

SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y
CONSERVACIÓN
DE LAS TORTUGAS
CONTINENTALES
DE COLOMBIA

Vivian P. Páez, Mónica A. Morales-Betancourt,
Carlos A. Lasso, Olga V. Castaño-Mora
y Brian C. Bock
(Editores)



© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt 2012.
Los textos pueden ser citados total o parcialmente citando la fuente.

SERIE EDITORIAL RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS Y PESQUEROS CONTINENTALES DE COLOMBIA
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH)

Coordinación editorial: Carlos A. Lasso y Mónica A. Morales-Betancourt.

Revisión científica: Josefa C. Señaris y Fernando J. M. Rojas-Runjaic.

Revisión de textos: Carlos A. Lasso, Mónica A. Morales-Betancourt y Vivian P. Páez.

Fotos portada: Fernando Trujillo, Luis A. Rodríguez, Omar Hernández y Paula Sánchez-Duarte.

Foto contraportada: Fernando Trujillo.

Foto portada interior: Fernando Trujillo.

Elaboración de mapas: Juliana Agudelo Torres (Programa Biología de la Conservación y Uso de la Biodiversidad -IAvH).

Diseño y diagramación: Luisa F. Cuervo G.

Impresión: Unión Gráfica Ltda.

Impreso en Bogotá, D. C., noviembre de 2012
1.000 ejemplares.

CITACIÓN SUGERIDA:

Obra completa: Páez, V. P., M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-Mora y B. C. Bock (Editores). 2012. V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia, 528 pp.

Capítulos: Carr, J. 2012. Caracteres morfológicos para estudios de taxonomía y sistemática de tortugas. Capítulo 7. Pp. 103-113. *En:* Páez, V. P., M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-Mora y B. C. Bock (Editores). 2012. V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.

Páez, Vivian P.

Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia / Páez, Vivian P. [et al.]. Coordinación editorial: Carlos A. Lasso y Mónica A. Morales Betancourt. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, V. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2012; 528 p.: il., col. mapas; 16.5 x 24 cm.

Incluye bibliografía y catálogo de familias y especies

Título

Autor

1. Especies amenazadas -Colombia
3. Tortugas continentales -Colombia
4. Tortugas continentales - conservación
5. Tortugas -filogenia
6. Tortugas- historia evolutiva
7. Tortugas neotropicales -Colombia
8. Tráfico ilegal -Colombia

ISBN: 978-958-8343-77-8

Número de contribución: IAvH 477

Registro en el catálogo Humboldt: 14916

CDD: **591.3**

Responsabilidad. Las denominaciones empleadas y la presentación del material en esta publicación no implican la expresión de opinión o juicio alguno por parte del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Así mismo, las opiniones expresadas no representan necesariamente las decisiones o políticas del Instituto, ni la citación de nombres, estadísticas pesqueras o procesos comerciales. Todos los aportes y opiniones expresadas son de la entera responsabilidad de los autores correspondientes.



TABLA DE CONTENIDO

Presentación	7
Prólogo	9
Resumen ejecutivo	15
Executive summary	23
Autores y afiliaciones	31
Agradecimientos	35
1. Introducción	39
2. Colombia: generalidades del medio acuático y terrestre	43
3. Generalidades y estado de conservación orden Testudines	57
Primera parte. Macroevolución	70
4. Historia evolutiva y paleobiogeografía de las tortugas de Colombia	71
5. Biogeografía continental colombiana: un enfoque desde la hidrografía	81
6. Filogenia y filogeografía de las tortugas continentales colombianas	91
Segunda parte. Individuos	102
7. Caracteres morfológicos para estudios de taxonomía y sistemática de tortugas	103
8. Evolución y mecanismos de determinación sexual en tortugas	115
9. Efectos maternos y plasticidad fenotípica en tortugas	125
10. Sistemas reproductivos: cortejo, selección sexual y paternidad múltiple	137
11. Ecología de anidación de las tortugas continentales de Colombia	147
12. Patrones de movimiento	159
13. Métodos de campo para estudios demográficos	171
13.1 Colecta	171

