos de las extremidades delanteras y traseras.

**-Quedarse parada en el fondo del agua (evento):** la tortuga permanece por un intervalo de tiempo corto en el fondo del agua sin desplazarse, con las cuatro extremidades apoyadas en el sustrato. La cabeza permanece semiextendida y en posición paralela al sustrato o ligeramente inclinada hacia él.

**-Andar lentamente por el fondo del agua (evento):** la tortuga se desplaza por el fondo del agua lentamente, alternando los movimientos de sus extremidades delanteras y traseras.

**-Andar rápidamente por el fondo del agua (evento):** la tortuga se desplaza por el fondo del agua a gran velocidad, alternando los movimientos de sus extremidades delanteras y traseras.

## **5.- Comportamientos alimenticios**

**-Beber (evento):** para desarrollar esta pauta, la tortuga introduce su boca en el agua, y realiza leves contracciones del cuello y la cabeza mientras permanece con la boca entreabierta.

**-Masticar (evento):** la tortuga tritura alimento en el interior de su boca. Va seguida de la pauta *Tragar*. Tiene lugar en tierra.

**-Morder alimento (evento):** la tortuga muerde con contundencia un posible alimento. El mordisco viene precedido de un movimiento de extensión de la cabeza, y va seguido de un movimiento de retracción, aún cuando la porción de alimento se haya desprendido por completo o su pequeño tamaño permita la

ingestión por parte de la tortuga. Aunque a veces se observa en el agua, tiene lugar preferentemente en tierra, dada la mayor disponibilidad de alimento para la especie en este medio.

**-Desgarrar mediante retracción (evento):** la tortuga se encuentra *Mordiendo* algún alimento, y para desgarrarlo, retrae con fuerza su cabeza en el interior del caparazón; aunque es menos frecuente, en ocasiones, se observan movimientos laterales de la cabeza, en función de la posición del objeto que está siendo desgarrado. La pauta puede repetirse varias veces si el alimento no es desgarrado en los sucesivos intentos. Aunque a veces se observa en el agua, tiene lugar preferentemente en tierra, dada la mayor disponibilidad de alimento para la especie en este medio.

**-Desgarrar mediante extremidades (evento):** la tortuga se encuentra *Mordiendo* algún alimento, y efectúa movimientos con sus extremidades anteriores con el objeto de desgarrarlo; para ello, las manos de la tortuga se curvan hacia el alimento a nivel de las muñecas, y las garras se clavan en el alimento para, a continuación, estirar con fuerza las extremidades. Generalmente se realiza con ambas extremidades a la vez, pero ocasionalmente se emplea una sola extremidad, o se emplean las dos pero de modo alterno. La pauta puede repetirse varias veces si el alimento no es desgarrado en sucesivos intentos. Tiene lugar tanto en tierra como en el agua.

**-Tragar (evento):** la tortuga ingiere un alimento que previamente ha *Mordido* (y en función de su tamaño, también *Desgarrado*). Para ello, efectúa contracciones con el cuello, moviendo la cabeza de dentro hacia fuera repetidamente. Puede tener lugar tanto en medio terrestre como acuático.

**-Regurgitar (evento):** la tortuga regurgita una porción de alimento. Para ello, la boca se mantiene completamente abierta, mientras cuello y cabeza se extienden y retraen alternamente varias veces hasta que la totalidad de lo deglutido es expulsado. Puede tener lugar en el agua o en tierra indistintamente.

## 6.- Comportamientos defensivos

-**Completamente defensivo (estado)**: la tortuga mantiene su cabeza y extremidades completamente retraídos en el interior del caparazón. El plastrón permanece apoyado sobre el sustrato. Tiene lugar en tierra.



Figura 134. Pauta comportamental *Completamente defensivo*. La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.

-**Cabeza defensiva (evento)**: la tortuga mantiene la cabeza completamente retraída en el interior del caparazón; las extremidades se encuentran parcialmente retraídas. Tiene lugar siempre en tierra.

-**Escapada defensiva (evento)**: ante el acoso de un predador, la tortuga trata de desplazarse extendiendo sus extremidades, mientras su cabeza permanece completamente retraída en el interior del caparazón. Si la presión del predador desaparece, la tortuga se detiene y *Examina amenaza*; si por el contrario, persiste,

se continúa con *Escapada defensiva* o *Completamente defensivo*. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Elevación posterior (evento):** la tortuga, que se encuentra en *Completamente defensivo*, extiende sus extremidades posteriores para elevar la mitad posterior de su cuerpo; es una pauta defensiva muy frecuente cuando el animal se encuentra apresado contra el sustrato. Puede repetirse varias veces si la presión del predador sobre el espaldar de la tortuga no remite en los sucesivos intentos. La cabeza y las extremidades anteriores permanecen en todo momento retraídas. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Detención súbita (evento):** la tortuga se detiene súbitamente en la actividad que esté realizando y mantiene una posición con las extremidades extendidas y el plastrón no apoyado sobre el sustrato. Tiene lugar siempre en tierra.

**-Retracción lenta (evento):** la tortuga retrae lentamente su cabeza y extremidades ante una amenaza; el plastrón se apoya en el sustrato. La retracción se lleva a cabo lentamente cuando la fuente de posible amenaza se encuentra lejos de la tortuga o se acerca de modo lento. Se observa siempre en el medio terrestre.

**-Retracción rápida (evento):** la tortuga retrae rápidamente su cabeza y extremidades ante una amenaza; el plastrón se apoya en el sustrato. Siempre va seguida de la pauta *Completamente defensivo*; la retracción se lleva a cabo rápidamente cuando la fuente de posible amenaza se encuentra cerca de la tortuga o se acerca rápidamente. Tiene lugar en tierra.

**-Braceo defensivo (evento):** cuando es apresada y desprendida del sustrato, la tortuga intenta liberarse de su captor mediante movimientos alternos de sus cuatro extremidades. La cabeza permanece normalmente semiextendida, pero en ocasiones, se encuentra completamente extendida; la posición de la cabeza depende de si el animal asido está o no volteado; en el primer caso, la cabeza está semiextendida, y en el segundo, completamente extendida. Tiene

lugar independientemente de si el animal se encontraba en el agua o en tierra en el momento de ser apresada.



**Figura 135. Pauta comportamental *Braceo defensivo*. La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.**

**-Examinar amenaza (evento):** la tortuga extiende lentamente su cabeza (que se encuentra retraída) fuera del caparazón para apercibirse de que la amenaza que provocó la retracción ha desaparecido. Las extremidades permanecen completamente retraídas en el interior del caparazón. Suele tener lugar tras la pauta *Completamente defensivo*. Tiene lugar casi siempre en tierra, pero a veces se observa con el individuo *Semisumergido*.

**-Expulsar fluidos (evento):** la tortuga expulsa orina, excrementos o ambos por la cloaca ante una agresión o situación de estrés o ansiedad. Para ello contrae cabeza y extremidades mientras mantiene la cola completamente extendida. Es una pauta muy frecuente cuando la tortuga es asida y desprendida

del sustrato, independientemente de si el animal se encontraba en tierra o en el agua.

**-Morder (evento):** ante la amenaza de un predador, la tortuga lanza mordiscos cortos mediante rápidas extensiones de cabeza; los mordiscos no se mantienen, con objeto de no permitir al predador lesionar la cabeza de la tortuga. La dirección donde se dirigen los mordiscos depende de la posición del predador y de por dónde ha apresado a la tortuga, pero suelen ser laterales la mayor parte de las veces. Es una pauta que rara vez se observa; suele tener lugar en tierra, aunque a veces se observa también en el agua.

**-Voltearse (evento):** la tortuga, que se encuentra volteada sobre su espaldar, mueve rápida y alternamente sus extremidades, mientras intenta poner en contacto su cabeza con el sustrato para darse la vuelta. Tiene lugar siempre en tierra.



**Figura 136. Pauta comportamental *Voltearse* y *Patalear*. La postura corporal es idéntica para ambas en *R. funerea*.**

**-Patalear (evento):** la tortuga se encuentra volteada sobre su espaldar; cuando no ha podido *Voltearse*, agita sus extremidades frenéticamente para intentar establecer contacto con objetos que le ayuden a volver a su posición natural con el plastrón sobre el sustrato. Tiene lugar siempre en tierra.

### **7.- Comportamientos sociales**

**-Cara a cara lateral (evento):** el macho se sitúa en posición semiparalela a la hembra que está cortejando, de modo que su cabeza permanece orientada hacia el tercio anterior del cuerpo de la misma. Las cabezas permanecen “lateralmente enfrentadas”, en un ángulo interior aproximado entre ambas de entre 60° y 90°. Tiene lugar al mismo tiempo que el macho comienza su *Balanceo de cabeza*, y suele ir seguida del *Contacto nasal* por parte de la hembra. Se realiza en tierra.

**-Olisqueo exploratorio (evento):** la tortuga aproxima sus orificios nasales hacia la cloaca o las extremidades traseras de otro individuo. La cabeza permanece extendida completamente. Puede tener lugar mientras ambos animales están *Andando despacio* o *Andando normalmente*, así como cuando el animal que es olisqueado está *Descansando*, *Echado* o *De pie*. Tiene lugar en tierra.

**-Aproximarse a una hembra (evento):** un macho se aproxima a una hembra por su parte posterior o lateralmente; tiene lugar en tierra.

**-Balanceo de cabeza (evento):** el macho mueve su cabeza sincrónicamente arriba y abajo, con un ángulo de aproximadamente 30° respecto a la horizontal, mientras se aproxima a una hembra por la parte anterior de ésta. Tiene lugar al mismo tiempo que la pauta *Cara a cara*. Se desarrolla en tierra.

**-Intentar montar (evento):** el macho coloca sus extremidades anteriores sobre el borde lateral del espaldar de la hembra, intentando montarla. Es similar a la pauta *Trepar*, pero siempre tiene fines copuladores. La pauta se repite varias veces hasta conseguir *Montar hembra*. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Contacto nasal (evento):** la hembra aproxima sus orificios nasales a los del macho, respondiendo al *Balanceo de cabeza* de éste. Se encuentra en posición fronto-lateral respecto al mismo; la pauta suele ir seguida de *Mordisco de hembra*. Tiene lugar en tierra.

**-Mordisco de hembra (evento):** una hembra muerde la cabeza o las extremidades delanteras de un macho que se acerca a ella con intenciones de copular. Tiene lugar tras la pauta de *Contacto nasal*, y no parece tener como fin expulsar al macho. Aunque suele ser más frecuente en tierra, en ocasiones se observa en el agua.

**-Mordisquear espaldar (evento):** el macho muerde levemente el borde posterior del espaldar de la hembra, a nivel de sus escudos marginales y supracaudales. Suele ir precedida de *Olisqueo exploratorio*, y seguida de *Cara a cara lateral*.

**-Montar hembra (evento):** el macho se encuentra montado sobre la hembra; está aferrado al borde anterior del espaldar de la misma por medio de sus extremidades anteriores, mientras utiliza las posteriores para hacer contacto con el sustrato y así mantener el equilibrio. Va precedida de *Intentar montar*, y tiene lugar en el agua.

**-Morder hembra durante cópula (evento):** el macho muerde o intenta morder el cuello de la hembra mientras se encuentra copulando con ella. Permanece *Montando hembra* y *Copulando*, y dirige su cuello hacia abajo, en dirección al de la hembra. Una vez ha conseguido morder el cuello de la misma,

mantiene el mordisco durante todo el tiempo que dura la cópula, a no ser que alguna perturbación distraiga su atención. Siempre ocurre en el agua.

**-Retraer cabeza en cópula (evento):** la hembra, ante la pauta comportamental *Morder hembra durante cópula* efectuada por el macho, retrae su cabeza en el interior del caparazón para evitar ser alcanzada por los mordiscos. La pauta tiene lugar todo el tiempo que dure la cópula, ya que el macho no cesará en sus intentos de morder el cuello de la hembra durante la totalidad de la misma. También tiene lugar durante el cortejo por parte del macho ante los mordiscos de la hembra tras la pauta *Contacto nasal*. Se lleva a cabo tanto en tierra como en el agua.

**-Repeler cópula (evento):** la hembra impide que el macho lleve a cabo la cópula, obstaculizando la cola de éste mediante sus extremidades posteriores, o retrayendo la suya lateralmente en el caparazón. Cuando la hembra ejecuta este comportamiento, el macho no logra unir su cloaca con la de la hembra y no consigue introducir su pene. Tiene lugar en el agua.

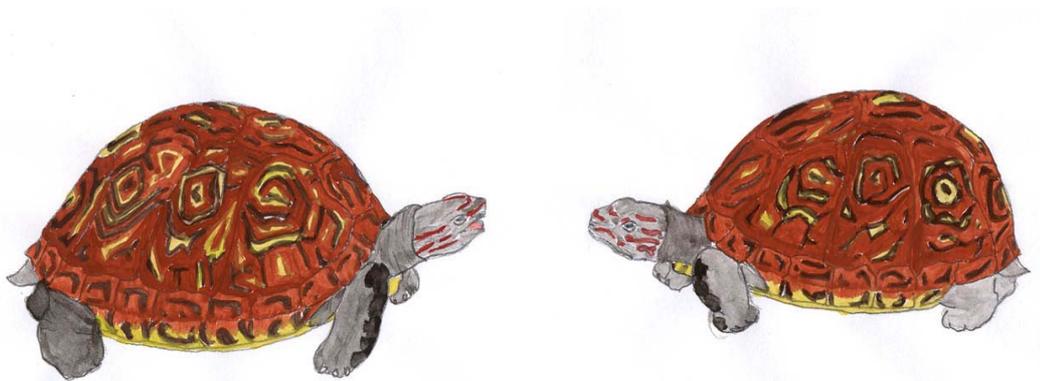
**-Copular (evento):** mientras el macho está desarrollando la pauta *Montar hembra*, consigue unir su cloaca a la de la hembra, e introducir su pene en el interior de la misma. Suele necesitar varios intentos para conseguirlo; en cada uno de ellos, realiza contracciones de la cabeza y las extremidades, y efectúa leves sacudidas de su extremo posterior corporal. Mientras tiene lugar, el macho desarrolla las pautas *Montar hembra* y *Morder hembra durante cópula*; la hembra se encuentra en *Retraer cabeza en cópula*. Tiene lugar siempre en el agua.

**-Retener hembra (evento):** el macho que se encuentra *Copulando* impide que la hembra se suelte, por ejemplo, cuando ésta comienza a desplazarse. Para ello, se mantiene aferrado con sus extremidades anteriores al espaldar de ésta, y si intenta comenzar a andar, desarrolla la pauta *Morder hembra durante cópula*, lo cual impide su huida. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Liberar hembra (evento):** una vez finalizada la cópula, el macho se suelta del espaldar de la hembra. En ese momento las cloacas de ambos animales se separan, y el pene puede quedar evaginado de la cloaca del macho por algunos segundos. Asimismo, en ocasiones se observa fluido seminal que se libera de la cloaca de la hembra y queda suspendido en el agua. Tiene lugar siempre en el medio acuático.

**-Alejarse de macho (evento):** una vez que el macho ha desarrollado la pauta *Liberar hembra*, ésta se aleja de él. Tiene lugar una vez finalizada la cópula. También se observa cuando la hembra rechaza el acercamiento del macho durante el cortejo y antes de que exista cópula o intento de cópula, o cuando ha obstaculizado la misma mediante *Repeler cópula*. En función de las diferentes situaciones en que puede tener lugar, se desarrolla en tierra o en el medio acuático.

**-Amenazar (evento):** una hembra mantiene abierta su boca en disposición de morder ante el acercamiento de un macho; para ello, orienta su cabeza hacia la posición que ocupa éste, y modifica la orientación hacia él si el macho se mueve. El plastrón permanece apoyado en el sustrato. También puede tener lugar entre machos, como paso previo a una agresión entre ambos. La cabeza se mantiene semiextendida. Se observa en tierra.



**Figura 137. Pauta comportamental Amenazar (individuo de la izquierda hacia el de la derecha). La postura del individuo que amenaza es idéntica en el caso de *R. funerea*.**

**-Mordisco de macho (evento):** un macho muerde a otro macho; los mordiscos se dirigen hacia diversas regiones corporales, pero son más frecuentes en cabeza y extremidades anteriores. También se muerden las extremidades posteriores, y hasta el borde posterior del espaldar (cuando el ejemplar mordido se encuentra en *Huir*). Suele tener lugar en tierra.

**-Cara a cara frontal (evento):** dos machos se sitúan frontalmente el uno respecto al otro; la mayor parte de las veces va seguida de *Mordisco de macho*. Tiene lugar tanto en tierra como en el agua.

**-Huir (evento):** una tortuga se aleja de otra que se encuentra desarrollando la pauta *Perseguir* hacia ella. Mientras se encuentra *Huyendo* puede recibir mordiscos en la parte posterior del espaldar, las extremidades posteriores y/o la cola. Tiene lugar tanto en el medio acuático como en tierra.

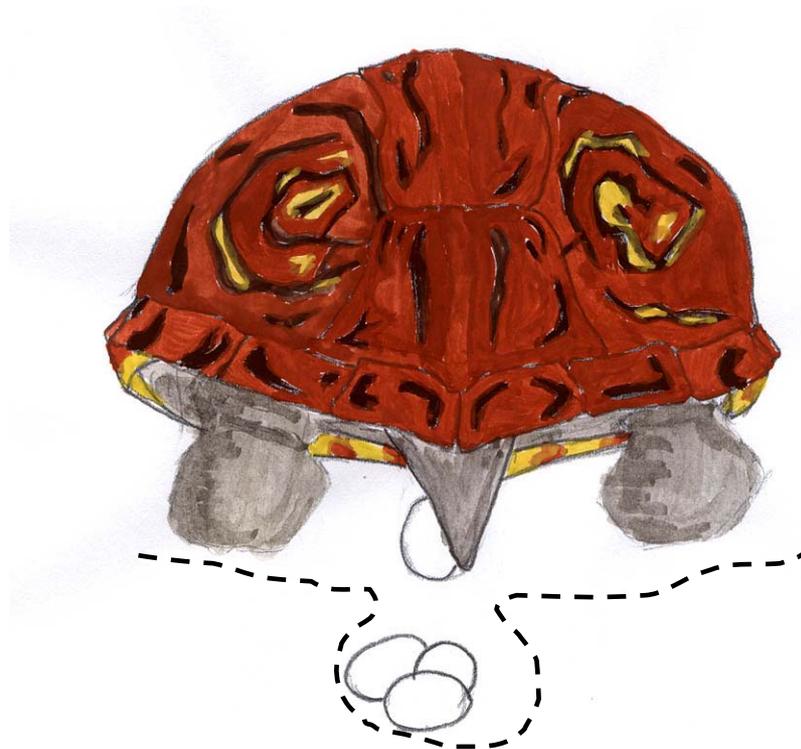
**-Perseguir (evento):** una tortuga persigue a otra que se encuentra desarrollando la pauta *Huir*. Mientras persigue a la otra tortuga, intenta morder el borde posterior del espaldar y las extremidades posteriores de la misma. Tiene lugar tanto en el medio acuático como en tierra.

