SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS CONTINENTALES DE COLOMBIA

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

SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS CONTINENTALES DE COLOMBIA

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

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

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

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

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

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

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

Foto contraportada: Fernando Trujillo.

Foto portada interior: Fernando Trujillo.

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

Diseño y diagramación: Luisa F. Cuervo G.

Impresión: Unión Gráfica Ltda.

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

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

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

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

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

ISBN: 978-958-8343-77-8
Número de contribución: IAvH 477
Registro en el catálogo Humboldt: 14916

CDD: **591.3**

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

Foto: M. Morales-B.

COMITÉ CIENTÍFICO

- **Anabel Rial Bouzas** (Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Venezuela)
- **Aniello Barbarino** (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias-INIA, Venezuela)
- **Antonio Machado-Allison** (Universidad Central de Venezuela)
- **Carlos Barreto-Reyes** (Instituto Colombiano de Desarrollo Rural-Incoder)
- **Carlos A. Rodríguez Fernández** (Fundación Tropenbos Colombia)
- **Célio Magalhães** (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia INPA/CPBA, Brasil)
- **Donald Taphorn** (Universidad Experimental de los Llanos-Unellez, Venezuela)
- **Edwin Agudelo-Córdoba** (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi, Colombia)
- **Fernando Trujillo** (Fundación Omacha, Colombia)
- **Francisco de Paula Gutiérrez** (Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia)
- **Germán Galvis Vergara** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Hernando Ramírez-Gil** (Universidad de los Llanos-Unillanos, Colombia)
- **Hernán Ortega** (Universidad Nacional Mayor de San Marcos-UNMSM, Perú)
- **John Valbo Jørgensen** (Departamento de Pesca y Acuicultura, FAO)
- **Josefa C. Señaris** (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela)
- **Luz F. Jiménez-Segura** (Universidad de Antioquia, Colombia)
- **Mauricio Valderrama Barco** (Fundación Humedales, Colombia)
- **Mario Barletta** (Universidad Federal de Pernambuco, Brasil)
- **Myriam Lugo Rugeles** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Ramiro Barriga** (Instituto Politécnico de Quito, Ecuador)
- **Ricardo Rosa** (Universidad Federal de Paraiba, Brasil)
- **Ricardo Restrepo M.** (Universidad Santo Tomas de Aquino-USTA , Colombia)
- **Rosa E. Ajiaco-Martínez** (Universidad de los Llanos-Unillanos, Colombia)

Aprovechamiento de *Podocnemis expansa*. Foto: F. Trujillo

Foto: L.A. Rodríguez

TABLA DE CONTENIDO

Presentación 7
Prólogo 9
Resumen ejecutivo 15
Executive summary 23
Autores y afiliaciones 31
Agradecimientos 35

1. Introducción 39
2. Colombia: generalidades del medio acuático y terrestre 43
3. Generalidades y estado de conservación orden Testudines 57

Primera parte. **Macroevolución 70**

4. Historia evolutiva y paleobiogeografía de las tortugas de Colombia 71
5. Biogeografía continental colombiana: un enfoque desde la hidrografía 81
6. Filogenia y filogeografía de las tortugas continentales colombianas 91

Segunda parte. **Individuos 102**

7. Caracteres morfológicos para estudios de taxonomía y sistemática de tortugas 103
8. Evolución y mecanismos de determinación sexual en tortugas 115
9. Efectos maternos y plasticidad fenotípica en tortugas 125
10. Sistemas reproductivos: cortejo, selección sexual y paternidad múltiple 137
11. Ecología de anidación de las tortugas continentales de Colombia 147
12. Patrones de movimiento 159
13. Métodos de campo para estudios demográficos 171
13.1 Colecta 171

13.2 Determinación del sexo, edad y estado reproductivo 178
13.3 Inducción a la ovoposición 181
13.4 Lavado estomacal, recolecta de heces y análisis de contenidos estomacales 181
13.5 Telemetría 182
13.6 Métodos de marcaje 183

III: Tercera parte. **Poblaciones** **188**

14. Historias de vida en tortugas 189
15. Genética poblacional de las tortugas continentales de Colombia 205
16. Modelamiento de la distribución geográfica de las tortugas continentales: una herramienta para la conservación 213

IV: Cuarta parte. **Catálogo de especies** **226**

17. Clave para las familias y especies de tortugas continentales de Colombia 227
18. Familias y especies de tortugas dulceacuícolas y terrestres de Colombia 235
Aproximación metodológica 237
Familia Chelidae 241
Familia Chelydridae 273
Familia Emydidae 281
Familia Geoemydidae 299
Familia Kinosternidae 325
Familia Podocnemididae 351
Familia Testudinidae 405

V: Quinta parte. **Conservación** **452**

19. Amenazas a las poblaciones de las tortugas continentales de Colombia 453
19.1 Amenazas directas: uso y tráfico 454
19.2 Amenazas indirectas: degradación del hábitat 473

20. Estrategias para la conservación de las tortugas continentales de Colombia 495
20.1 Planes de manejo y/o acción 497
20.2 Educación ambiental y trabajo comunitario 503
20.3 Monitoreo y modelos poblacionales 502
20.4 Zoocría 507
20.5 Protección de nidadas y levantamiento de neonatos 507
20.6 Normativa 509
20.7 Conclusiones y recomendaciones 514

Foto: J. Usma

PRESENTACIÓN

Con esta nueva publicación "Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia", que es el quinto volumen de la Serie Editorial de Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt pretende darle continuidad a línea de investigación sobre la biodiversidad acuática continental de Colombia, vista no solo desde la perspectiva de su conocimiento básico y conservación, sino de la importancia que tienen las tortugas en el contexto del uso de los recursos hidrobiológicos y de su papel en la seguridad alimentaria e incluso en la economía local y regional. No se trata simplemente de un esfuerzo sistemático y/o taxonómico descriptivo o bioecológico, sino que apunta claramente a su conservación y uso sostenible mediante recomendaciones pragmáticas, basadas en un sustento científico riguroso.

Colombia es el séptimo país en el mundo en riqueza de tortugas continentales y el segundo en Suramérica después de Brasil. De las 27 especies reconocidas para el país, desafortunadamente 11 de ellas (40%), se encuentran en peligro de extinción y dentro de estas, cuatro se encuentran incluidas dentro de las más amenazadas de Suramérica, dos de ellas endémicas, la tortuga de río del Magdalena (*Podocnemis lewyana*) y la carranchina (*Mesoclemmys dahli)*. Este grado de amenaza en nuestras especies se debe en parte al uso directo del recurso, dado principalmente por su aporte alimenticio (22 tienen algún uso en el país). Sin embargo, esta no es la principal razón y hoy en día el aumento demográfico y las necesidades de desarrollo económico del país, las cuales a veces no se hacen con una adecuada planeación y manejo, son las causantes del deterioro ambiental y están generando una fuerte presión sobre las poblaciones de especies silvestres. A esto se le suma los impactos a nivel mundial, como el calentamiento global, que para este grupo en particular tiene un impacto notorio.

La conservación de las especies es un reto cada vez mayor, puesto que se tiene que realizar de manera integral y para esto es necesaria una coordinación entre todos los sectores (social, ambiental, económico, político). Es imprescindible que el sector ambiental cuente con las herramientas técnicas adecuadas, un equipo de trabajo preparado y consolidado para la toma de decisiones, y que sea este quien dicte las

PRESENTACIÓN

directrices para el desarrollo ambiental del país.

Consideramos que el documento que presentamos al público tiene importancia tanto para la academia y centros de investigación como para las autoridades, tomadores de decisiones y a la ciudadanía en general, en aras de la generación de una conciencia colectiva sobre la problemática asociada al uso de las tortugas, la trasformación de sus hábitats y la necesidad de tomar medidas urgentes para su aprovechamiento sostenible por el bien común. La información que el documento compila permite tener una línea base, con el fin de dar directrices de trabajo futuras que permitan la conservación de las especies.

Brigitte L. G. Baptiste
Directora Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Foto: P. Sánchez-D.

PRÓLOGO

"HABLANDO DE TORTUGAS"

Siempre he disfrutado hablar sobre las tortugas. Incluso desde que era un estudiante del primer año en el pregrado de la Universidad de Stanford en 1946. Mientras pasaba tiempo en el Museo de Historia Natural de Stanford aprendiendo como ser un herpetólogo, el curador de Ictiología y Herpetología, el profesor George Myers, me sugirió un proyecto para ayudarme a ir en la dirección correcta. El museo tenía una extensa colección de tortugas sin identificar, las cuales eran capturadas incidentalmente por los ictiólogos mientras colectaban peces. Los ejemplares eran almacenados en grandes contenedores, y la mayoría provenían del sureste de Asia, especialmente de Filipinas. Como resultado, publiqué algunos artículos cortos, y seguí muy interesado en el tema de la clasificación y evolución de las tortugas. En 1953 asistí a la reunión anual de la Sociedad Americana de Ictiólogos y Herpetólogos (AISH) en el Museo Americano de Historia Natural en la ciudad de Nueva York. Allí conocí a Ernest E. Williams, quien acababa de terminar su disertación doctoral sobre la clasificación general de las tortugas. Nos entendimos inmediatamente y pasamos mucho tiempo "hablando de tortugas". Unos años después, Ernest gestionó una invitación para que yo fuera como consultor al Museo de Zoología Comparada en la Universidad de Harvard, donde él era el curador de Herpetología. Esto nos permitió seguir "hablando de tortugas" conjuntamente con Arthur Loveridge, sobre todo de las tortugas de África y Madagascar. En los años siguientes tuve la oportunidad de seguir "hablando de tortugas" con Federico Medem, el padre de la quenología colombiana. Posteriormente, tanto Williams como yo, enfocamos nuestra atención en otros taxones, pero siempre retuve mi interés en las tortugas y en hablar de ellas en cualquier momento. Por estas razones, para mi es un gran placer presentar unos breves comentarios sobre esta extraordinaria, completa e importante *opus* obra, sobre las tortugas continentales, tanto terrestres como dulceacuícolas de Colombia.

Colombia es un país de gran diversidad tanto en hábitats como en especies. Es aproximadamente dos tercios más grande que el área del estado de Texas en los Estados Unidos. Se caracteriza por un sistema complejo de ríos, de los cuales los dos más grandes desembocan en el Océano Atlántico (Orinoco y Amazonas), dos en el mar Caribe (Magdalena y Atrato) y uno en

M. Morales-B

el mar Pacífico (San Juan). Estos grandes sistemas fluviales albergan a venticuatro especies de quelonios, ubicadas en diez géneros y seis familias. El libro *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia* cubre estos taxones y dos especies de tortugas terrestres de la familia Testudinidae, del género *Chelonoidis*. Además de su gran riqueza de especies de tortugas, Colombia es especial por ser uno de los pocos lugares en el mundo donde tanto tortugas Criptodira como Pleurodira están en simpatría (juntas en la misma área de distribución).

Más de cuarenta autores del libro cubren con detalle todo los aspectos de la biología de las tortugas en veinte capítulos, incluyendo tópicos significativos como la autecología (7-13), ecología de poblaciones y comunidades (14-16) y sistemática (17-18). Las últimas secciones (19-20), muestran una evaluación muy completa sobre la conservación, enfocándose especialmente en los impactos humanos a nivel de poblaciones. Una fortaleza de estos capítulos individuales, es que casi todos son escritos por expertos colombianos. De particular interés para mi son las secciones originales sobre reproducción, especialmente todo lo relacionado con la determinación sexual, incubación y eclosión; biogeografía y tópicos de conservación, en particular los efectos de la alteración del hábitat y el uso de tortugas para el consumo humano. Como sistemático, admiro la proyección del libro, en particular las excelentes fotos de todas las especies y sus hábitats, así como los mapas de distribución para cada especie. La mayoría de los trabajos sobre tortugas de América Latina se han enfocado en especies marinas, tortugas terrestres del género *Cheloniodis* o en las amenazas a las especies de *Podocnemis* en el Orinoco y Amazonas, por la cosecha de huevos y adultos. El único trabajo comparable con la presente publicación es el texto clásico de 1984, *The Turtles of Venezuela*, de P. C. Pritchard y P. Trebbau.