13.2 Determinación del sexo, edad y estado reproductivo	178
13.3 Inducción a la ovoposición	181
13.4 Lavado estomacal, recolecta de heces y análisis de contenidos estomacales	181
13.5 Telemetría	182
13.6 Métodos de marcaje	183
III: Tercera parte. Poblaciones	188
14. Historias de vida en tortugas	189
15. Genética poblacional de las tortugas continentales de Colombia	205
16. Modelamiento de la distribución geográfica de las tortugas continentales: una herramienta para la conservación	213
IV: Cuarta parte. Catálogo de especies	226
17. Clave para las familias y especies de tortugas continentales de Colombia	227
18. Familias y especies de tortugas dulceacuícolas y terrestres de Colombia	235
Aproximación metodológica	237
Familia Chelidae	241
Familia Chelydridae	273
Familia Emydidae	281
Familia Geoemydidae	299
Familia Kinosternidae	325
Familia Podocnemididae	351
Familia Testudinidae	405
V: Quinta parte. Conservación	452
19. Amenazas a las poblaciones de las tortugas continentales de Colombia	453
19.1 Amenazas directas: uso y tráfico	454
19.2 Amenazas indirectas: degradación del hábitat	473
20. Estrategias para la conservación de las tortugas continentales de Colombia	495
20.1 Planes de manejo y/o acción	497
20.2 Educación ambiental y trabajo comunitario	503
20.3 Monitoreo y modelos poblacionales	502
20.4 Zoocria	507
20.5 Protección de nidadas y levantamiento de neonatos	507
20.6 Normativa	509
20.7 Conclusiones y recomendaciones	514



7. Caracteres morfológicos para estudios de taxonomía y sistemática de tortugas

John L. Carr

En este capítulo se ofrece una revisión de la literatura relacionada con el uso de caracteres morfológicos en la taxonomía y sistemática, con énfasis en la preparación de una matriz de datos a utilizar en la reconstrucción de la filogenia. Aunque el uso de datos morfológicos en la sistemática se ha reducido con respecto a los datos genéticos moleculares, hay numerosas razones por las cuales la morfología sigue siendo relevante y útil, incluida la posibilidad de relacionar los fósiles con taxones existentes, el posible efecto sinérgico de la combinación de datos morfológicos y moleculares, y la importancia de los datos morfológicos para la descripción de especies. Aunque se han identificado una serie de problemas que hacen menos deseable el uso de los caracteres morfológicos que caracteres moleculares, la mayoría han sido refutadas. En particular, el problema sobre la disminución del número y tipo de caracteres en los estudios morfológicos ha sido resuelto por las técnicas desarrolladas para incluir los caracteres polimórficos y continuos, así como las herramientas de software para ayudar con la codificación y compilación de una matriz de datos

morfológicos. En este capítulo se presenta una tabulación de la información específica relacionada con la filogenia de los grupos de tortugas colombianas que puede servir como punto de partida para nuevos estudios, así como una compilación de caracteres morfológicos de tortugas. Finalmente se exponen cinco recomendaciones para brindar una orientación sobre los procedimientos útiles en la construcción de una matriz de datos de caracteres morfológicos.

Importancia de la morfología

En comparación con el uso de datos moleculares, la utilización de caracteres morfológicos para los estudios que intentan reconstruir las filogenias ha disminuido (Assis 2009). La interpretación de Scotland *et al.* (2003) es que este cambio se debe a los problemas inherentes de los datos morfológicos, incluyendo el número relativamente pequeño de caracteres que se pueden identificar sin ambigüedad, la delimitación de caracteres homólogos y sus estados de caracteres, y las complicaciones con la codificación de los datos para el análisis. El declive observado en el uso

CARACTERES MORFOLÓGICOS

de caracteres morfológicos en la reconstrucción de filogenias en zoología ha sido notorio durante el periodo 1992-2007, con el 73% de los estudios de sistemática animal (excluyendo artrópodos) empleando datos moleculares, 19% empleando datos morfológicos y el 8% restante empleando una mezcla de ambos tipos de datos (Bybee *et al.* 2010). La misma tendencia es evidente en los estudios específicamente enfocados en la filogenia de tortugas, aunque el número de estudios en morfología ha sido relativamente constante desde 1990. De todas formas, es un porcentaje del total en declive, menor al 20% del total reciente (Iverson *et al.* 2007). Además de las críticas de los datos morfológicos con respecto a la reconstrucción de filogenias, su uso también ha sido criticado en descripciones taxonómicas y se ha sugerido la implementación de un sistema taxonómico basado en secuencias moleculares (Tautz *et al.* 2003).

Varios autores han respondido a estas críticas resaltando la importancia de seguir empleando la morfología en la sistemática (Wiens 2004, Will y Rubinoff 2004, Smith y Turner 2005, Assis 2009, Assis y De Carvalho 2010). Algunos autores han notado un efecto sinérgico de combinar datos morfológicos y moleculares en análisis de filogenia (resumido en Assis 2009), siendo algunas de las ventajas asociadas al uso de caracteres morfológicos un aumento en la resolución, menos homoplastia en la morfología y un aumento en el apoyo de las ramas en la topología. Hay varios ejemplos de estudios de filogenia de tortugas que combinan análisis de datos morfológicos y moleculares (p. e. Shaffer *et al.* 1997, Iverson 1998, Stephens y Wiens 2003). De acuerdo a Assis (2009), tanto los datos morfológicos como moleculares son informativos con respecto a la biodiversidad,

pero la significancia de la morfología como algo fundamental para la sistemática y la reconstrucción de filogenias, tanto en un sentido histórico como conceptual, no es suficientemente reconocida en la actualidad (Rieppel y Kearney 2007, Assis 2009).