## **8.- Comportamientos de nidificación**

**-Excavar nido (evento):** la tortuga extrae tierra mediante sus extremidades posteriores para formar la cavidad del nido, mientras las extremidades anteriores sirven de punto de apoyo. Se ayuda de las garras para expulsar hacia atrás la tierra y demás materiales que remueve en el proceso de excavación. Tiene lugar siempre en medio terrestre.

**-Ovopositar (evento):** la hembra deposita sus huevos en la cavidad del nido, mediante leves contracciones de sus extremidades y cabeza. La cola oscila en el interior de la cavidad del nido. Mientras dura la ovoposición, se secreta una sustancia mucosa por la cloaca que ayuda a la expulsión de los huevos. La puesta puede ser recolocada en el interior del nido mediante leves movimientos de las extremidades posteriores. Tiene lugar siempre en el medio terrestre.

**-Cubrir nido (evento):** la hembra empuja tierra y otros materiales con sus extremidades posteriores hasta tapan por completo el nido; mientras dura el proceso, las extremidades tiemblan levemente, de modo que contribuyen a la compactación del terreno sobre el nido. Las extremidades anteriores permanecen firmes sobre el sustrato, haciendo las veces de eje sobre el que gira la mitad posterior del animal, contribuyendo a que la superficie compactada sea mayor. Tiene lugar en tierra.



**Figura 138. Pauta comportamental *Ovopositar*. Estrechamente relacionada con *Excavar nido*. La postura corporal es idéntica en *R. funerea*.**

**-Camuflar nido (evento):** la tortuga utiliza sus extremidades posteriores para, una vez tapado y apisonado el nido, colocar ramas y otros materiales que ayuden a borrar cualquier rastro que ayuden en la localización del mismo.

**-Hipar (evento):** la tortuga efectúa leves y rítmicas contracciones con el cuello en el momento de abandonar el nido ya camuflado, similar al hipo. Se observa tras la pautas *Cubrir nido* y *Camuflar nido*. Siempre tiene lugar en tierra.

## **9.- Vocalizaciones**

**-Bufar (evento):** sonido realizado mediante la expulsión de aire por contracción súbita de las extremidades y la cabeza.

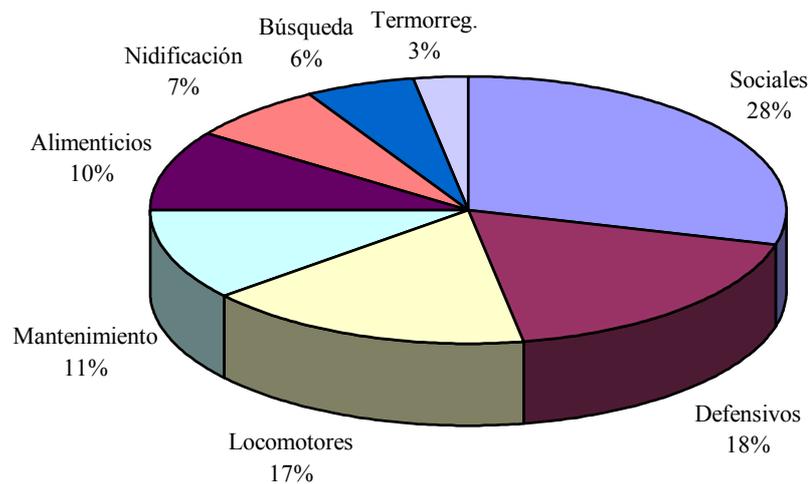
## **Categorías de comportamiento en *R. pulcherrima***

Las pautas comportamentales registradas para *R. pulcherrima* se han dividido en categorías funcionales, dependiendo del carácter de las mismas y del papel que desempeñan en el ciclo vital de los animales. La proporción que representa cada categoría en cuanto a número de pautas se presenta en la Figura 139.

### **Comportamientos de mantenimiento**

Las tortugas rojas pasan la mayor parte del tiempo desarrollando pautas de mantenimiento. Entre ellas, predominan en cuanto a ocupación temporal las de *Descansar* (tanto con *Ojos abiertos* como con *Ojos cerrados*), *Echado con cabeza*

-45° y *Echado con cabeza baja*. Bastante similar a los comportamientos de *Echado* en cualquiera de las tres modalidades propuestas (*Cabeza +45°*, *Cabeza -45°* y *Cabeza baja*) es la pauta de *De pie*; este comportamiento suele tener lugar



**Figura 139.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales de *R. pulcherrima* para cada Categoría de comportamiento descrita. N = 72 pautas.**

como transición entre Pautas de Mantenimiento y Pautas de Locomoción. El denominado *Bombeo gular* se observa cuando las tortugas están *De pie*, o en los casos en los que están *Echadas*, pero con la cabeza elevada sobre el sustrato; la frecuencia de observación del *Bombeo gular* es diferente según la pauta, predominando en los animales que se encuentran en *Echado Con cabeza +45°*, y siendo rara en *De pie* y *Echado con cabeza -45°*.

Bastante menos frecuentes que los anteriores son los comportamientos de *Bostezar*, *Defecar* y *Rascarse*, pautas en las que las tortugas emplean mucho menos tiempo por tratarse de comportamientos de corta duración, que aunque tuvieran una alta frecuencia de aparición, representarían un porcentaje de tiempo muy bajo. *Rascarse* es un comportamiento que a menudo aparece relacionado con

comportamientos alimenticios, ya que suele llevarse a cabo para retirar porciones de alimento que quedan adheridas a las comisuras de la boca de las tortugas.

### **Comportamientos de termorregulación**

Los comportamientos de termorregulación representan, junto a las pautas de Mantenimiento, las que mayor espacio de tiempo ocupan en la actividad de las tortugas rojas. La pauta *Solearse* está a menudo relacionada con las pautas de Mantenimiento, ya que se realiza a menudo junto a las pautas *Echado* y *Descansar*. Se han observado pautas de soleamiento cuando las tortugas se encuentran cerca de los cursos acuáticos, situadas en las orillas o entre la vegetación cercana al agua. No hemos visto tortugas rojas situadas en troncos o rocas sobre el agua. En cuanto a la pauta *Semisumergido*, ha sido bastante rara de observar, tanto en libertad como en cautividad; las tortugas han preferido situarse en zonas de vegetación densa *Descansando* como medio de termorregulación ante elevadas temperaturas, y cuando se han acercado al agua ha sido para desarrollar Pautas Alimenticias (*Beber* principalmente) o para iniciar Pautas Locomotoras (*Nadar* en sus diferentes modalidades).

### **Comportamientos de búsqueda o exploración**

Los comportamientos de búsqueda o exploración se llevan a cabo preferentemente en tierra. *Examinar* ha sido la pauta más frecuentemente observada, y siempre en medio terrestre. La pauta *Olisquear* se ha observado la mayor parte de las veces precediendo a comportamientos alimenticios; de hecho, en numerosas ocasiones las tortugas *Olisqueaban* una posible fuente de alimento para a continuación desarrollar Pautas Alimenticias. Del mismo modo aunque en menor frecuencia, la pauta *Explorar* ha estado también correlacionada con la alimentación en la especie, aunque también ha tenido lugar como herramienta para descubrir posibles fuentes de peligro. Aunque la pauta se puede llevar a cabo

con el individuo *Semisumergido*, la inmensa mayoría de las tortugas en las que se observó se encontraban en tierra firme. *Investigar* ha sido la Pauta de Búsqueda menos frecuente; por su carácter acuático, es posible que sea usada para la búsqueda de alimento o como paso previo a la identificación de otras tortugas, pero tanto en un caso como en otro, tiene un papel secundario frente a los comportamientos que la especie emplea para llevar a cabo estas actividades en tierra.

### **Comportamientos locomotores**

Los comportamientos locomotores engloban varias pautas que incluyen tanto los desplazamientos realizados por las tortugas en tierra, como aquellos que se llevan a cabo en el agua. Dados los hábitos terrestres de la tortuga roja, tienen mayor representatividad en lo que a su frecuencia de observación se refiere, los comportamientos terrestres.

Entre los comportamientos locomotores terrestres se incluyen *Andar despacio*, *Andar normalmente*, *Correr*, *Trepar* y *Saltar al agua*; de todos ellos, los más frecuentes son *Andar despacio* y *Andar normalmente*, actividades que las tortugas rojas desarrollan generalmente por espacios cortos, pero muchas veces al día. Cuando las tortugas están *Andando despacio*, no se observa ningún objetivo concreto en su desplazamiento, lo cual sí es más ostensible en *Andar normalmente*. La mayor parte de las veces que tiene lugar esta pauta, a continuación tienen lugar Pautas de Búsqueda o Exploración y/o Pautas Alimenticias. De hecho, es frecuente observar desplazamientos de la especie a lo largo de las riberas de los ríos, o cruzando caminos en busca de alimento durante las primeras lluvias. Es raro observar la pauta *Correr*, y cuando tiene lugar, aparece como una reacción defensiva para escapar de algún peligro potencial (por ello, suele ir seguida de comportamientos defensivos o de *Saltar al agua*). La pauta *Trepar* está muy ligada a las de *Andar normalmente* y *Andar despacio*, y se lleva a cabo para sortear obstáculos que se encuentren en el camino de la tortuga

durante su desplazamiento; en estos casos, sin embargo, la tortuga suele dar un pequeño rodeo antes que intentar *Trepar* sobre el obstáculo en cuestión. La pauta *Saltar al agua* es también de baja aparición, y sólo se ha observado cuando la tortuga se encontraba amenazada cerca de un curso acuático; incluso en estos casos, la respuesta ante el peligro fue preferentemente *Completamente defensivo* y otros comportamientos de defensa pasiva que se detallan en el apartado de comportamientos defensivos.

Aunque como ya se referido, las tortugas rojas se encuentran más frecuentemente en medio terrestre que en acuático, entre las pautas de Locomoción hemos distinguido más comportamientos desarrollados por la especie en el agua; aunque en efecto el número de pautas es mayor, la frecuencia de aparición de las mismas y el tiempo total que han representado en el ciclo vital de los animales ha sido considerablemente menor. Las pautas *Sumergirse*, *Nadar deprisa* y *Andar rápidamente por el fondo del agua* han demostrado un carácter eminentemente defensivo, y por ello, están muy ligadas a comportamientos de este tipo. *Nadar deprisa* y *Andar rápidamente por el fondo del agua* han ido precedidas de *Saltar al agua* o *Correr* (hacia el agua), y siempre ante la presencia de elementos perturbadores para las tortugas. *Sumergirse* se observó, además de en comportamientos defensivos, como simple medio para internarse en el medio acuático, en busca de alimento, o como parte de comportamientos sociales o de termorregulación; en todos los casos, su frecuencia de aparición fue muy baja.

Las pautas *Nadar despacio*, *Quedarse parada en el fondo del agua* y *Andar lentamente por el fondo del agua*, a menudo precedidas por *Sumergirse*, se observaron frecuentemente como parte de comportamientos sociales, principalmente durante la cópula. Al margen de estas connotaciones, en ocasiones se observó a las tortugas *Nadar despacio* como medio de desplazamiento por el medio acuático, por ejemplo, a la hora de cruzar un caño o de cambiar su ubicación en las orillas de una laguna. Por último, la pauta más rara de las encuadradas entre los comportamientos locomotores fue *Flotar*, apenas registrada para esta especie, salvo en escasas ocasiones en que los animales fueron vistos

*Flotando* como medio para termorregularse (siempre en aguas tranquilas y de poca profundidad, en las que *Flotar* se alternaba con *Quedarse parada en el fondo del agua*, precisamente debido a la escasa profundidad).

### **Comportamientos alimenticios**

Los comportamientos alimenticios se encuentran fuertemente condicionados, por razones obvias y en lo que a su frecuencia de aparición se refiere, con las disponibilidad de alimento. La mayor parte de las pautas alimenticias se llevan a cabo en tierra, aunque ocasionalmente se puedan observar en el agua. La pauta más frecuente ha sido *Morder alimento*; la tortuga extiende su cuello a la vez que muerde la fuente de alimento, para luego retraer la cabeza en el interior del caparazón. La mayor parte de las veces no es necesario efectuar comportamientos para *Desgarrar* la porción de alimento, pero en ocasiones las tortugas necesitan fragmentar el trozo de alimento *Mordido*; para ello, efectúan dos pautas comportamentales: *Desgarrar mediante retracción* y *Desgarrar mediante extremidades*. El primer método es casi un comportamiento automático después de *Morder alimento*; la pauta *Desgarrar mediante extremidades* es, sin embargo, mucho más efectiva para seccionar el alimento, y puede repetirse en numerosas ocasiones consecutivas en función del tamaño y la consistencia del alimento. La pauta *Masticar* sólo se lleva a cabo cuando la tortuga está alimentándose de materia vegetal; esta pauta se puede observar tanto si ha existido previamente *Desgarrar* como si no, ya que incluso en los casos en los que la hoja o el fruto que la tortuga estaba consumiendo eran demasiado grandes para ser tragados enteros, fueron *Masticados* sin arrancarlos de la planta. La pauta propiamente dicha se desarrolla mediante movimientos de los músculos maseteros, que accionan la mandíbula y ayudan a triturar el alimento vegetal.

Cuando el alimento ha sido seccionado (mediante cualquiera de los procedimientos *Desgarrar* anteriores) o *Masticado*, se lleva a cabo la pauta *Tragar*, mediante leves contracciones del cuello hacia el interior del caparazón; la pauta *Tragar* se repite generalmente varias veces hasta deglutir completamente la

porción tragada. Regurgitar es muy rara de observar en la especie, y cuando tiene lugar, el alimento regurgitado no vuelve a ser ingerido, al menos por el mismo animal que lo vomitó. Se ha distinguido la pauta *Beber*, en la cual la tortuga introduce su boca (y a menudo, toda la mitad anterior de su cabeza) en el agua y entreabre la boca para ingerir agua. Se han observado individuos en cautividad *Bebiendo* de un recipiente al efecto situado en una zona de arena; no se ha podido distinguir la pauta *Beber* en individuos en libertad, pero parece muy probable que las tortugas aprovechen para *Beber* sus desplazamientos acuáticos, con lo cual la pauta estaría fuertemente relacionada con *Nadar despacio* o *Andar lentamente por el fondo del agua*; también parece posible que aprovechen los periodos de tiempo que pasan *Semisumergidos*. La pauta *Succionar* que se describió para *R. funerea* no ha sido observada en la tortuga roja, posiblemente a causa de los hábitos terrestres de esta última.

### **Comportamientos defensivos**

Dentro de los comportamientos defensivos de la tortuga roja se han registrado trece pautas diferentes. El desarrollo de unas pautas en lugar de otras está condicionado principalmente por la fuente de la amenaza, y más en concreto, por la intensidad de la misma. En cualquier caso, las pautas defensivas en la especie han sido eminentemente pasivas, y sólo en raros casos se han observado ejemplares desarrollando una defensa activa; entre estos casos, destacan aquéllos en los que la tortuga se encontró cerca de cursos acuáticos. En estas ocasiones, los individuos llevaron a cabo pautas locomotoras, sobre todo *Correr* y *Saltar al agua*.

La reacción habitual de las tortugas rojas cuando se aperciben de algún posible peligro es la de retraerse en el interior del caparazón; hemos distinguido dos modalidades de *Retracción*: *Retracción lenta* y *Retracción rápida*. La observación de una u otra pauta se ha visto muy condicionada por la cercanía de la fuente de amenaza, así como de la velocidad con que la citada amenaza se

aproximaba a la tortuga. De las dos pautas, *Retracción rápida* fue bastante más frecuente, y siempre fue precedida de *Detención súbita*. Mediante esta pauta, las tortugas cesan en cualquier actividad que estuvieran realizando y permanecen completamente inmóviles, aunque sea por un espacio de tiempo muy corto. A continuación de *Retracción* (ambas pautas), la tortuga adoptó la pauta *Completamente defensivo*, permaneciendo con la cabeza y extremidades completamente retraídas en el interior del caparazón. La duración de esta pauta puede variar mucho en función del individuo que la realiza; hemos observado tortugas que permanecían por tiempo indefinido en esta posición (incluso mucho tiempo después de que desapareciera la fuente de amenaza), mientras que otros rápidamente desarrollaron pautas encaminadas a examinar la situación y actuar en consonancia. En estos individuos, tras *Completamente defensivo*, tuvo lugar *Examinar amenaza*, pauta mediante la cual la tortuga intenta apereibirse de si el peligro ha desaparecido o disminuido en intensidad; para ello, extiende levemente su cabeza, mientras las extremidades permanecen retraídas en el caparazón. Ante cualquier movimiento por parte del predador mientras la tortuga está *Examinando amenaza*, la cabeza se retrae súbitamente, para a los pocos segundos, volver a realizar el intento de desarrollo de esta pauta.