Mucha agua ha bajado por los ríos de Colombia y Venezuela desde 1984, por lo que el libro *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia,* establece un nuevo estándar para todas las publicaciones posteriores sobre tortugas de Suramérica. La profundidad académica, el valor visual de las figuras y la clara identificación de los temas de conservación, hacen de este libro un modelo global o de referencia para trabajos futuros sobre la biología y conservación de las tortugas tropicales. Los editores y autores se merecen el más alto elogio por lo que constituirá una obra duradera para seguir "hablando de tortugas" durante mucho tiempo.

Jay M. Savage
Department of Biology
San Diego State University
San Diego, California, U.S.A.

TALKING TURTLE

I have always enjoyed talking about turtles. It goes back to when I was a freshman at Stanford University in 1946. As I was hanging around the Stanford Natural History Museum learning how to be a herpetologist, Professor George Myers, Curator of Ichthyology and Herpetology, suggested a project to get me going in the right direction. The Museum had an extensive series of unidentified turtles collected by ichthyologists incidental to their sampling of fishes. The specimens were stored in large crocks and were mostly from southeast Asia, especially the Philippines. I published a couple of short papers as a result but remained very interested in turtle evolution and classification. In 1953 I attended the annual meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists at the American Museum of Natural History in New York City. There I met Ernest E. Williams, who had just finished his doctoral dissertation on the higher classification of turtles. We hit it off immediately and talked turtle a lot. A few years later Ernest arranged for me to come as a consultant to the Museum of Comparative Zoology at Harvard University where he was Curator of Herpetology. That meant more talking turtle that included Arthur Loveridge, especially relating to African and Madagascar turtles. Over the years turtle talk also was generated on several occasions by interactions with Fred Medem, the father of Colombian Chelonology. During the next few years both Williams and I focused our attention on other taxa but I have always retained my interest in turtles and talking turtle whenever I may. For these reasons, it is a great pleasure to provide a brief commentary on this extraordinarily complete and landmark opus on the continental turtles, freshwater and terrestrial, of Colombia; *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*.

Colombia is a country of extreme diversity in habitats and biodiversity. It is approximately two-thirds times larger in area than the state of Texas in the United States. It is characterized by a complex system of rivers with two major ones draining to the Atlantic Ocean (Orinoco and Amazon), two to the Caribbean Sea (Magdalena-Cauca and Atrato), and one to the Pacific Ocean (San Juan). These great river systems support twenty-four species of chelonians, placed in ten genera and six families. The book *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia* treats these taxa and two species of terrestrial turtles (or tortoises) in the family Testudinidae, genus *Chelonoidis*. In addition to the relative great diversity of turtles species, Colombia is unusual in that it is one of the few places in the world where both cryptodire and side-neck turtles co-occur in sympatry.

The book's more than forty authors cover in splendid detail all aspects of turtle biology in the form of twenty chapters, including most significantly autecology (7-13), population and community ecology (14-16) and systematics (17-18). The final sections (19-20) present a comprehensive evaluation of conservation issues especially focusing on human impacts at the populational level. A great strength of these individual chapters is that almost all are authored by Colombian experts. Of particular interest to me are the very original sections on reproduction, especially as they relate to sex determination, incubation and hatching, biogeography, and conservation issues, primarily the effects of loss of habitat and the use of turtles as human food. As a systematist I can only

PRÓLOGO

admire the excellent coverage, particularly the outstanding photographs of all Colombian continental species and their habitats, and the detailed distribution dot maps for each form. Most other works on Latin American turtles have focused on marine species, the land tortoises of the genus *Chelonoidis*, or the threats to Orinoco and Amazon *Podocnemis* from harvesting of eggs and adults. The only other comparable work is the classic 1984, *The Turtles of Venezuela* by Pritchard and Trebbau.

Much water has flowed down the rivers of Colombia and Venezuela since 1984 so the *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia* sets an entirely new standard for all subsequent treatments of South American turtles. The in-depth scholarship, visual values of the figures, and the clear detailing of conservation issues makes this book a global model for future works on tropical turtle biology and conservation. The editors and contributors deserve the highest praise for what will be an enduring foundation for talking turtle for a long time in the future.

Jay M. Savage
Department of Biology
San Diego State University
San Diego, California, U.S.A.

M. Morales-B

Detener la pérdida de la diversidad biológica es uno de los retos mundiales que nos demanda urgentemente más atención, esfuerzos, participación social y eficiencia, especialmente en los países megadiversos y con un elevado endemismo como Colombia. El conocimiento sobre la riqueza natural, su aprovechamiento sustentable y valoración, así como el monitoreo constante de las amenazas que se ciernen sobre ella, son imprescindibles para orientar y priorizar las estrategias y políticas de conservación.

De acuerdo a las listas rojas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) -indicadores empleados en el seguimiento del estado de la biodiversidad del planeta-, las tortugas aparecen como uno de los grupos de vertebrados más amenazados, con el 67% de las especies continentales (terrestres y de agua dulce) catalogadas en peligro de extinción. La extraordinaria riqueza de tortugas de Colombia no escapa de esta realidad, incluyendo seis especies de las más amenazadas de Suramérica.

Esta obra, fruto de la labor multidisciplinaria e interinstitucional de 40 autores, nos actualiza sobre el estado del conocimiento sistemático, biológico, ecológico y de conservación de las tortugas continentales, que habitan en el territorio colombiano. Adicionalmente analiza las amenazas y el impacto que ellas han tenido o tienen sobre las poblaciones naturales, así como una evaluación crítica de las experiencias, acciones y estrategias desarrolladas en el país. Sobre esta base, el libro finaliza ofreciendo recomendaciones y estrategias concretas para el estudio y la conservación de las tortugas continentales, resaltando el compromiso orquestado que deben tener los sectores académicos y de investigación, el Estado colombiano y la sociedad civil en general, en la preservación de este recurso natural.

Muchas de las especies de tortugas que se tratan en esta obra tienen distribuciones geográficas amplias, que desbordan los límites territoriales de Colombia, extendiéndose por las grandes cuencas del Orinoco y del Amazonas. Así mismo las amenazas son, en muchos casos, semejantes entre países vecinos o de carácter regional. En este sentido esta contribución tiene gran relevancia en el contexto suramericano y nos convoca a compartir las experticias y fortalezas nacionales, implementando acciones, proyectos y planes de conservación multinacionales que optimicen los esfuerzos y que garanticen la preservación de las tortugas continentales.

Dra. Josefa Celsa Señaris
Centro de Ecología – Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas

Tortugas capturadas para consumo, Orinoquia. Foto: C. A. Lasso

Foto: M. Morales-B.

RESUMEN EJECUTIVO

De las aproximadamente 322 especies de tortugas que han sobrevivido hasta el siglo 21, siete son tortugas marinas y 315 son continentales (terrestres o de agua dulce). Desafortunadamente, las tortugas son uno de los grupos de vertebrados más amenazados del mundo, con más de la mitad de las especies en vía de extinción. Uno de los últimos análisis realizados por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), mostró que el porcentaje de amenaza del orden Testudines es del 58,8%, excediendo los porcentajes de amenaza de aves (13%), mamíferos (25%) y aún anfibios (41%) (www.uicnredlist.org). Al igual que para muchos otros componentes de la biodiversidad, Colombia es uno de los países más ricos en especies de tortugas y por lo tanto tiene un papel protagónico en su estudio y conservación. Colombia es el país con mayor número de familias de este orden (nueve) y comparte junto con Myanmar y Vietnam el séptimo lugar en riqueza de especies (32 especies, cinco marinas y 27 continentales). Desafortunadamente, entre estas 27 especies de tortugas continentales, se encuentran cuatro de las más amenazadas de Suramérica, dos de ellas endémicas de Colombia (*Podocnemis lewyana* y *Mesoclemmys dahli*).

Este libro surge en respuesta a las siguientes necesidades: 1) ilustrar, de la mano de expertos de reconocida trayectoria, las características biológicas y la historia evolutiva de las tortugas de Colombia; 2) sintetizar el estado de conocimiento que hay sobre los aspectos biológicos y el estado de conservación de las poblaciones de las tortugas continentales distribuidas en el territorio nacional; 3) diagnosticar las diferentes amenazas y el nivel de impacto de cada una de ellas sobre estas poblaciones; 4) analizar los resultados de las diferentes estrategias de manejo y conservación que se han adelantado en el país en los últimos cuarenta años; 5) proponer nuevas perspectivas de investigación sobre estas especies que sean prioritarias para el país y 6) hacer recomendaciones para la implementación de estrategias de manejo y conservación que sean acertadas biológica y metodológicamente, tal que tengan una estructura más integral, perdurable y que gocen del acompañamiento del Estado colombiano y países fronterizos.

Para lograr este fin, se invitaron a participar como autores a más de 40 expertos en diferentes temáticas biológicas y de conservación. El libro está dividido en cinco partes que incluyen 20 capítulos y

M. Morales-B

el catálogo de especies. La primera parte incluye temas a nivel de la macroevolución de este linaje (historia evolutiva y paleobiogeografía de las tortugas neotropicales; biogeografía acuática continental de Colombia; filogeografía y sistemática de las tortugas continentales colombianas). La segunda parte toca aspectos a nivel de los individuos (caracteres morfológicos de tortugas para estudios de sistemática filogenética; evolución y mecanismos de determinación sexual; efectos maternos y plasticidad fenotípica; sistemas reproductivos, incluyendo cortejo, selección sexual y paternidad múltiple; ecología de anidación e incubación; patrones de movimientos y métodos de campo para estudios demográficos). La tercera parte desarrolla temas a nivel de las poblaciones y comunidades (historias de vida y demografía; genética de poblaciones; modelación de la distribución geográfica). La cuarta parte es el catálogo de familias y especies, incluyendo una clave taxonómica. La quinta parte trata todo lo referente a la conservación y las estrategias de manejo para las tortugas de agua dulce y terrestres de Colombia.

Colombia tiene 27 especies de tortugas continentales, las cuales pertenecen a dos subórdenes, siete familias y 12 géneros. Estas especies están distribuidas en todo el país, siendo las cuencas del Amazonas y Orinoco las que más riqueza tienen (15 y 14 especies, respectivamente), seguida de las regiones Caribe (11 especies), Magdalena (8 especies) y Pacífico (7 especies) (Tabla 1).

