

**ECOLOGÍA POBLACIONAL DE LA TORTUGA DE RÍO CHOCOANA  
(*Rhinoclemmys nasuta*, Boulenger 1902) EN TRES LOCALIDADES DE LA COSTA  
PACÍFICA DEL VALLE DEL CAUCA**

**Mario Fernando Garcés Restrepo**

**Director. Alan Giraldo Ph. D.  
Co-Director: John L. Carr Ph. D.**

**Maestría en Ciencias - Biología**

**Facultad de Ciencias Naturales y Exactas**

**Santiago de Cali, Marzo 2014**

## **Resumen general**

La Tortuga de río chocoana (*Rhinoclemmys nasuta*) se considera endémica del Chocó Biogeográfico, casi amenazada (NT) mundialmente y de datos deficientes (DD) en Colombia. Justificados por su grado de amenaza y desconocimiento, se realizó una investigación para conocer como varían aspectos demográficos de esta especie en localidades con diferentes grados de aislamiento natural y perturbación humana, en localidades costeras de la región central del Pacífico colombiano (Isla Palma, San Pedro y Playa Chucheros). Se calcularon la densidad, tamaño y estructura poblacional, así como las probabilidades de supervivencia y de captura para machos, hembras y juveniles. Adicionalmente, se relacionó la densidad poblacional con características abióticas (profundidad, accesos a tierra; número de escondites, sustrato) y bióticas (cobertura vegetal y porcentaje de parasitismo) del hábitat a dos escalas (localidad y riachuelos). La mayor densidad poblacional y la mayor probabilidad de supervivencia se registraron en la localidad insular de Isla Palma, posiblemente como consecuencia de una menor cantidad de depredadores presentes en esta localidad y una menor tasa de infestación por ectoparásitos. En la localidad insular la población estuvo dominada por la clase etaria de juveniles, mientras que en las localidades continentales la población estuvo dominada por adultos. En todas las localidades la proporción de sexos fue dominada por hembras, es posible que esta condición esté relacionada con la temperatura de determinación entre sexos. La especie prefirió riachuelos con menor cobertura vegetal, muchos escondites, baja profundidad y dominados por roca. Aunque se puede considerar que la especie es tolerante a ambientes alterados, la perturbación humana afecta la distribución por edades de las poblaciones, lo que con el tiempo puede llegar a generar reducciones poblacionales. Adicionalmente, para conocer cambios demográficos en el tiempo de esta especie se utilizó información recopilada entre el 2005 y el 2012 en la localidad de Isla Palma. Para ello se calculó el tamaño poblacional con el método Jolly-Seber en cuatro periodos (2005-06, 2007, 2011 y 2012), y se comparó la estructura poblacional. Se estimó la probabilidad de supervivencia y probabilidad de captura para machos, hembras y juveniles utilizando el modelo Cormack-Jolly-Seber, y la tasa de crecimiento poblacional con el modelo POPAN. Se estableció un leve aumento en el tamaño poblacional en el periodo de 2005-06 a 2007 y posteriormente

una disminución en el tamaño poblacional y la probabilidades de recaptura para todas las categorías etarias entre el periodo de 2011 a 2012. Se evidenció un aumento significativo del porcentaje de juveniles que hacen parte de la población durante el periodo de estudio. De estos resultados se sugiere que para mantener la persistencia de esta especie se requiere mantener la complejidad de los riachuelos donde habita, así como continuar con el monitoreo constante para evidenciar cambios en el tiempo de los parámetros demográficos de la especie en localidades continentales.

**Palabras clave:** Densidad, tamaño de la población, estructura de la población, supervivencia, tasa de crecimiento, efecto isla, parasitismo.

### **General Abstract**

The Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) is considered endemic to the Chocó region, near threatened (NT) worldwide and data deficient (DD) in Colombia. Due to lack of information and endangered state a research was carried out to fill these gaps in three locations on the Pacific coast of the Department of Valle del Cauca (Isla Palma, San Pedro and Playa Chucheros). Based on six bimonthly capture-recapture events, population parameters were calculated, including density, population size and structure, and the likelihood of survival and capture for males, females and juveniles. Additionally, the population density was associated with abiotic (depth, access to land, number of hiding places, substrate) and biotic characteristics (vegetation cover and percentage of parasitism) of the habitat at two scales (local and streams). The highest population density and the highest probability of survival were recorded in the locality of Isla Palma, probably due to a smaller amount of associated predators and a lower rate of infestation by ectoparasites. In the island locality, the population was dominated by the juvenile age class, whereas in continental localities the population was dominated by adult individuals. In all locations the sex ratio was dominated by females, a condition related to the difference in age of maturation or temperature sex determination, between sexes. The species preferred streams

with less vegetation, many hiding places, shallow water and a predominance of rock. Although it can be considered that the species is tolerant to disturbed environments, human disturbance affects the age distribution of the population, which can eventually lead to population reductions. Additionally, in order to know demographic changes in the time a population of Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) was studied from 2005 to 2012 in Isla Palma. Population size was calculated with the Jolly-Seber method during four time periods (2005–06, 2007, 2011 and 2012), and compared with population structure. Additionally, we estimated survivorship and capture probability for males, females and juveniles with the Cormack-Jolly-Seber model, and population growth rates with the POPAN model. There was a slight increase in population size from the 2005–2006 to 2007 period, but a decrease in the same and the chances of recapture for all group categories between 2011 and 2012. We found a significant increase in the percentage of juveniles that make-up the population during the period of the study. The sex ratio of the species was dominated by females during all time periods. From these results we suggest to keep the complexity of the streams where this species is found, and continue monitoring to demonstrate consistent changes over time of demographic parameters of the species in midland localities.

**Keywords:** Density, population size, population structure, survivorship, population growth rate, island effect, parasitism.

## **Introducción general**

En las últimas décadas se ha evidenciado una gran disminución a nivel mundial de las poblaciones naturales de tortugas continentales, actualmente se consideran el 3.1% de los taxones como extintos, el 14% en peligro crítico, el 19.3% amenazados y el 25.4% como vulnerables (Van Dijk *et al.* 2012). Incluso, las perspectivas más conservadoras consideran que por lo menos el 45% de especies de tortugas continentales están amenazadas de extinción; lo cual significa que este es uno de los grupos de vertebrados en mayor peligro, excediendo los niveles de amenaza de otros ordenes considerados como ejemplos de grupos

sensibles a la extinción (Rhodin *et al.* 2011, Páez *et al.* 2012). Múltiples son las causas que afectan la viabilidad de las especies de tortugas, pero se destacan la pérdida y degradación de sus hábitats, la introducción de especies invasoras, la contaminación ambiental, las enfermedades y la sobreexplotación (Mittermeier *et al.* 1992, Aresco y Dobie 2000, Gibbons *et al.* 2000). Adicionalmente, se suman factores intrínsecos de su biología como la madurez sexual tardía y la lenta recuperación de sus poblaciones (Heppell 1998, Litzgus y Mousseau 2004, Daigle y Jutras 2005).

Colombia, con 27 especies de tortugas se considera el séptimo país con mayor riqueza de especies del mundo, siendo el segundo a nivel de Sudamérica, después de Brasil. Adicionalmente, nueve familias de tortugas han sido reportada en Colombia, lo que lo convierte como el país con más familias de tortugas registradas (ACH 2011, Páez *et al.* 2012). Pese a esta gran diversidad, Colombia no es ajena a la problemática mundial que afecta la viabilidad de las poblaciones de tortugas. Actualmente, el 41% de las especies registradas en Colombia se consideran amenazadas de extinción, entre las que se incluyen cuatro de las especies más amenazadas en Sudamérica (*Podocnemis expansa*, *P. lewyana*, *P. unifilis* y *Mesoclemmys dahli*), de las cuales *P. lewyana* y *M. dahli* son endémicas del país (Páez *et al.* 2012). En el contexto nacional, el libro rojo de reptiles de Colombia considera que tres especies se encuentran críticamente amenazadas (*Chelonoidis carbonaria*, *M. dahli* y *P. expansa*), dos amenazadas (*C. denticulata* y *P. lewyana*), cinco vulnerables (*Cryptochelys dunni*, *Peltocephalus dumerilianus*, *P. erythrocephala*, *P. sextuberculata* y *P. unifilis*), cinco especies más se consideran casi amenazadas y las doce restantes de datos deficientes (Castaño-Mora 2002).

Para la región del Pacífico colombiano están registradas siete especies de tortugas continentales (terrestres y de agua fresca), tres de ellas del género *Rhinoclemmys*: *R. nasuta*, *R. melanosterna* y *R. annulata*; la tortuga mordedora *Chelydra acutirostris*; dos del género *Chrysochelys*: *C. leucostoma* y *C. dunni*; y el morrocoy (*Chelonoidis carbonaria*) (Ceballos-Fonseca 2000, Páez *et al.* 2012). Para el Pacífico del Valle del Cauca tan solo se registran las primeras cinco especies (Corredor-Londoño *et al.* 2007). Entre las especies registradas en esta zona *R. nasuta* se destaca por ser una especie endémica del Chocó biogeográfico (Rueda-Almonacid *et al.* 2007, Carr y Giraldo 2009, Carr *et al.* 2012),

adicionalmente es considerada como casi amenazada (NT) a nivel mundial (Tortoise y Freshwater Turtle Specialist Group 1996, Páez *et al.* 2012) y de datos deficientes (DD) a nivel nacional (Castaño-Mora 2002). Para esta especie en su distribución sobre el Pacífico del Valle del Cauca, podemos sumar como amenazas latentes el comercio y el uso como fuente de proteína alterna para las poblaciones crecientes en esta zona (Corredor *et al.* 2007, Carr *et al.* 2012).

Desde el 2005, el grupo de investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle inició una línea de investigación acerca de la biología y ecología de esta especie, enfocado en una población localizada en Isla Palma, Bahía Málaga, al norte del Pacífico del Valle del Cauca; describiendo una población grande y al parecer estable (Loaiza 2005, Pérez 2006, Carr y Giraldo 2009). Posteriormente, se comparó esta población insular con una población continental cercana, encontrando que la población continental es al menos seis veces menos densa que en la población insular, siendo explicado por la disminución de depredadores en la isla o la gran presión humana en la localidad continental por consumo y pérdida de hábitat (Garcés-Restrepo 2008, Giraldo *et al.* 2012, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b). Sin embargo, no es claro cuáles de estos factores, o si es la sinergia de ellos, lo que estaría modulando la densidad y la estructura de estas poblaciones.

La densidad poblacional está determinada por las condiciones ambientales, las interacciones con otras especies (Solomon 1949, Gaston 1994), la estructura social de las poblaciones y de sus propiedades intrínsecas tales como tasa de natalidad, tasa de mortalidad y habilidad de dispersión (Ricklefs 1998, Chuquenot y Ruscoe 2000) y la disponibilidad y distribución de los recursos (Willis 1974, Terborgh 1974, Terborgh y Winter 1980, Loiselle y Blake 1992, Rey 1995). Adicionalmente, los procesos que afectan a densidades poblacionales de las especies operan a diferentes escalas (Luck 2002) y varían temporalmente (Williams *et al.* 2002). Con el propósito de generar información ecológica poblacional que permita conocer más a fondo la biología de *R. nasuta* la presente investigación tiene como objetivos generales estimar los parámetros poblacionales de la especie en localidades con diferente grado de perturbación humana, así como determinar las variables ambientales que afectan la densidad poblacional y evaluar como varían las estructuras y parámetros poblacionales de la especie en el tiempo, en una localidad.

Actualmente muchas especies de tortugas presentan una disminución en sus densidades poblacionales en algunas localidades como consecuencia de la presión humana por consumo o degradación del hábitat; y a que en las localidades insulares muchas especies aumentan sus densidades como efecto de la disminución en la competencia y depredadores, se espera que las mayores densidades de esta especie se presenten en Isla Palma al ser una localidad insular con baja o nula perturbación humana, seguido de San Pedro, localidad insular con una muy baja perturbación humana y por ultimo Playa Chucheros con una alta perturbación debido a la extracción ocasional de individuos y a la destrucción del hábitat. De igual manera se espera variaciones en las proporciones de adultos y juveniles en las localidades continentales, que pueden tender a la disminución de adultos de gran tamaño debido a la presión de recolección sobre individuos de tallas grandes para el consumo o por la presencia de depredadores naturales que operen sobre individuos de tallas mayores y no están presentes en la localidad insular. Por otra parte debido a la información existente de que muchas especies de tortugas varían su abundancia de acuerdo a la preferencia que tiene por algunos hábitats con características particulares, se espera que esta especie presente una mayor abundancia o densidad por sitios que posean algunas condiciones como, sitios de asoleo o con menos parásitos asociados, o un aumento de sus probabilidades de supervivencia en lugares de alta complejidad donde puedan ocultarse fácilmente. A nivel temporal, en la localidad de Isla Palma, debido a la poca competencia y depredación, se esperaría un aumento del tamaño de la población, sin embargo estos aumentos pueden estar seguidos de disminuciones por el aumento en la competencia intra-específica, lo que desencadenaría un tamaño poblacional con aumentos y disminuciones debido a procesos densodependientes.

En un primer artículo científico, se cuantifica la densidad y el tamaño poblacional, se describe y compara la estructura de las poblaciones y se estima la probabilidad de supervivencia en las tres localidades seleccionadas para el desarrollo de esta investigación. Implementando muestreos bimestrales en un ciclo anual, siguiendo el método de captura-recaptura y considerando ajustes a estimaciones de tamaño poblacional considerando una población abierta. Adicionalmente, se asumirá la densidad poblacional como variable dependiente de las características del hábitat (Sergio y Newton 2003, Laverde *et al.* 2005),

para determinar cuáles de los parámetros ambientales seleccionados para describir las condiciones del hábitat que estarían modulando la densidad poblacional (Luck 2002). Para este propósito se consideró la información de cada uno de los riachuelos estudiados como una unidad de muestreo independiente. Finalmente, en un segundo artículo se utiliza la base general de historia de captura-recaptura de *R. nasuta* en la localidad de Isla Palma (2005–2012), para cuantificar las tasas de crecimiento poblacional para diferentes clases etarias de la población (juveniles, hembras y machos), y describir la dinámica temporal general de esta población (Amstrup *et al.* 2005). Con base en estos resultados se espera llenar vacíos de información en la ecología poblacional de *R. nasuta* y generar recomendaciones para la conservación de esta especie, asociados a manejo de las características del hábitat o disposición de ejemplares.



## **Parámetros poblacionales y preferencia de hábitat de la tortuga de río chocoana**

*Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae)

Mario Fernando Garcés-Restrepo<sup>1</sup>, Alan Giraldo López<sup>1</sup> & John L. Carr<sup>1,2</sup>

1. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, Grupo de Investigación en Ecología Animal. Calle 13 No 100-00, Cali, Colombia. [ecologia@univalle.edu.co](mailto:ecologia@univalle.edu.co)
2. University of Louisiana at Monroe, Department of Biology and Museum of Natural History, Monroe, Louisiana 71209-0520 USA.

Sometido a: Revista de biología tropical

### **Abstract: Population parameters and habitat preference of the Chocoan river turtle**

*Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae). The Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) is considered endemic to the Chocó region, near threatened (NT) worldwide and data deficient (DD) in Colombia. Due to lack of information about their demographics in environments with different degrees of human disturbance research was carried out to fill these gaps in three locations on the Pacific coast of the Department of Valle del Cauca (Isla Palma, San Pedro and Playa Chucheros). Based on six bimonthly capture-recapture events, population parameters were calculated, including density, population size and structure, and the likelihood of survival and capture for males, females and juveniles. Additionally, the population density was associated with abiotic (depth, access to land, number of hiding places, substrate) and biotic characteristics (vegetation cover and percentage of parasitism) of the habitat at two scales (local and streams). In total

there were 604 captures of 477 individuals, 371 individuals at Isla Palma, 61 individuals at San Pedro and 45 individuals at Playa Chucheros. The highest population density and the highest probability of survival were recorded in the locality of Isla Palma, probably due to a smaller amount of associated predators and a lower rate of infestation by ectoparasites. In the island locality, the population was dominated by the juvenile age class, whereas in continental localities the population was dominated by adult individuals. In all locations the sex ratio was dominated by females, a condition related to the difference in age of maturation or temperature sex determination, between sexes. The species preferred streams with less vegetation, many hiding places, shallow water and a predominance of rock. Although it can be considered that the species is tolerant to disturbed environments, human disturbance affects the age distribution of the population, which can eventually lead to population reductions.

**Keywords:** density, population structure, probability of survival, island effect, parasitism.

Número total de palabras: 9092

La Tortuga de río chocoana es una especie de tamaño mediano (tamaño máximo 229 mm), que habita en pequeñas quebradas, ríos y lagunas, en toda la planicie del Pacífico entre la provincia de Esmeraldas en el noroeste del Ecuador hasta los límites de Colombia con Panamá (Rueda-Almonacid *et al.* 2007, Carr & Giraldo 2009, Carr *et al.* 2012). Esta especie se considera como casi amenazada (NT) a nivel global y de datos deficientes (DD) en Colombia (Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group 1996, Castaño-Mora 2002), debido a su distribución restringida al Chocó biogeográfico (Rueda-Almonacid *et al.* 2007, Carr & Giraldo 2009) y al desconocimiento de aspectos generales de su biología y ecología (Carr & Giraldo 2009, Carr *et al.* 2012, Giraldo *et al.* 2012). Estos elementos sumados a la pérdida y fragmentación de su hábitat y la explotación humana, incrementan significativamente su nivel de amenaza general (Mittermeier *et al.* 1992, Gibbons *et al.* 2002, Carr *et al.* 2012, Giraldo *et al.* 2012).

Posterior a su descripción por parte de Boulenger en 1902, en el siglo pasado tan solo se realizó un estudio en donde se recogían datos generales de su distribución, morfología externa básica y reproducción (Medem 1962). Sin embargo, a partir del 2005 se inició una línea de investigación acerca de la biología y ecología de esta especie enfocado en una población localizada en Isla Palma, Bahía Málaga, al norte del Pacífico del Valle del Cauca (Loaiza 2005, Pérez 2006, Carr & Giraldo 2009, Molina 2009); estos trabajos que permitieron identificar una población grande y al parecer estable. Posteriormente, se realizó un estudio de captura-recaptura a corto plazo con un modelo de población cerrada donde se comparó la población de esta localidad insular con una población continental cercana (Playa Chucheros-Bahía Málaga), encontrando que la población es al menos seis veces mayor en la isla (Garcés-Restrepo 2008, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b). Sin embargo, este

estudio no esclarece si este fenómeno se debe a la disminución de depredadores en la isla, al incremento de la presión humana en la localidad continental por consumo y pérdida de hábitat, o a la interacción entre ellos.