Las reacciones defensivas de las tortugas rojas cuando son manipuladas por un posible predador incluyen también la defensa activa, principalmente tratando de alejarse del peligro; entre estos comportamientos se encuentran *Cabeza defensiva*, *Escapada defensiva* y *Elevación posterior*. Esta secuencia de comportamientos se ha observado cuando el predador es presionado contra el sustrato en sucesivos intentos del predador de acceder a las partes blandas del animal. La tortuga puede desarrollar *Elevación posterior* para sacudirse la presión del predador que la aprisiona contra el sustrato. Para ello, manteniendo la cabeza en el interior del caparazón, extiende las extremidades posteriores para hacer palanca contra el sustrato y elevar su plastrón sobre el mismo; las extremidades anteriores permanecen levemente extendidas, para hacer las veces de punto de apoyo sobre el que hacer palanca con las posteriores. La pauta puede repetirse en numerosas ocasiones, intercalándose con *Cabeza defensiva*. Cuando logra

desprenderse de la presión que la aprisiona contra el sustrato, inicia la huida mediante *Escapada defensiva*, en la que la tortuga mantiene su cabeza protegida en el interior del caparazón, pero se desplaza mediante sus extremidades; el desplazamiento se ve a menudo abortado por nuevas acciones del predador, momentos en los que se repiten *Completamente defensivo*, *Cabeza defensiva* y *Elevación posterior*. Cuando a pesar de las pautas de defensa activa la tortuga ha sido apresada por el predador y elevada sobre el sustrato, tienen lugar las pautas *Braceo defensivo*, *Expulsar fluidos*, y más raramente, *Morder*. Mediante *Braceo defensivo*, la tortuga intenta que el predador la suelte, y para ello utiliza las extremidades tanto anteriores como posteriores, que son agitadas en el aire alternamente a izquierda y derecha en un intento por alcanzar la anatomía del predador con sus garras. Al mismo tiempo que *Braceo defensivo* se suele observar *Expulsar fluidos*, pauta mediante la cual son expulsados orina y heces mediante contracciones de cabeza y extremidades; la cola permanece extendida mientras la pauta se está llevando a cabo. La pauta más rara de las hasta ahora descritas es *Morder*, aunque en ocasiones la tortuga apresada intenta morder a su captor (es similar a la reacción de las extremidades en *Braceo defensivo*, pero tratando de liberarse mediante mordiscos).

Por último, *Voltearse* y *Patalear* son pautas que tienen lugar cuando la tortuga ha sido volteada sobre su espaldar; cuando intenta *Voltearse*, la tortuga trata de hacer palanca con su cabeza sobre el sustrato para, con ayuda de su cuello, darse la vuelta; *Patalear* se observa cuando la pauta anterior ha resultado fallida para darse la vuelta; entonces la tortuga opta por intentar utilizar sus extremidades como palanca contra algún objeto del terreno (ramas, piedras) con el mismo fin de volver a su posición normal.

### **Comportamientos sociales**

Dentro de los comportamientos sociales, pueden distinguirse varios subgrupos en base a la funcionalidad de los comportamientos que agrupan; así,

podremos definir pautas que son eminentemente de cortejo, otro subgrupo de cópula, y un tercero de comportamientos agresivos entre individuos (aunque en éstos predominan los que tienen lugar entre machos).

El cortejo (figura 140) tiene lugar en tierra, y comienza con la pauta de acercamiento *Aproximarse a una hembra* por parte del macho; cuando se *Aproxima*, lo hace por la parte posterior de la hembra que pretende cortejar, manteniendo su cuello completamente extendido en dirección a la misma. Cuando la hembra responde con *Amenazar*, *Mordisco de hembra*, y sobre todo, *Alejarse de macho*, el cortejo se ve temporalmente abortado, y sólo se reinicia si la secuencia de aproximación del macho es repetida. Por el contrario, si la hembra desarrolla pautas que no implican el alejamiento repentino o comportamientos hostiles hacia el macho, el cortejo prosigue; entre estas pautas han sido más frecuentes de observar *Nadar despacio*, *Andar normalmente*, *Descansar*, *Echado* y *De pie*. A continuación, el macho desarrolla la pauta de *Olisqueo exploratorio*, por la cual olisquea la región cloacal de la hembra, a la vez que *Mordisquea* los escudos marginales posteriores del espaldar de la misma. Estas dos pautas se repiten alternamente varias veces, a la espera de la respuesta de la hembra. De nuevo, la continuación del cortejo depende del alejamiento y/o hostilidad de la hembra hacia el macho, pudiendo desarrollar *Amenazar*, *Alejarse de macho* o *Mordisco de hembra* si da por concluido el cortejo, o *Nadar despacio*, *Andar normalmente*, *Descansar*, *Echado* y *De pie*, para que éste prosiga. Llegado este momento, el macho se sitúa lateralmente respecto de la hembra, orientando su cabeza a la cabeza de la misma; su eje corporal antero-posterior forma un ángulo de aproximadamente 30-40° respecto al de la hembra, en la pauta *Cara a cara lateral*. Esta pauta se acompaña la mayor parte de las veces por *Balanceo de cabeza*, y ambos comportamientos pretenden estimular a la hembra, que a partir de este momento, adopta un papel mucho más activo en el Cortejo; tanto *Balanceo de cabeza* como *Cara a cara lateral* se alternan sincrónicamente a la espera de la respuesta de la hembra. La pauta *Contacto nasal* representa el inicio de la fase activa por parte de la hembra en la secuencia de cortejo, y es una clara respuesta al *Balanceo de cabeza* del macho. Mediante la pauta de *Contacto nasal*,

la hembra aproxima sus orificios nasales a los del macho mediante leves extensiones de su cabeza; va seguida de *Mordisco de hembra*, una pauta mediante la cual la hembra trata de morder la cabeza y cuello del macho. *Mordisco de hembra* no parece tener una intención de abortar el cortejo rechazando al macho



**Figura 140.- Secuencia de cortejo en *R. pulcherrima*.**

cortejante, ya que de hecho no implica otros comportamientos en este sentido por parte de la hembra (*Alejarse de macho*, *Amenazar*, etc...). El macho permanece cerca de la hembra esquivando los mordiscos de ésta mediante *Retraer cabeza en cópula*. Inmediatamente después, el macho *Intenta montar* a la hembra; lo hace desde una posición lateral respecto a ella y preferentemente dentro del agua. Al *Intentar montar*, el macho se aferra al borde anterior del espaldar de la hembra, a nivel de sus escudos marginales. Cuando consigue *Montar hembra*, utiliza las extremidades posteriores para apoyarse en el sustrato y así mantener el equilibrio.

La cópula (figura 141) tiene lugar en el agua, posiblemente por ser este medio mucho más idóneo para mantener la postura corporal que el macho necesita para poder llevarla a cabo. Una vez que ha *Montado hembra*, ésta puede *Repeler cópula*, utilizando sus extremidades posteriores para impedir el acercamiento de la cola del macho a la suya propia, o retrayéndola en el interior del caparazón; en cualquier caso, cuando la hembra *Repele cópula*, el macho no consigue introducir su pene en el interior de la cloaca de la hembra. Si por el contrario, la hembra continúa *Andando lentamente por el fondo del agua*, *Quedarse parada en el fondo del agua* o *Nadando despacio*, el macho consigue llevar a cabo la *Cópula*. Mientras se encuentra *Copulando*, desarrolla la pauta *Morder hembra mientras copula*, mediante extensiones de su cabeza en dirección a la cabeza y cuello de la hembra, que realiza *Retraer cabeza en cópula* para evitar ser mordida. Si finalmente consigue *Morder hembra*, no suelta el mordisco durante todo el tiempo que dura la cópula. No hemos observado a otros machos molestando al macho copulador mientras se aparea. Cuando la eyaculación se ha producido, el macho *Libera hembra*, soltando el mordisco del cuello o la cabeza de la misma, y relajando sus extremidades anteriores para que ésta se *Aleje de macho*.

Los comportamientos agresivos entre machos han resultado bastante infrecuentes de observar; en los raros casos en que dos machos se han enfrentado,

se han situado en una posición *Cara a cara frontal*; esta pauta se continúa normalmente por *Mordisco de macho*, en el que los dos contendientes se propinan mordiscos contundentes en cabeza y extremidades hasta que uno de los dos se retira de la confrontación. El individuo que se retira *Huye* del otro macho, que lo *Persigue* mientras continúa mordiéndole los bordes posteriores del espaldar y la cola.

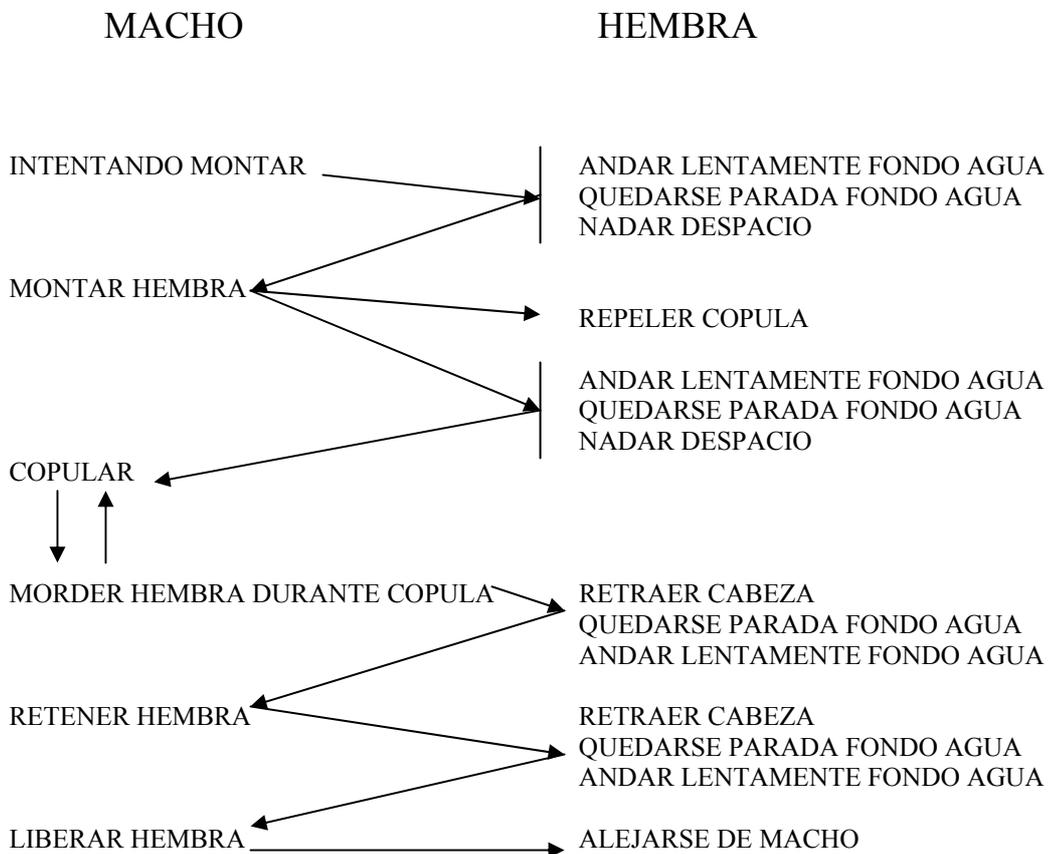


Figura 141.- Secuencia de cópula en *R. pulcherrima*.

### **Comportamientos de nidificación**

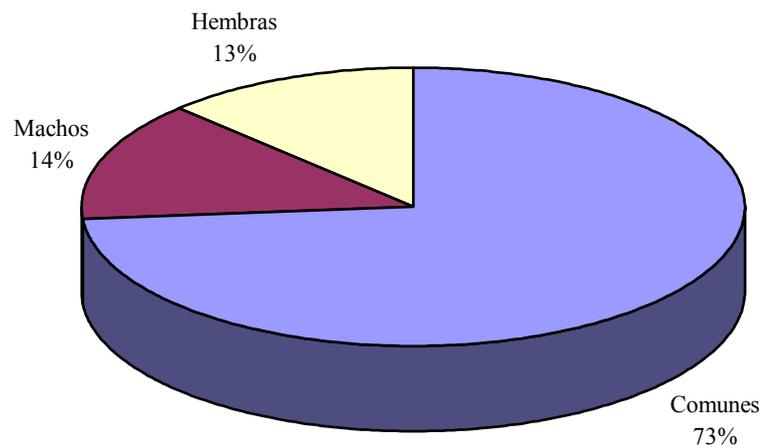
Los comportamientos de nidificación en la tortuga roja han incluido un total de cinco pautas comportamentales distintas; el proceso de puesta comienza con la pauta *Excavar nido*, en la cual la hembra procede a excavar un agujero en el sustrato que previamente ha elegido. Realiza este proceso con las extremidades posteriores, ayudándose con sus garras. Una vez ha excavado la cavidad del nido, se dispone a *Ovopositar*; cada vez que expulsa un huevo en el agujero que previamente ha cavado, realiza una leve contracción de cabeza y extremidades anteriores; en todo momento, mantiene un característico balanceo lateral de la cola. Una vez ha depositado todos los huevos en el nido, se dispone a *Cubrir nido*; para ello, utiliza sus extremidades anteriores como pivote, mientras empuja tierra con las posteriores. Tras *Cubrir nido*, desarrolla la pauta *Camuflar nido*, mediante la cual empuja ramas y otros materiales hacia el recién cubierto nido, con objeto de que su ubicación pase lo más inadvertida posible. Por último, mientras *Camufla nido* y cuando abandona definitivamente éste, la tortuga se aleja *Hipando*, con leves contracciones de cuello y cabeza.

### **Vocalizaciones**

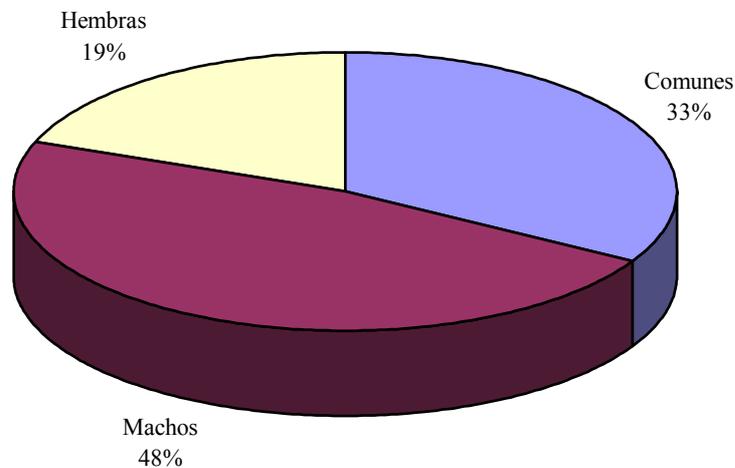
Sólo se ha registrado una vocalización para *R. pulcherrima*, que se ha denominado como *Bufar*; ha tenido lugar preferentemente en casos donde la tortuga era molestada, o volteada. El sonido de *Bufar* es corto, similar a una espiración profunda, y va acompañado de una contracción de las extremidades anteriores y la cabeza del animal. No se han registrado sonidos en otras situaciones que no implicaran molestia o ansiedad por parte de los animales.

### **Proporción de sexos en *R. pulcherrima***

Para analizar las diferencias entre sexos en lo que a desarrollo de pautas comportamentales se refiere, se efectuaron recuentos de las pautas que sólo son efectuadas por machos, las que sólo llevan a cabo las hembras, y las que son realizadas por ambos sexos. Los resultados se exponen en la figura 142; a la vista



**Figura 142.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales de *R. pulcherrima* exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 72 pautas.**



**Figura 143.- Representación porcentual del número de pautas comportamentales sociales de *R. pulcherrima* exclusivas de machos, de hembras, y comunes para ambos sexos. N = 21 pautas.**

de los resultados, es notable que todos los comportamientos en los que machos y hembras se han diferenciado han tenido carácter social y de nidificación. Sobre los comportamientos de nidificación, es obvio que las hembras aglutinen el 100 % de las pautas descritas; por el contrario, en las pautas sociales han predominado aquéllas llevadas a cabo por los machos (figura 143), debido a que éstos concentran gran parte de las pautas del cortejo, y también un elevado porcentaje de las pautas copulativas.

### Dependencia del lugar en *R. pulcherrima*

En cuanto a la relación entre las categorías de pautas comportamentales y el lugar donde éstas tienen lugar, se ha encontrado que ambos parámetros son estadísticamente dependientes ( $X^2$  de Pearson; g. l. = 14;  $p < 0.05$ ). La distribución según las clases de comportamiento registradas en función de su lugar de realización se presentan en la Tabla 65. Es preciso notar que sólo se han incluido en los apartados de “Tierra” y “Agua” aquéllos que pueden tener lugar

exclusivamente en uno de los dos medios; por ello, algunos de los comportamientos que se recogen en “Ambos”, son mucho más frecuentes en uno que en otro (ver Descripción de cada pauta para detalles).

**Tabla 65. Número de comportamientos observados para *R. pulcherrima*, distinguiendo según el sustrato en que tienen lugar; entre paréntesis, frecuencias esperadas.**

	Mant.	Term.	Búsq.	Locom.	Alim.	Defens.	Social	Nidif.	Total
Tierra	6 (3.889)	1 (0.972)	1 (1.944)	5 (5.833)	1 (3.403)	9 (6.319)	7 (10.208)	5 (2.431)	<b>35</b>
Agua	0 (1.889)	1 (0.472)	1 (0.944)	7 (2.833)	0 (1.653)	0 (3.069)	8 (4.958)	0 (1.181)	<b>17</b>
Ambos	2 (2.222)	0 (0.556)	2 (1.111)	0 (3.333)	6 (1.944)	4 (3.611)	6 (5.833)	0 (1.389)	<b>20</b>
Total	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>21</b>	<b>5</b>	<b>72</b>

### Aspectos comparados entre *R. funerea* y *R. pulcherrima*

Los comportamientos de mantenimiento han sido prácticamente los mismos para ambas especies, si bien en *R. funerea* aparece *De pie sobre otra tortuga*, comportamiento no observado en *R. pulcherrima*. De hecho, la presencia en estado natural de más de un ejemplar de tortuga roja es rarísimo, y menos situadas una encima de la otra; en *R. funerea*, el reducido espacio en los troncos en los que se solea justifica la aparición de este comportamiento. No se han observado diferencias sensibles en los comportamientos de termorregulación, aunque son mucho más frecuentes en la tortuga negra. De igual modo, la categoría de Búsqueda o Exploración ha mostrado las mismas pautas en ambas especies.