Además del uso de los datos morfológicos en las reconstrucciones de filogenias, su uso es esencial para relacionar fósiles a taxones existentes (Wiens 2004), así como la descripción de taxones al nivel alfa y su identificación (Hillis y Wiens 2000). Una tendencia reciente llamada taxonomía integrativa es el uso de todos los tipos de evidencia, incluyendo datos morfológicos, moleculares, comportamentales y ecológicos, en el proceso de definir especies (Dayrat 2005, Padial *et al.* 2010). Recomendaciones relacionadas con los mejores métodos para la taxonomía de tortugas, incluyen igualmente, el uso integrado de múltiples fuentes de información (TTWG 2007). Existen varias especies de anfibios y reptiles crípticos que fueron encontrados empleando esta estrategia (p. e. Padial y De la Riva 2009). Las descripciones más recientes de dos especies nuevas de tortugas en Suramérica se basaron en la morfología únicamente (McCord *et al.* 2001, Bour y Zaher 2005), pero dos especies nuevas de Norteamérica reconocidas recientemente con base en estudios de tipo revisión, fueron identificadas empleando una estrategia integrativa (Ennen *et al.* 2010, Murphy *et al.* 2011).

Análisis de caracteres para morfología

Los supuestos, conceptos básicos y procedimientos para realizar un análisis filogenético que incluya caracteres morfológicos, han sido revisados en varios textos (p. e. Schuh y Brower 2009, Wiley y Lieberman 2011). Además hay dos volúmenes



M. Morales-B.

basados en simposios, que tratan específicamente temas relacionados con el uso de caracteres morfológicos en la filogenética (Wiens 2000, MacLeod y Forey 2002). El supuesto de independencia (o 'cuasi-independencia') de caracteres y su homología son básicos para cualquier análisis (Schuh y Brower 2009, Wiley y Lieberman 2011). Algunos autores han indicado que los caracteres morfológicos son mucho más propensos independiente de lo que se dispone de datos de secuencias moleculares de un solo gen (Hillis y Wiens 2000). Sin embargo, un estudio cuidadoso de la morfología puede revelar los complejos de caracteres que son funcionalmente relacionados entre sí, y por lo tanto no son independientes (Emerson y Hastings 1998). Un ejemplo en tortugas era la correlación encontrada entre una serie de nueve caracteres de la concha relacionados con el plastrón móvil en el género *Terrapene* (Joyce *et al.* 2012). A pesar de que la homología es un concepto complejo y polémico (Assis 2009, Wiley y Lieberman 2011), es fundamental ya que los estados alternativos de un carácter son homólogos entre sí, por lo que cada carácter representa una hipótesis simple de que es independiente de los demás y representa una serie de transformación homóloga (Rieppel 2007, Rieppel y Kearney 2007, Schuh y Brower 2009).

Los análisis de caracteres de la manera descrita por Wiens (2001), incluye los procesos interrelacionados de definición, delimitación, codificación y ordenamiento de estados de los caracteres con base en las observaciones tanto cualitativas como cuantitativas de aspectos del cuerpo del animal y la partición de la información en descripciones lógicas y coherentes de cada carácter, sus formas alternativas (estados) y cómo estas formas están relacionadas unas a otras, proponiendo de esta forma

una hipótesis de carácter (Rieppel 2007, Rieppel y Kearney 2007). El protocolo estándar para el estudio filogenético consiste en comenzar examinando caracteres (varias hipótesis) propuestos anteriormente para el mismo grupo de organismos (Schuh y Brower 2009). Es común en estos estudios, refinar las definiciones de los caracteres y añadir otros (p. e. Yasukawa *et al.* 2001, Joyce y Bell 2004, Bour y Zaher 2005). En el caso de tortugas, la tabla 1 resume los estudios filogenéticos de todas las familias de tortugas continentales de Colombia. La lista contiene análisis que van desde todas las familias de tortugas existentes (p. e. Shaffer *et al.* 1997) hasta análisis de un solo género (p. e. Cadena *et al.* 2008) y muchos estudios que combinan tanto taxones vivos como fósiles (p. e. Gaffney *et al.* 2011).