Los parámetros poblacionales como tamaño y probabilidad de supervivencia son aspectos de la ecología e historia natural de las especies de suma importancia para la conservación y manejo de la vida silvestre (Vitt & Caldwell 2009, Neto *et al.* 2011), especialmente si se consideran los impactos negativos que la actividad humana pueden generar sobre las poblaciones naturales (Gibbons *et al.* 2001). Establecer las diferencias en los parámetros poblacionales en los diferentes grupos que componen una población permite orientar los esfuerzos de conservación o identificar los grupos más sensibles dentro de ella (Williams *et al.* 2002). A nivel de la estructura de la población, las proporciones sexuales son de vital importancia porque indican cómo actúan diferencialmente procesos ecológicos (diferencia en maduración, niveles de dispersión y proporción de crías) sobre machos y hembras, y como estos pueden estar modulando la viabilidad de una población en particular (Smith & Iverson 2002, Martin & Souza 2009, Giraldo *et al.* 2012). Así mismo variaciones de la estructura poblacional a nivel de edad pueden indicar épocas donde los niveles de reclutamiento pueden variar debido a factores como mortalidad, natalidad o migración (Williams *et al.* 2002, Martin & Souza 2009).

Además de los elementos asociados con la historia natural de los organismos, la preferencia de hábitat implica un proceso de escogencia por parte de los individuos que componen una población, que generalmente tiende a incrementar la probabilidad de supervivencia y por ende la viabilidad de la población (Johnson 1980). Ha sido ampliamente demostrado que

las especies de tortugas terrestres tienen una preferencia por hábitats particulares (Mahmoud 1969, Donaldson & Echternacht 2005). Conocer la preferencia de hábitat permite identificar los comportamientos que realiza una especie para asegurar su supervivencia, ya que la estructura y características del hábitat pueden llegar a limitar procesos fisiológicos o modular caracteres morfológicos de los individuos, así como la interacción con otras especies (Martin 2001). Aunque existen muchos antecedentes en la literatura científica sobre la relación entre la abundancia de tortugas y las características ambientales de una localidad (Mahmoud 1969, Marrow *et al.* 2001, Donaldson & Echternacht 2005), la mayoría de estos trabajos solo han evaluado esta relación considerando una sola escala espacial. Actualmente, se entiende que las variables de hábitats que determinan la densidad o abundancia de una especie varían en diferentes escalas espaciales (Luck 2002), por lo que se hace relevante evaluar la preferencia de hábitat considerando las respuestas a diferentes escalas para entender cómo las especies satisfacen sus requerimientos para subsistir.

De acuerdo a lo anterior, la presente investigación tuvo como propósitos 1) Estimar cómo varían los parámetros y la estructura poblacional de tres poblaciones de *R. nasuta* en localidades con diferentes niveles de intervención humana y diferentes condiciones de aislamiento 2) Determinar las características bióticas y abióticas del hábitat que podrían estar modulando la densidad poblacional de *R. nasuta* en dos escalas espaciales diferentes, en la localidad (mediana escala) y en el riachuelo (pequeña escala).

## Materiales y métodos

**Área de estudio:** Las tres localidades evaluadas se encuentran ubicadas al norte del Golfo de Tortugas, entre el norte de la Bahía de Buenaventura y Bahía Málaga (Fig. 1). Dos localidades son continentales, Playa Chucheros (3.93228° N, 77.30784°W) y Reserva San Pedro (3.83337° N, 77.24925° W). La otra localidad es insular y es conocida como Isla Palma (3.90019° N, 77.35597° W). Estas tres localidades pertenecen al Chocó Biogeográfico, específicamente a la subregión Costa Pacífica, con la vegetación típica clasificada como bosque tropical húmedo bajo. La precipitación está entre los 7200 y 8500 mm anuales, una humedad relativa promedio del 90%, y un rango de temperatura entre 23 y 26° C (Rangel-Ch. & Arellano-P., 2004, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b).

Isla Palma se encuentra ubicada en la salida norte de Bahía Málaga, tiene un área de 138 ha y una elevación que varía entre 0 y 15 m rodeada por acantilados rocosos uniformemente distribuidos y con playas expuestas solamente en marea baja (Giraldo *et al.* 2012). Esta localidad es la sede de un faro de navegación administrado por la Dirección General Marítima de Colombia (DIMAR), por lo que el acceso es restringido y no hay asentamientos humanos permanentes, y está restringida la extracción de cualquier recurso natural de esta localidad (Garcés-Restrepo 2008, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b).

Actualmente, Isla Palma se encuentra incluida en el área marina protegida que conforma el Parque Nacional Natural Uramba Bahía Málaga (UAESPNN 2010).

Playa Chucheros está ubicada en la entrada sur de Bahía Málaga, esta localidad está rodeada de acantilados de hasta 18 m de alto, separados del mar por una amplia playa (Cantera *et al.* 1998), y está habitada por un asentamiento de más de 50 personas que viven de la explotación natural de recursos y un turismo creciente (Garcés-Restrepo *et al.* 2013b).

La Reserva Natural San Pedro está ubicada en la zona media del litoral Pacífico colombiano sobre el Istmo de Pichidó. Tiene una extensión de 100 hectáreas, donde el 40% corresponde a ecosistema de manglar y el restante 60% corresponde a ecosistema de selva húmeda tropical. Dentro de la zona se encuentran colinas que poseen un relieve ondulado donde las alturas no sobrepasan los 50 m. En esta localidad solo habita un guarda parque encargado de cuidar la reserva, definiéndose de esta manera una localidad continental con poca intervención humana (Sánchez 2012, Vallejo 2013).

**Métodos de campo:** Se realizaron seis campañas de muestreo bimestrales entre abril de 2011 y junio de 2012, conformando un evento de captura y cinco eventos de recaptura para cada localidad. El muestreo fue llevado a cabo en quebradas de segundo orden de longitudes variables, de entre 50 y 500 m. En Isla Palma se muestrearon cinco riachuelos para un área total de 0.40 ha, en Playa Chucheros se muestrearon cuatro quebradas para un área total de 0.20 ha y en San Pedro se monitorearon cuatro quebradas para un área total de 0.29 ha. Los equipos de muestreo estuvieron conformados por tres personas y los muestreos se realizaron entre las 1900 y las 2300 horas. Los individuos fueron ubicados de forma visual y colectados manualmente a una velocidad de desplazamiento uniforme de 0.2 km/h. Cada animal fue marcado utilizando la propuesta de Cagle (1939), con algunas modificaciones (Giraldo *et al.* 2012). Para cada individuo se tomó la longitud media del caparazón (LSMS) como indicador de la categoría etaria a la que corresponde y se determinó el sexo por la presencia de características secundarias, como la longitud pre-cloacal y la presencia o ausencia de la concavidad plastral o por características primarias como la eversión de penes o la presencia de huevos; todos aquellos individuos menores a

140 mm fueron considerados como juveniles (Medem 1962, Carr y Giraldo 2009, Giraldo *et al.* 2012). Los individuos se procesaron en el mismo sitio de captura y fueron liberados inmediatamente.

Para cada quebrada se registraron cuatro características abióticas del hábitat: profundidad; número de accesos a tierra; número de escondites que potencialmente pueden ser utilizados por los individuos (raíces, cuevas, troncos); y sustrato de la quebrada. Para cuantificar esta última característica abiótica del hábitat, se dispusieron cada cinco metros cuadrantes de un metro cuadrado, y se evaluó el porcentaje de cobertura de lodo, hojarasca, roca, tronco y raíces (Sánchez 2012, Vallejo 2013). Adicionalmente se evaluaron dos características bióticas, la cobertura vegetal del dosel que se midió con un densiometro cóncavo y la tasa de infestación por ectoparásitos que se evaluó como el porcentaje de individuos infestados con al menos un ectoparásito, estos corresponden a sanguijuelas (*Placobdella ringueleti*) y garrapatas (*Amblyomma sabanerae*) los cuales fueron reportados por Garcés-Restrepo *et al.* (2013a); esta última variable solo fue tomada a nivel de localidades.

**Análisis estadístico:** Se construyó la historia individual de captura con base en los datos de captura-recaptura consolidados durante las campañas de muestreo. Para estimar el tamaño poblacional se utilizó el método de Jolly-Seber (Caughley 1980) y el método de Cormack–Jolly–Seber (CJS) (White & Burnham 1999) para establecer la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y la probabilidad de recaptura ( $p$ ) para machos, hembras y juveniles de cada localidad. El método CJS asume una supervivencia aparente igual a la verdadera supervivencia cuando la emigración es igual a cero (Converse *et al.* 2005), condición que se asumió para este estudio debido a la baja dispersión y alta fidelidad de sitio que ha sido



descrita para esta especie (Pérez 2006, Giraldo *et al.* 2012). Se utilizaron todos los modelos posibles que incluyen los efectos de la variabilidad del tiempo y grupo poblacional sobre la probabilidad de captura y probabilidad de supervivencia para cada una de las localidades.

La escogencia del mejor modelo se realizó teniendo en cuenta el menor valor del criterio de información Akaike (AICc) (Lebreton *et al.* 1992). Todos estos estimativos fueron calculados en el programa MARK 6.2 (White & Burnham 1999). Se calculó la densidad poblacional para cada localidad considerando el tamaño poblacional calculado y el área local efectiva de muestreo (Lescano *et al.* 2008). Para establecer si existían diferencias entre las densidades se consideró el método gráfico de traslape de Cumming *et al.* (2007).

Los modelos utilizados en esta investigación para establecer el tamaño de las poblaciones tienen cuatro supuestos primordiales: igual probabilidad de captura entre individuos marcados y no marcados, homogeneidad de supervivencia, marcación correcta de los individuos y liberación inmediata después del muestreo (Amstrup *et al.* 2005). Los dos primeros supuestos fueron evaluados numéricamente a través de una prueba de bondad de ajuste, usando el programa U-CARE versión 2.3, test 2 (ct) para el supuesto de igual probabilidad de captura para individuos marcados y no marcados y test 3 (sr) para el supuesto de homogeneidad de supervivencia (Choquet *et al.* 2002). Se asumió que los dos últimos supuestos fueron seguidos considerando el diseño de muestreo implementado en esta investigación.

Para evaluar si existían diferencias a nivel de proporciones sexuales entre localidades se realizaron análisis de tablas de contingencia. Se utilizaron dos aproximaciones para la descripción de la distribución por edad; una gruesa dividiendo la población en adultos y

juveniles y una fina generando clases de 20 mm (Lescano *et al.* 2008, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b). Igualmente, se utilizaron tablas de contingencia para evaluar diferencias entre el patrón de distribución de sexos (Zar 1999, Lescano *et al.* 2008, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b). Para establecer la relación entre las características del hábitat y la densidad de la población se desarrollaron análisis de correlaciones de Spearman, debido a las pocas muestras existentes y a la correlación de varias de las variables. Para ambas escalas se utilizó como variable dependiente la densidad promedio de captura total. Todas estas pruebas fueron realizadas usando el programa estadístico PAST 2.16 (Hammer *et al.* 2001).

## RESULTADOS

En total se realizaron 604 capturas de *R. nasuta* correspondientes a 477 individuos; 371 en Isla Palma, 61 en San Pedro y 45 en Playa Chucheros. En la localidad de Isla Palma se capturaron 295 individuos en una sola ocasión, 62 fueron capturados en dos ocasiones y 14 tres veces. En San Pedro 47 individuos se capturaron en una sola ocasión, 13 en dos ocasiones y tan solo un individuo fue capturado en tres ocasiones. En la localidad de Playa Chucheros 29 individuos fueron capturados en una ocasión, 11 en dos ocasiones, 4 en tres ocasiones y un individuo fue capturado en cuatro ocasiones. Se estimó un tamaño poblacional para Isla Palma de 587 individuos, para San Pedro de 108 individuos y para Playa Chucheros de 65 individuos (Tabla 1).

Para el método de Jolly-Seber la prueba de igual probabilidad de captura (test 2.Ct) indicó que tanto los animales marcados como los no marcados tuvieron la misma probabilidad de captura en las tres localidades (Isla Palma:  $\chi^2 = 3.71$ , Gl = 3, p = 0.28; San Pedro  $\chi^2 = 0$ , Gl = 2, p = 1; Playa Chucheros  $\chi^2 = 5.41$ , Gl = 4, p = 0.24), y el supuesto de supervivencia

homogénea (test 3.Srse) se cumplió en todas las localidades (Isla Palma:  $\chi^2 = 2.92$ , Gl = 3, p = 0.60; San Pedro  $\chi^2 = 0$ , Gl = 4, p = 1; Playa Chucheros  $\chi^2 = 0$ , Gl = 3, p = 1).

Se estimó una densidad de 1466.7 individuos/ha (IC 95%=1007.2-2204.0) para Isla Palma, 371.7 individuos/ha (IC 95%=190.3-797.2) para San Pedro y de 325.0 individuos/ha (IC 95%=160.5-745.0) para Playa Chucheros. Comparando los intervalos de confianza de la densidad se estableció una diferencia significativa entre la densidad poblacional de Isla Palma con la densidad poblacional de las otras dos localidades, sin detectarse una diferencia significativa para la densidad poblacional de las localidades insulares (Fig. 2).

La prueba de igual probabilidad de captura (test 2.Ct) indicó que tanto en adultos como juveniles los animales marcados como los no marcados tuvieron la misma probabilidad de supervivencia en las tres localidades (Tabla 2). En este mismo sentido, el supuesto de supervivencia homogénea (test 3.Sr) se cumplió para adultos o juveniles en todas las localidades de estudio (Tabla 2).

Los valores de probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) variaron entre grupos y localidades; Isla Palma presentó una mayor probabilidad de supervivencia para hembras y juveniles, al ser comparado con las otras localidades. Para la probabilidad de captura se evidenció una tendencia hacia mayores valores de probabilidad de captura en machos en la localidad insular y menores en hembras y juveniles, mientras que en las localidades continentales la mayor tendencia de captura fue hacia hembras y menor para machos (Tabla 3).

En todas las poblaciones la proporción sexual estuvo dominada por hembras (Isla Palma= 39:61, San Pedro=27:73, Playa Chucheros: 40:60) (Fig. 3a). En cuanto a la proporción de sexos no se encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos ( $\chi^2 = 2.07$ , Gl = 2, p = 0.35), mientras que la proporción etaria a nivel grueso (% adulto: % juvenil) en la

población de Isla Palma estuvo dominada por jóvenes (Isla Palma = 48:52), en las localidades continentales la población estuvo dominada por adultos (San Pedro = 61:39, Playa Chucheros = 78:22). Estas diferencias en la estructura etaria fueron significativas ( $\chi^2 = 16.19$ , Gl = 2,  $p < 0.01$ ) (Fig. 3b).

Isla Palma y San Pedro presentaron una proporción constante en todas las clases de tamaños con excepción de las dos últimas clases de tamaño que estuvieron conformadas por hembras mayores a 190 mm. En Playa Chucheros se registraron varias clases de edad con baja representación. Estadísticamente solo se registraron diferencias en las proporciones de tamaños entre Isla Palma y Playa Chucheros ( $\chi^2 = 28.26$ , Gl = 7,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4).

Para la escala entre localidades, al correlacionar los valores promedios de las características bióticas y abióticas, se encontró una correlación negativa significativa entre tasa de infestación de ectoparásitos, el porcentaje de lodo y el porcentaje de hojarasca con la densidad poblacional; en este caso a una reducción en estos tres factores hay una mayor densidad poblacional (Tabla 4).

Al correlacionar la densidad con las características bióticas y abióticas de cada riachuelo se registró una correlación significativa y positiva, entre la densidad poblacional con el porcentaje del tipo de sustrato roca y el número de escondites disponibles. También se estableció una correlación negativa y significativa entre la profundidad promedio, la cobertura vegetal y el porcentaje de lodo disponible (Tabla 5). Al parecer *R. nasuta* prefiere escoger riachuelos de menor profundidad, con una gran cantidad de escondites disponibles, una cobertura vegetal menor y con sustrato que contengan abundantes rocas y escaso lodo.

## DISCUSIÓN

Para *R. nasuta* existen varios estimativos en el tamaño poblacional. En Isla Palma, Giraldo *et al.* (2012) reportaron un tamaño poblacional de 990 (IC95% = 941–1044) con base en estimador Schumacher para poblaciones cerradas, con nueve eventos en un intervalo de tres años. Por su parte, Garcés-Restrepo *et al.* (2013b) calcula un tamaño poblacional para la localidad de Isla Palma de 624 individuos (IC95% = 578–670) y para la localidad de Playa Chucheros de 99 individuos (IC95% = 87–111), utilizando también el estimador Schumacher, pero en un periodo de dos meses con tres muestreos. Los estimativos poblacionales establecidos en la presente investigación pueden ser considerados más ajustados a los esperados reales toda vez que el diseño de muestreo fue conservador y se utilizó un modelo de población abierta altamente robusto como es CSJ (Converse *et al.* 2005). Sin embargo una comparación directa no es posible ya que se consideran métodos, escalas temporales e intensidades diferentes. Los estimativos mayores con base en los modelos cerrados pueden obedecer a que estos tienden a sobreestimar los cálculos de tamaño poblacional cuando el número de capturas es grande y se poseen un mayor número de muestreos (Chao 1989).

De acuerdo con Garcés-Restrepo *et al.* (2013b), los mayores registros de densidad poblacional de *R. nasuta* en un ambiente insular como Isla Palma, podría ser el resultado del aislamiento geográfico, la menor perturbación por actividades humanas o la interacción de estos dos factores. En la presente investigación, se evaluó simultáneamente la respuesta de la densidad poblacional de esta especie en una localidad continental con baja presión humana (San Pedro), y una localidad continental con mayor presión humana (Playa Chucheros). De acuerdo con los resultados obtenidos, parece ser que la diferencia entre el

tamaño de las poblaciones estudiadas no es debido a la presión por actividades humanas, toda vez que no se establecieron diferencias significativas entre las localidades continentales con diferente nivel de presión humana. Se presentaron diferencias significativas entre las localidades continentales y la localidad insular, como había sido previamente reportado (Garcés-Restrepo *et al.* 2013b).