En la categoría de comportamientos locomotores han aparecido notables diferencias, propiciadas por el mayor carácter anfibio de la tortuga negra. Así,

además de las pautas comunes, en *R. funerea* han aparecido los eventos *Dejarse caer al agua* y *Flotar con cabeza sumergida*. El primero de ellos tiene mucho que ver con las características del hábitat donde se desenvuelve *R. funerea*, e incluso con adaptaciones defensivas que se solucionan de manera diferente en *R. pulcherrima* (defensa pasiva). El segundo, propiciado por el mayor carácter acuático de la primera. Aunque no es totalmente descartable que pudiera aparecer también en la tortuga roja, este comportamiento no ha sido registrado para la especie en el presente trabajo.

Entre los comportamientos alimenticios se han apreciado algunas diferencias significativas, muy ligadas al hábitat. No ha aparecido en *R. funerea* la pauta *Beber*; es obvio que no porque las tortugas negras no beban, sino porque no se ha observado el patrón descrito para la definición de la pauta. No hemos visto a tortugas negras ingiriendo agua por sí sola, sólo al tragar un alimento (*Succionar*); en cambio, en *R. pulcherrima* sí se ha visto a una tortuga introducir su cabeza en el agua, y apreciar la ingestión mediante las retracciones leves del cuello. Del mismo modo, sólo las tortugas rojas desarrollan *Masticar*; la ligazón de estos comportamientos al hábitat es explicable desde la base que *R. funerea* se alimenta generalmente en el agua, y *R. pulcherrima* en tierra. Los métodos de desgarrar el alimento han resultado idénticos, aunque no hemos registrado *Succionar* en tortugas rojas.

Dentro de los comportamientos defensivos, hemos encontrado una mayor riqueza en *R. pulcherrima*. Todas las pautas encontradas para *R. funerea* se han registrado también en la tortuga roja, pero *Escapada defensiva* y *Elevación posterior* han resultado exclusivas de ésta. Ambos son comportamientos que tienen lugar en tierra, donde una tortuga negra casi siempre opta por la carrera para tratar de llegar al agua. Los métodos de defensa pasiva de la tortuga roja, más propios de un testudínido, incluyen las dos pautas señaladas. El primero es un comportamiento frecuente en especies terrestres como *T. hermanni* o *Geochelone sulcata* (Merchán, obs. pers.); el segundo, ha sido observado por nosotros en *G. sulcata*, pero como método para evitar ser extraída de la cueva o agujero donde se

encuentra. No hemos encontrado *R. pulcherrima* en el interior de agujeros, pero sí la conducta señalada ante intentos de asir al animal por su espaldar.

Las mayores diferencias observadas se han encontrado en la categoría de comportamientos sociales. Aunque similares en complejidad (número de pautas e interrelaciones entre las mismas) en ambas especies, los procesos de cortejo y cópula han sido netamente diferentes en cada una de ellas, sobre todo el cortejo. Las pautas sociales registradas sólo en *R. funerea* han sido las siguientes: *Apoyar barbilla*, *Dar vueltas alrededor*, *Morder machos mientras copula* y *Mordisco de hembra*. Las dos primeras están referidas al cortejo, y las dos segundas a la cópula. En el caso de *R. pulcherrima* han resultado exclusivas de la especie *Cara a cara lateral*, *Contacto nasal*, *Mordisco de hembra*, *Mosdisquear espaldar* y *Repeler cópula*. Las tres primeras intervienen en la secuencia de cortejo y las dos últimas en las de cópula. A pesar de la relativa similitud entre los procesos de cópula, los de cortejo han resultado bastante diferentes, para empezar, por tener lugar en el caso de *R. funerea* siempre en el agua, y tanto en tierra como en agua en *R. pulcherrima*. Aunque desgraciadamente no hemos encontrado información sobre las pautas de comportamiento de otras especies *Rhinoclemmys* con las que comparar los nuestros, las pautas sociales de las tortugas negra y roja ponen de manifiesto diferencias relacionadas con el ambiente en que viven, y más en concreto, con las preferencias en el uso del mismo por parte de cada una de ellas.

## 11.- Alimentación

Existe muy poca información sobre los hábitos alimenticios de *R. funerea* y *R. pulcherrima*. En otras especies del género, se han indicado dietas omnívoras de carácter oportunista (Pritchard & Trebbau, 1984). Acuña (1993a) señala que la tortuga negra mantiene una dieta estrictamente fitófaga, a base de “pastos, guayabas, papayas, bananos y naranjas”. Igualmente, indica que a pesar de vivir en zonas con abundante lirio acuático (*Eichhornia crassipes*), no consume este vegetal. La tortuga negra busca alimento preferentemente entre las 7.00 y las 10.00 horas, y entre las 15.00 y las 18.00 horas. A pesar de su aparente herbivorismo, Ernst & Barbour (1989) indican que en cautividad acepta sin problemas una dieta omnívora.

### *Rhinoclemmys funerea*

En Tortuguero, los juveniles de *R. funerea* se refugian a menudo en las masas flotantes de lirio acuático, en lo que interpretamos como una estrategia defensiva ante sus numerosos depredadores; asumiendo el comentario de Acuña (1993a) sobre la exclusión de esta planta de la dieta de la especie (en el presente estudio tampoco se observó que comieran lirio), es más que probable que en la dieta de los neonatos predominen los componentes de origen animal, principalmente insectos, que atraparían en las masas flotantes vegetales. En cautividad, se han mantenido a los individuos (tanto adultos como juveniles) a base de dos dietas alternas; la primera compuesta por plátano, papaya, camote cocido, patata cocida, arroz cocido, zanahoria cocida, soja, pienso comercial de perros y un complemento general vitamínico, todo ello regado con zumo de remolacha previamente cocida. La segunda dieta estaba compuesta por alimento para peces previamente cocido. Los animales no mostraron preferencia por ninguna de las dietas en especial; a pesar de que en la vegetación de las

instalaciones se observaron numerosos insectos (principalmente adultos y larvas de dípteros, coleópteros y lepidópteros), nunca se vio a *R. funerea* alimentarse de ellos.

### *Rhinoclemmys pulcherrima*

La dieta de *R. pulcherrima* es omnívora, tanto en libertad como en cautividad (Acuña, 1993a), y esta compuesta por “guayabas, naranjas, flores silvestres, hierbas, lombrices de tierra, insectos y peces”; en cautividad, el mismo autor indica que acepta repollo, culantro, lechuga, carne picada, plátano y papaya. A veces, incluso consumen insectos tales como chinches, hormigas y cucarachas. Las crías prefieren alimentarse de hojas tiernas y pequeños insectos. También señala que en cautiverio es indispensable proporcionar una dosis de entre 100 y 200 IU/g de vitamina A. Las preferencias alimenticias de la especie apuntan, según Ernst & Barbour (1989), hacia una dieta vegetariana, aunque señalan que acepta alimentos de origen animal en cautividad. Los adultos y juveniles que se han mantenido en cautividad en el presente trabajo, se han alimentado con la misma dieta alterna referida antes para *R. funerea*. Al igual que ésta, las tortugas rojas no han consumido larvas ni adultos de insectos. En especies terrestres como *Geochelone carbonaria* se han descrito concentraciones de individuos en torno a árboles frutales alimentándose de frutos maduros caídos al suelo (Pritchard & Trebbau, 1984); sin embargo, en la Reserva Biológica de Carara no se ha observado en ninguna ocasión tal comportamiento por parte de *R. pulcherrima*.

## 12.- Biología reproductiva

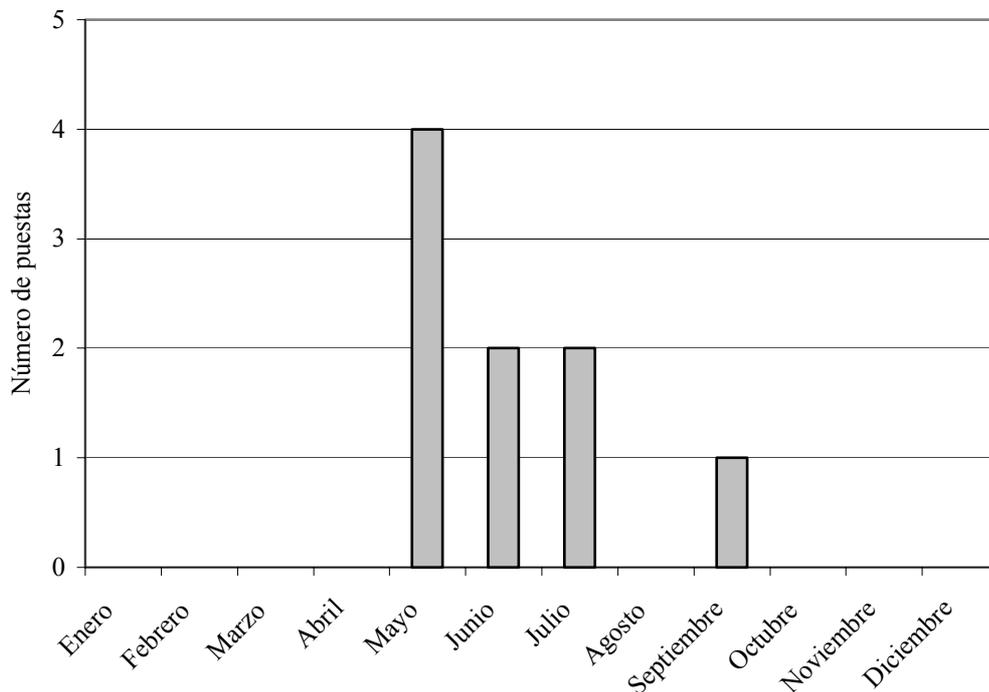
La biología reproductiva de *R. funerea* y *R. pulcherrima* ha sido poco estudiada hasta la fecha, sobre todo en el caso de la segunda (Ernst, 1983b). En lo que respecta a las secuencias de cortejo y cópula, así como el proceso de puesta, ya han sido descritos en el apartado dedicado al estudio etológico, además de por algunos autores (Iverson, 1975; Merchán & Mora, 2000 y 2001; Acuña et al., 1996; Monge-Nájera, 1987). Sin embargo, son escasos los datos sobre el tamaño y fecha de las puestas, el tamaño de los huevos y recién eclosionados o los periodos de incubación.

### *R. funerea*

La puesta en la tortuga negra tiene lugar entre marzo y agosto (Acuña & Moll, en prensa). Ernst (1983a) señala entre 1 y 4 puestas anuales; Ernst & Barbour (1989) indican igualmente un máximo de 4 puestas anuales, con una media de 3 huevos para cada una. Los mismos autores señalan un tamaño de 68 X 35 mm (máximo conocido de 76 X 39 mm) para los huevos de la especie, y de 55 mm de longitud de espaldar para los recién eclosionados. Acuña & Moll (en prensa) indican un tamaño medio de los huevos de 68 X 35 mm en Panamá. Los huevos de la especie son de forma ovoidal, color blanco y cáscara dura; Acuña (1993a) señala un total de seis capas en la ultraestructura de la cáscara. Las puestas fueron depositadas a una distancia de entre 1 y 15 metros de la orilla del agua, en sustrato arcilloso.

En cuanto al periodo de incubación, Moll & Legler (1971), en condiciones experimentales establecidas a temperatura de 20-35 °C, indican que las puestas eclosionaron en el intervalo de 98-104 días. En el presente trabajo, sobre un total de 9 puestas, se ha encontrado una media de 4.3 huevos por puesta, con un

máximo de 7 huevos y un mínimo de 1 (Desv. Est. = 1.94). Para la estimación del periodo de ovoposición de *R. funerea* se contó con los registros de un total de 9 puestas, las cuales tuvieron lugar entre los meses de mayo y octubre, con un máximo significativo en mayo (44.4 % de las mismas). La distribución a lo largo de los meses del total de las puestas se presenta en la figura 144.



**Figura 144.- Número de puestas de *R. funerea* observadas durante el periodo de estudio (n = 9).**

El periodo de incubación se determinó en condiciones experimentales en Zoo Ave, sobre un total de 25 huevos eclosionados, con una temperatura de incubación de 28 °C. La media fue de 92.3 días, con un máximo de 106 y un mínimo de 81 (Desv. Est. = 8.39). El tamaño de los huevos se presenta en la tabla 66, y el de los recién eclosionados, en la tabla 67.

**Tabla 66. Tamaño de los huevos de *R. funerea*. Peso en g, longitud y anchura en mm.**

	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Est.
Peso	40	49.6	37.3	60.0	6.0
Longitud	40	64.2	55.3	76.1	5.5
Anchura	40	34.9	32.0	38.1	1.3

**Tabla 67. Tamaño de recién eclosionados de *R. funerea*. Peso en g, resto de medidas en mm (para abreviaturas, ver metodología de Biometría).**

	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Est.
Peso	27	32.4	24.9	38.5	4.12
LRE	15	56.5	50.8	65.0	3.75
ARE	15	48.0	43.6	54.7	3.17
LRP	15	50.3	44.7	58.5	4.00
ARP	15	39.7	35.4	44.9	2.65

### *R. pulcherrima*

En *R. pulcherrima*, sobre un total de 26 puestas, se ha encontrado una media de 2.6 huevos por puesta (D. E. = 1.14), con un máximo de 5 huevos y un mínimo de 1. No se ha podido determinar el número de puestas anuales. En este sentido, Christensen (1975) señala hasta 4 puestas anuales (de entre 3 y 5 huevos) para *R. p. incisa* procedentes de Guatemala. En ejemplares costarricenses de *R. p. manni*, Castillo (1986) sitúa el número de huevos en un intervalo de entre 1 y 6 huevos. La ultraestructura de la cáscara de los huevos de la especie está descrita en Acuña (1987).

Para la estimación del periodo de puesta en la especie se contabilizaron un total de 25 puestas, las cuales tuvieron lugar entre los meses de agosto a noviembre y enero a abril, con un máximo significativo en noviembre (36 % de

las mismas). Ernst & Barbour (1989) señalan, para la subespecie *R. p. incisa*, un periodo de puesta comprendido entre los meses de septiembre y diciembre. Para la misma subespecie, Christensen (1975), lo sitúa entre septiembre y diciembre. Para *R. p. manni*, en Costa Rica, Acuña (1993a) señala un periodo de puesta más reducido, concretamente de mayo a diciembre; Castillo (1986), también sobre poblaciones costarricenses, señala 3 periodos, uno de enero a febrero, otro de julio a agosto y un tercero de septiembre a diciembre. Es muy posible que el periodo de puesta de la especie en Costa Rica se extienda de agosto a abril, incluyendo diciembre, al menos en el Valle Central del país, y que la falta de puestas durante el mes de diciembre durante el periodo de estudio haya sido consecuencia del bajo número de puestas encontradas. De no ser así, nuestros resultados indicarían dos periodos distintos de puesta, uno de agosto a noviembre, y otro de enero a abril. La representación del número de puestas en función de los meses en que fueron depositadas se presenta en la figura 145.

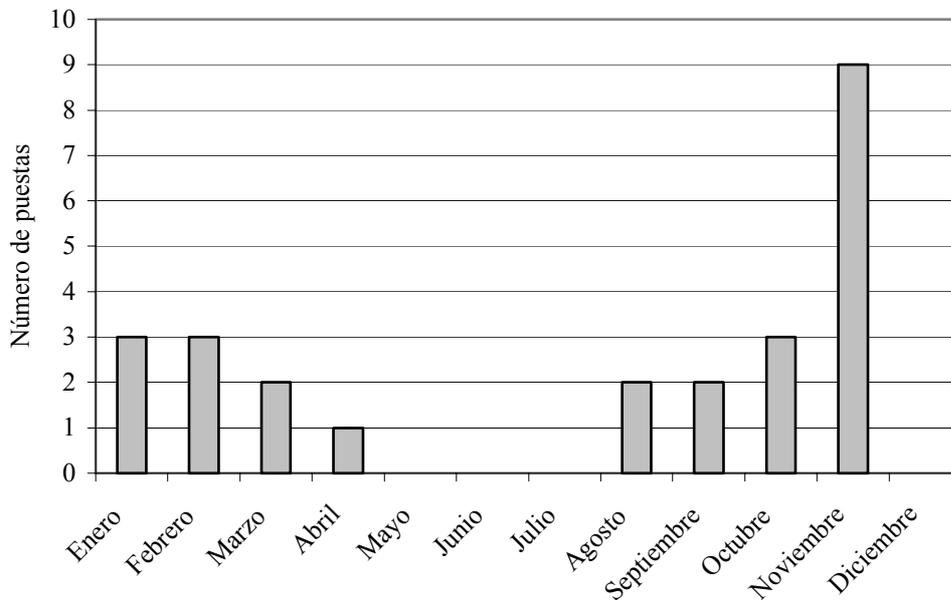
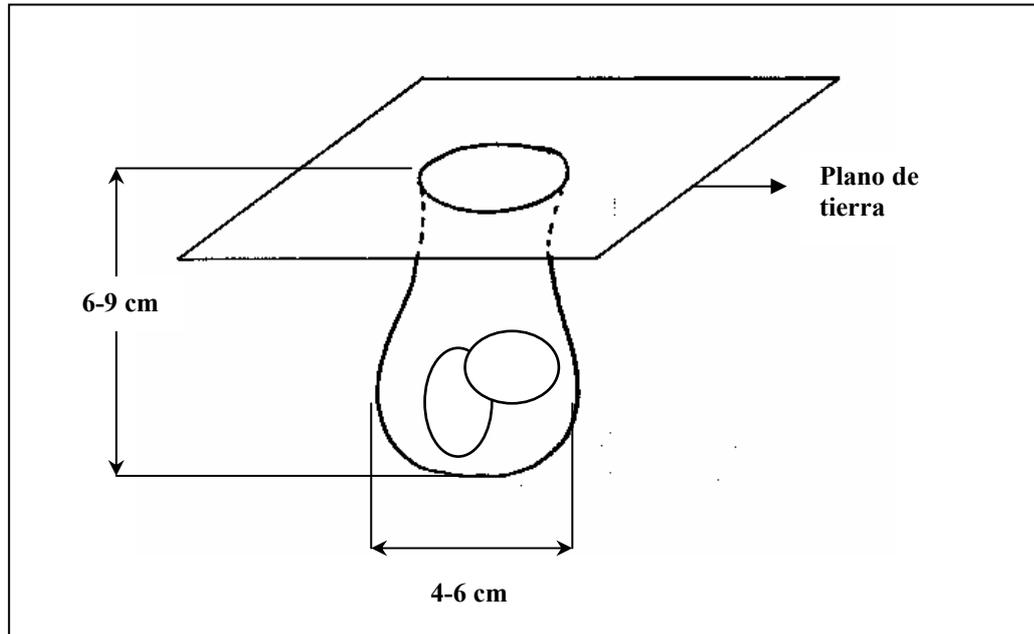


Figura 145.- Número de puestas de *R. pulcherrima* observadas durante el periodo de estudio (n = 25).