Analizando las fichas de especies en este libro, es evidente que existen grandes vacíos de información biológica básica para la gran mayoría de las especies de tortugas, incluyendo aspectos tan esenciales como sus áreas de distribución, uso de hábitat, demografía, genética y patrones de movimientos, todos los cuales son fundamentales para poder determinar cuál es el estado de conservación de cada una y diseñar estrategias de manejo efectivas. Mucho de lo que se sabe sobre la historia natural de estas especies proviene de estudios realizados en países vecinos y se está asumiendo que las características en esas áreas son, hasta cierta extensión, las mismas que para las poblaciones colombianas, aunque este supuesto no ha sido evaluado. Es claro que la mayoría de los estudios sobre tortugas continentales en Colombia se ha concentrado en algunas pocas especies o géneros, por razones biológicas (especies endémicas o de más fácil detección), pragmáticas (accesibilidad a los sitios donde habitan) o económicas (es más fácil obtener recursos debido a su estado de conservación o grado de aprovechamiento humano). Por ejemplo, las especies de las familias Podocnemididae, Emydidae y Geoemydidae han gozado tradicionalmente de mayor atención científica, mientras que para la gran mayoría de las poblaciones de tortugas de las familias Chelidae (la familia de mayor riqueza en el país), Testudinidae y Chelydridae, casi toda la información que se presentan en las fichas proviene de estudios en otros países. Adicionalmente, es notorio que no solo hay sesgos a nivel taxonómico, sino también en que aspectos de su historia natural se han estudiado más y por lo tanto están mejor documentados. Por ejemplo, la mayoría de los estudios son sobre ecología de anidación y por lo tanto existe información sobre este tema para la gran mayoría de las especies colombianas, mientras que existe una carencia casi absoluta de datos demográficos y tendencias poblacionales, por las dificultades que implica documentar este tipo de información.

Tabla 1. Listado de especies de tortugas continentales de Colombia con su distribución por cuencas o zonas hidrográficas, el uso y la categoría de amenaza. Esta última según el Libro Rojo de Reptiles de Colombia (Castaño-M. 2002). End.: endémicas , Ama: Amazonas, Car: Caribe, Mag: Magdalena, Ori: Orinoco, Pac: Pacífico.

Especie	End.	Libro Rojo	Ama.	Car.	Mag.	Ori.	Pac.	Uso
Chelidae								
Chelus fimbriatus			x			x		Alimento, mascota, medicinal.
Mesoclemmys dahli	x	EN		x				Alimento.
Mesoclemmys gibba			x			x		
Mesoclemmys heliostemma			x					
Mesoclemmys raniceps			x			x		
Phrynops geoffroanus			x			x		
Platemys platycephala			x			x		
Rhinemys rufipes		VU	x					Alimento.
Chelydridae								
Chelydra acutirostris				x	x		x	Alimento, mascota, ornamento, tradicional.
Emydidae								
Trachemys callirostris				x	x			Alimento, mascota, medicinal.
Trachemys venusta		VU		x	x			Alimento, mascota.
Geoemydidae								
Rhinoclemmys annulata				x			x	Alimento, bebidas alcohólicas, mascota, ornamento.
Rhinoclemmys diademata		VU		x				Alimento
Rhinoclemmys melanosterna				x	x		x	Alimento, mascota, medicinal, ornamento, tradicional.

M. Morales-B

Tabla 1. Continuación.

Especie	End.	Libro Rojo	Ama.	Car.	Mag.	Ori.	Pac.	Uso
Rhinoclemmys nasuta							x	Alimento, bebidas alcohólicas, mascota, medicinal, ornamento.
Kinosternidae								
Kinosternon dunni	x	VU					x	Alimento.
Kinosternon leucostomum				x	x		x	Alimento, bebidas alcoholicas, mascota, ornamento.
Kinosternon scorpioides			x	x	x	x		Alimento, mascota.
Podocnemididae								
Peltocephalus dumerilianus			x			x		Alimento.
Podocnemis erythrocephala		VU	x			x		Alimento.
Podocnemis expansa		CR (Orinoco), EN (Amazonas)	x			x		Alimento, mascota, tradicional.
Podocnemis lewyana	x	EN		x	x			Alimento, mascota, medicinal, tradicional.
Podocnemis sextuberculata			x			x		Alimento.
Podocnemis unifilis		CR (Orinoco), EN (Amazonas)	x			x		Alimento, mascota, medicina, tradicional.
Podocnemis vogli						x		Alimento, ornamento.
Testudinidae								
Chelonoidis carbonaria		CR	x	x	x	x	x	Alimento, mascota.
Chelonoidis denticulata		EN (Orinoco), VU (Amazonas)	x			x		Alimento, mascota.

Los diferentes análisis realizados en este libro muestran que entre las principales amenazas para las especies colombianas están la sobre-explotación para consumo de su carne y huevos, la pérdida y alteración del hábitat y la colecta para el comercio de mascotas. Sin embargo, el uso humano de este taxón no se limita al aprovechamiento para consumo, ya que las tortugas también son utilizadas para la elaboración de productos medicinales, ornamentales y en ceremonias folklóricas. Todos estos usos se combinan para generar un tráfico ilegal considerable que afecta a las poblaciones naturales. Hay evidencias de que en Colombia se aprovechan 22 de las 27 especies (Tabla 1), así como 24 especies presentaron por lo menos un decomiso registrado por las autoridades. Las especies sometidas a un mayor tráfico fueron en orden decreciente *Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria* y *Podocnemis expansa*. Las amenazas indirectas (impactos derivados del deterioro ambiental), también afectan las poblaciones de tortugas continentales colombianas. Adicionalmente, el calentamiento global y las actividades productivas y de desarrollo como las hidroeléctricas, causan un impacto negativo importante.

Para ayudar a conservar las tortugas continentales de Colombia, el país ha implementado diferentes estrategias que incluyen la normativa a nivel nacional, la firma de convenios de carácter internacional, la generación de planes o programas de conservación y la creación de áreas protegidas, entre las más importantes. Desafortunadamente, todos estos esfuerzos no han sido suficientes, puesto que a pesar de que las primeras medidas de conservación se pusieron en marcha desde los años 60, las tortugas no ha mostrado señales de recuperación, sino todo lo contario, cada vez las poblaciones se encuentran más afectadas. Esto se debe, entre otros factores, a que la implementación de las estrategias no se ha desarrollado de manera integral, sino que se ha limitado sólo a algunos componentes (educación ambiental y trabajo comunitario enfocado a la recuperación de nidadas) y además de forma intermitente en el tiempo. También la investigación científica básica y aplicada ha sido limitada, por lo que la información biológica de las especies, que es la base para poder tomar decisiones de manejo, es todavía incompleta. En resumen, se puede decir que las alternativas de manejo que ofrece el Estado no han contado con una implementación adecuada.

Análisis, recomendaciones y oportunidades para la investigación, conservación y uso sostenible

A pesar de que se han realizado avances en la generación de planes de manejo para la conservación de algunas especies, estos no han sido suficientes. Hay un enorme desconocimiento de la biología básica de las tortugas, lo cual se refleja en que la mayoría de los recursos humanos y económicos de los programas de manejo se enfoquen casi en su totalidad al rescate e incubación de pocos huevos y posterior liberación de neonatos, en vez de intentar remediar la causa más importante en la declinación poblacional, que es el aumento en las tasas de mortalidad de los adultos. Si los esfuerzos se concentraran en el verdadero problema que las tortugas enfrentan, tendrían mayor eficiencia. Igualmente, no se han realizado estudios poblacionales básicos antes de implementar los programas de manejo, impidiendo una posterior evaluación de cuál fue la incidencia o el efecto

M. Morales-B

del trabajo de conservación, sin importar la naturaleza del mismo. La mayoría de los esfuerzos realizados han sido puntuales, tanto en términos espaciales (localidades) como temporales (continuidad a mediano y largo plazo), lo que imposibilita que el programa de conservación tenga algún impacto poblacional, en vista que éstas son especies longevas y que utilizan hábitats por fuera de los límites del área de incidencia del programa de conservación. Para lograr realmente la conservación de una población de tortugas, es indispensable un programa a largo plazo, lo que es difícil cuando hay una falta de continuidad institucional, tanto a nivel presupuestal como de personal. Esto trae consigo la involución de los pocos avances que se realizan. También es un problema la pérdida de la memoria institucional y colectiva, ligada a la dificultad de acceder a la información previa y a la falta de coordinación y cooperación entre las diferentes entidades del gobierno, la academia, los zoológicos y las ONG, lo que genera que se dupliquen esfuerzos, perdiendo tiempo y recursos. Los proyectos de manejo normalmente se enfocan en el trabajo comunitario y de educación, ignorando la importancia de la investigación científica y el monitoreo de las especies. Finalmente, muchas especies de tortugas son fuente importante de proteína para las comunidades rurales y al no generarles alternativas que les permitan suplir este uso tradicional, cualquier esfuerzo de disminuir el consumo de tortugas será en vano. Aunque la seguridad alimentaria es importante, en muchos casos el consumo de tortugas esta más relacionado con arraigos culturales asociados a la Semana Santa o a creencias sobre supuestos poderes medicinales o afrodisiacos. En estos casos, el impacto a las poblaciones de tortugas no está tan relacionado a las necesidades de las comunidades para suplir necesidades proteicas, sino a hábitos culturales.

En cuanto al tráfico ilegal de especies, se observa una fuerte presión sobre cuatro especies (*Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria* y *Podocnemis expansa*), por lo que urge generar información base así como mantener monitoreos de las poblaciones silvestres con el fin de plantear medidas de manejo para éstas o impulsar las ya existentes. Se han realizado diferentes actividades de concientización y educación para los comerciantes en el marco de la estrategia nacional para la prevención y control del tráfico ilegal de especies silvestres. Sin embargo, sigue existiendo este mercado negro. Los vendedores son conscientes de la ilegalidad de la actividad, pero como en cualquier mercado si hay demanda hay oferta, por lo que es fundamental que las actividades de educación tengan una mayor cobertura, realizando campañas más que todo para los consumidores. Las autoridades también han comenzado a tomar información de los decomisos, pero es indispensable que ésta se registre de una forma más sistemática, completa y estandarizada entre las diferentes entidades, para así poder realizar análisis más representativos y comparativos, con el objeto de buscar patrones en las actividades de comercio y poder detectar tendencias. Obviamente, se está perdiendo una gran cantidad de información, ya que hay un alto porcentaje de tortugas decomisadas no identificadas y para las cuales se desconoce su procedencia. Se sugiere también incluir en la toma de datos información sobre el sexo, la talla y el peso de los individuos, lo cual puede dar indicios del tipo de presión sobre las poblaciones. Esto requerirá talleres de capacitación para el personal autorizado para realizar los decomisos y del cuidado de los animales y la elaboración de claves taxonómicas de fácil uso. En vista del número tan alto de decomisos en todo el país, también existe la necesidad de más centros con personal capacitado para la evaluación veterinaria y el cuidado de los individuos en cautiverio, y sobre todo se necesita el desarrollo de protocolos adecuados para su posterior liberación, procurando que ésta siempre sea en las áreas de origen, lo cual también requerirá más financiación por parte del Estado.

La degradación del ambiente esta afectando al 85% de estas especies (22), por lo que es fundamental que se realicen estudios a fondo en este tema, prioritariamente para las especies que tienen distribución restringida, para establecer si es necesario declarar áreas de conservación, sobre todo para las especies distribuidas en las cuencas Caribe y Magdalena que son las más afectadas. La contaminación ambiental igualmente es evidente, haciendo una prioridad la realización de estudios de ecotoxicología para documentar los efectos de los contaminantes sobre las poblaciones de tortugas. En vista de los niveles altos de contaminación ambiental con mercurio en Colombia, son necesarios estudios sobre la bioacumulación de este metal, considerando que el 81% de las especies colombianas son consumidas. Estudios preliminares de los niveles de mercurio en *Podocnemis lewyana* y *Trachemys callirostris* han mostrado concentraciones peligrosas de mercurio en sus tejidos (Zapata com. pers.).