Varios criterios han sido empleados para seleccionar caracteres a incluir en un estudio, principalmente en la forma de bases para la exclusión (Poe y Wiens 2000). Entre estos criterios están los polimorfismos dentro de taxones terminales, sea especies o taxones superiores, exclusión por datos faltantes, rechazo de variables continuas o cualitativas y exclusión de caracteres o conjuntos de caracteres por sospechar que son demasiado homoplásticos (p. e. exclusión de todos los patrones de color). Poe y Wiens (2000) discutieron y refutaron cada uno de estos criterios. Por ejemplo, aunque se ha mostrado que los caracteres polimórficos tienden a ser homoplásticos (Campbell y Frost 1993), también se ha ilustrado que contienen información filogenética significativa y que se generan filogenias más precisas cuando se les incluye en los análisis (p. e. Wiens y Servedio 1997). Los datos faltantes en una matriz de datos normalmente conducen a la exclusión del carácter, o del taxón. Las si-

CARACTERES MORFOLÓGICOS

Tabla 1. Guía de los estudios filogenéticos que incluyen datos morfológicos (M). Otros tipos de datos indicados: ML = molecular, AL = alozimas, C = cromosomas, P = proteínas, B = comportamiento.

Grupo de tortugas estudiadas	Tipo de datos	Número caracteres morfológicos	Referencias
Todas las tortugas	M	136	Joyce (2007)
Todas las tortugas	M, ML	115	Shaffer <i>et al.</i> (1997)
Pleurodira	M	175	Gaffney <i>et al.</i> (2006)
Chelidae	M	33	Gaffney (1977)
<i>Phrynops</i>	M	18	McCord <i>et al.</i> (2001)
<i>Phrynops</i>	M	19	Bour y Zaher (2005)
<i>Chelus</i>	M	7	Cadena <i>et al.</i> (2008)
Podocnemididae	M	63	Meylan <i>et al.</i> (2009)
Podocnemididae	M	53	Cadena <i>et al.</i> (2010)
Podocnemididae	M	74	Gaffney <i>et al.</i> (2011)
Chelydridae	M	17	Gaffney (1975)
Kinosternidae	M, AL, P	27	Iverson (1991)
Kinosternidae	M, AL, ML	27	Iverson (1998)
Testudinoidea	M	70	Joyce y Bell (2004)
Emydidae	M	25	Gaffney y Meylan (1988)
Emydidae	M	239	Stephens y Wiens (2003)
Emydidae	M, ML	245	Wiens <i>et al.</i> (2010)
Emydinae	M, B, C, ML	30	Burke <i>et al.</i> (1996)
<i>Trachemys</i>	M	23	Seidel (2002)
Testudinidae	M	60+	Crumly (1985)
Testudinidae	M	61	Perälä (2002)
Geoemydidae	M, C	82	Hirayama (1985)
Geoemydidae	M	35	Yasukawa <i>et al.</i> (2001)
<i>Rhinoclemmys</i>	M, C, AL	85	Carr (1991)

mulaciones han mostrado que la cantidad y calidad de información de los caracteres faltantes puede afectar la precisión de los resultados, pero la simple falta de datos no

debe ser una justificación para la exclusión de un carácter o de taxón al que le falten los datos (Wiens 2003).



M. Morales-B.

Dado el déficit inherente en el número de posibles caracteres morfológicos en comparación con caracteres genéticos moleculares (Hillis y Wiens 2000, Scotland *et al.* 2003), al excluir el menor número de caracteres posibles, más pueden ser incluidos en un análisis. El número de caracteres es importante para el grado de precisión y resolución que se puede obtener en un análisis filogenético (p. e. Hillis y Wiens 2000). Un método común en la comparación de los estudios es la relación del número de caracteres a número de taxones. En un trabajo sobre los Pelomedusoides, Gaffney *et al.* (2006) encontraron poca resolución en los caracteres de la concha en comparación con los caracteres del cráneo (38 de la concha vs. 122 del cráneo de los 175 caracteres de la matriz de datos total; 1,4 vs. 3,1 caracteres/taxón, respectivamente, en las particiones de la matriz analizada separadamente). Del mismo modo, Carr (1991) encontró resolución en alrededor de la mitad de los clados dentro de *Rhinoclemmys* con una matriz de datos más pequeña elaborada con los patrones de color (1,9 caracteres/taxón), en comparación con una matriz por separado con más caracteres que se ha resuelto por completo (4,7 caracteres/taxón).