Acuña (1993a) señala que *R. pulcherrima* excava el nido cerca de la vegetación, para evitar la deshidratación de la puesta, y señala en concretos las siguientes especies vegetales: mango, china, camelia, platanilla, ave del paraíso, antorcha brasileña, güitite, poró, cedro y cenízaro. En cuanto al sustrato de puesta, la resistencia del suelo oscila entre 0.66 kg/cm<sup>2</sup> y 4.5 kg/cm<sup>2</sup>, la temperatura media de 25,6 °C y la humedad gravimétrica, entre el 89 y el 4,5 por ciento. Las puestas encontradas durante el presente estudio estaban depositadas en suelos arcillosos, generalmente muy cerca de masas de vegetación arbustiva y matorral; la cercanía a los matorrales era tal que, en ocasiones, la hembra debía abandonar la excavación del nido ante la presencia de raíces.



**Figura 146.** Puesta de *R. pulcherrima* en ZooAve (noviembre de 2001). El proceso de excavación del nido y la ovoposición duró 50 minutos aproximadamente; la puesta estaba compuesta por dos huevos.



**Figura 147. Sección de un nido de *R. pulcherrima*.**

El periodo de incubación se determinó, al igual que en *R. funerea*, en condiciones experimentales. Sólo se contó con la información de 3 huevos eclosionados, que fueron incubados a una temperatura de 28 °C, y eclosionaron en un tiempo medio de 112 días, con un máximo de 129 y un mínimo de 91 (Desv. Est. = 19.31). Estos valores coinciden bastante fielmente con los encontrados por Christensen (1975), que señala un intervalo de entre 86 y 115 días a temperaturas de entre 65 y 85 F. Ewert (1985) y Zimmermann (1986), por su parte, encontraron periodos de incubación más prolongados, debido posiblemente a que las temperaturas de incubación que emplearon eran más bajas que la empleada por nosotros; el primero indica una media de 145 días (127-188), y el segundo, un rango de entre 100 y 147 días (a temperatura de 27 °C).

Los huevos son blancos y de cáscara dura. Acuña (1993a) señala sus características ultraestructurales. El tamaño de los mismos se determinó sobre un total de 63 unidades. Las medidas de los mismos se presentan en la tabla 68.

**Tabla 68. Tamaño de los huevos de *R. pulcherrima*. Peso en g, longitud y anchura en mm.**

	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Est.
Peso	63	22.8	16.0	30.9	3.7
Longitud	63	46.3	39.0	55.9	3.7
Anchura	63	28.4	23.8	31.7	1.7

La inmensa mayoría de los autores han encontrado tamaños de huevo mayores que los analizados en este trabajo. Ernst & Barbour (1989) indican unas medidas de 24-32 mm de anchura y 37-52 mm de longitud, Ewert (1979) valores medios de 32 X 52 mm, Ewert (1985) intervalos de 27-34 X 44-58 mm y Christensen (1975), valores medios de 28.9 X 38.8 mm. Sin embargo, la única muestra de *R. p. manni* procedente de Costa Rica, la de Castillo (1986), sí coincide plenamente con los valores referidos en nuestro estudio, con apenas décimas de milímetro o de gramo de diferencia. El citado autor, sobre una muestra bastante numerosa (n = 81), señala un tamaño medio de 29.1 X 46.6 mm (rangos de 5-7 cm X 2.5-3.5 cm), un peso medio de 23.0 g y un volumen de 17.85 ml.

Para la determinación del tamaño de los recién eclosionados sólo contamos con 4 medidas de peso y una de longitudes y anchuras de espaldar y plastrón, las cuales se presentan en la tabla 69.

**Tabla 69. Tamaño de recién eclosionados de *R. pulcherrima*. Peso en g, resto de medidas en mm (para abreviaturas, ver metodología de Biometría).**

	n	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Est.
Peso	4	16.0	11.8	20.0	4.13
LRE	1	38.9	38.9	38.9	-
ARE	1	33.6	33.6	33.6	-
LRP	1	36.3	36.3	36.3	-
ARP	1	27.8	27.8	27.8	-

Las medidas que se han encontrado en la bibliografía corresponden a longitudes de espaldas y a pesos. Ernst & Barbour (1989) señalan una longitud de entre 35 y 50 mm, Christensen (1975), sobre 6 ejemplares, encontró una longitud media de 34.7 mm, y Castillo (1986), sobre 3 ejemplares, una media de 42.7 mm de longitud (rango de 41.1-44.6 mm) y 16.1 g de peso (11.2-22.35 g). Como ya ocurría en el caso de los huevos, los valores de estos autores vuelven a ser por lo general mayores que los hallados en nuestro trabajo, aunque dada la escasez de datos que hemos podido aportar, ello puede deberse a diferencias individuales.

## 13.- Depredadores y parásitos

Acuña (1993a) señala los principales depredadores de *R. funerea* y *R. pulcherrima*. En el caso de la primera, menciona como el más importante al cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y en segundo lugar al caimán de anteojos (*Caiman crocodylus*), indicando que ambos atacan principalmente a individuos jóvenes y subadultos. Entre las aves, señala los zopilotes (*Cathartes*), gavilanes (*Harphagus*) y halcones (*Buteo*). Asimismo, menciona el posible caso de depredación de un nido por parte de una falsa coral (*Lampropeltis triangulum*); según el observador, del total de cinco huevos que contenía el nido, sólo quedaban cuatro cuando la serpiente lo abandonó (aunque no vio explícitamente a la serpiente comérselo). Entre los mamíferos menciona al coyote (*C. latrans*) como depredador de huevos e individuos de pequeño tamaño. Para *R. pulcherrima*, el mismo autor destaca de nuevo las dos especies de crocodilianos antes citadas, así como zopilotes, gavilanes y coyotes. Por último, Acuña & Hanson (1990), mencionan un caso de depredación de huevos por parte de larvas de mosca (*Megaselia scalaris*).

Es posible, sin embargo, que otras muchas especies depreden puestas de alguna o ambas especies. En Costa Rica, Cabrera (1998) señala depredación de neonatos de tortuga olivácea (*Lepidocelys olivacea*) por parte de zanates (*Quiscalus mexicanus*), un passeriforme de la familia Icteridae. Dada la ubicuidad de esta especie, y la presencia de tortuga roja en la zona donde el autor tomó las observaciones (Playa Hermosa, Puntarenas), nada impide que en casos similares recién eclosionados de esta especie hayan sido atacados por esta ave. Aves similares, como la urraca (*Pica pica*) están citadas como depredadores de neonatos de tortuga, concretamente de *Testudo graeca* (Merchán & Martínez, 1999).

En cuanto a las puestas, Cabrera et al. (1992) indican que un total de nueve nidos de tortuga resbaladora (*Trachemys scripta*) fueron totalmente destruidos por

hormigas de fuego (*Solenopsis molesta*) en la Laguna de San Sebastián (Refugio Nacional de Vida Silvestre de Caño Negro), zona donde está presente *R. funerea*. La depredación por hormigas sobre *Trachemys scripta* es mencionada también por Breder (1946) y Moll & Legler (1971).

En el presente estudio se ha observado frecuentemente a zopilotes (*Coragyps atratus* y *Cathartes aura*) devorando animales muertos, tanto en el campo como en la carretera, incluidas tortugas; sin embargo, nunca se vio a los zopilotes consumir una tortuga (u otro animal) que aún estuviera con vida. Dadas las características de los hábitat en los que se ha estudiado a ambas especies en Tortuguero y Carara, parece poco probable que los zopilotes puedan depredar recién eclosionados con la facilidad que lo hacen, por ejemplo, en una playa, debido a lo intrincado del dosel forestal. Asimismo, el consumo de juveniles por parte de grandes ciconiformes (*Jabiru mycteria* y *Mycteria americana*) ya ha sido referida para el galápagos llanero en Venezuela (*Podocnemis vogli*) por Ramo (1982), por lo que seguramente también depreden en Costa Rica sobre juveniles de *Rhinoclemmys*.

En cuanto a cocodrilos y caimanes, abundantes en ambas zonas protegidas, parece más que probable que depreden sobre juveniles, pero no sobre adultos de gran tamaño (al menos los segundos). Los juveniles de *R. funerea*, de hecho, se han observado frecuentemente entre las masas de vegetación flotante en canales de poca anchura en Tortuguero, seguramente como comportamiento defensivo ante depredadores como los antes citados.

Mamíferos como el coatí (*Nasua narica*) o los mapaches (*Procyon lotor* y *P. cancrivorus*) son consumidores habituales de huevos de tortugas; aunque atacan principalmente las puestas de especies marinas, hemos observado a un individuo de mapache común (*P. lotor*) depredando puestas de tortuga resbaladora (*Trachemys scripta emolli*) en una playa del sur del Lago Nicaragua (Nicaragua). La presencia de mapaches y coatíes es abundante en todo el territorio de Costa

Rica (Reid, 1997), por lo que su efecto depredador sobre puestas y neonatos de las tortugas negra y roja es más que probable.

En ZooAve se han constatado a lo largo de este estudio numerosos casos de depredación de puestas de tortuga negra por parte del rascón cuelligris o gallina “pomponé” (*Aramides cajanea*), que veía su labor facilitada por la escasa o nula elaboración de los nidos de la especie. Asimismo, en el Parque Zoológico Simón Bolívar, se observó el ataque de una tortuga lagarto o mordedora (*Chelydra serpentina*) hacia un individuo adulto (aproximadamente 22 cm de longitud de caparazón) de *R. funerea*. La tortuga mordedora, que medía unos 30 cm de longitud de caparazón, se aproximaba siempre por el borde posterior del espaldar de su potencial presa. A pesar de tener al alcance en alguna ocasión las extremidades posteriores de la misma, no intentaba morderlas, sino que trataba de colocarse sobre la tortuga negra, en una posición similar a la de cópula. Cuando finalmente lo consiguió, se aferró con sus enormes extremidades delanteras al borde anterior del caparazón de la presa, que retrajo la cabeza en su interior. La cabeza de la mordedora se encontraba en todo momento orientada hacia la de la tortuga negra que tenía “atrapada”, como a la espera de morderla en cuanto asomara del borde del espaldar. La posición se mantuvo por 1.5 minutos, hasta que finalmente la mordedora liberó a su presa, y ésta se alejó nadando a toda velocidad hasta un grupo de troncos sobre el nivel del agua. Los intentos de depredación por parte de *C. serpentina*, que nunca llegaron a tener éxito, se observaron también hacia la tortuga resbaladora (*Trachemys scripta*), concretamente hacia individuos adultos de similar tamaño a la tortuga negra antes referida. A la vista de este comportamiento, es más que posible que en libertad las tortugas mordedoras sean predadores, al menos ocasionales, de las tortugas negras, con las que comparten hábitat en el noreste de Costa Rica.

El comportamiento antipredador de los neonatos de tortugas ha sido analizado por algunos autores (Britson & Gutzke, 1993), y una de las principales estrategias consiste en la adopción de vivos colores, asociados a una función aposemática o de imitación (Cott, 1940). En el mundo de los reptiles uno de los

casos más claros de función aposemática de la coloración es el de las serpientes coral (*Micrurus*), que a su vez han sido imitadas por multitud de especies de ofidios inofensivos que obtienen mediante su parecido a las letales *Micrurus* un alto grado de protección. Además de las llamadas “falsas corales”, Janzen (1980) propone que la coloración de la tortuga roja podría estar imitando la de las serpientes de coral, como clara función defensiva mediante la combinación de los colores rojo, amarillo y negro. De hecho, en Costa Rica existen corales que combinan esos colores, como por ejemplo, *Micrurus nigrocinctus* (Campbell & Lamar, 1989; Merchán, obs. pers.). La eficacia o no de esa coloración en *R. pulcherrima* no ha sido demostrada, pero caso de confirmarse añadiría para los quelonios una estrategia defensiva más a las generalizadas de defensa pasiva y huida.

## Parásitos

Dyer & Carr (1990a) realizan un exhaustivo estudio de los parásitos Digenea presentes en el género *Rhinoclemmys* en México y América del Sur. En ese rango de distribución no queda incluida *R. funerea*, pero sí la subespecie mejicana de tortuga roja, *R. pulcherrima pulcherrima*, que según los autores no es parasitada por este tipo de organismos. Los mismos autores (Dyer & Carr, 1990b) analizan la parasitosis provocada por varios grupos de nematodos en el género; para *R. p. pulcherrima* procedentes de México señalan infección por *Atractis impura*, *Cruzia mexicana* y *Longibucca* sp.

Acuña (1993a) también menciona la presencia frecuente de nematodos intestinales tanto en *R. funerea* como en *R. pulcherrima*. Asimismo, menciona la presencia abundante de sanguijuelas adheridas en la piel y caparazón de la primera, y de garrapatas en ambas especies (*Ambylomma sabanerae* y *A. dissimile*), especificando que en *R. funerea* es más frecuente encontrar garrapatas en individuos juveniles, y sólo la especie *A. sabanerae*. Por último, indica que en

la tortuga negra el caparazón aparece frecuentemente colonizado por algas verdes (relativamente frecuente en los ejemplares examinados en Tortuguero).

En los ejemplares analizados en este trabajo, se han encontrado numerosas sanguijuelas en individuos de *R. funerea* procedentes de Tortuguero; las sanguijuelas, que no fueron identificadas, se encontraban adheridas tanto a la piel como al caparazón de los animales, que no parecían, sin embargo, mostrar síntomas de debilitamiento (a pesar de que en alguno de ellos se contaron hasta 12 sanguijuelas). Las que se encontraban en el caparazón, estaban localizadas preferentemente a nivel de las suturas entre escudos. En cuanto a endoparásitos, algunos individuos estaban fuertemente infectados por nematodos (aunque no se determinaron, eran especies similares a las del género *Ascaris*); en casos severos, principalmente en juveniles, las tortugas llegaron a defecar auténticas bolas de parásitos, sin aparecer heces. Del mismo modo que en el caso de las sanguijuelas, los individuos afectados no presentaban síntomas de debilitamiento (incluso su peso se encontraba entre los valores normales de la muestra).

En *R. pulcherrima* sólo hemos observado esporádicamente la presencia de garrapatas, ubicadas principalmente en las regiones de piel más fina del animal, como ingles, axilas o articulaciones.

## 14.- Etnozoología y conservación

### Introducción

Las tortugas siempre han despertado el interés del hombre, y lo han hecho por muy diversas causas. Con frecuencia han representado fuentes de alimento (carne y/o huevos), de modo que algunas poblaciones humanas han dependido únicamente de las tortugas (sobre todo, marinas) como aporte proteínico en su dieta. La explotación de los huevos tiene y ha tenido efectos nefastos sobre las poblaciones de quelonios, con casos especialmente graves como los de la inmensa mayoría de especies marinas o algunas de agua dulce (*Podocnemis expansa* en América del Sur y *Batagur baska* en el sudeste de Asia, entre otras).

El hombre también se ha servido del caparazón de los quelonios para su uso en la fabricación de utensilios cotidianos; los espaldares de las grandes tortugas de agua dulce han sido empleados como vasijas o platos por determinadas etnias durante siglos. Los caparazones de *Eretmochelys imbricata* han sido tristemente famosos por su recubrimiento de carey, que los convirtió en piezas muy codiciadas para la fabricación de objetos tales como joyeros, peines o diademas. Asimismo, determinadas especies (como por ejemplo *Testudo graeca* o *T. hermanni*) se han mantenido tradicionalmente en cautividad como animales de compañía; en la actualidad, el gran número de aficionados a los quelonios ha supuesto que el comercio de tortugas se haya disparado como nunca antes lo había hecho, sobre todo en Europa y América del Norte. Muchas especies se han convertido en animales de culto espiritual y veneración; son famosas las pinturas aborígenes australianas localizadas en el Territorio Norte, que representan tortugas “nariz de cerdo” (*Carettochelys insculpta*) o la veneración que profesan en Oriente Medio hacia la tortuga de concha blanda (*Rafetus euphraticus*). Muchas especies, principalmente testudínidos, también son consideradas como símbolos de riqueza y poder económico; los habitantes del cinturón subsahariano

que tienen en su casa una tortuga africana de espolones (*Geochelone sulcata*) hacen de este modo ostentación de su poder económico, hasta tal punto que se las llevan en sus viajes como piezas de trueque (Merchán, en prensa).

En Costa Rica, sólo se cita en este sentido la utilización de la tortuga negra como alimento en el norte del país por parte de las poblaciones indígenas, y de huevos de tortuga roja en el Pacífico norte y central del país (Acuña, 1993a); este último dato, sin embargo, no ha sido confirmado en nuestras observaciones. Debido a la importancia que la utilización directa por parte del hombre tiene en la conservación de las tortugas, se analizaron las causas que podrían representar amenazas, así como el grado de incidencia con que están actuando sobre *R. funerea* y *R. pulcherrima* en Costa Rica.

### **Legislación**

A nivel legislativo, ni *R. funerea* ni *R. pulcherrima* están incluidas en el Convenio de Washington (CITES) que regula el comercio mundial de especies; en las listas de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), sólo *R. funerea* aparece bajo alguna categoría de amenaza: “Riesgo Bajo, Cerca de Amenazada” (LRnt), lo que sitúa a la especie cerca de la categoría “Vulnerable” (especies amenazadas de extinción a medio plazo). En Costa Rica, la fauna está protegida según los artículos que establece la Ley de Conservación de la Vida Silvestre de 21 de octubre de 1992.