Por lo tanto se puede inferir que *R. nasuta* es una especie que podría exhibir una alta capacidad de soportar hábitats perturbados, fenómeno que han presentado varias especies de tortugas que tienen poblaciones estables en ambientes perturbados y simplificados, ya que las poblaciones que permanecen en estos ambientes perturbados pueden ser favorecidas por una menor competencia por la comida y un aumento de la disponibilidad de presas potenciales (Gibbons 1970, Lindeman 1996, Souza & Abe 2000, Spinks *et al.* 2003). Por otra parte, la alta densidad en la localidad de Isla Palma probablemente sea el resultado del fenómeno de compensación de densidad (Macarthur *et al.* 1972, Nilsson *et al.* 1985, George 1987, Peres & Dolman, 2000), fenómeno que ha sido registrado para muchas poblaciones de tortugas en ambientes insulares (Langtimm *et al.* 1996, Vogt *et al.* 2009), el cual en esta localidad puede estar explicado por la disminución en la cantidad de depredadores potenciales para *R. nasuta* (Giraldo *et al.* 2012, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b). Muchos de los depredadores potenciales para *R. nasuta* son insectos como himenópteros y dípteros, los cuales operan a nivel de huevo, pero no hay información disponible para saber si existen menos especies entre las localidades. Sin embargo, a nivel de juveniles y adultos se han registrado como depredadores potenciales serpientes, la babilla común y grandes felinos como el jaguar (*Panthera onca*) (Medem 1962, Corredor-Londoño *et al.* 2007, Garcés 2008, Carr & Giraldo 2009, Carr *et al.* 2012, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b), los cuales se

conoce que presentan menor riqueza (serpientes) (Velasco *et al.* 2008) o están ausentes en la localidad insular (cocodrilianos y felinos), lo cual avala que las diferencias a nivel de densidad poblacional estén asociados a la cantidad diferencial de depredadores.

La probabilidad de supervivencia y la probabilidad de captura de *R. nasuta* estuvo dentro de los rangos reportados para otras especies de tortugas que habitan ambientes lacustres, aunque los valores de supervivencia para juveniles de *R. nasuta* en las localidades continentales estuvieron dentro de los rangos inferiores de los valores reportados en la literatura para otras especies de tortugas de agua dulce (Iverson 1991, Converse *et al.* 2005, Lescano *et al.* 2008, Martins & Souza 2009, Neto *et al.* 2011). La variación en la probabilidad de supervivencia, generalmente es causada por factores como diferencias en la depredación, disponibilidad de alimento, condiciones ambientales y perturbación humana (Ernst *et al.* 1994, Dodd 2001, Neto *et al.* 2011). De estos factores, la depredación afecta principalmente a los estadios juveniles ya que muchos de los depredadores operan sobre huevos o individuos de tallas pequeñas, siendo menores sus tasas de supervivencia (Bury 1989, Converse *et al.* 2005, Neto *et al.* 2011). La mayor tasa de supervivencia para *R. nasuta* fue establecida en la localidad insular de Isla Palma, probablemente por una menor presencia de depredadores potenciales lo que estaría también explicando el hecho de que esta población esté dominada en número por individuos juveniles. De otro lado, la probabilidad de captura puede variar debido a características particulares de comportamiento, como por ejemplo un mayor ámbito hogareño o una mayor tendencia a fases migratorias durante el ciclo de vida (Souza 2004, Converse *et al.* 2005). Se esperaría que los machos en esta especie presentaran menores valores en la probabilidad de captura debido a sus ámbitos hogareños más grandes (Pérez 2006), este patrón se presentó en las

localidades continentales, sin embargo no en la localidad insular. Explicaciones a este comportamiento están fuera del alcance del presente estudio.

Aunque por mucho tiempo se consideró que la proporción de sexos evolutivamente estable en tortugas era de 1:1 (Fisher 1930), muchos estudios han sugerido que esta proporción puede ser variable en las tortugas como consecuencia del efecto de múltiples factores, entre los cuales se encuentran las diferencias entre los sexos relacionadas con la tasa de mortalidad, edad de maduración, movilidad, y la utilización de micro hábitat específicos (Lovich & Gibbons 1990, Edmonds & Brooks 1996, Lovich 1996, Hailey & Willemsen 2000). De igual manera otros factores como la influencia de la temperatura en la determinación de los sexos pueden incidir en estos estimadores (Schwanz *et al.* 2010) o incluso el tipo de método de captura puede afectar los estimados de proporción de sexos (Gibbons 1990). De acuerdo con Pritchard & Trebbau (1984) con respecto a la proporción sexual en especies del género *Rhinoclemmys*, parece estar sesgada hacia las hembras. Sin embargo, los pocos datos publicados sobre poblaciones naturales de este género son contrastantes (Le Gratiet & Métrailler 1996, Vogt *et al.* 2009, Giraldo *et al.* 2012). Para *R. nasuta*, todas las estimaciones de proporciones sexuales incluyendo las de este estudio muestran que las poblaciones están dominadas por hembras (Giraldo *et al.* 2012, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b), incluso este patrón es estable entre localidades que presentan diferentes tasas de supervivencia. Considerando que ambos sexos de *R. nasuta* utilizan los mismos hábitats y que el método de captura utilizado en esta investigación no sesga los individuos recolectados, es posible que la diferencia en la proporción de sexos establecida sea el resultado de diferencias en la edad de maduración, movilidad o por las condiciones térmicas locales y su potencial efecto sobre el sexo de los neonatos (Giraldo *et al.* 2012).



En términos generales, las poblaciones de tortugas tienden a estar dominadas por adultos debido a la alta mortalidad en juveniles (Bury 1989, Iverson 1991, Converse *et al.* 2005, Neto *et al.* 2011) y la gran longevidad de los adultos (Bury 1989, Gibbs & Amato 2000, Converse *et al.* 2005). Sin embargo, al menos para la localidad de Isla Palma este patrón no se cumple, probablemente debido a la disminución de depredadores (Garcés-Restrepo *et al.* 2013b), lo que reduce la presión por mortalidad natural sobre los juveniles. Sin embargo, épocas con bajo reclutamiento o perturbaciones temporales en el ambiente que afecten supervivencia o reclutamiento de los neonatos podrían dar como resultado una estructura poblacional variable (Ramo 1982, Dodd 1997, Fachín-Terrán & Vogt 2004, Martins & Souza 2009). Aunque Isla Palma y San Pedro presentan valores diferentes en densidad, la distribución etaria fue estable, a diferencia de Playa Chucheros. Este resultado sugiere que al incrementarse el efecto de perturbación humana sobre la población de *R. nasuta*, la estructura etaria tendería a alterarse. Aunque en Playa Chucheros no existe una actividad de caza dirigida sobre *R. nasuta*, esta especie es consumida de manera ocasional por los residentes (Garcés-Restrepo *et al.* 2013b).

Uno de los factores que recurrentemente se manifiestan en la literatura científica asociada a la reducción de los tamaños poblacionales de las tortugas es la tasa de infestación por parásitos (Gibbons *et al.* 2000). Debido a que los ectoparásitos pueden contener hemogregarinas, las cuales reducen las concentraciones de hemoglobina en la sangre, llegando a generar anemia e incrementa las tasas de mortalidad poblacional (BurrIDGE & Simmons 2003, Ryan & Lambert 2005, McCoy *et al.* 2007, Readell *et al.* 2008). En este sentido, el bajo nivel de infestación por ectoparásitos registrado en la localidad de Isla Palma se debe a la barrera geográfica que impone el mar para las sangüijuelas (*Placobdella*

*ringueleti*), parásito que ha sido reportado solamente en las poblaciones de *R. nasuta* continentales (Garcés-Restrepo *et al.* 2013a).

Por otra parte, la preferencia de hábitat exhibida por diferentes especies de tortugas suelen estar relacionadas con las estrategias de historia de vida que presentan. Habitar riachuelos de baja profundidad facilita que los neonatos y juveniles se puedan establecer más rápido en una localidad (Pluto & Bellis 1986, Chase *et al.* 1989). Además, hábitats con una mayor cantidad de sitios de refugio disponibles puede disminuir el riesgo a la depredación (Froese 1978, Kaufmann *et al.* 1992). La preferencia de *R. nasuta* por sitios que contengan abundante roca y poco lodo, puede estar relacionada con una estrategia de partición de hábitat con *Cryptochelys leucostoma*, especie de tortuga con la que comparte los mismos riachuelos, pero que prefiere habitar en zonas con sustratos fangosos abundantes (Vallejo 2013). Finalmente, la preferencia por riachuelos de baja cobertura de dosel, podría estar asociada con una estrategia de termorregulación, ya que en estos sectores de los riachuelos la temperatura del agua puede ser mayor por la incidencia de la radiación solar (Froese 1978, Kaufmann *et al.* 1992, Morrow *et al.* 2001).

En conclusión, el efecto isla asociado con la disminución de la probabilidad de depredación y la reducción en la tasa de infestación de ectoparásitos, podría llegar a tener un efecto significativo sobre el tamaño de la población de *R. nasuta* en la zona de estudio, reflejándose en cambios en la densidad poblacional, la tasa de supervivencia y probabilidad de recaptura de esta especie. En este mismo sentido, la proporción de sexos de *R. nasuta* parece estar asociada a factores intrínsecos de la especie, como edad de maduración diferencial y temperatura de determinación sexual, aunque esto debe ser comprobado

experimentalmente. De acuerdo con los resultados de esta investigación, *R. nasuta* tuvo mayores abundancias en riachuelos someros con baja cobertura vegetal, sustrato rocoso y abundantes sitios de refugio. Por lo tanto, alteraciones drásticas de los riachuelos, como deforestación, canalización o represamiento, podrían afectar el tamaño y la estructura de las poblaciones localmente. Aunque los resultados sugieren que *R. nasuta* es una especie tolerante a ambientes alterados, la perturbación humana se reflejó en la distribución por edades de las poblaciones, probablemente generando eventos específicos de bajo reclutamiento, lo que podría llevar en un mediano plazo a una disminución del tamaño poblacional. Es importante destacar que Isla Palma se puede convertir en un laboratorio natural al permitir realizar investigaciones sobre todo en juveniles y neonatos de los cuales generalmente se desconocen muchos aspectos de su biología e incluso, conocer aún más elementos biológicos y ecológicos relacionados con la estrategia reproductiva de esta especie.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todas las personas que contribuyeron en las campañas de muestreo en especial a Bellineth Valencia, Rodrigo Lozano, Cristian Guerrero, Luz Karime Sánchez e Indira Vallejo. De igual manera agradecemos los residentes de Playa Chucheros y de la Reserva Natural San Pedro por su hospitalidad y apoyo durante las campañas de muestreo de esta investigación. La Dirección General Marítima (DIMAR) y la Territorial Pacifico de la Unidad Administradora Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales permitieron el ingreso a Isla Palma para realizar la fase de campo en esta localidad insular.

Este trabajo fue financiado parcialmente por el Grupo de Investigación en Ecología Animal y la Universidad del Valle a través de la convocatoria interna para proyectos de investigación 2012 (CI7883), y la Universidad de Louisiana en Monroe. MFGR es estudiante de programa de Maestría en Ciencias Biología de la Universidad del Valle y fue financiado parcialmente por el programa de Asistencia de Docencia de la Universidad del Valle y el programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores “Virginia Vallejo de Pineda” del Departamento Administrativo en Ciencia, Tecnología e Innovación – COLCIENCIAS.

## **Resumen**

La Tortuga de río chocoana (*Rhinoclemmys nasuta*) se considera endémica del Chocó Biogeográfico, casi amenazada (NT) mundialmente y de datos deficientes (DD) en Colombia. Debido a la carencia de información acerca de su demografía en ambientes con diferentes grados de perturbación humana se realizó una investigación para llenar estos vacíos en el conocimiento de la biología de esta especie en tres localidades costeras de la región central del Pacífico colombiano (Isla Palma, San Pedro y Playa Chucheros). Con base en seis eventos de captura-recaptura bimestrales, se calcularon la densidad, tamaño y estructura poblacional, así como las probabilidades de supervivencia y de captura para machos, hembras y juveniles. Adicionalmente, se relacionó la densidad poblacional con características abióticas (profundidad, accesos a tierra; número de escondites, sustrato) y bióticas (cobertura vegetal y porcentaje de parasitismo) del hábitat a dos escalas (localidad y riachuelos). En total se realizaron 604 capturas correspondientes a 477 individuos; 371 individuos en Isla Palma, 61 individuos en San Pedro y 45 individuos en Playa Chucheros.

La mayor densidad poblacional y la mayor probabilidad de supervivencia se registraron en la localidad insular de Isla Palma, posiblemente como consecuencia de una menor cantidad de predadores asociados y una menor tasa de infestación por ectoparásitos. En la localidad insular la población estuvo dominada por la clase etaria de juveniles, mientras que en las localidades continentales la población estuvo dominada por individuos adultos. En todas las localidades la proporción de sexos fue dominada por hembras, condición relacionada con la diferencia en la edad de maduración o la temperatura de determinación, entre sexos. La especie prefirió riachuelos con menor cobertura vegetal, muchos escondites, baja profundidad y dominado por roca. Aunque se puede considerar que la especie es tolerante a ambientes alterados, la perturbación humana afecta la distribución por edades de las poblaciones, lo que con el tiempo puede llegar a generar reducciones poblacionales.

**Palabras clave:** densidad, estructura poblacional, probabilidad de supervivencia, efecto isla, parasitismo.

## REFERENCIAS

- Amstrup, S. C., T. L. McDonald & B. F. J. Manly. 2005. Handbook of capture-recapture analysis. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 313 p.
- Boulenger, G. A. 1902. Descriptions of new batrachians and reptiles from north-western Ecuador. Ann. Mag. Nat. Hist. 79:51–57.

- Burridge, M. J. & L. A. Simmons. 2003. Exotic ticks introduced into the United States on imported reptiles from 1962 to 2001 and their potential roles in international dissemination of diseases. *Vet. Parasitol.* 113:289–320.
- Bury, R. B. 1989. Population ecology of freshwater turtles. In *Turtles: Perspectives and Research*, 417–434. Harless, M., Morlock, H. & Robert, E. (eds). Florida: Krieger Publishing Company.
- Cagle, F. R. 1939. A system of marking turtles for future identification. *Copeia* 1939:170–173.
- Cantera-K, J. R., R. Neira-O & C. Ricaurte. 1998. Bioerosión en la Costa Pacífica Colombiana: Un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto humano de los animales destructores de los acantilados rocosos. Bogotá, Colombia: Fondo José Celestino Mutis, FEN.
- Carr, J. L. & A. Giraldo. 2009. *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902), Large-Nosed Wood Turtle, Chocoan River Turtle. In: Rhodin A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Bulhmann, J. B. Iverson and R. A. Mittermeier (eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtle and Tortoises: a compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs, No. 5:034.1–034.6.
- Carr, J. L., M. F. Garcés-Restrepo & A. Giraldo. 2012. *Rhinoclemmys nasuta*. Pp. 315–322. 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.

Castaño-Mora, O.V. 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Ministerio del Medio Ambiente-Conservación Internacional. Panamericana Formas e Impresos S.A. Colombia. 160 p.

Caughley, G. 1980. Analysis of Vertebrate Populations. Wiley, New York, New York, U.S.A.

Chao, A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. Biometrics 45(2):427–438.

Chase, J. D., K. R. Dixon, J. E. Gates, D. Jacobs & G. J. Taylor. 1989. Habitat characteristics, population size, and home range of the bog turtle, *Clemmys muhlenbergii*, in Maryland. J. Herpetol. 23:356–362.

Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez & J. D. Lebreton. 2002. U-CARE2.2: User's Manual. Montpellier, France: CEFE.

Converse, S. J., J. B. Iverson & J.A. Savidge. 2005. Demographics of an ornate box turtle population experiencing minimal human-induced disturbances. Ecological Applications 15:2171–2179.

- Corredor-Londoño, G., G. Kattan, C. A. Galviz & D. Morocho. 2007. Tortugas del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca-CVC. Cali Colombia. 72 p.
- Cumming, G., F. Fidler & D. L. Vaux. 2007. Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology* 177(1): 7–11
- Donaldson, B. M. & A. C. Echternacht. 2005. Aquatic habitat use relative to home range and seasonal movement of Eastern Box Turtles (*Terrapene carolina carolina*: Emydidae) in eastern Tennessee. *Journal of Herpetology* 39(2):278–284.
- Dodd, C. K., Jr. 1997. Population structure and the evolution of sexual size dimorphism and sex ratios in an insular population of Florida box turtles (*Terrapene carolina bauri*). *Canadian Journal of Zoology* 75:1495–1507.
- Dodd, C. K., Jr. 2001. North American box turtles: a natural history. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA.
- Edmonds, J. H. & R. J. Brooks. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). *Canadian Journal of Zoology* 74:918–925.
- Ernst, C. H., J. E. Lovich & R. W. Barbour. 1994. Turtles of the United States and Canada. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.



- Fachín-Terán, A. & R. C. Vogt. 2004. Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis uniflis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil. *Phyllomedusa* 3:29–42.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, Oxford, England.
- Froese, D. 1978. Habitat preferences of the Common Snapping Turtle, *Chelydra s. serpentina* (Reptilia, Testudines, Chelydridae). *Journal of Herpetology* 12(1):53–58.
- Garcés-Restrepo, M. F. 2008. Estrutura Poblacional, Variacion Morfometrica y Dimorfismo Sexual de *Rhinoclemmys nasuta* (Testudinata: Emydidae) en dos Localidades del Pacifico Vallecaucano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.
- Garcés-Restrepo, M. F., A. Giraldo, J. L. Carr & L. D. Brown. 2013a. Turtle ectoparasites from the Pacific coastal region of Colombia. *Biota Neotropica* 13(3):000–000.
- Garcés-Restrepo, M. F., A. Giraldo & J. L. Carr. 2013b. Population ecology and morphometric variation of the Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) from two localities on the Colombian Pacific coast. *Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural* 17(2).
- George, T. L. 1987. Greater land bird densities on island vs. mainland: relation to nest predation level. *Ecology* 68:1393–1400.

- Gibbons, J.W. 1970. Reproductive characteristics of a Florida population of musk turtles (*Sternothaerus odoratus*). *Herpetologica* 26:268–270.
- Gibbons, J. W. & J. E. Lovich. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs* 4:1–29.
- Gibbons, J.W. ,D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy & C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* 50:653–666.
- Gibbons, J. W., J. E. Lovich, A. D. Tucker, N. N. Fitzsimmons & J. L. Greene. 2001. Demographic and ecological factors affecting conservation and management of the diamondback terrapin (*Malaclemys terrapin*) in South Carolina. *Chelonian Conservation and Biology* 4:66–74.
- Gibbs, J. P. & G. D. Amato. 2000. Genetics and demography in turtle conservation. Pp. 207–217. En: M.W. Klemens (ed.), *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Giraldo, A., Garcés-Restrepo, M.F., Carr, J. L. & Loaiza, J., 2012. Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaleta (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano. *Caldasia* 34(1):109–125.
- Hailey, A., & R. E. Willemsen. 2000. Population density and adult sex ratio of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: evidence for intrinsic population regulation. *Journal of Zoology* 251:325–338.