La codificación de caracteres es el proceso de delimitar y organizar los datos para el análisis con un algoritmo para computador (Poe y Wiens 2000, Schuh y Brower 2009). Dos de los criterios mencionados anteriormente para la exclusión de los caracteres, se relacionan con la codificación de caracteres polimórficos para el análisis. Sin embargo, se han desarrollado métodos para la codificación de caracteres polimórficos, caracteres que varían en forma continua y variables morfométricas o merísticas (Wiens 1999, Zelditch *et al.* 2000, Smith y Gutberlet 2001, Wiens

2001, Lawing *et al.* 2008). Actualmente, hay metodologías y herramientas disponibles para ayudar en la recopilación, documentación y estandarización de datos morfológicos. Un ejemplo es el software llamado Mesquite (Maddison y Maddison 2011) que puede utilizarse para compilar y editar una matriz de datos para el análisis filogenético. Con el módulo SILK (Ramírez *et al.* 2007) se puede documentar los estados de caracteres vinculados con imágenes digitales. Otra herramienta de software es Fast Morphology GFC (Chang y Smith 2001), que se utiliza para transformar datos de especímenes a un carácter por taxón matriz de datos con codificación de frecuencia general (Smith y Gurberlet 2001), uno de los métodos más utilizados para codificar datos continuos o polimórficos para hacer un análisis filogenético.

Caracteres morfológicos de tortugas

Como punto de partida para los estudios morfológicos la tabla 1 recoge los estudios realizados por grupo taxonómico y la tabla 2 contiene una introducción a la literatura de las características morfológicas de tortugas. Los caracteres morfológicos de tortugas normalmente caen en uno de varios grupos: (1) osteología craneal, (2) osteología y escamación de la concha, (3) otra osteología pos craneal, (4) anatomía de tejidos blandos y (5) anatomía del integumento y características de patrón de colores. Los caracteres que se han utilizado para describir especies y para distinguir las de las especies relacionadas también puede ser utilizado en el análisis filogenético en el nivel interespecífico y niveles más altos.

Los caracteres utilizados más ampliamente y que son comunes en estudios de filogenia de las tortugas son las característi-

CARACTERES MORFOLÓGICOS

cas osteológicas del cráneo y de la concha. Las características del cráneo incluyen el propio cráneo, la mandíbula y el aparato hioideo. También se incluyen las características que pueden estar presentes en la ramfoteca maxilar o mandibular (epidérmicos). La revisión más completa de caracteres craneales se encuentra en Gaffney (1972, 1979) y Gaffney *et al.* (2006).

Los caracteres de la concha están basados en las características tanto osteológicas como epidérmicas, principalmente las articulaciones entre los huesos (suturas), las uniones entre los escudos (costuras) y las impresiones de las costuras de los escudos en los huesos subyacentes (surcos), visibles en conchas sin escudos y en los fósiles. Hay diferencias desafortunadas en la

Tabla 2. Listado de aspectos morfológicos y anatómicos descritos en la literatura y que pueden ser empleados en la filogenia de tortugas.

Grupo morfológico		Fuente
Esqueleto	Cráneo	Gaffney (1972, 1979). Gaffney <i>et al.</i> (2006) – Pleurodira. Schumacher (1973), Tanner y Avery (1982) – hioideo.
	Concha	Boulenger (1889), Pritchard y Trebbau (1984), Dundee (1989) – terminología para huesos y escudos. Waagen (1972), Hirayama (1985) – agujeros óseos o surcos relacionados con los ductos de las glándulas de almizcle. Tinkle (1962) – contacto entre costuras. Loveridge y Williams (1957), Lovich y Ernst (1989) – formula del plastrón. Pritchard (1988) – huesos neurales. Scheyer (2007) – microestructura de huesos.
	Esqueleto post- craneal	Romer (1956) – esqueleto de las extremidades y formula de las falanges. Williams (1950) – articulación cervical central Zug (1971) – pélvis.
Anatomía de tejidos blandos	Aspectos internos	Parsons (1968) – margen del orificio interno de la nariz. Smith y James (1958) – bolsas de la cloaca. Waagen (1972) – glándulas de almizcle. Winokur (1988) – lengua. Zug (1966) – pene.
	Integumento	Winokur y Legler (1975) – glándulas mentales. Winokur y Legler (1974) – poros rostrales. Winokur (1982) – relieve epidérmico (p.e. bárbulas).
	Patrón de color	Legler (1990) – <i>Trachemys</i> : caracteres del patrón de la cabeza y concha. Carr (1991) – <i>Rhinoclemmys</i> : caracteres del patrón de la cabeza y otros partes del cuerpo.