### **Material y métodos**

Se realizaron encuestas en las poblaciones locales para analizar la repercusión de las mismas en el estado de conservación de las tortugas roja y negra. Las encuestas se llevaron a cabo entre el mes de febrero de 2001 y el de noviembre del mismo año, en las localidades de Tortuguero (provincia de Limón)

y Garita de Alajuela (provincia de Alajuela). Se realizaron un total de 59 encuestas en la primera localidad y 68 en la segunda. En todos los casos la población encuestada era nativa de esas localidades o bien llevaba un mínimo de 10 años viviendo en ellas. Para evitar en lo posible que ante determinadas preguntas los encuestados eludieran responder o no contestaran la verdad (sobre todo en las preguntas relativas a consumo de carne y huevos de tortugas), no se solicitó el nombre, sólo la edad. Se incluyeron en el cuestionario algunas preguntas relativas a tortugas marinas, sobre todo para valorar las diferencias respecto a las especies continentales en lo que a conocimiento y explotación por parte del hombre se refiere. El cuestionario incluía las siguientes preguntas y posibles respuestas (la pregunta 9 no se incluyó en la encuesta de *R. funerea*, ya que en Tortuguero no existen carreteras):

1.-¿Ha visto usted alguna vez una tortuga continental en libertad?

- No
- Esporádicamente
- Frecuentemente

2.-¿Ha visto usted alguna vez una tortuga marina en libertad?

- No
- Esporádicamente
- Frecuentemente

3.- ¿Conoce usted a la que llaman tortuga negra / tortuga roja?

- No
- Sí

4.- ¿Ha tenido usted alguna tortuga en casa como mascota?

- Sí
- No

5.- ¿Ha comido usted alguna vez carne de tortuga?

- Nunca
- Esporádicamente
- Frecuentemente

6.- ¿Ha comido usted alguna vez huevos de tortuga?

- Nunca
- Esporádicamente
- Frecuentemente

7.- ¿Ha visto alguna vez en Costa Rica utensilios hechos con caparazones de tortuga?

- Sí
- No

8.- ¿Conoce algún remedio curativo hecho con tortugas?

- Sí
- No

9.- ¿Ha visto usted alguna vez tortugas atropelladas en la carretera?

- No
- Esporádicamente
- Frecuentemente

10.- ¿Cree usted que las tortugas continentales están protegidas por las leyes de Costa Rica?

- Sí
- No
- No sabe

11.- ¿Cree usted que las tortugas marinas están protegidas por las leyes de Costa Rica?

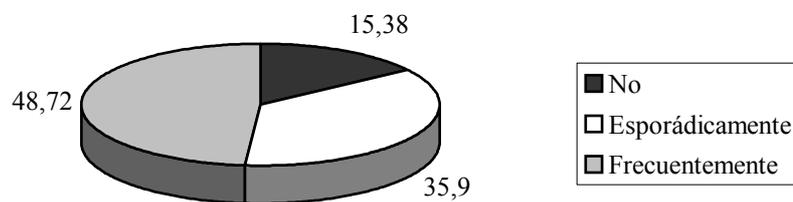
- Sí
- No
- No sabe

## Resultados

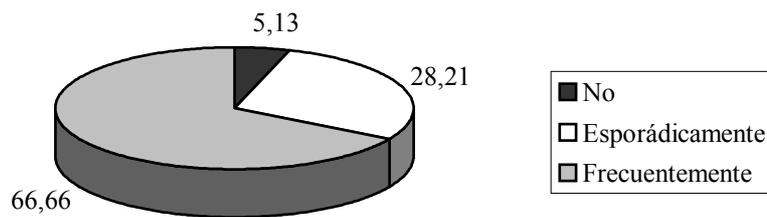
La edad media de los encuestados en Tortuguero sobre *R. funerea* fue de 28.54 años (mínimo: 9, máximo: 60, desviación estándar: 15.01); la de los

encuestados de *R. pulcherrima* 32.04 (mínimo: 9, máximo: 84, desviación estándar: 13.62).

Los resultados porcentuales de las diferentes preguntas del cuestionario para ambas especies se presentan en las figuras 148 a 168.



**Figura 148.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 1 en *R. funerea*.**



**Figura 149.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 2 en *R. funerea*.**

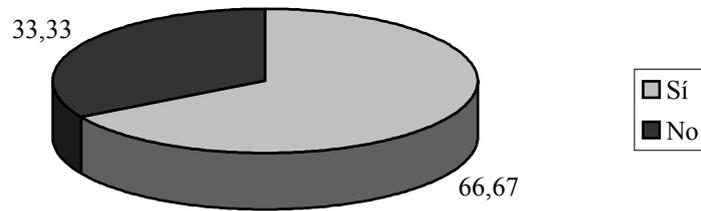


Figura 150.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 3 en *R. funerea*.

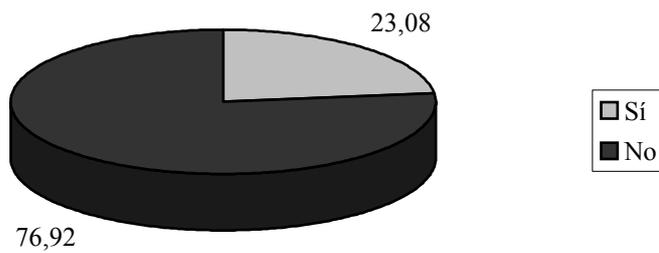


Figura 151.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 4 en *R. funerea*.

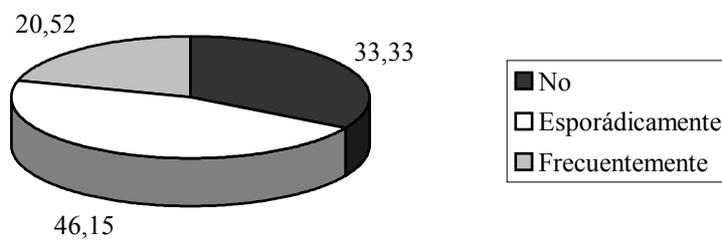
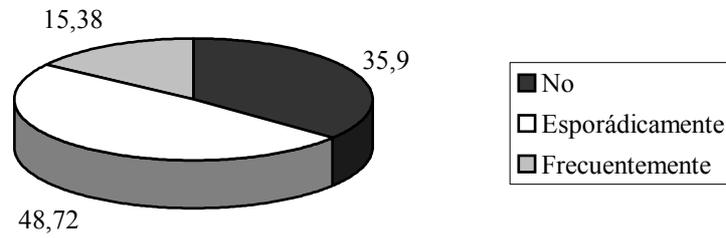
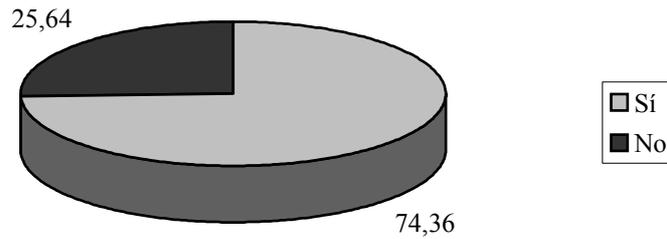


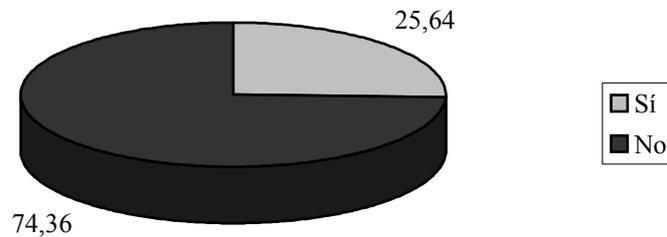
Figura 152.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 5 en *R. funerea*.



**Figura 153.-** Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 6 en *R. funerea*.



**Figura 154.-** Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 7 en *R. funerea*.



**Figura 155.-** Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 8 en *R. funerea*.

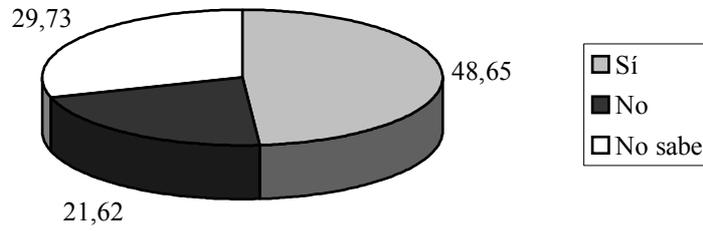


Figura 156.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 10 en *R. funerea*.

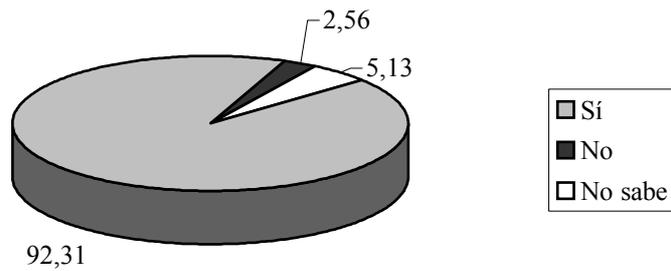


Figura 157.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 11 en *R. funerea*.

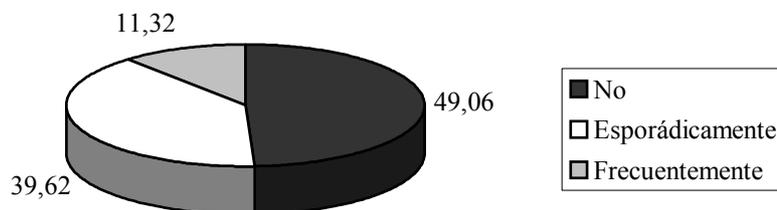


Figura 158.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 1 en *R. pulcherrima*.

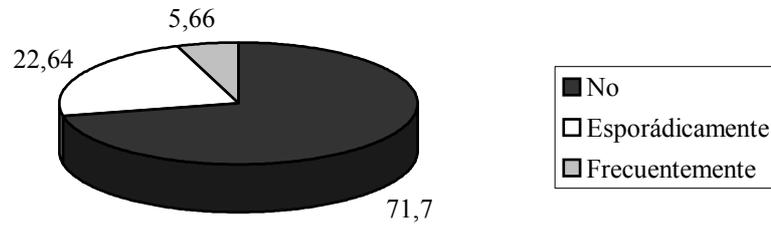


Figura 159.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 2 en *R. pulcherrima*.

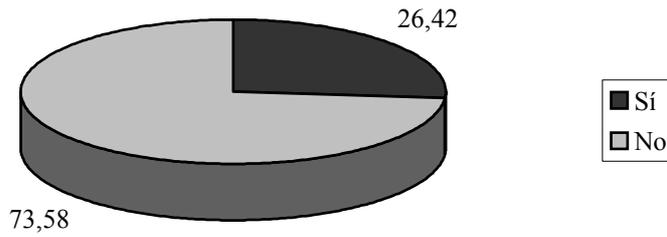


Figura 160.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 3 en *R. pulcherrima*.

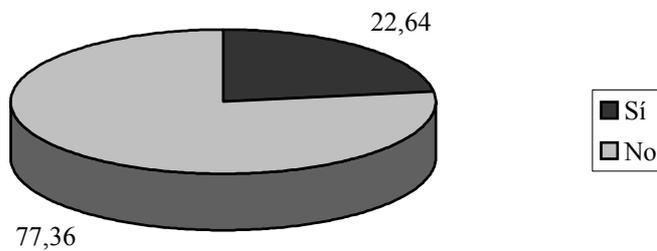


Figura 161.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 4 en *R. pulcherrima*.

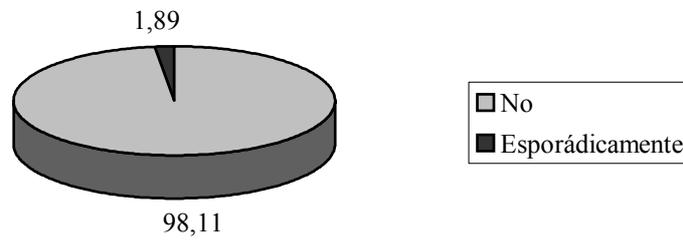


Figura 162.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 5 en *R. pulcherrima*.

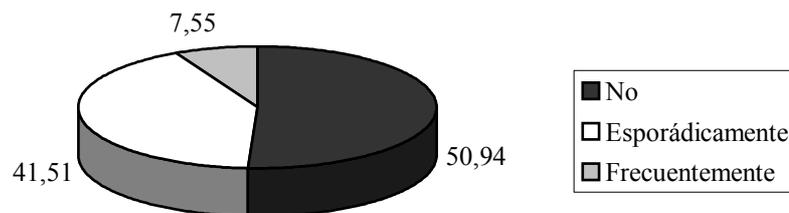


Figura 163.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 6 en *R. pulcherrima*.

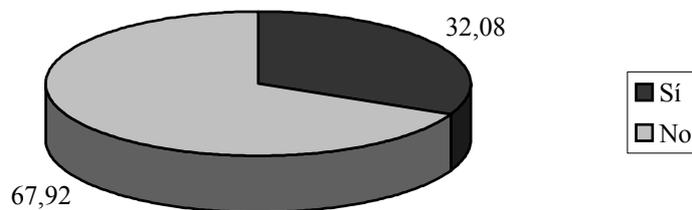


Figura 164.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 7 en *R. pulcherrima*.

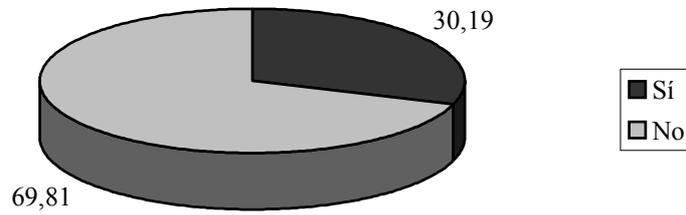


Figura 165.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 8 en *R. pulcherrima*.

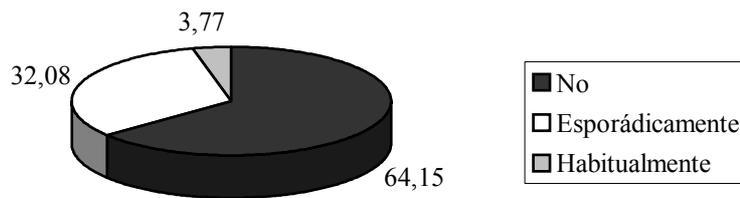


Figura 166.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 9 en *R. pulcherrima*.

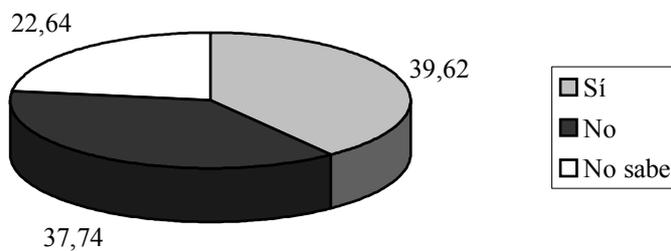
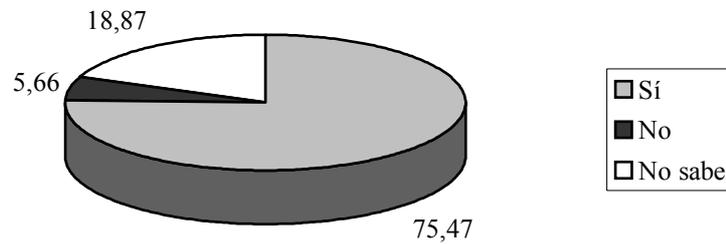


Figura 167.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 10 en *R. pulcherrima*.



**Figura 168.- Representación porcentual de las respuestas a la pregunta 11 en *R. pulcherrima*.**

## Discusión

A la vista de los resultados de las encuestas es significativo el hecho de que mientras casi el 85 % de los encuestados de Tortuguero había visto una tortuga continental en libertad, poco más del 50 % de La Garita corroboraba este punto. Entre los primeros, destacar que incluso cerca del 50 % ha contestado que las ven “Frecuentemente” (sólo el 11 % en los segundos). Como era predecible, en Tortuguero casi todos los encuestados habían visto tortugas marinas, mientras que en La Garita apenas el 28 % reconocía haberlo hecho.

Se hace patente el desconocimiento de las tortugas roja y negra tanto en La Garita como en Tortuguero, a pesar de que en la segunda localidad un 85 % de la muestra reconoce haber visto tortugas continentales; las tortugas tampoco son mantenidas como mascotas, ni en un caso ni en otro. En este sentido, los resultados se corresponden con bastante fidelidad a lo observado en otras localidades de Costa Rica durante el curso del presente trabajo, como Punta Morales (Puntarenas) o Liberia (Guanacaste), ambas en la costa pacífica del país.

Respecto a las cuestiones de conservación, las que repercuten en las poblaciones de tortugas debido a su caza directa, las diferencias son enormes; en Tortuguero casi el 80 % reconoce haber consumido carne de tortuga, y sólo el 1,9 % lo hace en La Garita. Durante el periodo de estudio en la primera localidad, muchos habitantes nos corroboraron este punto, aunque la prohibición se mantenga durante todo el año y esté penada actualmente por las leyes de Costa Rica. Todos los encuestados contestaron que la carne consumida por ellos era de tortuga marina. En el caso del consumo de huevos, el porcentaje resulta similar al obtenido para el consumo de carne en Tortuguero, pero crece considerablemente hasta el 49% en La Garita. De hecho, los huevos de tortuga marina son menú habitual en muchos bares y restaurantes del Valle Central costarricense.