Finalmente, como se mencionaba ya hace diez años en el Programa Nacional de Conservación de Tortugas Marinas y Continentales en Colombia, es sorprende comprobar cómo ninguna de las especies de quelonios endémicos en Colombia (que deberían tener las máximas prioridades para su protección y conservación), tienen poblaciones protegidas dentro del sistema de parques nacionales. ¿Porqué no hay un grupo de trabajo coordinado que impulse la ejecución de este programa que ya lleva diez años desde su formulación?. Es claro que existe una necesidad de coordinación interinstitucional e intersectorial, agrupando a todos los actores, generando la infra-estructura jurídica y financiera necesaria para lograr un éxito en la implementación de este programa. Ya existe una legislación diseñada para proteger las tortugas colombianas, pero no se ha logrado una implementación efectiva. Al revisar la normativa específica para las tortugas (por ejemplo, vedas por tamaños), se observa que estas ignoran las características biológicas de las especies y el conocimiento científico, por lo que se sugiere a la luz de las investigaciones realizadas en los últimos casi 50 años, que sean revaluadas. Igualmente, es indispensable que el Estado modifique los trámites de obtención de permisos de estudio, para que sean más ágiles y económicos. La información científica es la base sobre la cual el país debe construir sus políticas ambientales, incluyendo la única y amenazada fauna de tortugas continentales.

Caño Cardozo, afluente del bajo río Putumayo. Foto: J. Machicado

Foto: J. C. Señaris

EXECUTIVE SUMMARY

Of the approximately 322 species of turtles that have survived into the 21st century, seven are sea turtles and 315 are tortoises and freshwater turtles. Unfortunately, turtles are one of the most threatened vertebrate groups in the world, with over half of all species threatened. A recent analysis conducted by the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) showed that the percent threatened for the Order Testudines is 58.8%, exceeding the percentages of threatened species for birds (13%), mammals (25%) and even amphibians (41%) (www.uicnredlist.org). Just as with many other components of biodiversity, Colombia is one of the richest countries in terms of species of turtles, and should therefore play a leading role in their study and conservation. Colombia is the country with the greatest number of families in this order (nine) and shares seventh place in terms of total species richness (32 species, five sea turtles and 27 tortoise and freshwater turtle species). Unfortunately, among those 27 tortoise and freshwater turtle species there are four of the most threatened species of South America, two of them endemic to Colombia (*Podocnemis lewyana* and *Mesoclemmys dahli)*.

This book arose in response to the following needs: 1) to illustrate, with the collaboration of recognized experts, the biological characteristics and evolutionary history of the turtles of Colombia; 2) to synthesize the current state of knowledge of the biology and conservation status of populations of tortoises and freshwater turtle species in the country; 3) to conduct a diagnosis of the different threats and relative impacts that each has on these populations; 4) to analyze the results of different management and conservation strategies that have been implemented in Colombia over the past 40 years; 5) to propose new perspectives for investigation that should be priorities for the country and 6) to call for management and conservation strategies that are biologically and methodologically rigorous, that have a more integral structure, that are lasting, and that benefit from the active participation of the governments of Colombia and neighboring countries. To achieve this aim, more than 40 experts on different topics in biology and conservation were invited to participate as authors of chapters in this book. The book is divided into five sections that include 20 chapters and a catalogue of the Colombian species. The first section includes topics on this taxon

S. Hernández

from a macroevolutionary perspective (evolutionary history and paleobiogeography of neotropical turtles; aquatic biogeography of Colombia; phylogeography and systematics of Colombian tortoises and freshwater turtles). The second section focuses on aspects related to the individual level (morphological characters of turtles for studies of phylogenetic systematics; the evolution and mechanisms of sex determination; maternal effects and phenotypic plasticity; reproductive systems, including courtship, sexual selection and multiple paternity; nesting and incubation ecology; movement patterns; and field methods for demographic studies). The third section develops themes at the population and community levels (life histories and demography; population genetics; modeling of geographic distributions). The fourth section is a catalogue of the families and species in Colombia, including a taxonomic key, and the fifth section deals with themes related to conservation and management strategies for tortoises and freshwater turtles in Colombia.

As already mentioned, Colombia has 27 species of tortoises and freshwater turtles that belong to two suborders, seven families, and 12 genera. These species occur in all areas of the country, with the Amazon and Orinoco drainages possessing the highest species richness (15 and 14 species, respectively), followed by the Caribbean (11 species), Magdalena (8 species) and Pacific regions (7 species) (Table 1).

An analysis of the species accounts in this book shows that there are huge information gaps concerning the basic biology of the great majority of species that occur in Colombia, including such essential details as their distributions, habitat use, demography, genetics, and movement patterns; information that is fundamental for determining the conservation status of each species and designing effective management strategies. Much of what we know about the natural history of these species comes from studies conducted in neighboring countries, where we must assume the characteristics there are to some extent shared by Colombian populations, although this has not actually been evaluated. It is conspicuous that most of the studies that have been conducted on tortoises and freshwater turtles in Colombia have concentrated on a select few species or genera, for biological reasons (species that are endemic or easily encountered), for logistical reasons (the sites where they occur are easily accessible), or for economic reasons (it is easier to fund research on species when there is a conservation concern or when they are highly exploited). For example, species in the families Podocnemididae, Emydidae and Geoemydidae have traditionally received the most scientific attention, while for the great majority of turtles in the families Chelidae (the most specious family in Colombia), Testudinidae and Chelydridae, almost all of the information presented in the species accounts comes from studies conducted in other countries. In addition, it is notorious that there are not only biases in terms of which species have been studied, but also in terms of what aspects of their natural history have been best documented. For example, many of the studies on turtles in Colombia focus on nesting ecology, and for this reason there is information available on this for most Colombian species, while there is an almost complete lack of information on demography and population trends, thanks to the difficulties inherent in collecting this type of information.

Table 1. List of Colombian tortoise and freshwater turtle species with their distributions by drainage or hydrographic region, how they are exploited and their threatened status. The latter is based upon the Colombian Red Book (Castaño-M. 2002). End.: Endemics, Ama: Amazon, Car: Caribbean, Mag: Magdalena, Ori: Orinoco, Pac: Pacif.

Species	End.	Red Book	Ama.	Car.	Mag.	Ori.	Pac.	Use
Chelidae								
Chelus fimbriatus			x			x		Food, pets, medicine.
Mesoclemmys dahlia	x	EN		x				Food.
Mesoclemmys gibba			x			x		
Mesoclemmys heliostemma			x					
Mesoclemmys raniceps			x			x		
Phrynops geoffroanus			x			x		
Platemys platycephala			x			x		
Rhinemys rufipes		VU	x					Food.
Chelydridae								
Chelydra acutirostris				x	x		x	Food, pets, ornaments, folkloric.
Emydidae								
Trachemys callirostris				x	x			Food, pets, medicine.
Trachemys venusta		VU		x	x			Food, pets.
Geoemydidae								
Rhinoclemmys annulata				x			x	Food, alcoholic drinks, pets, ornaments.
Rhinoclemmys diademata		VU		x				Food
Rhinoclemmys melanosterna				x	x		x	Food, pets, medicine, ornaments, folkloric.

S. Hernández

Species	End.	Red Book	Ama.	Car.	Mag.	Ori.	Pac.	Use
Rhinoclemmys nasuta							x	Food, alcoholic drinks, pets, medicine, ornaments.
Kinosternidae								
Kinosternon dunni	x	VU					x	Food.
Kinosternon leucostomum				x	x		x	Food, alcoholic drinks, pets, ornaments.
Kinosternon scorpioides			x	x	x	x		Food, pets.
Podocnemididae								
Peltocephalus dumerilianus			x			x		Food.
Podocnemis erythrocephala		VU	x			x		Food.
Podocnemis expansa		CR (Orinoco), EN (Amazon)	x			x		Food, pets, folkloric.
Podocnemis lewyana	x	EN		x	x			Food, pets, medicine, folkloric.
Podocnemis sextuberculata			x			x		Food.
Podocnemis unifilis		CR (Orinoco), EN (Amazon)	x			x		Food, pets, medicine, folkloric.
Podocnemis vogli						x		Food, ornaments.
Testudinidae								
Chelonoidis carbonaria		CR	x	x	x	x	x	Food, pets.
Chelonoidis denticulata		EN (Orinoco), VU (Amazon)	x			x		Food, pets.

The various analyses conducted in this book show that among the principle threats to Colombian turtle species are over-exploitation for consumption of meat and eggs, habitat loss and alteration, and harvest for the pet trade. The use of this taxon has diversified over time, and currently turtles also are used as ornaments, medicine, and folkloric, generating considerable illegal traffic of turtles that affects natural populations. There is evidence that in Colombia 22 of the 27 species are exploited in some way (Table 1), and 24 species have at least one official confiscation registered by Colombian authorities. The species that exhibit the highest rates of traffic are, in decreasing order, *Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria* and *Podocnemis expansa*. Indirect threats (impacts arising from environmental degradation) also affect populations of Colombian tortoises and freshwater turtles. In addition, global warming and production and development projects such as hydroelectric facilities may have important negative impacts on this taxon.

To help protect Colombian tortoises and freshwater turtles, the country has implemented different strategies, with enactment of national legislation, signing of international agreements, producing conservation plans and programs, and creating protected areas being among the most important examples. Unfortunately, all of these efforts have not been sufficient, given that despite the fact that the first initiatives date from the 1960s, turtles still have not shown signs of recovery, but on the contrary, many populations continue to exhibit declines. This is due, in part, to the fact that the implementation of the strategies has not been comprehensive, with only certain components usually being conducted (environmental education and community work focusing on saving nests), and at that, usually conducted in an intermittent fashion over time. Also, there has been limited applied and basic research, so that the biological information on these species required for making management decisions is still incomplete. Finally, one could also say that the management strategies developed by the Colombian government have not enjoyed an adequate implementation.

Analysis, recommendations and opportunities for investigation, conservation and sustainable use

Despite some progress made in formulating management plans for some species, these have not been sufficient. There is an enormous ignorance of the basic biology of most species, that is reflected in the fact that most human and economic resources invested in management programs are almost entirely dedicated to saving nests and artificially incubating eggs to later release the neonates, instead of attempting to address the most important factor contributing to population declines, that is the unnaturally high levels of adult mortality. If efforts were directed towards real problem that turtles face, they would be more effective. Also, basic population studies have not been conducted before management plans have been implemented, precluding any *a posteriori* evaluation of the impact of the conservation effort, regardless of its strategy. Most efforts implemented have been very specific, both in spatial terms (localities) and temporally (no continuity on the mid to long term), making it unlikely that the conservation program will have a lasting impact on the target population, given that these species are long-lived and often use habitats

S. Hernández

that extend beyond the limits of influence of the conservation project. To genuinely achieve the protection and conservation of a population of turtles, long term projects area indispensible, but that is difficult when there is a lack of institutional continuity, both in terms of budgets and personnel. This leads to the loss of the few actual advances actually achieved. There also is a problem of a loss of institutional and collective memory, linked to the difficulties in accessing previously obtained information, and a lack of coordination and cooperation between different governmental agencies, academia, zoological parks and ONGs, that generates a duplication of efforts and loss of time and resources. Management projects usually focus on community work and education, ignoring the importance of scientific investigation and monitoring of the species. Finally, many turtle species have been important sources of protein to rural communities, and by not offering them alternatives to replace this cultural tradition, any effort to reduce turtle consumption will be in vain. Yet while food security is important, in many cases consumption of turtles is more related to cultural traditions associated with Holy Week or to beliefs concerning their supposed medicinal or aphrodisiac powers. In these cases, the impact on turtle populations is not so much related to satisfying the protein needs of the communities as it is with a need to change cultural habits.