M. Morales-B.

nomenclatura utilizada para los huesos y escudos de la concha por paleontólogos y zoólogos, así que es recomendable indicar expresamente que se hace referencia a un hueso o un escudo. La terminología de la concha recomendada por Dundee (1989) y utilizada por Rueda-A. *et al.* (2007) tiene un mínimo de modificaciones de la nomenclatura utilizado por los zoólogos hace mucho tiempo (Tabla 2). La terminología utilizada a menudo por los paleontólogos se encuentra en Zangerl (1969). Las referencias a muchos otros caracteres anatómicos se muestran en la tabla 2.

Recomendaciones para estudios de filogenia de tortugas

1. Construir sobre estudios previos, comenzando con caracteres empleados previamente con el mismo taxón o taxones relacionados (p. e. Schuh y Brower 2009).
2. Aportar información explícita sobre el análisis de caracteres, es decir, cómo los caracteres fueron seleccionados para su inclusión o exclusión, cómo fue tratada la variación, y cómo los datos fueron codificados para su análisis (Poe y Wiens 2000, Wiens 2001, Schuh y Brower 2009).
3. Incluir taxones y caracteres donde hay datos faltantes (Wiens 2003, Prevosti y Chemisquy 2010).
4. Se pueden combinar tanto caracteres cualitativos como cuantitativos en el mismo análisis, aun si un carácter es polimórfico o continuo (Smith y Gutberlet 2001, Wiens 2001).
5. Se deben explorar las herramientas electrónicas disponibles que ayuden a la colaboración, compilación, documentación y estandarización de caracteres morfológicos para la reconstrucción de filogenias, p. e., Mesquite (Ramírez *et al.* 2007), Phenex (Balhoff

et al. 2010) y MorphoBank (O'Leary y Kaufman 2010).

Bibliografía

- Assis, L. 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* 25: 528-544.
- Assis, L. C. S. y M. R. De Carvalho 2010. Key innovations: Further remarks on the importance of morphology in elucidating systematic relationships and adaptive radiations. *Evolutionary Biology* 37: 247-254.
- Balhoff, J. P. W. M. Dahdul, C. R. Kothari, H. Lapp, J. G. Lundberg, P. Mabee, P. E. Midford, M. Westerfield y T. J. Vision. 2010. Phenex: Ontological annotation of phenotypic diversity. *PLoS One* 5 (5): e10500.
- Boulenger, G. A. 1889. Catalogue of the chelonians, rhynchocephalians, and crocodiles in the British Museum (Natural History). British Museum Trustees, London, UK. 311 pp.
- Bour, R. y H. Zaher. 2005. A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of northeastern Brazil (Chelonii, Chelidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 295-311.
- Burke, R. L., T. E. Leuteritz y A. J. Wolf. 1996. Phylogenetic relationships of emydid turtles. *Herpetologica* 52: 572-584.
- Bybee, S. M., J. M. Zaspel, K. A. Beucke, C. H. Scott, B. W. Smith y M. A. Branham. 2010. Are molecular data supplanting morphological data in modern phylogenetic studies?. *Systematic Entomology* 35: 2-5.
- Cadena, E., C. Jaramillo y M. E. Paramo. 2008. New material of *Chelus colombiana* (Testudines: Pleurodira) from the lower Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1206-1212.
- Cadena, E. A. J. I. Bloch y C. A. Jaramillo. 2010. New podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the middle-upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 367-382.
- Campbell, J. A. y D. R. Frost. 1993. Anguillid lizards of the genus *Abronia*: Revisionary notes, descriptions of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin*