- Hammer O, D. Harper & P. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4:1–9.
- Kaufmann J. 1992. Habitat use by Wood Turtles in central Pennsylvania. *Journal of Herpetology* 26(3):315–321.
- Langtimm, C.A., C. K. Dodd & R. Franz. 1996. Estimates of abundance of box turtles (*Terrapene carolina bauri*) on a Florida island. *Herpetologica* 52:496–504.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Le Gratiet, G. & S. Métrailler. 1996. Contribution à la connaissance de *Rhinoclemmys punctularia punctularia* (Daudin, 1801). *C.I.T.S. Bulletin* 6:19–31.
- Lescano, J. N., M. F. Bonino & G. C. Leynaud. 2008. Density, population structure and activity pattern of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 29:505–512
- Lindeman, P.V. 1990. Closed and open model estimates of abundance and tests of model assumptions for two populations of the turtle, *Chrysemys picta*. *Journal of Herpetology* 24:78–81.
- Loaiza, J. 2005. Aspectos ecológicos de la tortuga blanca (*Rhinoclemmys nasuta* Boulenger, 1902) en Isla palma, Bahía Málaga-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 57 p.

- López-Jiménez, S. & A. Ocegüera-Figueroa. 2009. New species of rhychobdellid leech (Hirudinea: Glossiphoniidae): a parasite of turtles from Chiapas, Mexico. *J. Parasitol.* 95:1356–1359. <http://dx.doi.org/10.1645/GE-2128.1>
- Lovich, J.E. 1996. Possible demographic and ecologic consequences of sex ratio manipulation in turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 2:114–117.
- Lovich, J. E. & J. W. Gibbons. 1990. Age at maturity influences adult sex ratio in the turtle *Malaclemys terrapin*. *Oikos* 59:126–134.
- Luck, G. W. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 105:383–394.
- Martin, T. E. 2001. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology* 82:175–188.
- Martins, F. I. & F. L. Souza. 2009. Demographic parameters of the Neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). *Herpetologica* 65:82–91.
- Mahmoud, I.Y. 1969. Comparative ecology of the kinosternid turtles of Oklahoma. *The Southwestern Naturalist*. 14(1):31–66.
- MacArthur, R.H., & E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MacArthur, R.H., J. M. Diamond & J. R. Karr. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53:330–342.

- McCoy, J.C., E. L. Failey, S. J. Price & M. E. Dorcas. 2007. An assessment of leech parasitism on semi-aquatic turtles in the western piedmont of North Carolina. *Southeast. Nat.* 6:191–202.
- Medem, F. 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chocó. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 11:279–303.
- Mittermeier, R. A., J. L. Carr, I. R. Swingland, T. B. Werner & R. B. Mast. 1992. Conservation of amphibians and reptiles. In: *Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles*. Society for the Study and Reptiles. p. 59–80.
- Molina, Y. F. 2009. Implementación de la metodología de secuenciación de ADN Mitochondrial (ADNmt) para el análisis genético de Poblaciones de *Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae). Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 46 p.
- Morrow, J. L., J. H. Howard, S. A. Smith & D. K. Poppel. 2001. Habitat selection and habitat use by the Bog Turtle (*Clemmys muhlenbergii*) in Maryland. *Journal of Herpetology* 35(4):545–552.
- Neto, H. J. F., M Ayub, G. de Freitas, T Oliveira, G. Berger & G. R. Colli. 2011. Demography of *Acanthochelys spixii* (Testudines, Chelidae) in the Brazilian Cerrado. *Chelonian Conservation and Biology* 10(1):82–90.
- Nilsson, S.G., 1977. Density compensation and competition among birds breeding on small islands in a south Swedish lake. *Oikos* 28:170–176.

- Nilsson, S.G., C. Bjorkman, P. Forslund & J. Hoglund. 1985. Egg predation in forest bird communities on islands and mainland. *Oecologia* 66:511–515.
- Peres, C. A. & P. M. Dolman. 2000. Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* 122(2):175–189.
- Pérez, J. V. 2006. Tasa de crecimiento y rango habitacional de *Rhinoclemmys nasuta* en Isla palma-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.
- Pluto, T. G. & E. D. Bellis. 1986. Habitat utilization by the turtle, *Graptemys geographica*, along a river. *Journal of Herpetology* 20(1):22–31.
- Pritchard, P. C. H. & P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 403 pp. Oxford, Ohio.
- Ramo, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el hato “El Frío” Llanos de Apure (Venezuela). Doñana, *Acta Vertebrata* 9:1–161.
- Rangel-Ch., J. O. & H. Arellano-P. 2004. El Chocó biogeográfico: ambiente físico, p. 39-82. (En) Rangel-Ch., J. (ed), Colombia Diversidad Biótica IV El Choco Biogeográfico/Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C. Colombia.
- Readel, A.M., C. A. Phillips & M. J. Wetzel. 2008. Leech parasitism in a turtle assemblage: effects of host and environmental characteristics. *Copeia* 2008:227–233.

- Rhodin, A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, J. B. Iverson & R. A. Mittermeier. 2011. Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/SSC tortoise and freshwater turtle specialist group. *Chelonian Research Monographs* 5: 064.1–064.5.
- Rueda-Almonacid, J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-Mahecha, R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. de la Ossa-Velásquez, J. N. Rueda & C. G. Mittermeier. 2007. Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico. Conservación Internacional, Bogotá, Colombia. 538 p.
- Ryan, T. J. & A. Lambert. 2005. Prevalence and colonization of *Placobdella* on two species of freshwater turtles (*Graptemys geographica* and *Sternotherus odoratus*). *J. Herpetol.* 39:284–287.
- Sánchez, L. K. 2012 Estructura poblacional y preferencia de hábitat de la tortuga *Rhinoclemmys nasuta* (Testudinata: Geoemydidae), en la reserva natural san pedro la playa, pacífico del Valle del Cauca Colombia (Tesis de Pregrado) Armenia, Universidad del Quindío, Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías.
- Schwanz, L. E., R. J. Spencer, R. M. Bowden & F. J. Janzen. 2010. Climate and predation dominate juvenile and adult recruitment in a turtle with temperature-dependent sex determination. *Ecology* 91:3016–3026.
- Smith, G. R. & J. B. Iverson. 2002. Sex ratio of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*) in a north-central Indiana lake: a long-term study. *American Midland Naturalist* 148:185–189.

- Souza, F. L. & A. S. Abe. 2000. Feeding ecology, density and biomass of the freshwater turtle, *Phrynops geoffroanus*, inhabiting a polluted urban river in south-eastern Brazil. *Journal of the Zoological Society of London* 252:437–446.
- Souza, F. L. 2004. Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados Brasileiros (Testudines-Chelidae). *Phyllomedusa* 3:15–27.
- Spinks, P. Q., G.B. Pauly, J. J. Crayon & H. B. Shaffer. 2003. Survival of the western pond turtle (*Emys marmorata*) in an urban California environment. *Biological Conservation* 113:257–267.
- Vallejo, I. 2012. Densidad poblacional y preferencia de hábitat de la tortuga *Cryptochelys leucostoma* (Duméril, Bibron & Duméril, 1851), en tres localidades del pacífico del valle del cauca, Colombia. (Tesis de Pregrado) Armenia, Universidad del Quindío, Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías.
- VanDijk, P.P., J. B. Iverson, H. B. Shaffer, R. Bour, & A. G. J. Rhodin. 2012. Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., and Mittermeier, R.A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs No. 5, pp. 000.243–000.328.



- Velasco, J. A., A. Quintero & M. F. Garcés-Restrepo. 2008. Diversidad específica de anfibios y reptiles en zonas bajas del pacífico del Valle del Cauca. *Cespedesia* 86–87: 81–94.
- Vitt, L. J. & J. P. Caldwell. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Burlington, MA: Elsevier Inc., 720 pp.
- Vogt, R. C., S.G. Platt & T. R. Rainwater. 2009. *Rhinoclemmys areolata* (Duméril y Bibron 1851), Furrowed Wood Turtle, Black-bellied Turtle, Mojena: 022.1–022.7. (En Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., Van Dyke, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J. B. & Mittermeier, R.A. (eds), *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs.
- White, G. C., & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *BirdStudy*46, Supplement, 120–138.
- Williams, B. K., J. D. Nichols & M. J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic press, Oxford, United Kingdom. 817 p.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 663 p.

TABLA 1

Tamaños poblacionales de *R. nasuta* en las tres localidades con el estimativo Jolly-Seber; se especifica el modelo escogido con base en el menor valor de Akaike y los intervalos de confianza del 95% para los valores estimados ( $\phi$  = probabilidad de supervivencias,  $p$  = probabilidad de recaptura,  $N$  = tamaño poblacional,  $\lambda$  = tasa de crecimiento poblacional, (t) = significa que el valor del parámetro cambia entre los tiempos de captura, (.) = indica que el parámetro es constante entre los intervalos de capturas).

TABLE 1

Population sizes of *R. nasuta* in the three localities with the Jolly-Seber estimate; the best model was chosen based on the lowest value of Akaike and confidence intervals of 95% for the estimated values ( $\phi$  = probability of survival,  $p$  = recapture probability is specified,  $N$  = population size, population growth rate =  $\lambda$ , (t) = means that the parameter value changes between capture times, (.) = indicates that the parameter is constant between capture intervals).

| Localidad       | Mejor Modelo                | AICc   | Delta AICc | Tamaño Poblacional | 95% IC      |
|-----------------|-----------------------------|--------|------------|--------------------|-------------|
| Isla Palma      | $\phi(.)p(t)\lambda(.)N(.)$ | 668.64 | 633.2      | 586.7              | 402.9–881.6 |
| San Pedro       | $\phi(.)p(.)\lambda(t)N(t)$ | 132.53 | 11.7       | 107.8              | 55.2–231.2  |
| Playa Chucheros | $\phi(.)p(.)\lambda(t)N(.)$ | 137.35 | 18.5       | 65.0               | 32.1–149.0  |

TABLA 2

Valores para los supuestos de igual probabilidad de captura (test 2.ct) y supervivencia homogénea (test 3.sr) para adultos y juveniles en las tres localidades.

TABLE 2

Values for the assumptions of equal probability of capture (test 2.ct) and homogeneous survival (test 3.sr) for adults and juveniles in the three localities.

| Localidad  | Adultos  |    |      |          |    |      | Juveniles |    |      |          |    |      |
|------------|----------|----|------|----------|----|------|-----------|----|------|----------|----|------|
|            | Test 2   |    |      | Test 3   |    |      | Test 2    |    |      | Test 3   |    |      |
|            | $\chi^2$ | G1 | P    | $\chi^2$ | G1 | P    | $\chi^2$  | G1 | P    | $\chi^2$ | G1 | P    |
| Isla Palma | 3.17     | 3  | 0.36 | 1.56     | 4  | 0.81 | 4.03      | 3  | 0.26 | 5.41     | 4  | 0.24 |
| San Pedro  | 0.94     | 2  | 0.63 | 0        | 2  | 1    | 0.43      | 3  | 0.93 | 0        | 2  | 1    |
| Chucheros  | 0        | 3  | 1    | 1        | 3  | 1    | 5.18      | 4  | 0.26 | 1.32     | 3  | 0.72 |

TABLA 3

Valores de probabilidad de supervivencia y probabilidad de captura en el análisis Cormack-Jolly-Seber para *R. nasuta* en las tres localidades estudiadas; se especifica el modelo escogido con base en el menor valor de Akaike y los intervalos de confianza del 95% para los valores estimados.

TABLE 3

Values of probability of survival and capture probability in the Cormack-Jolly-Seber analysis for *R. nasuta* in the three localities studied;- the best model was chosen based on the lowest Akaike value and confidence intervals of 95% for the estimated values specified

| Localidad<br>/grupo | Modelo        | AICc   | $\phi$ (SE)       | 95% IC          | $p$ (SE)          | 95% IC          |
|---------------------|---------------|--------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|
| Isla Palma          |               |        |                   |                 |                   |                 |
| Hembras             | $\phi(.)p(.)$ | 194.36 | 0.99153 (0.11836) | 0.11710-1.00000 | 0.08881 (0.03070) | 0.04428-0.17014 |
| Machos              | $\phi(.)p(t)$ | 128.26 | 0.87291 (0.03070) | 0.04428-0.97014 | 0.11917 (0.04793) | 0.05239-0.24875 |
| Juveniles           | $\phi(.)p(t)$ | 333.47 | 0.97214 (0.13684) | 0.00174-0.99999 | 0.07452 (0.03266) | 0.03085-0.16922 |
| San Pedro           |               |        |                   |                 |                   |                 |
| Hembras             | $\phi(.)p(.)$ | 52.97  | 0.83419 (0.21502) | 0.19289-0.99064 | 0.12093 (0.08048) | 0.03025-0.37761 |
| Machos              | $\phi(.)p(.)$ | 19.76  | 1.00000 (0.00000) | 0.99999-1.00001 | 0.07407 (0.05040) | 0.01859-0.25249 |
| Juveniles           | $\phi(.)p(.)$ | 33.89  | 0.69361 (0.26896) | 0.15928-0.96435 | 0.23628 (0.16289) | 0.05009-0.64476 |
| Playa Chucheros     |               |        |                   |                 |                   |                 |
| Hembras             | $\phi(.)p(.)$ | 63.06  | 0.89752 (0.12463) | 0.38088-0.99044 | 0.27116 (0.10729) | 0.11376-0.51884 |
| Machos              | $\phi(.)p(.)$ | 21.08  | 1.00000 (0.00000) | 0.99999-1.00001 | 0.04762 (0.03286) | 0.01194-0.17142 |
| Juveniles           | $\phi(.)p(.)$ | 36.68  | 0.79577 (0.20642) | 0.24427-0.97916 | 0.27551 (0.16690) | 0.06877-0.66197 |

TABLA 4

Valores promedios de las características bióticas y abióticas; las dos últimas columnas contiene los valores de la correlación de Spearman con la densidad poblacional de *R. nasuta*.

TABLE 4

Average values of biotic and abiotic characteristics; the last two columns contain the values of the Spearman correlation with the population density of *R. nasuta*.

| Localidad/ Carac.<br>Hábitat | San Pedro (IC95%)   | Isla Palma (IC95%)  | Playa Chucheros (IC95%) | P    | Rs    |
|------------------------------|---------------------|---------------------|-------------------------|------|-------|
| Profundidad (cm)             | 38.75 (28.97-48.53) | 13.65 (11.96-14.94) | 23.85 (8.76-36.94)      | 0.42 | -0.79 |
| Escondites (#)               | 3.48 (1.79-5.17)    | 8.76 (6.26-9.84)    | 6.91 (3.37-10.34)       | 0.46 | 0.75  |
| Cobertura (#)                | 95.07 (94.44-95.70) | 93.16 (92.76-94.08) | 93.12 (92.13-94.11)     | 0.70 | -0.45 |
| Accesos (#)                  | 1.69 (0.69-2.68)    | 2.10 (1.48-5.19)    | 3.22 (1.25-5.19)        | 0.81 | -0.29 |
| Lodo (%)                     | 15.65 (2.92-28.38)  | 1.60 (0-41.97)      | 16.88 (0-41.97)         | 0.02 | -1.00 |
| Roca (%)                     | 16.70 (0-45.92)     | 70.05 (39.01-95.99) | 30.50 (6.28-54.72)      | 0.18 | 0.96  |
| Hojarasca (%)                | 42.25 (25.77-58.73) | 18.55 (0-45.70)     | 41.50 (21.06-61.94))    | 0.04 | -1.00 |
| Tronco (%)                   | 20.00 (9.30-30.70)  | 2.90 (0.20-9.55)    | 4.38 (0-10.14)          | 0.64 | -0.54 |
| Raíces (%)                   | 5.40 (0-14.72)      | 6.90 (0-13.34)      | 6.75 (0-15.64)          | 0.63 | 0.55  |
| Parasitismo (%)              | 0.60 (0.31-0.65)    | 0.14 (0.05-0.22)    | 0.60 (0.43-0.78)        | 0.02 | -1.00 |

TABLA 5

Valores de la correlación de Spearman al evaluar la densidad poblacional de riachuelos con las variables ambientales bióticas y abióticas.

TABLE 5

Values of the Spearman correlation between population density of streams with biotic and abiotic environmental variables.

| Variable ambiental | Valor promedio | IC95%       | P    | Rs    |
|--------------------|----------------|-------------|------|-------|
| Profundidad (cm)   | 24.62          | 16.94-32.30 | 0.01 | -0.72 |
| Escondites (#)     | 6.35           | 4.69-8.01   | 0.01 | 0.72  |
| Cobertura (#)      | 93.71          | 93.03-94.39 | 0.01 | -0.68 |
| Accesos (#)        | 2.31           | 1.56-3.05   | 0.39 | 0.26  |
| Lodo (%)           | 10.50          | 1.65-19.35  | 0.00 | -0.75 |
| Roca (%)           | 37.98          | 19.96-56.01 | 0.03 | 0.60  |
| Hojarasca (%)      | 36.28          | 24.33-48.24 | 0.41 | -0.25 |
| Tronco (%)         | 9.37           | 3.23-14.81  | 0.28 | -0.32 |
| Raíces (%)         | 5.86           | 1.41-10.31  | 0.88 | 0.05  |

## Leyenda de Figuras

Fig. 1. Ubicación geográfica de las localidades estudiadas.

Fig. 1. Geographical location of the localities sampled.

Fig. 2. Densidad poblacional (individuos/hectarea) para cada localidad y su intervalo de confianza.