With respect to illegal traffic of species, there is a strong pressure exerted primarily on four species (*Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria and Podocnemis expansa*), making it urgent to generate basic information and implement monitoring of their populations with the goal of proposing management measures for them or fertilizing the ones already in place. There have been efforts to increase awareness of traffickers in educational efforts conducted as part of the national strategy to prevent or reduce illegal trade in wildlife species. However, this black market continues on a large scale in Colombia. The traffickers are well aware of the illegal nature of their activities, but as in any market, where there is demand, the resource will be supplied, arguing that it is fundamental to broaden the coverage of educational activities to focus campaigns on consumers. Officials also have begun to collect data from confiscated turtles, but it is important that this is continued in a more systematic, thorough, and standardized manner by the different local agencies, to permit more rigorous analyses of the data to inspect for patterns in the trafficking activities and document trends. Obviously much information is being wasted, given that most confiscated individuals are not even identified to species. It also would be valuable to record information on the sex, size and/or weight of confiscated turtles that could provide information on the pressures the exploited populations are facing. This will require training workshops for local wildlife officials and the elaboration of easily used species identification keys. Given the number of turtles confiscated annual throughout the country, there is a need for more well staffed facilities for their veterinary evaluation and care, and especially for the development of adequate protocols for eventually releasing these individuals, when possible into their populations of origin, which will also require additional government funding.

Habitat degradation is affecting 85,1% of Colombian tortoise and freshwater turtle species (22), making it clear that more studies are needed of this problem, especially for species with restricted ranges, to decided where protected areas should be established, especially in the Caribbean and Magdalena regions where human impacts are greatest. Environmental contamination also is ubiquitous, making ecotoxicological studies that inspect for the effects of contaminants on turtle populations a priority. Given the levels of mercury contamination in Colombia, studies of bioaccumulation of this heavy metal are needed, especially considering that 81% of all species in Colombia are used for human consumption. Preliminary studies of mercury levels in *Podocnemis lewyana* and *Trachemys callirostris* have shown dangerously high levels of mercury in their tissues.

Finally, as was mentioned over ten years ago in the "National Program for the Conservation of Marine and Continental Turtles in Colombia", it is surprising that none of the turtle species endemic to Colombia (that should be conservation priorities) have populations protected within the national park system. Why is there still no working group coordinated to lead the execution of this decade-old national program? It is clear there is a need for inter-institutional and inter-disciplinary coordination, uniting all stakeholders to produce the legal and financial infrastructure necessary to achieve success. There are already laws designed to protect Colombia's tortoise and freshwater turtle species, but their implementation has not been effective. And upon inspection of the specifics of this legislation (such as harvest size limits), it is clear that they were drafted in ignorance of the biological characteristics of the species they were designed to protect. They need to be revised in light of research results obtained over the past half century. It is also crucial that the government modify the permit process scientists are required to undergo before conducting research to make it more agile and economical. Scientific information is the foundation upon which the government must construct is policies concerning the conservation of natural resources, including Colombia's unique but threatened fauna of tortoises and freshwater turtles.

Neonato de *Podocnemis unifilis*, bajo río Putumayo. Foto: Proyecto Facuam

Foto: L. Echeverri

AUTORES Y AFILIACIONES

Associação de Ictiólogos e Herpetólogos da Amazônia – AIHA
Rafael Bernhard
rafbernhard@gmail.com

CIIMAR - Universidad de Porto,
Facultad de Ciencias
Tibisay Escalona
tibisay.escalona@gmail.com

Earlham College,
Department of Biology
John B. Iverson
johni@earlham.edu

Elmhurst College,
Department of Biology
James F. Berry
jimb@elmhurst.edu

Fundación Biodiversa Colombia
Fernando Arbeláez
ferarbe@gmail.com

Fundación Botánica y Zoológica de Barranquilla
Andrea M. Echeverry-Alcendra
a.echeverry@zoobaq.org
tortugascontinentales@gmail.com

Fundación para el Desarrollo de Ciencias Físicas, Matematicas y Naturales- FUDECI
Omar Hernández
omarherpad@gmail.com

Fundación Omacha
Fernando Trujillo
fernando@omacha.org

Fundación Palmarito
Rafael Antelo
megapicu@hotmail.com

Fundación Zoológica de Cali
Carlos A. Galvis-Rizo
carlosgalvis@zoologicodecali.com.co

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-IAvH
Carlos A. Lasso Alcalá
classo@humboldt.org.co

Mónica A. Morales-Betancourt
mmorales@humboldt.org.co

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA-BADPI
Richard C. Vogt
vogt@inpa.gov.br

AUTORES Y AFILIACIONES

F. Trujillo

Instituto Politécnico Nacional- Escuela Nacional de Ciencias Biológicas
Catalina Munera-Isaza
catamunera@gmail.com

Iowa State University, Department of Ecology, Evolution and Organismal Biology
Nicole Valenzuela
nvalenzu@iastate.edu

Museo de Zoología Senckenberg Dresden- Fundación Biodiversa Colombia- Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Grupo de biodiversidad y conservación
Mario Vargas-Ramírez
mario.vargas@senckenberg.de

North Carolina State University
Edwin Cadena
eacadena@ncsu.edu

Pontificia Universidad Javeriana, Maestría en Desarrollo Rural
Alejandro De La Ossa-Lacayo

The University of Louisiana at Monroe, Department of Biology - **Universidad del Valle,** Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Sección de Zoología, Grupo de Investigación en Ecología Animal
John L. Carr
carr@ulm.edu

Universidad de Antioquia, Instituto de Biología, Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA)
Adriana Restrepo Isaza
restrepoadriana78@gmail.com

Brian C. Bock
brianbock1@gmail.com

Gustavo Trujillo
Pompi_25@hotmail.com

Juan Manuel Daza Rojas
jumadaza@gmail.com

Laura del Pilar Echeverri G.
lauradelpilar@gmail.com

Vivian P. Páez
vivianpaez1@gmail.com

Escuela de Medicina Veterinaria
Claudia P. Ceballos Fonseca
claudiaceb@gmail.com

Universidad de Antioquia, Instituto de Biología, Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA) - **ISAGÉN S.A. E.S.P.**
Lina María Hinestroza Rendón
lmhinestroza@isagen.com.co

Universidad de los Andes, Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena
Adriana Guzmán
adriguzmal@yahoo.com

Pablo Stevenson
pstevens@uniandes.edu.co

Universidad del Quindío
Programa de Licenciatura, Grupo de Investigación en Herpetología - GIHUQ
Adriana Caterine Regalado Tabares
adriana.regalado@gmail.com

Andrés Fernando Ortega-Guio
afortega@uniquindio.edu.co

Grupo de investigación Biodiversidad y Educación Ambiental- BIOEDUQ
Álvaro Botero-Botero
abotero@uniquindio.edu.co

Universidad de Sucre, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Grupo de Investigación en Biodiversidad Tropical
Jaime De La Ossa V.
jaimedelaossa@yahoo.com

Universidad del Valle, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Sección de Zoología, Grupo de Investigación en Ecología Animal
Mario Garcés Restrepo
mariofgarces@gmail.com

Alan Giraldo
ecologia@univalle.edu.co

Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Grupo de Biodiversidad y Conservación
Gladys Cárdenas-Arévalo
gladysc4@gmail.com

Guido Fabián Medina Rancel
guidofabianmedina@gmail.com

Natalia Gallego-García
natagalle@gmail.com

Olga Victoria Castaño-Mora
ovcastanom@unal.edu.co

Grupo de Conservación y Manejo de Vida Silvestre
Jimena Cortés-Duque
jimenacortesduque@gmail.com

Universidad Politécnica del Estado de California, Department of Geography and Anthropology
Kristen Conway-Gómez
kconwaygomez@csupomona.edu

Universidad Tecnológica del Chocó
Luis E. Rentería-Moreno
lueremo@gmail.com

Wildlife Conservation Society- Turtle Survival Alliance
German Forero-Medina
forecroc@yahoo.com

Tortuga del género *Podocnemis* asoleandose. Foto: F. Trujillo

Foto: F. Trujillo

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Directora del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Brigitte L. G. Baptiste, así como a la Junta Directiva del IAvH, por haber respaldado la realización de este libro en el marco del Plan Operativo Anual 2012 del Programa de Biología de la Conservación y Uso de la Biodiversidad. A Jerónimo Rodríguez, Johanna Galvis, Claudia Villa, Ricardo Carrillo, Hernando García, Rodrigo Moreno, Felipe Osorio, Sergio Peñuela, Danny Vélez, Juan Carlos Bello y Natalia Castro (IAvH), por su colaboración. Al Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS), por su apoyo.

A la empresa ISAGEN, S. A. y al Proyecto de Investigación y manejo para la conservación de tortugas amenazadas en los humedales llaneros ATSAPANI, proyecto financiado por Ecopetrol y ejecutado por las Fundaciones Omacha y Palmarito, por su apoyo económico que permitió la publicación de este libro.

El Grupo Herpetológico de Antioquia agradece a la Universidad de Antioquia, Colciencias, Turtle Conservation Fund y la empresa ISAGEN S. A., por el apoyo económico para el desarrollo de los diferentes proyectos de investigación con tortugas de agua dulce que el Grupo ha emprendido en los últimos 16 años. Los editores vinculados a la Universidad de Antioquia también desean expresar su agradecimiento a la Universidad por la descarga académica que fue otorgada para poder realizar este trabajo editorial. Vivian P. Páez quiere agradecer a su familia por la paciencia y apoyo que le brindó durante el año sabático.

A las siguientes corporaciones por el envío de las bases de datos de los decomisos, así como los documentos e informes en cuanto a la conservación de las especies: Codechocó, Corantioquia, Cormacarena, Cornare, Corpoamazonia, Corpoboyaca, Corpocaldas, Corpocesar, Corpochivor, Corpoguajira, Corpoguavio, Corpomag, Corponariño, Corponor, Corporinoquia, Corpouraba, Cortolima, Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y el Oriente Amazónico, Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga, Corporación Autónoma Regional del Atlántico, Corporación Autónoma Regional del Cauca, Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Corporación de los Valles del Sinú y San Jorge, Departamento Administrativo de Gestión del Medio Ambiente de Cali.

AGRADECIMIENTOS

F. Nieto

A Parques Nacionales Naturales, especialmente a Emilio Rodríguez de la Subdirección Técnica, por facilitarnos la información referente a las investigaciones y monitoreos que incluyen a las tortugas continentales.

Agradecemos a los responsables de los museos y colecciones biológicas que enviaron la información para la construcción de los mapas de distribución: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Valle, Universidad de Antioquia e Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional. Conservación Internacional Colombia facilitó la base de datos de Ara Colombia (Sistema de Información Geográfica para el Análisis de la Gestión Institucional Estatal, Módulo OtusColombia) y la Afectación a la Biodiversidad Sensible y al Patrimonio Cultural (Módulo Tremarctos-Colombia).

A los investigadores, colegas y amigos que nos ayudaron con el material fotográfico: Antonio Castro (Fundación Chelonia), Armando Ortega-Lara (Fundación Funindes), Camilo Escallon, Carlos Galvis, Josefa C. Señaris (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas), Juan Carlos Bello (IAvH), Fernando Rojas-Runjaic (Fundación La Salle de Ciencias Naturales), Francisco Nieto (Banco de imágenes del IAvH), Fundación Omacha, Gian Carlo Sánchez, Gustavo Romero, Luis Alejandro Rodríguez, Luz Fernanda Jiménez (Universidad de Antioquia), Magnolia Longo, Manuel Merchán (Fundación Chelonia), Miguel Cárdenas (Fundación Chelonia), Olga Herrera, Oscar M. Lasso-Alcalá (Fundación La Salle de Ciencias Naturales), Paula Sánchez-Duarte, Sandra Hernández, Saulo Usma (WWF Colombia), Rayath Melinda Lima DaSilva, Ximena Moreno y al proyecto Fauna Acuática Amenazada de la Amazonia Colombiana-Facuam (Corpoamazonia, Sinchi. Fundación Natura, Fundación Omacha).