La utilización de instrumentos hechos con tortugas es, según los encuestados, habitual en Tortuguero (74%) e infrecuente en La Garita (32%); de todos modos, los instrumentos referidos son en su inmensa mayoría pendientes y collares, hechos con trozos de caparazón de tortuga marina. En todo caso, es preciso señalar la gran disponibilidad de cadáveres de tortugas marinas muertas por causas naturales en Tortuguero (sólo los jaguares matan varias decenas de hembras cada año, como se pudo comprobar durante el periodo de estudio); por ello, parece poco probable que se sacrifiquen tortugas con el único objetivo de elaborar las piezas antes referidas. En cuanto a *R. funerea* y *R. pulcherrima*, durante el periodo de estudio no hemos encontrado ni un solo artículo hecho con caparazones (u otra parte) de estas especies; de hecho, con ninguna especie de tortuga continental. Respecto a remedios curativos, algunos encuestados han referido cremas para la cara (aunque no sabían explicar con qué especies ni cómo se elaboraba), pero los porcentajes se mantienen en ambos casos entre el 25 y 30 %. La incidencia de las carreteras en el caso de *R. pulcherrima* parece relativamente baja, ya que sólo un 35,9 % de los encuestados reconoce haber visto tortugas atropelladas; hay que tener en cuenta, además, que no han sabido precisar de qué especies se trataba, por lo que no todos los casos podrían ser tortugas rojas. De hecho, la mayor parte de las tortugas atropelladas encontradas durante el presente estudio pertenecían al género *Kinosternon* (principalmente *K.*

*scorpioides*, en la vertiente pacífica, pero también un individuo de *K. leucostomum* cerca de Guápiles, en la vertiente del Caribe).

El conocimiento de la legislación por parte de la población encuestada es bastante bueno en el caso de las tortugas marinas, pero manifiestamente insuficiente en el de las continentales. Es preocupante que sólo el 39.6% de los encuestados en La Garita y el 48.6% en Tortuguero piensen que las tortugas continentales están protegidas por la ley, cuando en el caso de las marinas esos porcentajes se elevan al 75.5 y 92.3 respectivamente.

En resumen, cabe señalar que la población costarricense parece conocer relativamente bien a las tortugas marinas, en parte seguramente por las posibilidades de aprovechamiento que brindan: carne, huevos, turismo ecológico, etc... En cambio, hay un desconocimiento casi generalizado de las tortugas continentales, incluidas las tortugas roja y negra, que más bien podría calificarse como “desinterés”. En el caso de las tortugas marinas, son precisas acciones concretas contra la explotación directa de ejemplares; en el de las tortugas continentales en general, y el de *R. funerea* y *R. pulcherrima* en particular, la baja presión directa del hombre sobre sus poblaciones parece corroborar que su conservación a largo plazo parece asegurada mientras no se alteren gravemente sus hábitats naturales.

## Resumen

En el presente trabajo se estudia la biología, comportamiento, distribución y conservación de las tortugas negra (*Rhinoclemmys funerea*) y roja (*R. pulcherrima manni*) en Costa Rica. Los estudios en libertad se realizaron en el Parque Nacional Tortuguero (provincia de Limón) y la Reserva Biológica Carara (Puntarenas), y los realizados en cautividad, en la Reserva ZooAve (Alajuela) y el Parque Zoológico Simón Bolívar (San José). Asimismo, se examinaron ejemplares procedentes del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica y el Laboratorio Húmedo de la Universidad Nacional de Heredia. El periodo total de estudio fue de algo más de dos años, entre noviembre de 1999 y diciembre de 2001.

Se estudió la distribución de ambas especies en Costa Rica, para lo cual se recopilaron las localidades de los ejemplares contenidos en colecciones herpetológicas de museos y universidades de todo el mundo. El patrón de distribución de *R. funerea* en el país es caribeño, donde se extiende hasta Nicaragua y Panamá a través de hábitat homogéneo. El de *R. pulcherrima* tiene su límite sur en el río Grande de Tárcoles; en Costa Rica está muy ligado a la presencia de hábitats relativamente secos, ocupando el noroeste del país, la zona más árida del mismo.

Para realizar el estudio biométrico y de dimorfismo sexual, se tomaron 31 medidas morfológicas de *R. funerea* y 30 de *R. pulcherrima*. El crecimiento de ambas especies es alométrico; el peso ha resultado la variable de mayor coeficiente de alometría en ambas especies; la mayoría del resto de medidas presenta coeficientes de alometría cercanos a la unidad. Tanto *R. funerea* como *R. pulcherrima* son sexualmente dimórficas. La distancia de la cloaca a la base de la cola es el carácter más dimórfico en *R. funerea*, y la longitud del plastrón lo es en *R. pulcherrima*. Los caracteres sexualmente dimórficos están relacionados con adaptaciones encaminadas a facilitar la cópula y la ovoposición; la presencia de

un caparazón óseo parece ser la causa de la aparición de caracteres dimórficos tan acusados en ambas especies.

Para estudiar el crecimiento, se mantuvieron en semi-cautividad 13 ejemplares marcados de *R. funerea* y 4 de *R. pulcherrima*, todos ellos de edad conocida, que fueron medidos mensualmente en la Reserva ZooAve. El crecimiento durante los tres primeros años de vida sigue una ecuación exponencial para el peso de *R. funerea*, y una ecuación lineal en todas las demás medidas de ambas especies. Las mayores tasas de crecimiento observadas en ambas especies corresponden al peso y a la longitud recta de espaldar. En las dos especies, las tasas de crecimiento son inversamente proporcionales a la edad de los individuos.

Se estudió la etología de ambas especies; para ello, se llevaron a cabo un total de 137 horas de observaciones de *R. funerea* y 106 horas de *R. pulcherrima*. Los métodos de muestreo empleados fueron focales y de barrido, ambos de registro continuo. Se identificaron un total de 70 pautas comportamentales para la primera especie, y 72 para la segunda. El mayor número de pautas encontrado corresponde a la categoría de pautas sociales. Se identificaron las secuencias de cortejo y cópula en ambas especies. Las pautas comportamentales están relacionadas con el lugar en que tienen lugar. El análisis comparado entre ambas especies ha puesto de manifiesto diferencias en las categorías de comportamientos de mantenimiento, locomotores, alimenticios, defensivos y sociales. Las diferencias están muy ligadas al sustrato donde tienen lugar, poniendo de manifiesto diferencias en cuanto a ocupación de hábitat en Costa Rica.

*R. funerea* mantiene una dieta fitófaga en estado adulto, aunque ocasionalmente pueda ingerir materia animal. En las etapas juveniles, la especie prefiere una alimentación basada en invertebrados, principalmente insectos. *R. pulcherrima* mantiene una dieta omnívora, donde se incluyen vegetales y pequeños invertebrados. En cautividad, ambas especies han aceptado sin problemas una dieta alterna a base de alimento para peces y vegetales con pienso de perro.

El periodo de puesta en *R. funerea* se extiende desde mayo a octubre, con un máximo en mayo. En *R. pulcherrima* las puestas tuvieron lugar entre agosto y abril, con un máximo en noviembre. El periodo medio de incubación a una temperatura de 28 °C fue de 92.3 días (81-106) en *R. funerea* y de 112 (91-129) en *R. pulcherrima*. El tamaño medio de los huevos de *R. funerea* fue de 64.2 X 34.9 mm, y el peso 49.6 g. En *R. pulcherrima*, 46.3 X 28.4 mm, y el peso 22.8 g. Los neonatos de *R. funerea* midieron 56.5 mm de longitud de espaldar, 48 de anchura de espaldar, 50.3 de longitud de plastrón y 39.7 de anchura de plastrón, y pesaron una media de 32.4 g. Los de *R. pulcherrima* midieron 38.9 mm de longitud de espaldar, 33.6 de anchura de espaldar, 36.3 de longitud de plastrón y 27.8 de anchura de plastrón, y pesaron una media de 16 g.

Los depredadores actúan principalmente sobre los huevos y juveniles de ambas especies. Los adultos sólo son consumidos por grandes cocodrilos (*Crocodylus acutus*) y caimanes (*Caiman crocodylus*). Las puestas y los juveniles son depredados por numerosas especies: mamíferos como los mapaches (*Procyon lotor* y *P. cancrivorus*), el coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) o el coyote (*Canis latrans*), y aves como los gavilanes (*Harphagus*), halcones (*Buteo*), zopilotes (*Cathartes* y *Coragyps*) y rascones (*Aramides cajanea*). Se han observado numerosos parásitos internos y externos en *R. funerea*, principalmente sanguijuelas y nematodos intestinales. En *R. pulcherrima* sólo se ha constatado la presencia esporádica de garrapatas, adheridas principalmente en la piel de las articulaciones.

Se realizó una encuesta a un total de 59 personas en el pueblo de Tortuguero y 68 en la Garita de Alajuela. Los datos recogidos señalan un conocimiento muy desigual según especies de las tortugas de Costa Rica por parte de sus habitantes. Un porcentaje relativamente elevado de los habitantes de Tortuguero ha visto y conoce a la tortuga negra; poco más del 25 % de los encuestados en La Garita conoce o sabría identificar a la tortuga roja, y el grado de protección legal que las ampara es igualmente desconocido. Según los encuestados y nuestras propias observaciones, no existe un aprovechamiento

directo por parte del hombre de ninguna de las dos especies, ya sea consumo de carne y/o huevos, utilización del caparazón, etc... Por ello, la protección de ambas pasa principalmente por la conservación de sus hábitats naturales.

## Bibliografía citada

- ACUÑA, R. A. 1987. Comparación de la ultraestructura de la cáscara del huevo de la tortuga roja (*Rhinoclemmys pulcherrima*) con la de los huevos de otros reptiles. *Rev. Biol. Trop.*, 35: 41-48.
- ACUÑA, R. A. 1990. El impacto del fuego y la sequía sobre la estructura de la población de *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) en Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. *Brenesia*, 33: 85-97.
- ACUÑA, R. A. 1992. Potential exploitation of captive Slider Turtles (*Trachemys scripta*) in Costa Rica a preliminary study. *Brenesia*, 38: 157-158.
- ACUÑA, R. A. 1993a. *Las tortugas continentales de Costa Rica*. Ed. Univ. Costa Rica. San José.
- ACUÑA, R. A. 1993b. 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). *Rev. Brasil. Biol.*, 54: 537-547.
- ACUÑA, R. A. & GARCIA, E. G. 1999. The implications of shell morphology in Red Turtle *Rhinoclemmys pulcherrima* (Testudines: Emydidae) in Costa Rica. *Brenesia*, 52: 33-43.
- ACUÑA, R. A. & HANSON, P. E. 1990. Phorid fly larvae as predators of turtle eggs. *Herp. Rev.*, 21: 13-14.

- ACUÑA, R. A. & LAURITO-MORA, C. A. 1996. Nueva especie de *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1836 (Chelonii, Cryptodira) del cenozoico tardío de Costa Rica. *Ameghiniana*, 33 (3): 271-278.
- ACUÑA, R. A. & MARQUEZ, C. 1993. El dimorfismo sexual de *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) en Palo Verde, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 261-265.
- ACUÑA, R. A. & MERCHAN, M. En prensa. Biología y revisión taxonómica de la tortuga candado (*Kinosternon scorpioides cruentatum*) en Costa Rica. *Reptilia*.
- ACUÑA, R. A. & MOLL, D. En prensa. *Rhinoclemmys funerea* (Cope, 1876 “1875”) Black turtle.
- ACUÑA, R. A., ACUÑA-MONTERO, C. E. & TEJEIRA, M. 1993. Los componentes óseos del caparazón y del plastrón de dos tortugas costarricenses: *Kinosternon scorpioides* y *K. leucostomum* (Testudines: Kinosternidae). *Brenesia*, 39-40: 81-92.
- ACUÑA, R. A., BARRANTES, A. & BARRANTES, G. 1996. Report of ovoposition of *Rhinoclemmys pulcherrima manni* (Testudines: Emydidae) in Costa Rica. *Brenesia*, 45-46: 195-197.
- ACUÑA, R. A., CASTAING, A. & FLORES, F. 1983. Aspectos ecológicos de la distribución de las tortugas terrestres y semiacuáticas en el Valle Central de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 31 (2): 181-192.
- ALFARO, A. 1912. “Notas herpetológicas. *Nicaria punctularia pulcherrima*”. *Boletín del Ministerio de Fomento de Costa Rica*, 2: 734.

- ALTMANN, J. 1974. Observational studies of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 50: 227-267.
- ANDREWS, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. 273-320. En: GANS, C & POUGH, F. H. (Eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 13. Acad. Press. New York.
- AUFFENBERG, W. 1966. On the courtship of *Gopherus polyphemus*. *Herpetologica*, 22: 113-117.
- AUFFENBERG, W. 1977. Display behaviour in tortoises. *Amer. Zool.*, 17: 241-250.
- BERRY, K. H. 1986. Desert tortoise (*Gopherus agassizii*) relocation: implications of social behavior and movements. *Herpetologica*, 42 (1): 113-125.
- BERRY, K. H. & SHINE, R. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia*, 44: 185-191.
- BJORNDAL, K. A. & BOLTEN, A. B. 1988. Growth rates of immature Green Turtles, *Chelonia mydas*, of feeding grounds in the Southern Bahamas. *Copeia*, 1988: 555-564.
- BOZA, M. A. 1981. *Los Parques Nacionales de Costa Rica*. Incafo, Madrid.
- BOZA, M. A. 1984. *Guía de los Parques Nacionales de Costa Rica*. Incafo, Madrid.
- BRATTSTROM, B. H. 1971. Social and thermoregulatory behavior of the Bearded Dragon, *Amphibolurus barbatus*. *Copeia*, 1971: 484-497.

- BRAZA, F., DELIBES, M. & CASTROVIEJO, J. 1981. Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 15-41.
- BREDER, C. M. 1946. Amphibians and reptiles of the Río Chucunaque drainage, Darién, Panama, with notes on their life history and habits. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 86: 375-436.
- BRITSON, C. A. & GUTZKE, W. H. 1993. Antipredator mechanism of hatchling freshwater turtles. *Copeia*, 1993: 435-440.
- CABRERA, J. 1998. Depredación de neonatos de *Lepidochelys olivacea* (Reptilia: Cheloniidae) por *Quiscalus mexicanus* (Passeriformes: Icteridae). *Rev. Biol. Trop.*, 46: 845-846.
- CABRERA, J., AMPIE, C. & GALEANO, G. 1992. Depredación de huevos de *Trachemys scripta* (Reptilia: Emydidae) por *Sonelopsis molesta* (Insecta: Formicidae). *Brenesia*, 38: 167.
- CAGLE, F. R. 1946. The growth of the Slider turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Am. Midl. Nat.*, 36: 685-729.
- CAGLE, F. R. 1952. A Louisiana terrapin population (*Malaclemys*). *Copeia*, 1952: 75-76.
- CAMPBELL, J. A. & HOWELL, T. R. 1965. Herpetological records from Nicaragua. *Herpetologica*, 21: 130-140.
- CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. 1989. Te venomous reptiles of Latin America. Cornell Univ. Press. Ithaca & London.

- CARPENTER, C. C. 1961a. Patterns of social behavior of Merriam's Canyon Lizard (*Sceloporus m. merriami* Iguanidae). *The Southw. Nat.*, 6: 138-148.
- CARPENTER, C. C. 1961b. Patterns of social behavior in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia*, 1961: 396-405.
- CARPENTER, C. C. 1962. Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *Am. Mid. Nat.*, 67: 132-151.
- CARPENTER, C. C. 1963. Patterns of behavior in three forms of the Fringe-toed Lizards (*Uma*, Iguanidae). *Copeia*, 1963: 406-412.
- CARPENTER, C. C. 1967. Display patterns of the Mexican Iguanid Lizards of the genus *Uma*. *Herpetologica*, 23: 285-293.
- CARPENTER, C. C. 1970. Behavior patterns of three species of *Amphibolurus* (Agamidae). *Copeia*, 1970: 497-505.
- CARPENTER, C. C. 1978. Comparative display behavior in the genus *Sceloporus* (Iguanidae). *Milwaukee Publ. Mus. Contr. Biol. Geol.*, 18: 1-71.
- CARPENTER, C. C. & FERGUSON, G. W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. 335-351. En: GANS, C. (Ed.). *Biology of the reptilia*, vol. 7. J. Wiley, New York.
- CARR, A. & GOODMAN, D. 1970. Ecologic implications of size and growth in *Chelonia*. *Copeia*, 1970: 783-786.
- CARR, J. L. & ACUÑA, R. A. En prensa. *Rhinoclemmys pulcherrima* (Gray 1855) Red turtle.

- CASTANET, J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lizards. *Acta Zoologica*, 59: 35-48.
- CASTANET, J. & CHEYLAN, M. 1979. Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateurs de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Can. Journal Zool.*, 57: 1649-1665.
- CASTANET, J. & BAEZ, M. 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12: 81-102.
- CASTAÑO, O. V. & LUGO, M. 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.
- CASTAÑO, O. V. & MEDEM, F. 1983. Datos preliminares sobre la reproducción de *Rhinoclemmys melanosterna* Gray (Reptilia: Quelonia: Emydidae). *Lozania*, 47: 1-6.
- CASTILLO, C. 1986. *Factores ecológicos y de mercado de la reproducción de Rhinoclemmys pulcherrima y Kinosternon scorpioides (Testudines: Emydidae y Kinosternidae) en Costa Rica*. Tesis de licenciatura, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- CHEYLAN, M. 1984. Croissance et détermination de l'âge chez le lézard ocellé (groupe *Lacerta lepida*, Sauria, Lacertidae) de France et du Maroc à partir de la squelettochronologie. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 44: 29-37.