CARACTERES MORFOLÓGICOS

- of the American Museum of Natural History 216: 1-121.
- Carr, J. L. 1991. Phylogenetic analysis of the neotropical turtle genus *Rhinoclemmys* Fitzinger (Testudines: Emydidae). Thesis Doctoral, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois. 290 pp.
 - Chang, V. y E. N. Smith. 2001. *Fast MorphologyGFC* Version 1.0. <http://www3.uta.edu/faculty/ensmith>
 - Crumly, C. R. 1985. A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae). *Studia Geologica Salmanticensia, Volumen Especial, Studia Palaeocheloniologica* 1: 115-124.
 - Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407-415.
 - Dundee, H. A. 1989. Inconsistencies, inaccuracies, and inadequacies in herpetological methodology and terminology, with suggestions for conformity. *Herpetological Review* 20: 62-65.
 - Emerson, S. B. y P. A. Hastings. 1998. Morphological correlations in evolution: Consequences for phylogenetic analysis. *Quarterly Review of Biology* 73: 141-162.
 - Ennen, J. R., J. E. Lovich, B. R. Kreiser, W. Selman y C. P. Qualls. 2010. Genetic and morphological variation between populations of the Pascagoula map turtle (*Graptemys gibbonsi*) in the Pearl and Pascagoula rivers with description of a new species. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 98-113.
 - Gaffney, E. S. 1972. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates* 2486: 1-33.
 - Gaffney, E. S. 1975. Phylogeny of the chelydrid turtles: A study of shared derived characters in the skull. *Fieldiana Geology* 33: 157-178.
 - Gaffney, E. S. 1977. The side-necked turtle family Chelidae: A theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates* 2620: 1-28.
 - Gaffney, E. S. 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164: 65-376.
 - Gaffney, E. S. y P. A. Meylan 1988. A phylogeny of turtles. Pp. 157-219. *En: Benton, M. J. (Ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1: Amphibians, reptiles, birds. Clarendon Press, Oxford.*
 - Gaffney, E. S., P. A. Meylan, R. C. Wood, E. Simons y D. De Almeida Campos. 2011. Evolution of the side-necked turtles: The family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 350: 1-237.
 - Gaffney, E. S., H. Tong y P. A. Meylan. 2006. Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300: 1-698.
 - Hillis, D. M. y J. J. Wiens. 2000. Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. Pp. 1-19. *En: Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.*
 - Hirayama, R. 1985. Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea); a preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia, Volumen Especial, Studia Palaeocheloniologica* 1: 141-157.
 - Iverson, J. B. 1991. Phylogenetic hypotheses for the evolution of modern kinosternine turtles. *Herpetological Monographs* 5: 1-27.
 - Iverson, J. B. 1998. Molecules, morphology, and mud turtle phylogenetics (Family Kinosternidae). *Chelonian Conservation and Biology* 3: 113-117.
 - Iverson, J. B., R. M. Brown, T. S. Akre, T. J. Near, M. Le, R. C. Thomson y D. E. Starkey. 2007. In search of the tree of life for turtles. *Chelonian Research Monographs* 4: 85-106.
 - Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48: 3-102.
 - Joyce, W. G. y C. J. Bell. 2004. A review of the comparative morphology of extant testudinoid turtles (Reptilia: Testudines). *Asiatic Herpetological Research* 10: 53-109.
 - Joyce, W. G., A. Petričević, T. R. Lyson y N. J. Czaplewski. 2012. A new box turtle from



M. Morales-B.

- the Miocene/Pliocene boundary (Latest Hemphillian) of Oklahoma and a refined chronology of box turtle diversification. *Journal of Paleontology* 86: 177-190.
- Lawing, A. M., J. M. Meik y W. E. Schargel. 2008. Coding meristic characters for phylogenetic analysis: A comparison of step-matrix gap-weighting and generalized frequency coding. *Systematic Biology* 57: 167-173.
 - Legler, J. M. 1990. The genus *Pseudemys* in Mesoamerica: Taxonomy, distribution, and origins. Pp. 82-105. *En: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
 - Loveridge, A. y E. E. Williams. 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 115: 163-557.
 - Lovich, J. E. y C. H. Ernst. 1989. Variation in the plastral formulae of selected turtles with comments on taxonomic utility. *Copeia* 1989: 304-318.
 - MacLeod, N. y P. L. Forey. 2002. Morphology, Shape and phylogeny. Taylor and Francis, London, UK. 318 pp.
 - Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquitemproject.org>
 - McCord, W. P., M. Joseph-Ouni y W. W. Lamar. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical* 49: 715-764.
 - Meylan, P. A., E. S. Gaffney y D. De Almeida Campos. 2009. *Caninemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. *American Museum Novitates* 3639: 1-26.
 - Murphy, R. W., K. H. Berry, T. Edwards, A. E. Leviton, A. Lathrop y J. D. Riedle. 2011. The dazed and confused identity of Agassiz's land tortoise, *Gopherus agassizii* (Testudines, Testudinidae) with the description of a new species, and its consequences for conservation. *ZooKeys* 113: 39-71.
 - O'Leary, M. A. y S. Kaufman. 2011. MorphoBank: Phylophenomics in the "cloud". *Cladistics* 27: 529-537.
 - Padial, J. M. y I. De la Riva. 2009. Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 97-122.
 - Padial, J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7: 1-14.
 - Parsons, T. S. 1968. Variation in the choanal structure of recent turtles. *Canadian Journal of Zoology* 46: 1235-1263.
 - Perälä, J. 2002. The genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae): Phylogenetic inferences. *Chelonii* 3: 32-39.
 - Poe, S. y J. J. Wiens. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. Pp. 20-36. *En: Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
 - Prevosti, F. J. y M. A. Chemsquy. 2010. The impact of missing data on real morphological phylogenies: Influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 26: 326-339.
 - Pritchard, P. C. H. 1988. A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31: 625-686.
 - Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. Turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology No. 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 414 pp.
 - Ramírez, M. J., J. A. Coddington, W. P. Maddison, P. E. Midford, L. Prendini, J. Miller, C. E. Griswold, G. Hormiga, P. Sierwald y N. Scharff. 2007. Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology. *Systematic Biology* 56: 283-294.
 - Rieppel, O. 2007. The performance of morphological characters in broad-scale phylogenetic analyses. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 297-308.
 - Rieppel, O. y M. Kearney. 2007. The poverty of taxonomic characters. *Biology and Philosophy* 22: 95-113.