Nicole Valenzuela agradece el apoyo de la Fundación Nacional de Ciencia de EE.UU. Edwin Cadena agradece a Carbones del Cerrejón, al Museo de Historia Natural de la Florida, al Servicio Geológico de Colombia (Ingeominas), al Instituto Smithsoniano de Investigaciones Tropicales y a la Universidad Estatal de Carolina del Norte.

Los autores de la ficha de *Podocnemis expansa* agradecen a John Iverson, Ana Lucía Bermudez y Fernando Rojas-Runjaic por compartir su información. Jimena Cortez Duque agradece a Olga Castaño Mora y Olga L. Montenegro por las sugerencias realizadas. Mario Vargas-R. agradece al Dr. Uwe Fritz del Museo de Zoología Senckenberg Dresden, a Marıa Cristina Ardıla-Robayo y Willington Ortiz de la estación de Biología Tropical Roberto Franco (IBTRF), Universidad Nacional de Colombia.

Las autoras de la ficha *Podocnemis unifilis* quisieran reconocer a varias instituciones y personas que aportaron valiosa información al desarrollo de esta ficha, ya sea por medio de artículos, comentarios, informes, reportes, fotos, coordenadas geográficas y datos de campo; estamos muy agradecidos a Fernando Arbeláez (Fundación BioDiversa Colombia) por todo su apoyo. Así mismo, se incluyen a Vivian P. Páez (Universidad de Antioquia, Colombia), Brian C. Bock (Universidad de Antioquia, Colombia), Claudia Ceballos (Universidad de Antioquia, Colombia), Augusto Fachín-Terán (Universidade do Estado do Amazonas, Brasil), Ana Lucía Bermúdez (Estudiante de Maestría de la Universidad Nacional de Colombia), John Iverson (Department of Biology, Earlham College, Richmond, Indiana), Larissa Schnieder (Cordenaçâo de Pesquisas em Biología Aquática, INPA, Brasil), Rafael Bernhard (Associaçâo de Ictiólogos e Herpetólogos da Amazônia, Brasil), Omar Hernández (FUDECI Venezuela) y Nicole Valenzuela (Iowa State University, USA).

Los integrantes del grupo Biodiversidad y Conservación del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional agradecemos a los profesores del Instituto de Ciencias Naturales: Orlando Rangel-Ch., Director del Grupo de investigación Biodiversidad y Conservación, Jaime Aguirre Ceballos y Martha Elena Rocha, por su decidido apoyo. A nuestra Universidad Nacional. A los compañeros del grupo de Biodiversidad y Conservación, Línea Reptiles. A las corporaciones Corpocesar, CVS y CDA, por la financiación y el apoyo logístico a varias de las investigaciones con tortugas, especialmente a Rafael Espinosa y Wilson Pérez. A Richard Suárez. Finalmente un sincero mensaje de gratitud a nuestros guías y auxiliares, a las diferentes personas, colegas y comunidades que compartieron su conocimiento y que colaboraron desinteresadamente y con mucho entusiasmo en nuestros trabajos de investigación.

Tortugas *Podocnemis vogli* en cautiverio. Foto: G. Romero

Tortuga morrocoy (*Chelonoides denticulata*). Foto: F. Trujillo

Foto: M. Garcés

1. INTRODUCCIÓN

Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

En términos biológicos, Colombia es considerada como uno de los países más ricos del planeta. La variedad de ecosistemas en el territorio colombiano incluyen hábitats que van desde páramos y montañas andinas hasta selvas tropicales, ríos, humedales, estuarios, llanuras y desiertos. Esta variedad de ecosistemas determinan en gran medida, la enorme riqueza biológica colombiana, que se calcula en un diez por ciento del total de especies conocidas del planeta.

Un grupo de alta representatividad son los reptiles, donde Colombia ocupa el tercer lugar a nivel mundial. Dentro de estos, se encuentran las tortugas que constituyen un elemento fundamental en los ecosistemas donde habitan. Su importancia radica en su papel dentro de la cadena trófica, ya que son alimento de gran número de vertebrados e invertebrados del medio terrestre y acuático. También al hecho de que como son consumidoras de semillas, ayudan a la dispersión y propagación de especies vegetales de gran interés ecológico. A esto se le suma que este grupo tiene una gran importancia para los seres humanos, ya que proveen sustento a las comunidades, principalmente como fuente proteica y también generan ingresos por su comercialización, que en la mayoría de los casos desafortunadamente, se hace de forma ilegal. Colombia es el séptimo país en el mundo en riqueza de tortugas (especies y subespecies) y el segundo en Suramérica después de Brasil (TTWG 2011).

Las tortugas se ven afectadas por múltiples razones, entre las que se encuentran las asociadas al uso directo del recurso, dado su aporte proteico a las comunidades. Este uso se ha diversificado con el paso del tiempo y hoy en día se utiliza además de como alimento, de forma ornamental, medicinal, tradicional, como mascotas y existe un tráfico ilegal considerable que afecta a las poblaciones naturales. De las 27 especies, 22 tiene algún uso en el país. Por otra parte, también están siendo afectadas por los impactos derivados del deterioro ambiental originado por las actividades productivas que afectan los ecosistemas o los impactos a nivel mundial, como el calentamiento global. De estos, el calentamiento global y las actividades productivas como las hidroeléctricas, tienen un impacto directo.

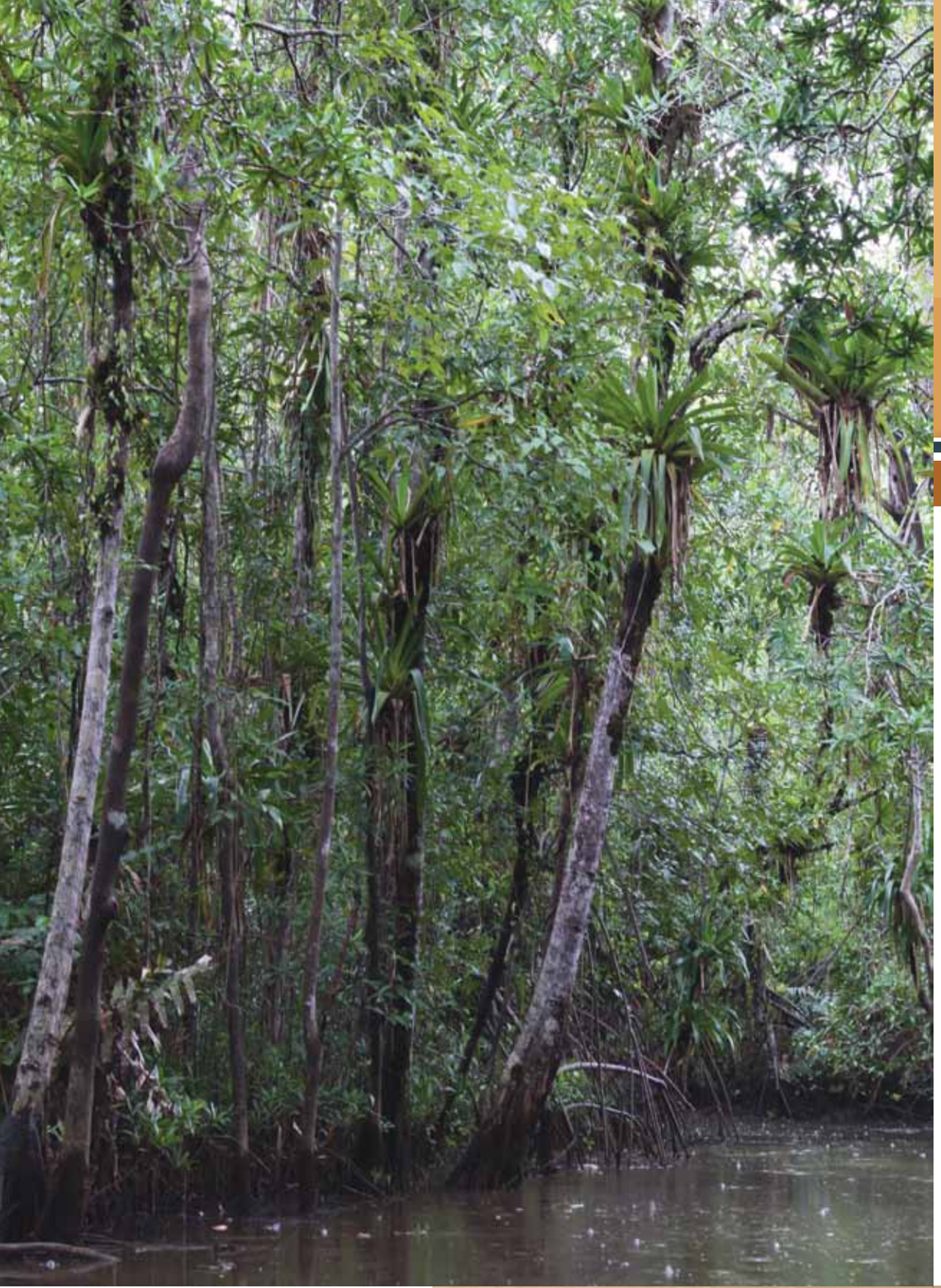
INTRODUCCIÓN

M. Morales-B

Debido a la declinación de las poblaciones de tortugas por la extracción que se ejerce sobre las mismas y a la degradación de sus hábitats en Colombia, se están o se han tomando medidas para proteger este patrimonio natural, como la designación de áreas protegidas, la adopción de normas para prohibir la cosecha de tortugas y la generación de programas o planes de manejo. Éstas iniciativas desafortunadamente aún no son suficientes, lo cual se evidencia en la declinación de los tamaños poblacionales y áreas de distribución y en consecuencia en el número creciente de especies que se listan en alguna de las categorías de amenaza de la UICN.

El país cuenta con 27 especies de tortugas continentales, incluidas en siete familias y 12 géneros. De acuerdo con el Libro rojo de reptiles de Colombia (Castaño-M. 2002), el 40,7% de las especies se enfrentan al peligro de la extinción y dentro de estas, cuatro se encuentran incluidas dentro de las más amenazadas de Suramérica, dos de ellas endémicas (*Podocnemis lewyana* y *Mesoclemmys dahli)*. Debido a este número tan elevado y por la importancia de las tortugas como aporte proteico de las comunidades rurales y su rol a nivel ecosistémico, en el 2002 el Ministerio del Medio Ambiente publicó el Programa Nacional de Conservación de Tortugas Marinas y Continentales en Colombia (MMA 2002), el cual buscaba garantizar la supervivencia de todas las especies de tortugas presentes en nuestro país, implementando estrategias de conservación, investigación, valoración, uso y manejo, a través de un trabajo coordinado interinstitucionalmente y con participación de la comunidad. A pesar de ser un programa que abarca las principales áreas a tener en cuenta (investigación y monitoreo de poblaciones, manejo sostenible, educación ambiental y participación comunitaria, información, divulgación, gestión y fortalecimiento institucional), su implementación ha sido incipiente y ha estado a cargo de iniciativas individuales más que de la coordinación del Estado. Debido a esto, nueve años después de publicado el programa y en vista de no haberse consolidado el grupo de trabajo que impulsaría la implementación de éste, como lo menciona el plan: *Para la implementación del Programa Nacional para la Conservación de las Tortugas en Colombia, se pretende consolidar a nivel nacional el grupo coordinador constituido por el Ministerio del Medio Ambiente, representantes de los institutos de investigación, delegados del Ministerio de Educación y el Ministerio de Agricultura y representantes de las unidades de coordinación regional de las áreas Andina, Caribe insular, Pacífica, Orinoquia y Amazonia*, surgió una iniciativa de la Asociación Colombiana de Herpetología-ACHerpetología, con el apoyo de varias instituciones, que reunió al sector académico y algunas ONG, para estructurar la primera fase del plan estratégico de conservación para las tortugas continentales colombianas, cuyo periodo de ejecución sería de enero 2012 a noviembre 2013. El objetivo de este plan no es garantizar la supervivencia de estas especies en el país, sino obtener información esencial para saber cómo hacerlo en un futuro próximo e iniciar acciones concretas de investigación y educación con miras a la conservación (ACHerpetología 2011). Apoyando esta iniciativa, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, en el marco de su línea de investigación sobre la biodiversidad acuática continental y los recursos hidrobiológicos, se adhiere con el objeto de contribuir al conocimiento básico de este grupo, pero al mismo tiempo tratando aportar recomendaciones para la conservación de las tortugas continentales.