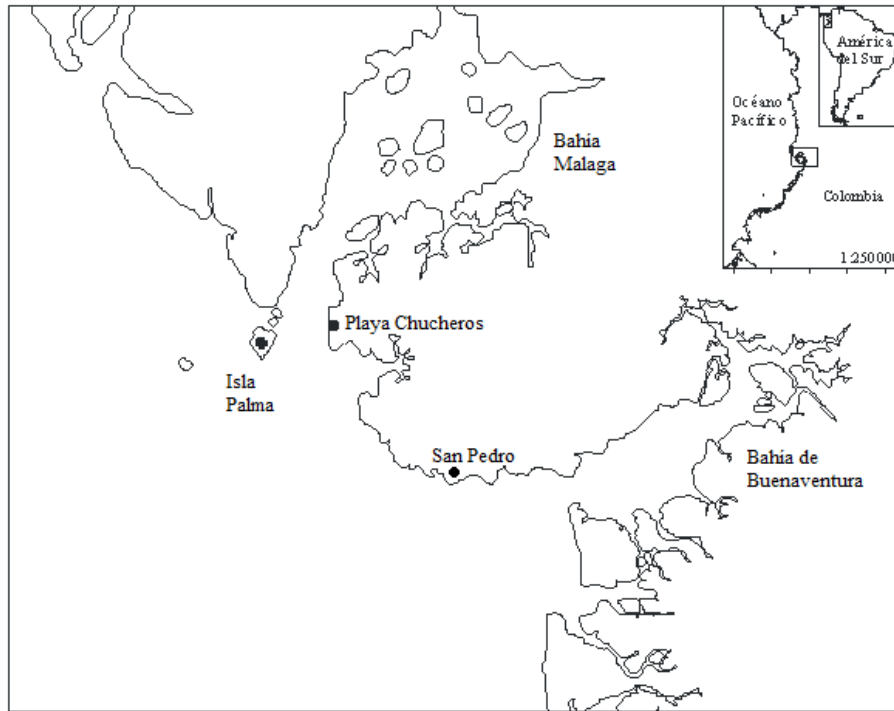
Fig. 2. Population density (individuos / hectare) for each location and its confidence interval.

Fig. 3. Estructura poblacional de *R. nasuta* en las tres localidades. A) Proporción sexual, B) proporción de edades (números en barras corresponden a cantidad de individuos totales para cada categoría).

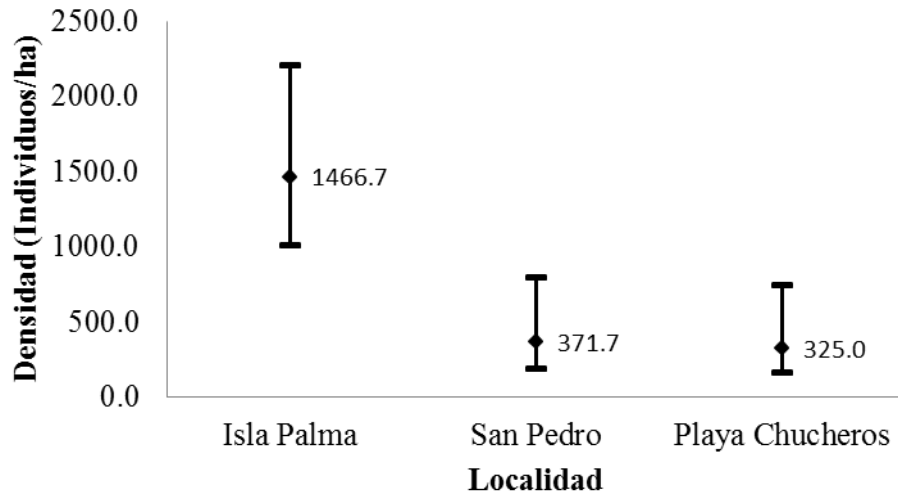
Fig. 3. Population structure of *R. nasuta* in the three localities. A) sex ratio, B) proportion of ages (numbers in bars correspond to total number of individuals in each category).

Fig. 4. Distribución de frecuencias de longitud de caparazón (LSMS) de *R. nasuta* para las tres localidades.

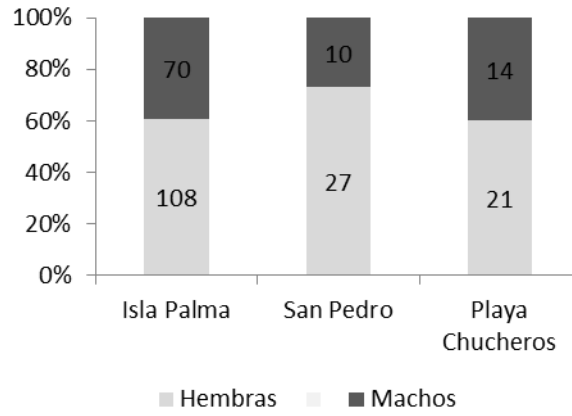
Fig. 4. Frequency distribution of carapace lengths (LSMS) of *R. nasuta* for the three localities.



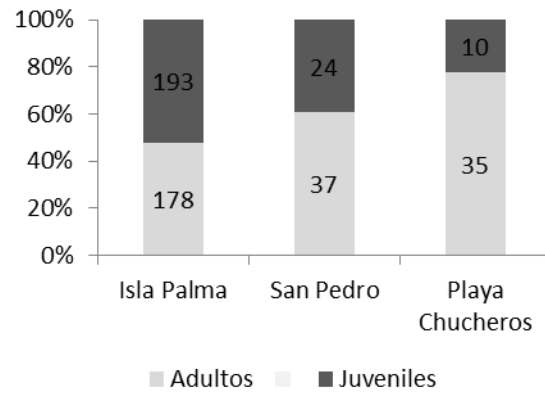


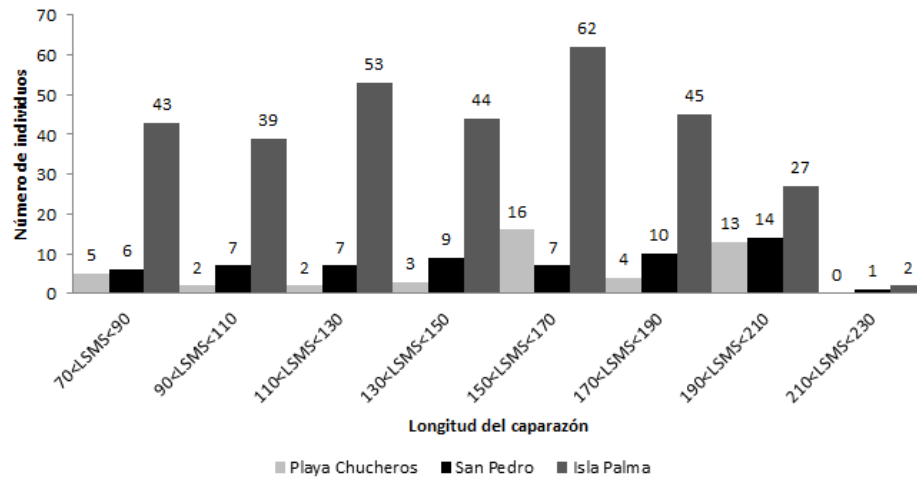


• **A.**



• **B.**





Variación temporal en la demografía la tortuga de río chocoana, *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902) en Isla Palma, Bahía Málaga, costa Pacífica del Valle del Cauca

Variation temporal in demographic of the Chocoan River Turtle, *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902), in Isla Palma, Malaga Bay, Pacific coast of Valle del Cauca

Mario F. Garcés-Restrepo<sup>1\*</sup>, Alan Giraldo<sup>1</sup>, John L. Carr<sup>1,2</sup> and Lisa D. Brown<sup>2</sup>

1. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Sección de Zoología, Grupo de Investigación en Ecología Animal. A.A. 25360, Cali – Colombia. Email: [ecologia@univalle.edu.co](mailto:ecologia@univalle.edu.co)

2. Department of Biology and Museum of Natural History, University of Louisiana at Monroe, Monroe, Louisiana, 71209-0520, USA. Email: [carr@ulm.edu](mailto:carr@ulm.edu)

\* Mario Fernando Garcés Restrepo. Grupo de Investigación en Ecología Animal. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Universidad del Valle. Cll 13 N° 100-00. Cali- Colombia. Fax: 2 3393243. Email: [mariofgarces@gmail.com](mailto:mariofgarces@gmail.com)

## Resumen

Pocos estudios demográficos en tortugas han sido realizados en Suramérica, pese a la necesidad de este tipo de investigación para esclarecer las variaciones naturales y fortalecer procesos de conservación de estas especies. En esta investigación se realiza el estudio de la variación en la demografía de una población de la tortuga de río chocoana (*Rhinoclemmys nasuta*), a partir de información registrada en una localidad insular del Pacífico colombiano entre 2005 y 2012. Se calculó el tamaño poblacional con el método Jolly-Seber en cuatro periodos (2005-06, 2007, 2011 y 2012), y se comparó la estructura poblacional. Se estimó la probabilidad de supervivencia y la probabilidad de captura para machos, hembras y juveniles utilizando el modelo Cormarck-Jolly-Seber, y la tasa de

crecimiento poblacional con el modelo POPAN. Se encontró un leve aumento en el tamaño poblacional en el periodo de 2005–06 a 2007 y posteriormente una disminución en el tamaño poblacional y la probabilidades de recaptura para todas las categorías etaria entre el periodo de 2011 a 2012. Se evidenció un aumento significativo del porcentaje de juveniles que hacen parte de la población durante el periodo de estudio. En todos los periodos las hembras dominaron la estructura de sexos de la población.

**Palabras clave:** tamaño poblacional, estructura poblacional, probabilidad de supervivencia, tasa de crecimiento poblacional.

### **Abstract**

Few long-term demographic studies have been done on turtles in South America, despite the need for such studies to clarify natural variation and reinforce conservation measures for this specie. A population of Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) was studied from 2005 to 2012 on a Colombian Pacific island in order to fill gaps in biological information for this species considered near threatened (NT) globally and data deficient (DD) in Colombia. Population size was calculated with the Jolly-Seber method during four time periods (2005–06, 2007, 2011 and 2012), and compared with population structure. Additionally, we estimated survivorship and capture probability for males, females and juveniles with the Cormack-Jolly-Seber model, and population growth rates with the POPAN model. There was a slight increase in population size in the 2005–2006 to 2007 period, and then a decrease in the same and the chances of recapture for all group categories between 2011 and 2012. We found a significant increase in the percentage of juveniles that make-up the population during the period of the study. The sex ratio of the species was dominated by females during all time periods.

**Keywords:** population size, population structure, survivorship, population growth rate.

## **Introducción**

En las últimas décadas se ha evidenciado una gran disminución a nivel mundial de las poblaciones naturales de tortugas continentales (Gibbons et al. 2000, VanDijk 2012), incluso las perspectivas más conservadoras estiman que el 45% de especies de tortugas continentales están amenazadas de extinción; lo cual significa que este es uno de los grupos de vertebrados en mayor peligro, excediendo los niveles de amenaza de otros ordenes como Psittaciformes, Primates o Anura, considerados como ejemplos de grupos sensibles a la extinción (Rhodin et al. 2011, Páez et al. 2012). Múltiples son las causas que afectan la viabilidad de las especies de tortugas, pero se destacan la pérdida y degradación de sus hábitats, la introducción de especies invasoras, la polución ambiental, enfermedades y sobreexplotación (Mittermeier et al. 1992, Aresco & Dobie 2000, Gibbons et al. 2000); las cuales son exacerbadas por factores intrínsecos de su biología como la lenta recuperación de las poblaciones y su madurez sexual tardía (Heppell 1998, Litzgus & Mousseau 2004, Daigle & Jutras 2005).

Estos mismos rasgos de su historia generan que tan solo investigaciones a largo plazo de la demografía de sus poblaciones puedan generar información relevante para su conservación (Gibbons 1987, Cooley et al. 2003, Converse et al. 2005, Daigle & Jutras, 2005). Estos estudios deberían incluir al menos información acerca de cambios en las proporciones sexuales y la supervivencia (Tucker et al. 2001, Henry 2003, Converse et al. 2005, Litzgus 2006), con el fin de predecir tendencias poblacionales. Estudios a largo plazo han sido relativamente comunes en el hemisferio norte, incluyendo datos de hasta tres décadas, comúnmente sobre especies amenazadas (Nichols 1939, Schwartz & Schwartz 1974, Stickel 1978, Williams & Parker 1987, Doroff & Keith 1990, Converse et al. 2005). Para Suramérica el panorama es diferente, ya que son escasos este tipo de investigaciones. Tan solo en la última década se tienen estimativos de algunos estudios con una duración entre dos y tres años para poblaciones de tortugas en Argentina y Brasil (Lescano et al. 2008, Fachín-Terán et al. 2003, Neto et al. 2011), destacándose solo el trabajo de Martins & Souza (2009) ya que es el único que incluye datos de más de una década.

La tortuga de río chocoana, *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger, 1902), especie endémica del Chocó biogeográfico, está considerada como casi amenazada (NT) a nivel mundial y de datos deficientes (DD) a nivel nacional (Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group 1996, Castaño-Mora 2002, Rueda-Almonacid et al. 2007, Carr & Giraldo 2009, Carr et al. 2012). Esta especie era casi desconocida para la ciencia y hasta inicios del siglo XXI solo existían un par de trabajos que hacían referencia a su biología básica y distribución (Medem 1962, Carr & Almendáriz 1990). Sin embargo a partir del 2005 se inició una línea de investigación acerca de la biología y ecología de la especie, enfocada en una población localizada en Isla Palma, Bahía Málaga, al norte del Pacífico del Valle del Cauca (Loaiza 2005, Pérez 2006, Garcés-Restrepo 2008, Carr & Giraldo 2009, Giraldo et al. 2012, Garcés-Restrepo et al. 2013b). A través de modelos de población cerrada, se ha registrado una población grande y al parecer estable. Sin embargo debido al corto plazo de los estudios o a los análisis poblacionales cerrados, no se conocen parámetros poblacionales como probabilidad de supervivencia y captura, así como su cambio en el tiempo. Utilizando como base la información registrada de *R. nasuta* durante los esfuerzos de muestreos que se han realizado entre 2005 y 2012 en Isla Palma, en esta investigación se evaluó la variación temporal de los parámetros poblacionales de tamaño poblacional, proporción sexual, estructura etaria, probabilidad de supervivencia, probabilidad de captura y tasa de crecimiento poblacional con el propósito de describir la dinámica de esta población insular.

## **Materiales y métodos**

### Área de Estudio

La localidad de Isla Palma se encuentra ubicada al norte del Golfo de Tortugas (3.90019° N, 77.35597° W), pertenece al Chocó Biogeográfico, específicamente a la subregión Costa Pacífica (Figura 1). La vegetación típica es clasificada como bosque tropical húmedo bajo (Rangel-Ch. & Arellano-P., 2004), específicamente la vegetación en esta localidad se caracteriza porque las raíces no son profundas, estando el sotobosque conformado por gran cantidad de especies de árboles pequeños, grandes arbustos e hierbas de gran tamaño, además de gran cantidad de bejucos, epífitas, gramíneas y ciperáceas de hojas grandes

(Giraldo et al. 2012). La precipitación esta entre los 7200 y 8500 mm anuales, una humedad relativa promedio del 90%, y un rango de temperatura ente 23 y 26° C (Rangel-Ch. & Arellano-P., 2004, Garcés-Restrepo et al. 2013b). Tiene un área de 138 ha y una elevación que varía entre 0 y 15m, rodeada por acantilados rocosos uniformemente distribuidos y playas expuestas solamente en marea baja (Cantera et al. 1998, Giraldo et al. 2012). Debido a la alta precipitación y al tipo de relieve, se desarrollan numerosos riachuelos de segundo y tercer orden (Giraldo et al. 2013). Esta localidad es utilizada como faro por la Dirección General Marítima de Colombia (DIMAR), por lo cual es prohibida la caza y no existe pobladores permanentes (Garcés-Restrepo 2008, Garcés-Restrepo et al. 2013b), actualmente se encuentra dentro del Parque Nacional Natural Uramba Bahía Málaga (UAESPNN 2010).

Los muestreos se llevaron a cabo entre abril de 2005 y octubre de 2012, en cinco quebradas de segundo orden (anchos menores a 4 m y profundidades menores a 1.5 m) con longitudes variables entre los 100 y los 300m, con un área total para todas las quebradas de 0.40 ha.

Los muestreos se realizaron entre las 1900 y las 2300 horas, los individuos fueron ubicados de forma visual y colectados manualmente; los recorridos se realizaron usualmente por tres personas a una velocidad promedio de 0.2 km/h. Cada animal fue marcado utilizando el método de Cagle (1939), con algunas modificaciones (Giraldo et al. 2012). Para cada individuo se tomó la longitud media del caparazón (LSMS) con un calibrador tipo vernier, como indicador de la categoría etaria a la que corresponde. El sexo de cada individuo se determinó por la presencia de características secundarias como la longitud pre-cloacal y la presencia o ausencia de la concavidad plastral; o por características primarias como la eversión de penes o la presencia de huevos; todos aquellos individuos menores a 140 mm se consideraron como juveniles (Medem 1962, Carr & Giraldo 2009, Giraldo et al. 2012).

Los individuos se procesaron en el mismo sitio de captura y fueron liberados inmediatamente. Durante el periodo de estudio se realizaron un total de 20 eventos de muestreos, los cuales se dividieron en manera equitativa para los periodos 2005–06, 2007, 2011 y 2012 los muestreo en estos periodos estuvieron separados máximo por cinco meses.

Con base en los datos de las capturas en cada evento, se construyó una historia individual de captura-recaptura. Se estimó el tamaño poblacional para los cuatro periodos usando el



método de captura-recaptura Jolly-Seber (Caughley 1980). Se calculó la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y la probabilidad de recaptura ( $p$ ) para machos, hembras y juveniles en tres intervalos de tiempo: 2005–06 a 2007, 2007 a 2011 y 2011 a 2012; utilizando el método de Cormack–Jolly–Seber (CJS) (White & Burnham, 1999). Este modelo asume una supervivencia aparente igual a la verdadera supervivencia cuando la emigración es igual a cero (Converse et al. 2005); lo cual se consideró debido a las baja dispersión y alta fidelidad que presenta esta especie (Pérez 2008, Giraldo et al. 2012). La tasa de crecimiento, ( $\lambda$ ), se calculó para los mismos intervalos utilizando el modelo Pradel (Pradel 1996), este modelo es una extensión del modelo Jolly-Seber en el cual se incluye la probabilidad de captura y supervivencia, para la estimación de la tasa de crecimiento. Estos cálculos no son válidos para el primer y último periodo de tiempo, por lo tanto los valores de tasa de crecimiento de la población solo corresponden al periodo entre el 2007 y el 2011 (Link & Nichols 1994, Converse et al. 2005).