CARACTERES MORFOLÓGICOS

- Romer, A. S. 1956. Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 772 pp.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M., R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. De La Ossa-V., J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo N° 6. Conservación Internacional. Bogotá. 538 pp.
- Scheyer, T. M. 2007. Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): Implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins. Tesis Doctoral, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, Bonn, Germany. 343 pp.
- Schuh, R. T. y A. V. Z. Brower. 2009. Biological systematics: Principles and applications, 2nd ed. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York. 311 pp.
- Schumacher, G. H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. Pp. 101-200. *En*: Gans C. y T. S. Parsons (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 4. Morphology D. Academic Press, London, UK.
- Scotland, R. W., R. G. Olmstead y J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Systematic Biology* 52: 539-548.
- Seidel, M. E. 2002. Taxonomic observations on extant species and subspecies of slider turtles, genus *Trachemys*. *Journal of Herpetology* 36: 285-292.
- Shaffer, H. B., P. Meylan y M. L. McKnight. 1997. Tests of turtle phylogeny: Molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology* 46: 235-268.
- Smith, E. N. y R. L. Guterlet Jr. 2001. Generalized frequency coding: A method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 50: 156-169.
- Smith, H. M. y L. F. James. 1958. The taxonomic significance of cloacal bursae in turtles. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 61: 86-96.
- Smith, N. D. y A. H. Turner. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: Perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54: 166-173.
- Stephens, P. R. y J. J. Wiens. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 577-610.
- Tanner, W. W. y D. F. Avery. 1982. Buccal floor of reptiles, a summary. *Great Basin Naturalist* 42: 273-349.
- Tautz, D., P. Arcander, A. Minelli, R. H. Thomas y A. P. Vogler. 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 70-74.
- Tinkle, D. 1962. Variation in shell morphology of North American turtles. I. The carapacial seam arrangements. *Tulane Studies in Zoology* 9: 331-349.
- Turtle Taxonomy Working Group-TTWG. 2007. Turtle taxonomy: Methodology, recommendations, and guidelines. *Chelonian Research Monographs* 4: 73-84.
- Waagen, G. N. 1972. Musk glands in recent turtles. Tesis de Maestría, University of Utah, Salt Lake City, Utah. 65 pp.
- Wiens, J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 327-362.
- Wiens, J. J. 2000. Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 220 pp.
- Wiens, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: Problems and solutions. *Systematic Biology* 50: 689-699.
- Wiens, J. J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52: 528-538.
- Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53: 653-661.
- Wiens, J. J., C. A. Kuczynski y P. R. Stephens. 2010. Discordant mitochondrial and nuclear gene phylogenies in emydid turtles: Implications for speciation and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 445-461.
- Wiens, J. J. y M. R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46: 332-345.



M. Morales-B.

- Wiley, E. O. y B. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*, 2nd ed. John Wiley and Sons, Hoboken. New Jersey. 406 pp.
- Will, K. W. y D. Rubinoff. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* 20: 47-55.
- Williams, E. E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94: 505-562.
- Winokur, R. M. 1982. Integumentary appendages of chelonians. *Journal of Morphology* 172: 59-74.
- Winokur, R. M. 1988. The buccopharyngeal mucosa of the turtles (Testudines). *Journal of Morphology* 196: 33-52.
- Winokur, R. M. y J. M. Legler. 1974. Rostral pores in turtles. *Journal of Morphology* 143: 107-120.
- Winokur, R. M. y J. M. Legler. 1975. Chelonian mental glands. *Journal of Morphology* 147: 275-292.
- Yasukawa, Y., R. Hirayama y T. Hikida. 2001. Phylogenetic relationships of geoemydine turtles (Reptilia: Bataguridae). *Current Herpetology* 20: 105-133.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. Pp. 311-339. *En: Gans, C., A. d. A. Bellairs y T. S. Parsons (Eds.). Biology of the Reptilia. Vololumen 1: Morphology A.* Academic Press, London, UK.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski y W. L. Fink. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. Pp. 37-83. *En: Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data.* Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Zug, G. R. 1966. The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. *Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan* 647: 1-24.
- Zug, G. R. 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 142: 1-98.