El presente libro, responden a varios de los objetivos del plan, ya que compila y revisa la información publicada y no publicada (tesis, informes internos de ONG y corporaciones), tanto a nivel nacional como internacional. Esto permite tener una línea base, con el fin de dar directrices de trabajo futuras que permitan la conservación de las especies. El documento cuenta con cinco secciones y 20 capítulos donde se tratan temas de macroevolución (historia evolutiva y paleobiogeografía, biogeografía acuática continental, filogenia y sistemática); biología y ecología de los individuos (caracteres morfológicos, evolución y mecanismos de determinación sexual, efectos maternos y plasticidad fenotípica, sistemas reproductivos, ecología de anidación e incubación, desplazamientos y migraciones, métodos de campo para estudios demográficos); así como de las poblaciones y comunidades (historias de vida y demografía, genética de poblaciones, modelación de la distribución geográfica). También cuenta con un catálogo de las 27 especies de tortugas continentales y la información asociada respecto a la historia natural y conservación. Finalmente, la última parte abarca el tema de conservación y manejo donde se identifican las amenazas tanto indirectas (degradación de hábitats) como directas (consumo, tráfico). De la misma forma, se consolidan las estrategias de conservación existentes en el país (planes de manejo, normativa, levantamiento de nidadas y educación ambiental, entre otros). Por último, con todo el análisis de la información consolidada se generan una serie de recomendaciones para la conservación.



Manglar en el Pacífico colombiano. Foto: J. C. Bello

Foto: F. Nieto

2. Colombia: generalidades del medio acuático y terrestre

Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso, Brian C. Bock y Vivian P. Páez

Colombia es considerada como uno de los países más ricos del planeta. La variedad de ecosistemas en el territorio colombiano incluye hábitats que van desde páramos y montañas andinas hasta selvas tropicales, ríos, humedales, estuarios, llanuras y desiertos. Esta variedad de ecosistemas determinan en gran medida, la enorme riqueza biológica colombiana, que se calcula en un diez por ciento del total de especies conocidas del planeta. Es importante señalar que las tierras altas del país (por encima de 2.000 m s.n.m.) carecen de poblaciones de tortugas.

Desde el punto de vista hidrográfico en Colombia se reconocen cinco grandes zonas o cuencas hidrográficas de acuerdo a la zonificación, codificación e inventario realizado por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-Ideam (2004). Estas son: Amazonas, Caribe, Magdalena-Cauca, Orinoco y Pacífico (Figura 1).

A continuación se hace una breve reseña de las principales características del medio terrestre y acuático de acuerdo a estas zonas hidrográficas.

Amazonas

La cuenca hidrográfica del Amazonas tiene un área de 477.274 km^2. El clima varía dependiendo de los desplazamientos de la zona de convergencia de los vientos alisios de ambos hemisferios, generando dos estaciones de lluvias bien definidas. Las formaciones vegetales principales de la zona son bosques húmedos no inundables (hylea) e inundables (varzeas), además de sabanas aisladas en el Chiribiquete, Araracuara y en el alto Cahuinarí y Yarí. Además, hay mesetas que alcanzan 800 m s.n.m. en Chiribiquete, 1.000 m s.n.m. en Naquen y 1.500 m s.n.m. en La Macarena. Se estima que el 9% del hábitat natural original en esta zona (bosques y sabanas perhúmedas), ha sido modificado por actividades antrópicas (Fandiño y van Wyngaarden 2005). Las áreas protegidas en la zona amazónica son los Parques Nacionales Naturales Amacayacú, Cahuinarí, Chiribiquete, La Paya, Tinigua y las Reservas Nacionales Naturales Nukak y Puinawai (Garcés-G. y de la Zerda-L. 1994) (Figura 2).

Está conformada por ocho cuencas y 78 subcuencas: Guainía (9 subcuencas), Vaupés (10), Apaporis (9), Caquetá (20), Yari

L. Echeverri

Figura 1. Zonas ó cuencas hidrográficas de Colombia.

(11), Caguán (7), Putumayo (11) y Amazonas (Ideam 2004), con un rendimiento hídrico promedio estimado en 81 l/s-km^2 y la mayor escorrentía superficial de las cuencas, calculada en 27.830 m^3/s (39% del total del país) (Ideam 2010).

Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por el Caquetá (30%), el Putumayo (18%) y el Apaporis (15%). Son estas zonas las que tienen mayor cobertura de humedales: Caquetá (750.000 ha), Putumayo (580.000 ha) y Apaporis (320.000 ha). La cobertura predominante en el Caquetá y Putumayo es el bosque denso alto inundable (dosel mayor a 15 metros) con una gran proporción de cuerpos lénticos. En el Apaporis predomina el bosque denso inundable (Ideam 2010). Prácticamente toda la región amazónica está surcada por ríos medianos y grandes con sus vegas de inundación, donde la vegetación está presente como gramalotes (flotantes y arraigados), bosque inundable de ríos de aguas blancas (varzea) y bosques inundables de aguas negras (igapo).

Estos sistemas hídricos fluctúan de una manera drástica durante el año en términos de caudal y nivel de sus aguas, asociado a las condiciones pluviométricas de sus cuencas de captación que están influenciadas por el paso de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Esta produce en los ríos del hemisferio norte los valores mínimos de caudal y nivel en los primeros meses del año, mientras que en los ríos del hemisferio sur (en especial el Amazonas), la temporada seca corresponde al segundo semestre del año (Sinchi 2007).

Desde el punto de vista limnológico se diferencian tres tipos de ríos: 1) los ríos de aguas blancas, correspondientes a los drenajes que nacen en los Andes y que por su caudal y alto contenido de nutrientes generan un ambiente propicio para la productividad de la ictiofauna amazónica y la renovación periódica de cultivos de vega (ríos Caquetá, Putumayo, Amazonas, Orteguaza, Caguán y Fragua, entre otros); 2) los ríos de aguas negras, correspondientes a los drenajes que nacen en la gran batea central, son de alta transparencia y baja productividad (ríos Caucayá, Mirití-Paraná, Cara-Paraná e Igara-Paraná), y 3) los ríos de aguas claras, correspondientes a los drenajes que nacen en las cumbres de la Amazonia periférica meridional y septentrional, que se caracterizan por su baja fertilidad (ríos Ajajú, San Jorge, Mesay, Tauraré, entre otros) (Martínez y Sánchez 2007) y cuyas características hidroquímicas son intermedias entre los de aguas blancas y negras.

Los ríos más importantes son los siguientes: 1) Putumayo, con 1.650 km de longitud en la parte colombiana (compartido en su mayor parte con Ecuador y Perú), con un área de drenaje de 57.930 km^2 y caudal medio de 5.075 m^3/s; 2) Caquetá, con 1.200 km de longitud en la parte colombiana, 99.969 km^2 de área de cuenca y un caudal de 9.212 m^3/s; 3) Vaupés, con 1.000 km de longitud, el área de la cuenca es de 37.694 km^2 y un caudal de 2.669 m^3/s y 4) Amazonas, con 116 km de longitud en la parte colombiana, compartido con el Perú, el área de la cuenca es de 3.242 km^2 y caudales entre 12.400 a 60.800 m^3/s (Ideam 2010, Sinchi 2007).

Caribe

La llanura del Caribe recibe la influencia de los vientos alisios del noreste, cargados de humedad, que al chocar con áreas más elevadas (Sierra Nevada de Santa Marta, Ayapel, Perijá y el Darién) ascienden, se enfrían y se precipitan, generando una zona cálida y húmeda en el extremo occidental de la llanura. En la porción oriental, esta llanura es cálida y seca con varias zonas húmedas asociadas con las serranías presentes. La llanura del Caribe está dominada por vegetación xerofítica y por debajo de los 2.000 m s.n.m. se pueden encontrar fragmentos de bosque seco. Según la clasificación de Fandiño y van Wyngaarden (2005), la zona cuenta con los siguientes ecosistemas terrestres: bosques subhúmedos, matorrales secos, sabanas subhúmedas, bosques riparios y bosques inundables en la costa. Se estima que al menos el 72,4% de los ecosistemas originales han sido modificados por actividades antrópicas. Las áreas protegidas con tierras por debajo de los 2.000 m s.n.m. en esta zona son los Parques Nacionales Naturales Los Katios, Corales del Rosario, Isla de Salamanca, la Ciénega Grande de Santa Marta, Macuira, Tayrona y los San-

L. Echeverri

tuarios de Fauna y Flora Los Flamencos y Los Colorados (Garcés-G. y de la Zerda-L. 1994) (Figura 2).

La zona hidrográfica del Caribe está conformada por siete cuencas y 45 subcuencas: Atrato (9), León (4), Sinú (9), directos costa (1), Rioacha (8), Catatumbo (8) y directos islas (Ideam 2004). Esta es la cuenca que posee la menor escorrentía superficial, aportando sólo el 8% (5.611 m^3/s) del total del país; el rendimiento hídrico promedio es de 55 l/s-km^2. Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por la zona Atrato-Darién con el 76% (Ideam 2010).

Según el Ideam (2010) en esta área hidrográfica se encuentra una extensa zona de humedales en el bajo Sinú y Atrato. Igualmente es notoria la presencia de humedales litorales que se extiende desde La Guajira hasta el golfo de Urabá, incluyendo la zona de influencia de la Sierra Nevada de Santa Marta en la cual se hay una gran cantidad de lagunas de montaña. Ahí nacen los ríos Fundación Aracata, Palomino y Cesar; los afluentes de la región noroccidental drenan en la Ciénaga Grande de Santa Marta, que posee un perímetro de 580.000 km^3 y un espejo de agua del orden de las 90.0000 ha. Con relación a estos últimos se evidencia una gran extensión en el área de La Mojana.

Los ríos más importantes son el Sinú y el Atrato. El Sinú tiene una longitud de 438 km, área de 17.000 km^2, siendo navegable en 200 km hasta Montería, su principal puerto (Gutiérrez *et al.* 2011a). El complejo de humedales está formado por un conjunto de ciénagas, bañados y planicies aluviales abiertas al mar a través de la desembocadura del río Sinú en el delta de Tinajones (Naranjo 1999). Según el Ideam (2010), el río cuenta con un área aproximada de 30.000 ha de bosque de galería, con 10.000 ha de bosques de mangle, zonas pantanosas que cubren cerca de 20.000 ha y la vegetación acuática tiene presencia en casi 14.000 ha. Todos estos sistemas están influenciados por el sistema artificial de la represa de Urra.