Se utilizaron todos los modelos posibles que incluyen la variabilidad del tiempo y grupo poblacional, sobre la probabilidad de captura y probabilidad de supervivencia; estos modelos incluyen todas las posibles variaciones para cada grupo. La escogencia del mejor modelo se realizó teniendo en cuenta el menor valor del criterio de información de Akaike (AICc) (Lebreton 1992). Todos estos estimativos fueron calculados en el programa MARK 6.2 (White & Burnham 1999).

Todos los modelos empleados asumen igual probabilidad de captura entre individuos marcados y no marcados, homogeneidad de supervivencia, marcación correcta de los individuos y liberación inmediata después del muestreo (Amstrup et al. 2005). Los dos últimos supuestos no fueron violados en virtud del tipo de muestreo realizado. Los supuestos de igual probabilidad de captura y homogeneidad de supervivencia fueron evaluados a través de una prueba de bondad de ajuste, usando el programa U-CARE versión 2.3, test 2 (ct), para el supuesto de igual probabilidad de captura para individuos marcados y no marcados y test 3 (sr) para el supuesto de homogeneidad de supervivencia (Choquet et al. 2002).

Para evaluar si existían diferencias a nivel de proporciones sexuales entre los periodos de tiempo se realizaron análisis de tablas de contingencia. Se utilizó una distribución etaria dividiendo la población en adultos y juveniles y se evaluó la diferencia entre periodos de estudio utilizando tablas de contingencia (Zar 1999, Lescano et al. 2008, Garcés-Restrepo et al. 2013b). Estos análisis estadísticos se realizaron con el programa PAST 2.16 (Hammer et al. 2001).

## **Resultados**

En los 20 eventos de muestreo realizados entre el 2005 y el 2012, se realizaron 1363 capturas correspondientes a 815 individuos. De estos individuos 495 fueron capturados en una ocasión, 191 en dos ocasiones, 76 en tres ocasiones, 27 en cuatro oportunidades, 14 cinco veces, 7 en seis ocasiones, 3 siete veces, 1 individuo ocho veces y 1 individuo en nueve ocasiones. El número de capturas por periodo varió entre 288 y 340, y el número de individuos marcados entre 251 y 314. La prueba de igual probabilidad de captura (test 2.Ct) indicó que tanto los animales marcados como los no marcados tuvieron la misma probabilidad de supervivencia en los cuatro intervalos, de igual manera el supuesto de supervivencia homogénea (test 3.Sr) se cumplió para todos los periodos de tiempo considerados (Tabla 1). Se estimó el tamaño de la población para el periodo 2005–2006 de 472.5 individuos, para 2007 de 409.3 individuos, para el 2011 de 606.2 individuos y para el 2012 de 691.7 individuos (Tabla 2).

Las pruebas de igual probabilidad de captura (test 2.Ct) para machos, hembras y juveniles del modelo CJS indicaron que en las tres categorías los individuos marcados como los no marcados tuvieron la misma probabilidad de captura (Tabla 3). Igualmente, se cumplió el supuesto de supervivencia homogénea (test 3.Sr) para las tres categorías (Tabla 3).

En todos los periodos los valores de probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) fueron mayores en juveniles, seguidos por hembras, en tanto que los machos presentaron la menor probabilidad de supervivencia (Tabla 4). En términos generales, la probabilidad de supervivencia fue similar entre el periodo 2005–06 a 2007 y 2007 a 2011, pero presentó una disminución para todas las categorías etarias entre 2011 y 2012 (Tabla 4). La probabilidad de captura varió entre las categorías y entre los periodos de estudio, sin

embargo se detectó un incremento drástico para hembras y juveniles en el último periodo (Tabla 4).

El mejor modelo para estimar la tasa de crecimiento de la población en el periodo 2007 a 2011 presentó una probabilidad de captura variable en el tiempo, y una tasa de supervivencia, tamaño poblacional y tasa de crecimiento variable ( $\phi(t)p(.)\lambda(t) N(t)$ ). La tasa de crecimiento fue estimada en 1.003 (IC 95% = 1.000–1.005), por lo que se considera que la población tuvo un pequeño crecimiento durante el periodo 2007 a 2011.

En todos los periodos de tiempo la proporción sexual estuvo dominada por hembras (2005–06 = 38:62, 2007 = 38:62, 2011 = 41:59, 2012 = 31:69) (Figura 2a); aunque no se encontraron diferencias significativas en la proporción sexual ( $\chi^2 = 2.57$ , Gl = 3,  $p = 0.43$ ). En la proporción etaria (%adulto: %juvenil) se encontraron diferencias significativas entre periodos ( $\chi^2 = 16.19$ , Gl = 3,  $p < 0.01$ ), estando la población dominada por adultos en los periodos 2005–06 y 2007, y por juveniles en los periodos 2011 y 2012 (Fig. 3b).

## Discusión

Para *R. nasuta* en Isla Palma existen varios estimativos del tamaño poblacional. Giraldo et al. (2012) reportan un tamaño poblacional de 990 (IC95%= 941–1044) con base en el estimador Schumacher para poblaciones cerradas, con nueve eventos de captura en un intervalo tres años. Por su parte Garcés-Restrepo et al. (2013) calculan un tamaño poblacional para la localidad de 624 individuos (IC95%= 578–670), utilizando también el estimador Schumacher, pero en un periodo de dos meses con tan solo tres campañas de muestreo. Los estimativos poblacionales aquí presentados se encuentran por debajo o en los rangos inferiores de esos estudios; sin embargo, una comparación directa no es posible ya que se consideran métodos, escalas temporales e intensidades diferentes. Cuando el número de capturas es grande y se posee un mayor número de muestreos, los estimados poblacionales con base en modelos de población cerrada tienden a sobreestimar el tamaño poblacional (Chao 1989). La dinámica poblacional de *R. nasuta* en Isla Palma considerando los periodos de estudio sugieren un incremento entre el año 2007 y 2011, y una disminución entre el 2011 y 2012. Lamentablemente los intervalos de confianza establecidos para cada uno de estos estimados son muy amplios por lo que no se pueden

realizar análisis concluyentes sobre estas tendencias. Sin embargo, la disminución en la probabilidad de supervivencia detectada para todas las categorías establecidas en esta población durante la presente investigación pueden ser consideradas como un elemento que podría generar una tendencia a una reducción en el tamaño poblacional de *R. nasuta* en Isla Palma.

Varios factores podrían generar una disminución en el tamaño de una población de tortugas, entre ellos se destacan la pérdida y degradación del hábitat, la introducción de especies invasoras, la contaminación ambiental, las enfermedades y la sobreexplotación (Mittermeier et al. 1992, Aresco & Dobie 2000, Gibbons et al. 2000). Sin embargo, estos factores son de baja ocurrencia en Isla Palma, debido a las características de aislamiento y control de ingreso por estar bajo administración conjunta de la Dirección Marítima – DIMAR y Parques Nacionales Naturales de Colombia – UAESPNN. Por lo tanto, probablemente la disminución y cambios en la probabilidad de supervivencia de *R. nasuta* en Isla Palma durante el periodo de estudio sea el resultado de cambios naturales en las características del hábitat provocados por fuertes tormentas que afectaron la zona entre 2010–2012, lo que generó la caída de grandes árboles (observaciones directas), cambiando la dinámica y estructura de los cursos de agua presentes en la isla. Cambios de este tipo han sido relacionados con la variación en parámetros poblacionales en algunas poblaciones de tortugas (Schwartz & Schwartz 1979, Williams & Parker 1987, Converse et al. 2005), teniendo incluso un mayor efecto en una especie con preferencias de hábitat tan particular como *R. nasuta* (Garcés-Restrepo et al. In publ.). Sin embargo, no se descarta que estas variaciones simplemente obedezcan a una dinámica natural de la población o deberse procesos densodependientes

Otro elemento a considerar es el hecho de que una disminución en la probabilidad de supervivencia podría estar asociada con un incremento en las tasas de emigración, condición que podría estar provocando cambios significativos en la estructura de la población (Joyal et al. 2001). Sin embargo, *R. nasuta* en esta localidad exhibe una alta fidelidad de sitio (Carr & Giraldo 2009, Giraldo et al. 2012), incluso durante el periodo de estudio todas las recapturas se hicieron en los riachuelos en donde los individuos fueron marcados inicialmente, por lo que sumado a la condición de insularidad del área de estudio, se podría considerar que no hay procesos de emigración asociados a esta población. En este

contexto, la reducción en el estimado de la probabilidad de supervivencia probablemente no estará relacionada con un incremento en la tasa de emigración y estaría siendo representativa de la dinámica de esta población durante el periodo de estudio. Considerando la alta mortalidad de los juveniles y la gran longevidad, la mayoría de las poblaciones naturales de tortugas están dominadas por individuos adultos (Bury 1989, Gibbs & Amato 2000, Converse et al. 2005, Neto et al. 2011). Sin embargo, la población de Isla Palma estuvo dominada por juveniles. Aunque este fenómeno es normal en poblaciones con presión de extracción de consumo, donde se eligen animales grandes y las poblaciones comienzan a ser representadas por juveniles (Ramo 1982, Fachín-Terrán & Vogt 2004, Martins & Souza 2009), en Isla Palma no hay procesos extractivos significativos. Por lo tanto, la explicación más probable a la dominancia de juveniles en esta población está relacionado con una reducción en la presencia de depredadores naturales y una menor incidencia en la tasa de infestación de ectoparásitos (Giraldo et al. 2012, Garcés-Restrepo et al. 2013b, Garcés-Restrepo et al. In publ.), condiciones que en su conjunto reducirían sustancialmente la probabilidad de mortalidad natural asociada a los individuos juveniles de una población de tortugas.

La proporción de sexos en una población puede ser modulada por una tasa diferencial de mortalidad, edad de maduración, movilidad o utilización de micro hábitats particulares por parte de cada uno de los sexos (Converse et al. 2005). Además, en muchas especies de tortugas el sexo está controlado por las temperatura ambientales de incubación de los neonatos (Schwanz et al. 2010). Ya que este patrón es estable en el tiempo y ha sido registrado para esta especie en otras localidades (Giraldo et al. 2012, Garcés-Restrepo et al. 2013b, Garcés-Restrepo et al. In publ.), es posible que esta proporción obedezca a factores no cambiantes como la temperatura de determinación sexual (Giraldo et al. 2012).

Es importante destacar que el presente estudio se constituye en uno de los trabajos demográficos sobre tortugas más largos en Sudamérica, presentando datos poblacionales en un periodo de alrededor de ocho años. Sin embargo, es necesario continuar con el esfuerzo permanente de monitoreo, sobre todo cuando existen evidencias de una posible disminución poblacional, que parece estar asociada con cambios en la estructura del hábitat. Aunque plantear experimentos de campo que permitan evaluar la respuesta de esta población a

cambios drásticos en la estructura del hábitat sería una aproximación ideal para establecer el grado de respuesta de las poblaciones naturales de *R. nasuta* a alteraciones ambientales drásticas que podrían asociarse al cambio climático, su implementación desde un punto de vista operativo sería complejo, y desde un punto de vista ambientalmente ético sería inaceptable. Por lo tanto se recomienda utilizar modelos de viabilidad poblacional para evaluar, bajo escenarios definidos, la respuesta de la población y proyectar los parámetros poblacionales de esta especie en el tiempo.

### **Agradecimientos**

A todas las personas que contribuyeron en las campañas de muestreo en especial a Bellineth Valencia. La Dirección General Marítima (DIMAR) y la Territorial Pacífico de la Unidad Administradora Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales permitieron el ingreso a Isla Palma para realizar la fase de campo en esta localidad insular. Este trabajo fue financiado parcialmente por El Grupo de Investigación en Ecología Animal y la Universidad del Valle a través de la convocatoria interna para proyectos de investigación 2012 (CI7883), y la Universidad de Louisiana en Monroe. MFGR es estudiante de programa de Maestría en Ciencias Biología de la Universidad del Valle y fue financiado parcialmente por el programa de Asistencia de Docencia de la Universidad del Valle y el programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores “Virginia Vallejo de Pineda” del Departamento Administrativo en Ciencia, Tecnología e Innovación – COLCIENCIAS.

### **Referencias**

- ARESCO, M. & DOBIE, J. 2000. Variation in shell arching and sexual size dimorphism of river cooters, *Pseudemys concinna*, from two river systems in Alabama. *Journal of Herpetology* 34: 313-317.
- AMSTRUP, S. C., T. L. MC DONALD & B. F. J. MANLY. 2005. Handbook of capture-recapture analysis. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 313 p.

- BURY, R. B. 1989. Population ecology of freshwater turtles. In *Turtles: Perspectives and Research*, 417–434. Harless, M. & Morlock, H. (eds). Florida: Krieger Publishing Company.
- CANTERA-K, J. R., R. NEIRA-O & C. RICAURTE. 1998. Bioerosión en la Costa Pacífica Colombiana: Un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto humano de los animales destructores de los acantilados rocosos. Bogotá, Colombia: Fondo José Celestino Mutis, FEN.
- CARR, J. L. & A. ALMENDÁRIZ. 1990. Conocimiento sobre la distribución geográfica de los quelonios del Ecuador occidental. *Politécnica* 14(3) (Serie Biol. 2):75–103.
- Carr, J. L. & A. Giraldo. 2009. *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902), Large-Nosed Wood Turtle, Chococoan River Turtle. In: Rhodin A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Bulhmann, J. B. Iverson and R. A. Mittermeier (eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtle and Tortoises: a compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs, No. 5:034.1–034.6.
- CARR, J. L., M. F. GARCÉS-RESTREPO & A. GIRALDO. 2012. *Rhinoclemmys nasuta*. Pp. 315–322. En: PÁEZ, V. P., M. A. MORALES-BETANCOURT, C. A. LASSO, O. V. CASTAÑO-MORA & 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.
- CAGLE, F. R. 1939. A system of marking turtles for future identification. *Copeia* 1939:170–173.
- CASTAÑO-MORA, O.V. 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Ministerio del Medio Ambiente-Conservación internacional. Panamericana Formas e Impresos S.A. Colombia. 160 p.

- CAUGHLEY, G. 1980. Analysis of Vertebrate Populations. Wiley, New York, New York, U.S.A.
- CHAO, A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics* 45(2):427–438.
- CHOQUET, R., A. M. REBOULET, R. PRADEL, O. GIMENEZ & J. D. LEBRETON. 2002. U-CARE2.2: User's Manual. Montpellier, France: CEFE.
- COOLEY, C.R., A. O. FLOYD, A. DOLINGER Y P. B. TUCKER. 2003. Demography and diet of the painted turtle (*Chrysemys picta*) at high-elevation sites in southwestern Colorado. *The Southwestern Naturalist* 48:47–53.
- CONVERSE, S. J., J. B. IVERSON & J.A. SAVIDGE. 2005. Demographics of an ornate box turtle population experiencing minimal human-induced disturbances. *Ecological Applications* 15:2171–2179.
- DAIGLE, C., & J. JUTRAS. 2005. Quantitative evidence of decline in a southern Quebec Wood Turtle (*Glyptemys insculpta*) population. *Journal of Herpetology* 39:130–132.
- DOROFF, A. M. & L. B. KEITH. 1990. Demography and ecology of an ornate box turtle (*Terrapene ornata*) population in south-central Wisconsin. *Copeia* 1990:387–399.
- EDMONDS, J. H. & R. J. BROOKS. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). *Canadian Journal of Zoology* 74:918–925.
- FACHÍN-TERÁN, A. & R. C. VOGT. 2004. Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis uniflis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil. *Phyllomedusa* 3:29–42.
- GARBER, S. D. & J. BURGER. 1995. A 20-yr study documenting the relationship between turtle decline and human recreation. *Ecological Applications* 5(4):1151–1162.



- GARCÉS-RESTREPO, M. F. 2008. Estructura Poblacional, Variación Morfométrica y Dimorfismo Sexual de *Rhinoclemmys nasuta* (Testudinata: Emydidae) en dos Localidades del Pacífico Vallecaucano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.
- GARCÉS-RESTREPO, M. F., A. GIRALDO & J. CARR. 2013. Population ecology and morphometric variation of the Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) from two localities on the Colombian Pacific coast. Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural 17(2).
- GIBBONS, J.W. 1987. Why do turtles live so long? *BioScience* 37:262–269.
- GIBBONS, J.W., D. E. SCOTT, T. J. RYAN, K. A. BUHLMANN, T. D. TUBERVILLE, B. S. METTS, J. L. GREENE, T. MILLS, Y. LEIDEN, S. POPPY & C. T. WINNE. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* 50:653–666.
- GIBBS, J. P. & G. D. AMATO. 2000. Genetics and demography in turtle conservation. Pp. 207–217. En: M.W. Klemens (ed.). *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- GIRALDO, A., M. F. GARCÉS-RESTREPO, J. L. CARR & J. LOAIZA. 2012. Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaletera (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano. *Caldasia* 34(1):109–125.
- HAILEY, A. & R. E. WILLEMSSEN. 2000. Population density and adult sex ratio of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: evidence for intrinsic population regulation. *Journal of Zoology* 251:325–338.
- HAMMER O, D. HARPER & P. RYAN. 2001. PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4:1–9.
- HENRY, P. F. P. 2003. The eastern box turtle at the Patuxent Wildlife Research Center 1940s to the present: another view. *Experimental Gerontology* 38:773–776.

- HEPPELL, S. 1998. Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *COPEIA*, 1998: 367-375.
- JOYAL, L. A., M. MCCOLLOUGH & M. L. HUNTER. 2001. Landscape ecology approaches to wetland species conservation: a case study of two turtle species in southern Maine. *Conservation Biology* 15(6):1755–1762.
- LESCANO, J. N., M. F. BONINO & G. C. LEYNAUD. 2008. Density, population structure and activity pattern of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 29:505–512 .
- LINK, W. A. & J. D. NICHOLS. 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. *Oikos* 69:539–544.
- LITZGUS, J. D. 2006. Sex differences in longevity in the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Copeia* 2006:281–288.
- LITZGUS, J. D., & T. A. MOUSSEAU. 2004. Demography of a southern population of the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Southeastern Naturalist* 3:391–400.
- LOAIZA, J. 2005. Aspectos ecológicos de la tortuga blanca (*Rhynoclemmys nasuta* Boulenger, 1902) en Isla Palma, Bahía Málaga-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 57 p.
- LOVICH, J. E. & J. W. GIBBONS. 1990. Age at maturity influences adult sex ratio in the turtle *Malaclemys terrapin*. *Oikos* 59:126–134.
- LOVICH, J.E. 1996. Possible demographic and ecologic consequences of sex ratio manipulation in turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 2:114–117.
- MARTINS, F. I. & F. L. SOUZA. 2009. Demographic parameters of the Neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). *Herpetologica* 65:82–91.
- MEDEM, F. 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chocó. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 11:279–303.