- CHRISTENSEN, R. M. 1975. Breeding Central American wood turtles. *Chelonia*, 2: 8-10.
- CONGDON, J. D. & VAN LOBEN, R. C. 1991. Growth and body size in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingi*): Relationships to reproduction. *Can. J. Zool.*, 69: 239-244.
- COTT, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. Methuen, London.
- DOBIE, J. L. 1971. Reproduction and growth in the Alligator Snapping turtle, *Macrochelys temminckii* (Troost). *Copeia*, 1971: 645-658.
- DODD, C. K. 1997. Population structure and the evolution of sexual size dimorphism and sex ratios in an insular population of Florida box turtles (*Terrapene carolina bauri*). *Can. J. Zool.*, 75: 1495-1507.
- DODD, C. K. & BRODIE, E. D. 1975. Notes on the defensive behavior of the Snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Herpetologica*, 31: 286-288.
- DYER, W. G. & CARR, J. L. 1990a. Some Digeneans of the Neotropical turtle Genus *Rhinoclemmys* in Mexico and South America. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 57: 12-14.
- DYER, W. G. & CARR, J. L. 1990b. Some Ascarid, Spirurid and Rhabditid Nematodes of the Neotropical turtle Genus *Rhinoclemmys* in Mexico and South America. *J. Parasitol.*, 76: 259-262.
- EHRENFELD, D. W. 1979. Behavior associated with nesting. 417-434. En: HARLESS, M. & MORLOCK, H. (Eds.). *Turtles, perspectives and research*. J. Wiley, New York.

- ERNST, C. H. 1978. A revision of the neotropical turtle genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica*, 34: 113-134.
- ERNST, C. H. 1980a. *Rhinoclemmys annulata*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 250.
- ERNST, C. H. 1980b. *Rhinoclemmys areolata*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 251.
- ERNST, C. H. 1980c. *Rhinoclemmys funerea*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 263.
- ERNST, C. H. 1980d. *Rhinoclemmys nasuta*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 264.
- ERNST, C. H. 1981a. *Rhinoclemmys*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 274.
- ERNST, C. H. 1981b. *Rhinoclemmys pulcherrima*. *Catalogue Catalogue Am. Amph. Rept.*, 275.
- ERNST, C. H. 1981c. *Rhinoclemmys punctularia*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 276.
- ERNST, C. H. 1981d. *Rhinoclemmys rubida*. *Catalogue Am. Amph. Rept.*, 277.
- ERNST, C. H. 1983a. *Rhinoclemmys funerea*. 417-418. En: JANZEN, D. H. (Ed.). *Costa Rican Natural History*. Univ. Chicago Press. Chicago & London.
- ERNST, C. H. 1983b. *Rhinoclemmys pulcherrima*. 418-419. En: JANZEN, D. H. (Ed.). *Costa Rican Natural History*. Univ. Chicago Press. Chicago & London.
- ERNST, C. H. & BARBOUR, R. W. *Turtles of the world*. Smithsonian Inst. Press. Washington D. C.

- EWERT, M. A. 1979. The embryo and its egg: development and natural history. 333-413. En: HARLESS, M. & MORLOCK, H. (Eds.). *Turtles: Perspectives and Research*. John Wiley & sons. New York.
- EWERT, M. A. 1985. Embryology of turtles. 75-267. En: GANS, C., BILLET, F. & MADERSON, P. F. A. (Eds.). *Biology of the reptilia, vol. 14*. John Wiley & sons, New York.
- FLAUSIN, L. P., ACUÑA, R. A. & ARAYA, E. 1997. Natalidad de *Chelydra serpentina* (Testudines; Chelydridae) en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44: 663-666.
- FLORES, M. 1999. Geografía de Costa Rica. Ed. EUNED. San José, Costa Rica.
- FORMANOWICZ, D. R., BRODIE, E. D. & WISE, S. C. 1989. Foraging behavior of Matamata turtles: the effect of prey density and the presence of a conspecific. *Herpetologica*, 45: 61-67.
- FRAZER, N. B., GIBBONS, J. W. & GREENE, J. L. 1991. Growth, survivorship and longevity of Painted turtles, *Chrysemys picta*, in a Southwestern Michigan Mash. *Am. Midl. Nat.*, 125: 245-258.
- FRAZER, N. B., GREENE, J. L. & GIBBONS, J. W. 1993. Temporal variation in Growth Rate and Age at Maturity of Male Painted turtles, *Chrysemys picta*. *Am. Midl. Nat.*, 130: 314-324.
- GERMANO, D. J. 1988. Age and growth histories of Desert Tortoises using scute annuli. *Copeia*, 1988: 914-920.
- GIBBONS, J. W. 1970. Reproductive dynamics of a turtle (*Pseudemys scripta*) population in a reservoir receiving heated effluent from a nuclear reactor. *Can. J. Zool.*, 48: 881-885.

- GIBBONS, J. W. & GREENE, J. L. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. 124-134. En: GIBBONS, J. W. (Ed.). *Life history and ecology of the Slider turtle*. Smithsonian Inst. Press. Washington D. C.
- GIBBONS, J. W. & LOVICH, J. E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the Slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetol. Monogr.*, 4: 1-29.
- GIBBONS, J. W. & SEMLITSCH, J. L. 1982. Survivorship and longevity of a long-lived vertebrate species: how long do turtles live? *J. Anim. Ecol.*, 51: 523-527.
- GRAHAM, T. E. 1971. Growth rate of the red-bellied turtle, *Chrysemys rubriventris* at Plymouth, Massachusetts. *Copeia*, 1971: 353-356.
- GRAHAM, T. E. 1989. Life histories techniques. 73-95. En: HARLESS, M. & MORLOCK, H. (Eds.). *Turtles: perspectives and research*. Krieger Publ. Malabar, Florida.
- GREENBERG, N. 1976. An ethogram of the Blue Spiny Lizard, *Sceloporus cyanogenys* (Sauria, Iguanidae). *J. Herpet.*, 11: 177-195.
- HAILMAN, J. P. & ELOWSON, A. M. 1992. Ethogram of the nesting female Loggerhead (*Caretta caretta*). *Herpetologica*, 48: 1-30.
- HARTSHORN, G. S. 1983. Plants. 118-350. En: JANZEN, D. H. (Ed.). *Costa Rican Natural History*. Univ. Chicago Press. Chicago & London.
- HILDEBRAND, S. F. 1932. Growth of Diamond-back terrapins size attained, sex ratio and longevity. *Zoologica*, 9: 551-563.

HOLDRIDGE, L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H., LIANG, T. & TOSI, J. A. Jr. 1971. Forest environment in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press.

HUXLEY, J. S. 1972. *Problems of relative growth*. Dover Inc. New York.

IVERSON, J. B. 1975. Notes on courtship in *Rhinoclemmys funerea*. *J. Herpetol.*, 9: 249-250.

IVERSON, J. B. 1988. Growth in the Common Map Turtle, *Graptemys geographica*. *Transactions of the Kansas Acad. Sci.*, 91 (3-4): 153-157.

IVERSON, J. B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed. Richmond, Indiana.

JACKSON, C. G. Jr. 1970. A biometrical study of growth in *Pseudemys concinna suwanniensis*. *Copeia*, 1970: 528-534.

JACKSON, C. G. Jr., TROTTER, H., TROTTER, J. A. & TROTTER, M. W. 1978. Further observations of growth and sexual maturity in captive Desert tortoises (Reptilia; Testudines). *Herpetologica*, 34: 225-227.

JANZEN, D. H. 1980. Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 9: 139-142.

JENSSEN, T. 1970. The etho-ecology of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). *J. Herpet.*, 4: 1-38.

JENSSEN, T. 1977. Evolution of the Anoline lizard display behavior. *Am. Zool.*, 17: 203-215.

- KAUFMANN, R. 1975. Observaciones sobre el crecimiento de tortugas marinas en cautividad. *Caldasia*, 11 (53): 139-150.
- KELLER, C. 1997. Ecología de poblaciones de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla. Sevilla, España.
- KENNETT, R. M. 1996. Growth models for two species of freshwater turtle, *Chelodina rugosa* and *Elseya dentata*, from the wet-dry tropics of Northern Australia. *Herpetologica*, 52: 383-395.
- KOHLER, G. 1998. Herpetologische Beobachtungen in Nicaragua. *Natur und Museum*, 128: 163-170.
- KOHLER, G. 1999. The amphibians and reptiles of Nicaragua. *Cour. Forsch.-Isnt. Senckenberg*, 213: 1-101.
- LAMBERT, M. R. K. 1993. On growth, sexual dimorphism and the general ecology of the African Spurred tortoise, *Geochelone sulcata*, in Mali. *Chelonian Conserv. Biol.*, 1: 37-46.
- LOVICH, J. E. 1988. Aggressive basking behavior in Eastern Painted turtles (*Chrysemys picta picta*). *Herpetologica*, 44: 197-202.
- LOVICH, J. E. 1990. Gaping behavior in basking Eastern Painted turtles. *J. Pennsylvania Acad. Sci.*, 64: 78-80.
- LOVICH, J. E., ERNST, C. H. & McBRENN, K. F. 1990. Growth, maturity and sexual dimorphism in the Wood turtle, *Clemmys insculpta*. *Can. J. Zool.*, 68: 672-677.

- LOVICH, J. E., GARSTKA, W. R. & COOPER, W. E. 1990. Female participation in courtship behavior of the turtle *Trachemys scripta scripta*. *J. Herpetol.*, 24: 422-424.
- LOVICH, J. E., TUCKER, A. D., GIBBONS, J. W. & ZIMMERMAN, T. D. 1991. Behavior of hatchlings Diamond-Back terrapins (*Malaclemys terrapin*) released in a South Carolina Salt Marsh. *Herp. Rev.*, 22: 81-83.
- MATEO, J. A. & CASTANET, J. 1994. Reproductive strategies in three Spanish populations of the Ocellated lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae). *Acta Oecologica*, 15: 215-229.
- MEDEM, F. 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chocó. *Rev. Acad. Colomb. Cien. Ex. Fis. Nat.*, 11: 279-303.
- MEDEM, F., CASTAÑO, O. V. & LUGO, M. 1979. Contribución al conocimiento sobre la reproducción y el crecimiento de los morrocoyes (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*; Testudines. Testudinidae). *Caldasia*, 12: 497-511.
- MEDICA, P. A., BURY, R. B. & TURNER, F. B. 1975. Growth of the desert tortoise (*Gopherus agassizi*) in Nevada. *Copeia*, 1975: 639-643.
- MERCHAN, M. 1992. *El maravilloso mundo de las tortugas*. Antiquaria Ed. Madrid.
- MERCHAN, M. & MARTINEZ, A. 1999. *Tortugas de España, biología, patología y conservación de las especies ibéricas, baleares y canarias*. Antiquaria Ed. Madrid.

- MERCHAN, M. & MORA, J. M. 2000. Biología, distribución y conservación de la tortuga negra (*Rhinoclemmys funerea*) en Costa Rica. *Reptilia*, 26: 31-38.
- MERCHAN, M. & MORA, J. M. 2001. Biología, reproducción y conservación de la tortuga roja *Rhinoclemmys pulcherrima manni* Dunn, 1930 (Testudines: Bataguridae) en Costa Rica. *Reptilia*, 27: 52-58.
- MERCHAN, M. En prensa. Estudio biométrico de juveniles de tortuga “jicotea” *Trachemys scripta emolli* Legler, 1990 (Testudines: Emydidae). *Rev. Esp. Herp.*
- MERCHAN, M. En prensa. Comportamientos defensivos de la tortuga negra (*Rhinoclemmys funerea*) y observaciones de ataques de tortuga mordedora (*Chelydra serpentina acutirostris*) en Costa Rica. *Libro de Resúmenes del IX Congreso Nacional y VI Latinoamericano de Etología*. Sociedad Española de Etología. Madrid.
- MERCHAN, M. En prensa. *Biología, conservación y tratamiento en cautividad de la tortuga africana de espolones Geochelone sulcata (Miller, 1779)*. Ed. Reptilia. Barcelona.
- MERCHAN, M., COLL, M. & FOURNIER, R. En prensa. Crecimiento de la tortuga de espolones *Geochelone sulcata* Miller, 1779 (Testudines: Testudinidae) durante el primer año de vida. *Brenesia*.
- MOLINA, M. 1981. Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria, Lacertidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 43-78.
- MOLINA, M. 1986. Organization of behaviour in isolated lizards (*Gallotia galloti galloti*) as revealed by multivariate analyses. *Doñana, Acta Vertebrata*, 13: 35-49.

- MOLL, D. 1994. The ecology of sea beach nesting in slider turtles (*Trachemys scripta venusta*) from Caribbean Costa Rica. *Chel. Conserv. Biol.*, 1: 107-116.
- MOLL, E. O. & LEGLER, J. M. 1971. The life history of a Neotropical turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff). *Bull. Los Angeles County Sci.*, 11: 1-102.
- MONGE-NAJERA, J. & MOREVA, B. 1987. Notes on the feeding behavior of a juvenile mud turtle *Kinosternon scorpioides*. *Herp. Rev.*, 18: 7-8.
- MONGE-NAJERA, J., MOREVA, B. & CHAVEZ, M. 1988. Nesting behaviour of *Rhinoclemmys pulcherrima* in Costa Rica (Testudines: Emydidae). *Herpet. J.*, 1: 308.
- MONTEIRO, L. R. & SOARES, M. 1997. Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman* Spix, 1825 (Crocodylia: Alligatoridae). *Herpetologica*, 53: 62-69.
- MORA, J. M. & MERCHAN, M. 2000. Reproducción y conservación de la tortuga negra (*Rhinoclemmys funerea*) en Costa Rica. 107. En: *Libro de resúmenes del VIII Congreso Nacional y V Latinoamericano de Etología*. Sociedad Española de Etología y Universidad de Granada. Granada.
- MORA, J. M. & UGALDE, A. N. 1991. A note on the population status and exploitation of *Pseudemys scripta emolli* (Reptilia: Emydidae) in Northern Costa Rica. *Bull. Chicago Herp. Soc.*, 26 (5): 111.
- MURPHY, J. B. & LAMOREAUX, W. E. 1978. Mating behaviour in three Australian Chelid turtles (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Herpetologica*, 34: 398-405.

- PATTERSON, R. & BRATTSTROM, B. 1972. Growth in captive *Gopherus agassizi*. *Herpetologica*, 28: 169-171.
- PEARSE, A. S. 1923. The growth of the Painted turtle. *Biological Bull.*, 45: 145-148.
- PEREZ, M., COLLADO, E. & RAMO, C. 1979. Crecimiento de *Mauremys caspica leprosa* (Schweigger, 1812) (Reptilia, Testudines) en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 161-178.
- PLEGUEZUELOS, J. M. 1989. Folidosis, biometría y coloración de ofidios en el SE de la Península Ibérica: *Malpolon monspessulanus* (Hermann). *Rev. Esp. Herp.*, 3: 183-196.
- PRITCHARD, P. C. H. 1979. *Enciclopedia of turtles*. TFH Ed. New Jersey.
- PRITCHARD, P. C. H. 1993. A Ranching project for freshwater turtles in Costa Rica. *Chel. Conserv. Biol.*, 1: 48.
- PRITCHARD, P. C. H. & TREBBAU, P. 1984. *Turtles of Venezuela*. Soc Study Amph. Rept. Ohio.
- RAMO, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el Hato "El Frío", Llanos de Apure, Venezuela. *Doñana, Acta Vertebrata*, 9-3: 1-161.
- REID, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford Univ. Press, New York.
- ROMERO-BEVIA, M., MATEO, J. A. & PEREZ-MELLADO, V. 1999. Morfometría y estructura de edades y sexos de la población natural de *Gallotia simonyi*. *Monogr. Herpetol. AHE*, 4: 43-53.

- RUBY, D. E. & NIBLICK, H. A. 1994. A behavioral inventory of the desert tortoise: development of an ethogram. *Herpetol. Monogr.*, 8: 88-102.
- RUBY, D. E., ZIMMERMAN, L. C., BULOVA, S. J., SALICE, C. J., O'CONNOR, M. P. & SPOTILA, J. R. 1994. Behavioral responses and time allocation differences in desert tortoises exposed to environmental stress in semi-natural enclosures. *Herpetol. Monogr.*, 8: 27-44.
- RUIZ, G. A. 1995. *Ecología de anidación de la tortuga Trachemys scripta (Testudines: Emydidae) en la Laguna San Sebastián, Caño Negro, Costa Rica*. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- SAVAGE, J. M. & VILLA, J. D. 1986. Introduction to the herpetofauna of Costa Rica. *SSAR Contrib. Herpetol.*, 3: 1-207.
- SEIDEL, M. E. 1990. Growth and population characteristics of the slider turtle *Trachemys decussata* on Grand Cayman Island. *J. Herpetol.*, 24: 191-196.
- SERGEEV, A. 1937. Some materials to the problem of the reptilian post-embryonic growth. *Zool. J. Moscow*, 16: 723-735.
- SEXTON, O. J. 1965. The annual cycle of growth and shedding in the Midland Painted turtle, *Chrysemys picta marginata*. *Copeia*, 1965: 314-318.
- SITES, J. W., GREENBAUM, I. F. & BICKHAM, J. W. 1981. Biochemical systematics of Neotropical turtles of the Genus *Rhinoclemmys* (Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica*, 37: 256-264.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1979. *Biometría*. H. Blume, Madrid.

- STICKEL, L. F. & BUNCK, C. N. 1989. Growth and morphometrics of the Box tortoises *Terrapene c. carolina*. *J. Herpetol.*, 23: 216-223.
- TESKA, W. R. 1976. Terrestrial movements of the mud turtle *Kinosternon scorpioides* in Costa Rica. *Copeia*, 1976: 579-580.
- VENCES, M., FRANZEN, M., FLASCHENDRAGER, A., SCHMITT, R. & REGÖS, J. 1998. Beobachtungen zur Herpetofauna von Nicaragua: Kommentierte Artenliste der Reptilien. *Salamandra*, 34: 17-42.
- VILLA, J. D. 1983. Nicaraguan fishes, amphibians and reptiles: checklist and bibliography. Univ. Centroamericana. Managua.
- WEAVER, W. G. Jr. 1970. Courtship and combat behavior in *Gopherus berlandieri*. *Bull. Florida State Mus.*, 15: 1-43.
- WILLIAMSON, L. U., SPOTILA, J. R. & STANDORA, E. A. 1988. Growth, selected temperature and CTM of young Snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *J. Therm. Biol.*, 14: 33-39.
- ZIMMERMANN, E. 1986. Breeding terrarium animals. T. F. H. Publ. New Jersey.
- ZUG, G. R. 1991. Age determination in turtles. *SSAR Herpetological Circular*, 20.