- MITTERMEIER, R. A., J. L. CARR, I. R. SWINGLAND, T. B. WERNER & R. B. MAST. 1992. Conservation of amphibians and reptiles; In: Herpetology; Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles. Society for the Study and Reptiles. p. 59-80.
- NETO, H. J. F., M. AYUB, G. DE FREITAS, T. OLIVEIRA, G. BERGER & G. R. COLLI. 2011. Demography of *Acanthochelys spixii* (Testudines, Chelidae) in the Brazilian Cerrado. *Chelonian Conservation and Biology* 10(1):82–90.
- NICHOLS, J. T. 1939. Data on size, growth and age in the box turtle, *Terrapene carolina*. *Copeia* 1939:14–20.
- NILSSON, S.G. 1977. Density compensation and competition among birds breeding on small islands in a south Swedish lake. *Oikos* 28:170–176.
- POLIS, G. A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *The American Naturalist* 123(4):541–564.
- PÉREZ, J. V. 2007. Tasa de crecimiento y rango habitacional de *Rhinoclemmys nasuta* en Isla palma-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.
- PRADEL, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52:703–709.
- RHODIN, A. G. J., P. C. H. PRITCHARD, P. P. VAN DIJK, R. A. SAUMURE, K. A. BUHLMANN, J. B. IVERSON & R. A. MITTERMEIER. 2011. Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/SSC tortoise and freshwater turtle specialist group. *Chelonian Research Monographs* 5: 064.1–064.5.

- RAMO, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el hato “El Frío” Llanos de Apure (Venezuela). Doñana, Acta Vertebrata 9:1–161.
- RANGEL-CH., J. O. & H. ARELLANO-P. 2004. El Chocó Biogeográfico: Ambiente Físico: p. 39–82. (en) RANGEL-CH., J. (ed), Colombia Diversidad Biótica IV El Choco Biogeográfico/Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C. Colombia.
- RUEDA-ALMONACID, J. V., J. L. CARR, R. A. MITTERMEIER, J. V. RODRÍGUEZ-MAHECHA, R. B. MAST, R. C. VOGT, A. G. J. RHODIN, J. DE LA OSSA-VELÁSQUEZ, J. N. RUEDA & C. G. MITTERMEIER. 2007. Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico. Conservación Internacional, Bogotá, Colombia. 538 p.
- SCHWANZ, L.E., R.J SPENCER, R. M: BOWDEN & F. J. JANZEN. 2010. Climate and predation dominate juvenile and adult recruitment in a turtle with temperature-dependent sex determination. Ecology 91:3016–3026.
- SCHWARTZ, C. W. & E. R. SCHWARTZ. 1974. The three-toed box turtle in central Missouri: its population, home range, and movements. Missouri Dept. Conserv. Terrest. Ser. 5:1–28.
- STICKEL, L. E. 1978. Changes in a box turtle population during three decades. Copeia 1978:221–225.
- TORTOISE & FRESHWATER TURTLE SPECIALIST GROUP. 1996. *Rhinoclemmys nasuta*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Visitado el 3 de octubre de 2013.
- TUCKER, A.D., J. W. GIBBONS & J. L. GREENE. 2001. Estimates of adult survival and migration for diamond terrapins: conservation insight from local extirpation within a meta population. Canadian Journal of Zoology 79:2199–2209.

VANDIJK, P.P., J. B. IVERSON, H. B. SHAFFER, R. BOUR, & A. G. J. RHODIN. 2012.

Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., and Mittermeier, R.A. (Eds.). Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs No. 5, pp. 000.243–000.328.

WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *BirdStudy*46, Supplement:120–138.

WILLIAMS, E. C., JR. & W. S. PARKER. 1987. A long-term study of box turtle (*Terrapene carolina*) population at Allee Memorial Woods, Indiana, with emphasis on survivorship. *Herpetologica* 43:328–335.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey.663 p.

**Tabla 1.** Valores para los supuestos de igual probabilidad de captura (test 2.ct) y supervivencia homogénea (test 3.sr) para los cuatro intervalos estudiados, para el modelo Jolly-Seber.

| Periodo | Test 2   |    |      | Test 3   |    |      |
|---------|----------|----|------|----------|----|------|
|         | $\chi^2$ | Gl | P    | $\chi^2$ | Gl | P    |
| 2005–06 | 0.69     | 3  | 0.87 | 3.15     | 2  | 0.20 |
| 2007    | 3.71     | 3  | 0.29 | 0.70     | 2  | 0.70 |
| 2011    | 0.55     | 3  | 0.90 | 0.05     | 2  | 0.97 |
| 2012    | 5.21     | 3  | 0.16 | 0.27     | 2  | 0.87 |

**Tabla 2.** Tamaños poblacionales de *R. nasuta* en los cuatro periodos estipulados con el estimativo Jolly-Seber; se especifica el modelo escogido con base en el menor valor de Akaike y los intervalos de confianza del 95% para los valores estimados, capturas e individuos por periodo ( $\phi$  = probabilidad de supervivencia,  $p$  = probabilidad de recaptura,  $N$  = tamaño poblacional,  $\lambda$  = tasa de crecimiento, (t) = significa que el valor del parámetro cambia en los tiempos de captura, (.) = indica que el parámetro es constante en los intervalos de muestreo).

| Localidad | Modelo                      | AICc  | Tamaño Poblacional | 95% IC       | Capturas | # individuos |
|-----------|-----------------------------|-------|--------------------|--------------|----------|--------------|
| 2005–06   | $\phi(.)p(t)\lambda(.)N(t)$ | 500.4 | 472.5              | 278.6–868.0  | 340      | 269          |
| 2007      | $\phi(.)p(.)\lambda(.)N(.)$ | 449.0 | 409.3              | 269.3–643.1  | 345      | 280          |
| 2011      | $\phi(.)p(t)\lambda(.)N(.)$ | 549.9 | 606.2              | 334.7–1197.5 | 390      | 390          |
| 2012      | $\phi(.)p(.)\lambda(t)N(.)$ | 293.0 | 454.2              | 305.5–688.2  | 288      | 288          |

**Tabla 3.** Valores para los supuestos de igual probabilidad de captura (test 2.ct) y supervivencia homogénea (test 3.sr) para hembras, machos y juveniles en los cuatro periodos estudiados, para el modelo Comark-Jolly-Seber.

| Machos   |    |      |          |    |      | Hembras  |    |      |          |    |      | Juveniles |    |      |          |    |      |
|----------|----|------|----------|----|------|----------|----|------|----------|----|------|-----------|----|------|----------|----|------|
| Test 2   |    |      | Test 3   |    |      | Test 2   |    |      | Test 3   |    |      | Test 2    |    |      | Test 3   |    |      |
| $\chi^2$ | Gf | P    | $\chi^2$ | Gf | P    | $\chi^2$ | Gf | P    | $\chi^2$ | Gf | P    | $\chi^2$  | Gf | P    | $\chi^2$ | Gf | P    |
| 0.68     | 1  | 0.40 | 0.51     | 2  | 0.77 | 0.59     | 1  | 0.44 | 0.80     | 1  | 0.99 | 0.01      | 1  | 0.95 | 7.2      | 2  | 0.07 |



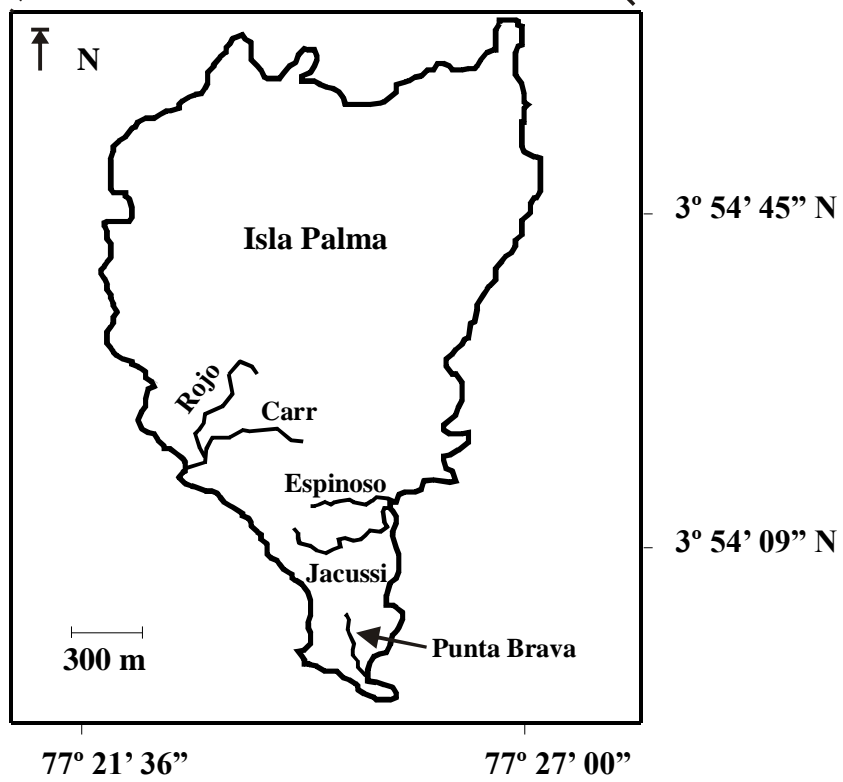
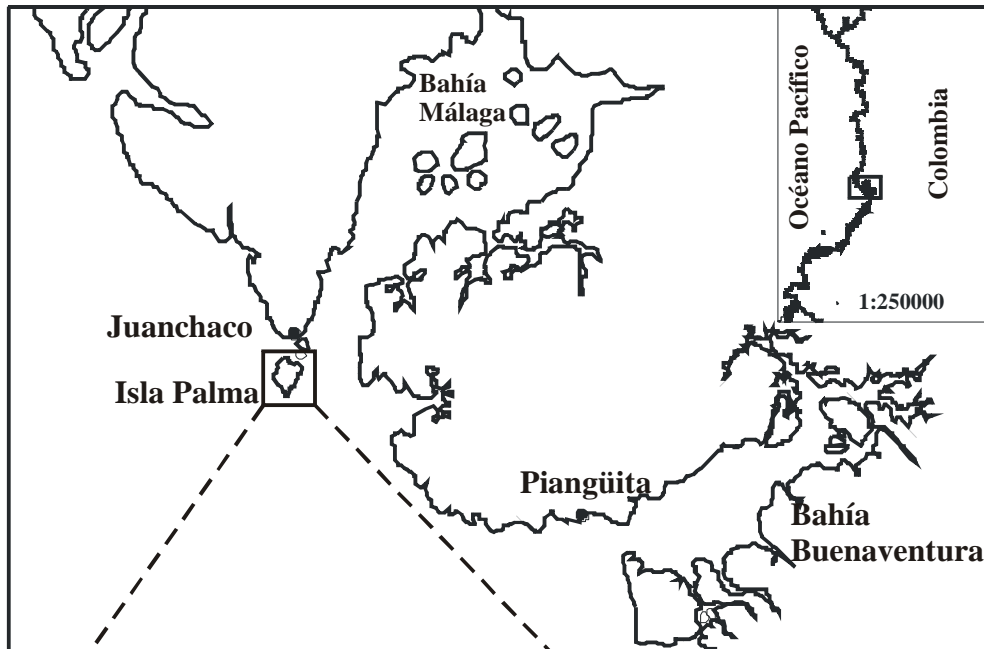
**Tabla 4.** Valores de probabilidad de supervivencia y probabilidad de captura en el análisis Cormack-Jolly-Seber para *R. nasuta* en los periodos de tiempos comparados; se especifica el modelo escogido con base en el menor valor de Akaike y los intervalos de confianza del 95% para los valores estimados.

| Periodo<br>/grupo | Modelo        | AICc  | $\phi$ (SE)   | 95% IC      | $p$ (SE)      | 95% IC       |
|-------------------|---------------|-------|---------------|-------------|---------------|--------------|
| 2005-06–2007      |               |       |               |             |               |              |
| Hembras           | $\phi(.)p(.)$ | 595.5 | 0.957(0.019)  | 0.897-0.982 | 0.394(0.068)  | 0.271- 0.532 |
| Machos            | $\phi(.)p(.)$ | 597.5 | 0.952(0.035)  | 0.817-0.989 | 0.320(0.093)  | 0.169-0.522  |
| Juveniles         | $\phi(.)p(.)$ | 598.2 | 0.961(0.036)  | 0.785-0.994 | 0.279(0.082)  | 0.149- 0.463 |
| 2007–2011         |               |       |               |             |               |              |
| Hembras           | $\phi(.)p(.)$ | 329.2 | 0.993(0.003)  | 0.979-0.998 | 0.399(0.072)  | 0.269-0.545  |
| Machos            | $\phi(.)p(.)$ | 330.2 | 0.985(0.006)  | 0.969-0.993 | 0.439(0.108)  | 0.249-0.649  |
| Juveniles         | $\phi(.)p(.)$ | 331.6 | 0.983(0.005)  | 0.968-0.991 | 0.344(0.085)  | 0.201-0.522  |
| 2011–2012         |               |       |               |             |               |              |
| Hembras           | $\phi(.)p(.)$ | 512.6 | 0.676(0.000)  | 0.675-0.675 | 0.995(0.000)  | 0.995-0.995  |
| Machos            | $\phi(.)p(.)$ | 515.3 | 0.669(32.769) | 0.000-1.000 | 0.344(0.085)  | 0.201-0.522  |
| Juveniles         | $\phi(.)p(.)$ | 517.8 | 0.821(0.000)  | 0.821-0.821 | 0.454( 0.000) | 0.454-0.454  |

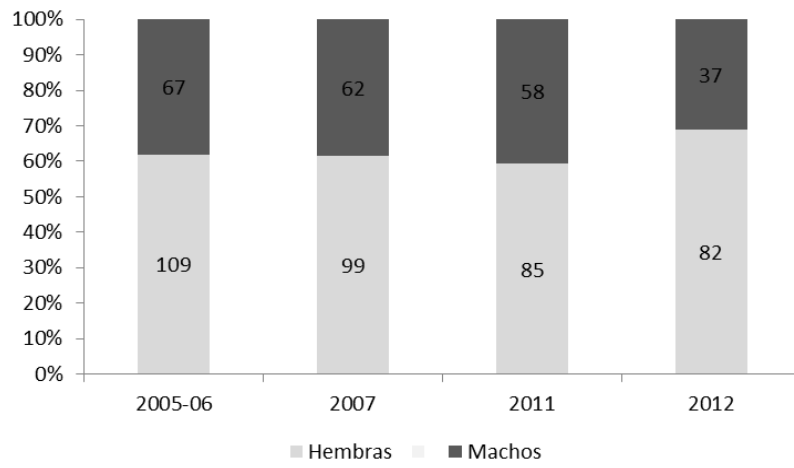
## Leyendas de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica de Isla Palma en el Pacífico colombiano y riachuelos monitoreados durante este estudio.

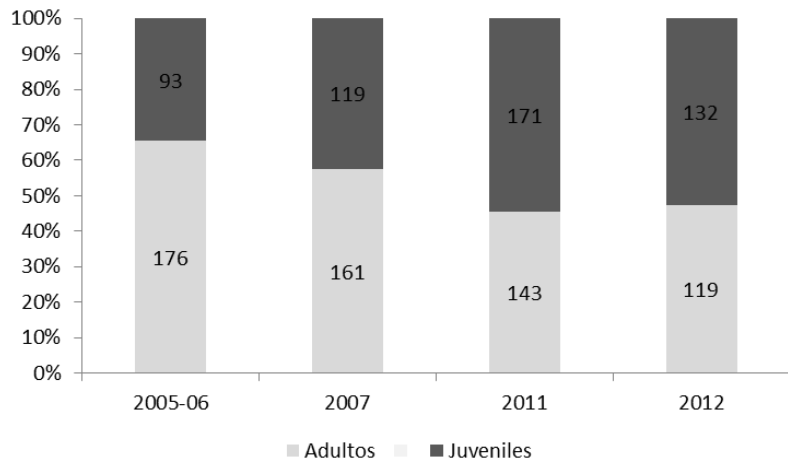
Figura 2. Estructura poblacional de *Rhinoclemmys nasuta* en los cuatro intervalos de tiempo. A) proporción sexual, B) proporción de edades (números en barras corresponden a cantidad de individuos totales para cada categoría).



**A.**



**B.**



## Discusión general

El tamaño de la población de *R. nasuta* en la zona de estudio parece estar asociado directamente con el fenómeno de compensación de densidad propuesto por MacArthur *et al.* (1972) y que hace parte integral de la teoría de biogeografía de islas (George 1987, Peres y Dolman 2000). Este fenómeno ha sido registrado para muchas poblaciones de tortugas en ambientes insulares (Langtimm *et al.* 1996, Vogt *et al.* 2009), y que en el caso particular de *R. nasuta* en la zona de estudio, estaría disminuyendo la probabilidad de depredación de estadios juveniles y la tasa de infestación de ectoparásitos en Isla Palma, conforme a lo sugerido por Giraldo *et al.* (2012) y Garcés-Restrepo *et al.* (2013a, 2013b). Esta correlación de factores se reflejó directamente en cambios en la densidad poblacional, la tasa de supervivencia y probabilidad de recaptura de esta especie en la zona de estudio (Garcés-Restrepo *et al.* In publ.).

Adicionalmente, la proporción de sexos de *R. nasuta* parece estar asociada a factores intrínsecos de la especie. Aunque, la proporción de sexos en las poblaciones de tortugas puede variar asociada con factores como la tasa de mortalidad diferencial, edad de maduración, movilidad o utilización de microhábitat específicos (Lovich y Gibbons 1990, Edmonds y Brooks 1996, Lovich 1996, Hailey y Willemsen 2000), o incluso la temperatura ambiental (Schwanz *et al.* 2010) o el método de captura (Gibbons 1990). Para *R. nasuta* todas las estimaciones de proporción de sexos, incluyendo las de este estudio, muestran que las poblaciones están dominadas por hembras (Giraldo *et al.* 2012, Garcés-Restrepo *et al.* 2013b), incluso este patrón fue constante entre localidades que presentaron diferentes tasas de supervivencia. Considerando que ambos sexos de *R. nasuta* utilizan los mismos hábitats y que el método de captura utilizado en esta investigación no sesgó a los individuos recolectados por sexo, es posible que la diferencia en la proporción de sexos encontrada sea el resultado de diferencias en la edad de maduración, tamaño de las áreas de movilidad particular, o las condiciones térmicas locales y su potencial efecto sobre el sexo de los neonatos, como lo sugieren Carr y Giraldo (2009) y Giraldo *et al.* (2012).

La preferencia de hábitat exhibida por diferentes especies de tortugas suele estar relacionadas con las estrategias de historia de vida que presentan. Habitar riachuelos de

baja profundidad facilita que los neonatos y juveniles puedan permanecer más fácilmente en sitio determinado (Pluto y Bellis 1986, Chase *et al.* 1989). Además, hábitat con una mayor cantidad de sitios de refugio disponibles puede disminuir el riesgo a la depredación (Froese 1978, Kaufmann *et al.* 1992). La preferencia de *R. nasuta* por sitios que contengan mucha roca y poco lodo, puede estar relacionada con una estrategia de partición de hábitat con *Cryptochelys leucostoma*, especie de tortuga con la que comparte los mismos riachuelos, pero que prefiere habitar en zonas con sustratos fangosos abundantes (Vallejo 2013). Además, la preferencia por riachuelos de baja cobertura de dosel, podría estar asociada con una estrategia de termorregulación, ya que en estos sectores de los riachuelos la temperatura del agua puede ser mayor por la incidencia de la radiación solar (Froese 1978, Kaufmann *et al.* 1992, Morrow *et al.* 2001).

Los resultados obtenidos en esta investigación sugieren que *R. nasuta* es una especie que puede resistir a las alteraciones del hábitat, debido a que las densidades en sitios continentales con alta y baja perturbación son similares (Garcés-Restrepo *in publ.*). En diferentes especies de tortugas se ha reportado un alto grado de tolerancia a cambios en el hábitat, manteniendo poblaciones estables a pesar de estar habitando ambientes perturbados y simplificados (Gibbons 1970, Lindeman 1996). Bajo estas condiciones, las poblaciones que logran permanecer son favorecidas por una menor competencia por la comida y un aumento de la disponibilidad de presas potenciales (Gibbons 1970, Lindeman 1996, Souza y Abe 2000, Spinks *et al.* 2003).

Sin embargo, cambios drásticos en las condiciones del hábitat por la caída de grandes árboles, en Isla Palma provocaron cambios importantes en la dinámica población. Cambios de este tipo han sido relacionados con la variación en parámetros poblacionales en algunas poblaciones de tortugas (Schwartz y Schwartz 1979, Williams y Parker 1987, Converse *et al.* 2005). Considerando que *R. nasuta* tuvo preferencias por características específicas del hábitat, como riachuelos someros con baja cobertura vegetal, sustrato rocoso y abundantes sitios de refugio (Garcés-Restrepo *et al.* 2014a), alteraciones drásticas de los riachuelos, como deforestación, canalización o represamiento podrían tener efectos particularmente drásticos.

## Conclusiones generales

- Existen variaciones temporales y espaciales en la densidad y tamaño poblacional de *R. nasuta* en la zona de estudio. A nivel espacial la condición insular generó un aumento en estos parámetros probablemente como consecuencia de una disminución de depredadores y la tasa de infestación por ectoparásitos. A nivel temporal los cambios en la estructura del hábitat posiblemente son los que están generando cambios en la densidad y tamaño de las poblaciones.
- En la zona central del Pacífico Colombiano, *R. nasuta* se puede considerar una especie tolerante a ambientes alterados, reflejándose el efecto de la perturbación humana en el patrón de distribución por edades de las poblaciones. Probablemente, el efecto humano estará favoreciendo momentos de bajo reclutamiento, lo que conlleva en el mediano plazo a una disminución del tamaño poblacional.
- Pese a que los esfuerzos de muestreo son iguales, existen variaciones en el tamaño poblacional de esta especie en el tiempo, estas variaciones pueden deberse a factores como cambios naturales en el hábitat u otras perturbaciones naturales, sin embargo tal vez puedan ser fluctuaciones normales en los parámetros poblacionales, por lo tanto monitoreos continuos donde se puedan correlacionar factores ambientales y físicos del hábitat podrían permitirnos elucidar a que se deben estas variaciones.
- Se recomienda continuar con monitoreo de la población de *R. nasuta* considerando que es una especie endémica del Chocó Biogeográfico, y que exhibe una población grande en una localidad insular que hace parte del sistema nacional de áreas protegidas como lo es Isla Palma.
- Con base en este estudio, se pueden proponer varias acciones de manejo y conservación en procura de mantener la viabilidad de esta población. En primer lugar no se debe realizar liberaciones de individuos de *R. nasuta* de procedencia desconocida en esta localidad, toda vez que podría generar que ectoparásitos continentales colonicen la isla, arriesgando la salud de la población. Es imperativo generar información sobre la capacidad de carga de potenciales visitantes a los

trayectos y riachuelos, para que no se genere una presión adicional sobre la población de esta especie. En las localidades continentales, se recomienda generar acciones que busquen mantener la complejidad de los riachuelos, así como establecer tamaños para el consumo de esta especie, con el propósito de mantener un proceso estable de reclutamiento.

- Todavía existen vacíos en la biología de esta especie, hacia los cuales se debe direccionar los esfuerzos de investigación. Por ejemplo, cuantificar la presión por depredación natural en ambientes insulares y continentales considerando clases de tamaño. Por otro lado establecer la salud de los individuos de cada localidad, especialmente evaluando la presencia de endoparásitos toda vez que es un recurso potencialmente utilizado para consumo humano. Fortalecer la información disponible sobre los aspectos reproductivos de la especie como selección, cortejo, postura y temperatura pivote, y describir detalladamente la dieta y requerimientos energéticos de esta especie. Esta información se complementaría los elementos relacionados con la historia natural de *R. nasuta* y se podría establecer adecuadamente su categoría de amenaza.

### **Literatura citada**

- ACH. 2011. Plan Estratégico de Conservación para las Tortugas Continentales Colombianas. Asociación Colombiana de Herpetología, Medellín. Paginas?
- Amstrup, S. C., T. L. McDonald y B. F. J. Manly. 2005. Handbook of capture-recapture analysis. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 313 p.
- Aresco, M y J. Dobie. 2000. Variation in shell arching and sexual size dimorphism of River Cooters, *Pseudemys concinna*, from two river systems in Alabama. Journal of Herpetology 34(2):313–317.
- Burridge, M. J. y L. A. Simmons. 2003. Exotic ticks introduced into the United States on imported reptiles from 1962 to 2001 and their potential roles in international dissemination of diseases. Vet. Parasitol. 113:289–320.



- Bury, R. B. 1989. Population ecology of freshwater turtles. In *Turtles: Perspectives and Research*, p. 417–434. Harless, M. & Morlock, H. (eds). City, Florida: Krieger Publishing Company.
- Carr, J. L. y A. Giraldo. 2009. *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902), Large-Nosed Wood Turtle, Chocoan River Turtle. In: Rhodin A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Bulhmann, J. B. Iverson and R. A. Mittermeier (Eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtle and Tortoises: a compilation project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs, No. 5:034.1–034.6.
- Carr, J. L., Garcés-Restrepo, M. F. y A. Giraldo. 2012. *Rhinoclemmys nasuta*. Pp. 315–322. 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.
- Castaño-Mora, O.V. 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Ministerio del Medio Ambiente-Conservación internacional. Panamericana Formas e Impresos S.A. Colombia. 160 p.
- Chao, A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics* 45(2):427–438.
- Chase, J. D., K. R. Dixon, J. E. Gates, D. Jacobs, y G. J. Taylor. 1989. Habitat characteristics, population size, and home range of the bog turtle, *Clemmys muhlenbergii*, in Maryland. *J. Herpetol.* 23:356–362.
- Chuquenot, D. y W. Ruscoe. 2000. Mouse population in New Zealand forest: The role of population density and seedfall. *J. Anim. Ecol.* 69:1058–1070.

- Converse, S. J., J. B. Iverson y J.A. Savidge. 2005. Demographics of an ornate box turtle population experiencing minimal human-induced disturbances. *Ecological Applications* 15:2171–2179.
- Corredor-Londoño, G., G. Kattan, C. A. Galviz y D. Morocho. 2007. Tortugas del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca-CVC. Cali Colombia. 72 p.
- Daigle, C., y J. Jutras. 2005. Quantitative evidence of decline in a southern Quebec Wood Turtle (*Glyptemys insculpta*) population. *Journal of Herpetology* 39:130–132.
- Dodd, C. K., Jr. 1997. Population structure and the evolution of sexual size dimorphism and sex ratios in an insular population of Florida box turtles (*Terrapene carolina bauri*). *Canadian Journal of Zoology* 75:1495–1507.
- Edmonds, J. H., y R. J. Brooks. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). *Canadian Journal of Zoology* 74:918–925.
- Fachín-Terán, A. y R. C. Vogt. 2004. Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis uniflis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil. *Phyllomedusa* 3:29–42.
- Froese, D. 1978. Habitat preferences of the Common Snapping Turtle, *Chelydra s. serpentina* (Reptilia, Testudines, Chelydridae). *Journal of Herpetology* 12(1):53–58.
- Garber, S. D. y J. Burger. 1995. A 20-yr study documenting the relationship between turtle decline and human recreation. *Ecological Applications* 5(4):1151–1162.
- Garcés-Restrepo, M. F. 2008. Estructura Poblacional, Variación Morfométrica y Dimorfismo Sexual de *Rhinoclemmys nasuta* (Testudinata: Emydidae) en dos Localidades del Pacifico Vallecaucano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.

- Garcés-Restrepo, M. F., A. Giraldo, J. L. Carr, L. D. Brown. 2013a. Turtle ectoparasites from the Pacific coastal region of Colombia. *Biota Neotropica* 13(3):000–000.
- Garcés-Restrepo, M. F., A. Giraldo y J. L. Carr. 2013b. Population ecology and morphometric variation of the Chocoan river turtle (*Rhinoclemmys nasuta*) from two localities on the Colombian Pacific coast. *Boletín Científico Centro de Museos, Museo de Historia Natural* 17(2).
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, London, UK. Páginas.?
- George, T. L. 1987. Greater land bird densities on island vs. mainland: relation to nest predation level. *Ecology* 68:1393–1400.
- Gibbons, J.W. 1970. Reproductive characteristics of a Florida population of musk turtles (*Sternothaerus odoratus*). *Herpetologica* 26:268–270.
- Gibbons, J. W. y J. E. Lovich. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs* 4:1–29.
- Gibbons, J.W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy, y C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* 50:653–666.
- Gibbs, J.P. y G. D. Amato. 2000. Genetics and demography in turtle conservation. Pp. 207–217. En: M.W. Klemens (ed.). *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Giraldo, A., Garcés-Restrepo, M.F., Carr, J.L. y Loaiza, J., 2012. Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaleta (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano. *Caldasia* 34(1):109–125.
- Hailey, A., y R. E. Willemsen. 2000. Population density and adult sex ratio of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: evidence for intrinsic population regulation. *Journal of Zoology* 251:325–338.

- Heppell, S. 1998. Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 1998(2):367–375.
- Kaufmann J. 1992. Habitat use by Wood Turtles in central Pennsylvania. *Journal of Herpetology* 26(3):315–321.
- Langtimm, C.A., C. K. Dodd y R. Franz. 1996. Estimates of abundance of box turtles (*Terrapene carolina bauri*) on a Florida island. *Herpetologica* 52:496–504.
- Laverde, O; C, Munera & L. M. Renjifo. 2005. Preferencia de hábitat por *Capito hypoleucus*, Ave Colombiana Endémica y Amenazada. *Ornitología Colombiana* (3):62–73.
- Le Gratiot, G. y S. Métrailler. 1996. Contribution à la connaissance de *Rhinoclemmys punctularia punctularia* (Daudin, 1801). *C.I.T.S. Bulletin* 6:19–31.
- Lindeman, P.V. 1990. Closed and open model estimates of abundance and tests of model assumptions for two populations of the turtle, *Chrysemys picta*. *Journal of Herpetology* 24:78–81.
- Litzgus, J. D. y T. A. Mousseau. 2004. Demography of a southern population of the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Southeastern Naturalist* 3:391–400.
- Loaiza, J. 2005. Aspectos ecológicos de la tortuga blanca (*Rhinoclemmys nasuta* Boulenger, 1902) en Isla Palma, Bahía Málaga-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 57 p.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1992. Population variation in a tropical bird community. *BioScience* 42(11):838– 845.
- Lovich, J.E. 1996. Possible demographic and ecologic consequences of sex ratio manipulation in turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 2:114–117.
- Lovich, J. E., y J. W. Gibbons. 1990. Age at maturity influences adult sex ratio in the turtle *Malaclemys terrapin*. *Oikos* 59:126–134.

- Luck, G.W. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 105:383–394.
- Martins, F. I. y F. L. Souza. 2009. Demographic parameters of the Neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). *Herpetologica* 65:82–91.
- MacArthur, R.H., y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. **Pp.?**
- MacArthur, R.H., J. M. Diamond y J. R. Karr. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53:330–342.
- McCoy, J.C., E. L. Failey, S. J. Price y M. E. Dorcas. 2007. An assessment of leech parasitism on semi-aquatic turtles in the western piedmont of North Carolina. *Southeast. Nat.* 6:191–202.
- Mittermeier, R. A., J. L. Carr, I. R. Swingland, T. B. Werner y R. B. Mast. 1992. Conservation of amphibians and reptiles; In: *Herpetology; Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles*. Society for the Study and Reptiles.p. 59–80.
- Morrow, J. L., J. H. Howard, S. A. Smith y D. K. Poppel. 2001. Habitat selection and habitat use by the Bog Turtle (*Clemmys muhlenbergii*) in Maryland. *Journal of Herpetology* 35(4):545–552.
- Neto, H. J. F., M. Ayub, G. de Freitas, T. Oliveira, G. Berger y G. R. Colli. 2011. Demography of *Acanthochelys spixii* (Testudines, Chelidae) in the Brazilian Cerrado. *Chelonian Conservation and Biology* 10(1):82–90.
- Nilsson, S.G. 1977. Density compensation and competition among birds breeding on small islands in a south Swedish lake. *Oikos* 28:170–176.
- Nilsson, S.G., C. Bjorkman, P. Forslund y J. Hoglund. 1985. Egg predation in forest bird communities on islands and mainland. *Oecologia* 66:511–515.

- 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.
- Peres, C.A. y P. M. Dolman. 2000. Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* 122(2):175–189.
- Pérez, J. V. 2007. Tasa de crecimiento y rango habitacional de *Rhinoclemmys nasuta* en Isla palma-Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Cali Colombia, Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. 39 p.
- Pluto, T. G. y E. D. Bellis. 1986. Habitat utilization by the turtle, *Graptemys geographica*, along a river. *Journal of Herpetology* 20(1):22–31.
- Polis, G. A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *The American Naturalist* 123(4):541–564.
- Pritchard, P.C.H. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio. 403 pp.
- Ricklefs, R. 1998. Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina. Pp.?
- Ramo, C., 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el hato “El Frío” Llanos de Apure (Venezuela). Doñana, *Acta Vertebrata* 9:1–161.
- Readel, A.M., C. A. Phillips y M. J. Wetzel. 2008. Leech parasitism in a turtle assemblage: effects of host and environmental characteristics. *Copeia* 2008:227–233.
- Rey, P. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology* 76:1625–1635.

- Ryan, T. J. y A. Lambert. 2005. Prevalence and colonization of *Placobdella* on two species of freshwater turtles (*Graptemys geographica* and *Sternotherus odoratus*). *J. Herpetol.* 39:284–287.
- Rhodin, A. G. J., P. P. van Dijk, J. B. Iverson y H. B. Shaffer (Turtle Taxonomy Working Group). 2010. *Turtles of the World, 2010 Update: Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status*. Chelonian Research Monographs No. 5:pages, doi:10.3854/crm.5.000.checklist.v3.2010.
- Rueda-Almonacid, J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-Mahecha, R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. de la Ossa-Velásquez, J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. *Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico*. Conservación Internacional, Bogotá, Colombia. 538 p.
- Schwanz, L.E., R.J. Spencer, R. M. Bowden y F. J. Janzen. 2010. Climate and predation dominate juvenile and adult recruitment in a turtle with temperature-dependent sex determination. *Ecology* 91:3016–3026.
- Schwartz, C. W., y E. R. Schwartz. 1974. The three-toed box turtle in central Missouri: Its population, home range, and movements. *Missouri Dept. Conserv., Terrest. Ser.* 5:1–28.
- Sergio, F. & I. Newton. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology* 72:857–865.
- Solomon, M. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18:1–35.
- Souza, F. L. 2004:Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados Brasileiros (Testudines-Chelidae). *Phyllomedusa* 3:15–27.
- Souza, F.L. y A. S. Abe. 2000. Feeding ecology, density and biomass of the freshwater turtle, *Phrynops geoffroanus*, inhabiting a polluted urban river in south-eastern Brazil. *Journal of the Zoological Society of London* 252:437–446.

- Spinks, P. Q., G.B. Pauly, J. J. Crayon y H. B. Shaffer. 2003. Survival of the western pond turtle (*Emys marmorata*) in an urban California environment. *Biological Conservation* 113:257–267.
- Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of extinction-prone species. *BioScience* 24:153–169.
- Terborgh, J., & B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119–133 in Soule, M. E., & B. A. Wilcox (eds.). *Conservation biology: An evolutionary- ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tortoise y Freshwater Turtle Specialist Group. 1996. *Rhinoclemmys nasuta*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Visitado el 3 de octubre de 2013.
- Vallejo, I. 2012. Densidad poblacional y preferencia de hábitat de la tortuga *Cryptochelys leucostoma* (Duméril, Bibron & Duméril, 1851), en tres localidades del pacífico del Valle del Cauca, Colombia. (Tesis de Pregrado) Armenia, Universidad del Quindío, Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías.
- Vogt, R. C., S.G. Platt y T.R Rainwater. 2009. *Rhinoclemmys areolata* (Duméril y Bibron 1851), Furrowed Wood Turtle, Black-bellied Turtle, Mojena: 022.1–022.7. (En) Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., Van Dyke, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J. B. & Mittermeier, R.A. (eds), *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs.
- Williams, B. K., J. D. Nichols y M. J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations?*. Academic press, Oxford, United Kingdom. 817 p.
- Williams, E. C., Jr., y W. S. Parker. 1987. A long-term study of box turtle (*Terrapene carolina*) population at Allee Memorial Woods, Indiana, with emphasis on survivorship. *Herpetologica* 43:328–335.



Willis, E. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecol. Monogr.* 44:153–169.