El río Atrato posee una superficie de 38.000 km^2 y una longitud de 750 km, de los cuales 508 son navegables (Gutiérrez *et al.* 2011b). Según Naranjo *et al.* (1999) el complejo de humedales está formado por las ciénagas y bañados a lo largo de la depresión entre las serranías del Darién y de Los Saltos (oeste) y la de Abibe (este); incluye el delta del Atrato, sus planicies inundables y las del río León, con humedales forestales (cativales principalmente). En esta cuenca predominan las zonas pantanosas que cubren una extensión de casi 250.000 ha, que representan más del 60% del área de la red de drenaje considerada como humedal; las ciénagas cubren aproximadamente el 10% y la vegetación acuática el 6% (Ideam 2010). El Atrato aumenta su caudal desde abril hasta octubre. Un 15% del valle permanece inundado durante todo el año y con caudales máximos se inunda un 55%, afectando los diques naturales y las terrazas bajas. Solo el 20% del área que corresponde a las partes altas, no se inunda (Gutiérrez *et al.* 2011b).

Magdalena-Cauca

La zona hidrográfica del Magdalena-Cauca tiene una superficie de 273.459 km^2, equivalente al 24% del territorio colombiano, sobre la cual se establece el 77% de la población colombiana. Las tres cordilleras del norte de los Andes definen los valles interandinos de los ríos Magdalena y Cauca en Colombia. Esta complejidad geográfica genera una diversidad de ecosistemas terrestres en las tierras bajas de

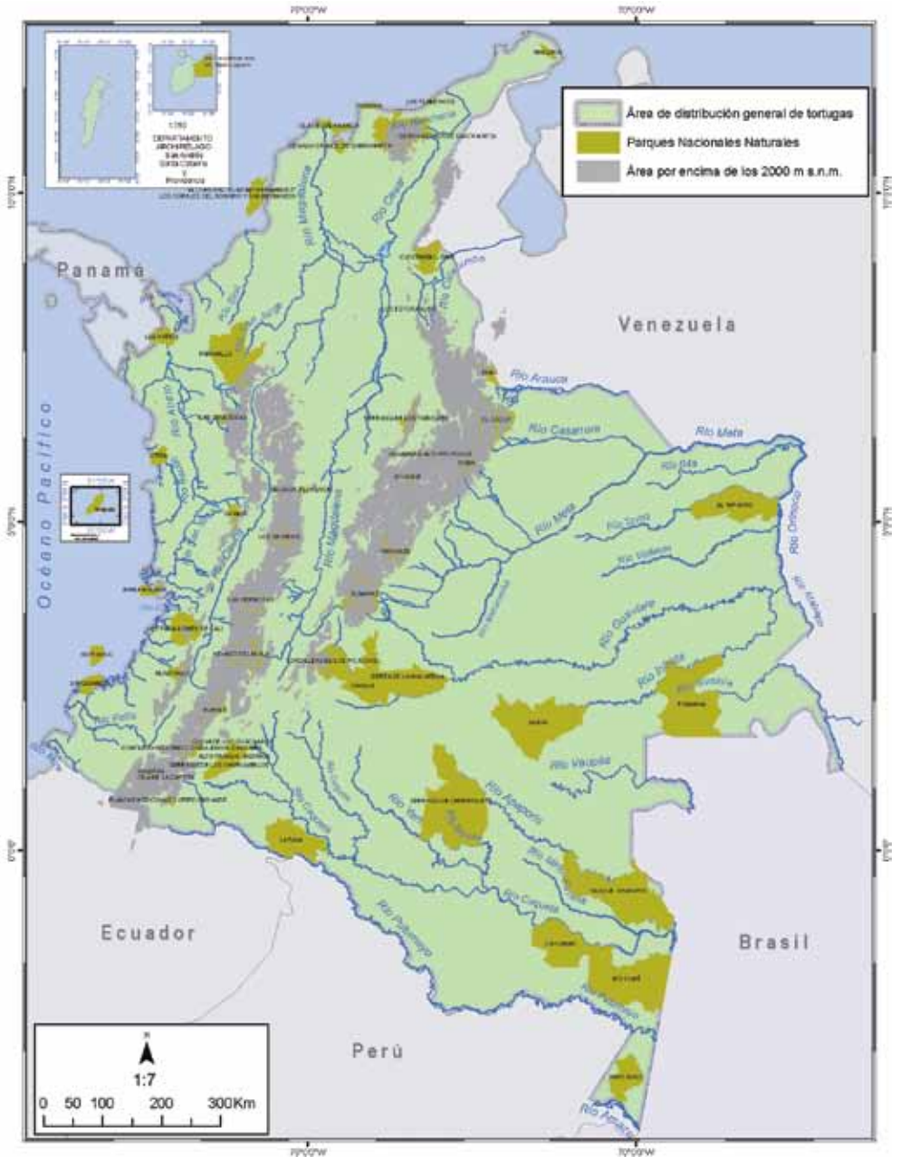


Figura 2. Ubicación de los Parques Nacionales de Colombia por debajo de los 2.000 m s.n.m.

L. Echeverri

esta zona, incluyendo bosques húmedos, subhúmedos y secos de tipo premontano y matorrales (Fandiño y van Wyngaarden 2005). Las tres cordilleras y los valles interandinos mantienen las densidades humanas más altas del país y se estima que al menos el 59,2% de la cobertura vegetal original ha sido modificada en los Andes por actividades antrópicas y el 78,9% en los valles interandinos. Las áreas protegidas en las tierras bajas de esta zona incluyen los Parques Nacionales Naturales Catatumbo-Barí, Cocuy, Cueva de los Guacharos, Las Orquídeas, Paramillo, Cordillera de los Picachos, Sumapaz, Tamá y el Área Natural Única Los Estoraques (Garcés-G. y de la Zerda-L. 1994) (Figura 2).

Está conformada por nueve cuencas y 101 subcuencas: bajo Magdalena (25), Saldaña (8), medio Magdalena (21), Sogamoso (6), alto Magdalena (2), Cauca (25), Nechí (4), Cesar (4) y directos costas (6) (Ideam 2004). Según Ideam (2010) la escorrentía superficial de la cuenca es de 9.500 m^3/s (13% del total del país) con un rendimiento hídrico promedio de 35 l/s-km. Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por la cuenca media del Magdalena (35%), el Cauca, el bajo Magdalena y el San Jorge (15% cada uno). Se configura a partir del agregado de valles del río Magdalena como eje principal, del río Cauca (1.350 km) y del río San Jorge (368 km), como sus principales tributarios, además de otros sistemas importantes como son el valle del río Cesar (29.220 km^2) y el sistema del río Sogamoso (24.165 km^2) (Gutiérrez *et al.* 2011c).

Los diferentes cuerpos de agua de origen continental y marino identificados en la cuenca cubren el 2,6% del total de la cuenca. De esta área, el 98,7% está representado por la cobertura de aguas continentales, principalmente representada por terrenos cubiertos por ciénagas, lagos y lagunas, y en menor proporción por los cauces de los ríos, embalses, cuerpos de agua artificiales y canales (Cormagdalena 2008).

La cuenca de acuerdo a sus características fisiográficas ha sido dividida en tres partes: alta, media y baja (Cormagdalena 2000). El recorrido de la parte alta se considera desde el nacimiento del río, en la laguna o estrecho de su mismo nombre (Magdalena) en el Huila, hasta el Salto de Honda (Tolima). Presenta pendientes pronunciadas, con un recorrido rápido debido a la presencia de raudales y pocas ciénagas (aproximadamente 2.000 ha); los tributarios más importantes de la vertiente occidental (cordillera Central) provienen del sistema montañoso de los nevados del Huila, Tolima, Santa Isabel y Ruiz e integran a la cuenca los valles del Tolima, pertenecientes al plano inundable del río Saldaña. En el sistema de humedales en el alto valle del Magdalena se destacan los arrozales inundados de los departamentos de Tolima y Huila, la Represa de Prado, la Central Hidroeléctrica de Betania y la Laguna El Juncal cerca de Neiva (Naranjo *et al.* 1999).

El recorrido en la parte media, está comprendido entre La Dorada (Caldas), hasta Arenal (río Viejo y Regidor, Bolívar). En esta zona el río alcanza territorios de pendientes menos pronunciadas y comienza a presentar ensanchamientos y estrangulamientos. Se caracteriza por un cauce definido, profundidad media de ocho metros y cadenas irregulares de ciénagas de poca profundidad que se disponen transversalmente al curso que se conectan por pequeños caños. Esta configuración aparece a partir de los valles de los ríos La Miel (Caldas) y Cocorná (Antioquia), que son los tributarios más importantes de la vertiente oriental (cordillera Oriental) y el río Bogotá, en la cuenca del río Sumapaz. El río Sogamoso, recoge las cuencas santandereanas del Chicamocha, Fonce y Suárez (Cormagdalena 2000). Según Naranjo *et al.* (1999) en la llanura aluvial comprendida desde la depresión Momposina hasta los alrededores de La Dorada (Caldas), se encuentran humedales estacionales y ciénagas permanentes de tamaño variable.

La parte baja del río se inicia en Tamalameque, a la altura de la ciénaga de Zapatosa y la bifurcación de los brazos de Loba y de Mompóx, hasta la desembocadura y el Canal del Dique. Tiene un área de 257.440 km^2 e incluye a 728 municipios. Entre los principales tributarios se encuentran el río Cesar, que aporta aguas provenientes de la Sierra Nevada de Santa Marta y de la serranía de Perijá, igual que la escorrentía pluviométrica de las sabanas de los departamentos del Magdalena y Cesar. El río Cauca, que transporta los caudales de la vertiente interandina de las cordilleras Central y Occidental, recoge en su parte baja, entre otros, al río Nechí (originado en la Serranía de San Lucas) y las aguas de la zona de La Mojana (500.000 ha en el sur del departamento de Sucre) y por último, el río San Jorge, que transporta aguas originadas en la parte septentrional de la cordillera Occidental, serranías de San Jerónimo y Ayapel, lo mismo que la descarga pluvial de los valles lluviosos del sur del departamento de Córdoba y Sucre (Cormagdalena 2000).

En el bajo Magdalena las zonas pantanosas cubren casi 500.000 ha. Para este complejo sobresalen la ciénaga de Zapatosa con un espejo de agua que sobrepasa los 300 km^2 y la ciénaga de Zapayán con 40 km^2. En la depresión Momposina la ciénaga de mayor área es Ayapel con varios espejos de agua que abarcan una superficie cercana a los 80 km^2. La ciénaga de Zapatosa es el cuerpo de agua más grande del país, formado por las aguas del río Cesar, Magdalena, La Mula, Anime Grande, Animito y Rodeo Hondo, esta ciénaga actúa como reguladora amortiguando las crecientes de los ríos Magdalena y Cesar (Ideam 2010). Entre los ríos más importantes se destacan el Magdalena, Cauca y San Jorge.

El río Magdalena tiene una longitud de 1.528 km y un área de 194.695 km^2. En el alto Magdalena el caudal medio es 860 m^3/s, en el medio Magdalena aumenta a 3.199 y en el bajo disminuye a 396 m^3/s. El río comienza a incrementar su caudal a finales de marzo y en mayo alcanza el nivel más alto, luego en la segunda mitad del año (octubre), comienza a subir nuevamente. La cuenca del río Cauca tiene un área 40.986 km^2, 1.350 km de longitud y un caudal año medio de 1.581 m^3/s. El río San Jorge tiene una longitud de 368 km y un área de 9.225 km^2 (Gutiérrez *et al.* 2011c, Ideam 2010).

Orinoco

La cuenca del río Orinoco tiene una superficie de 991.587 km^2, de los cuales 347.165 km^2 están en territorio colombiano (Domínguez 1998, IAvH 1997). La zona del Orinoquia es una llanura sobre una superficie de tierras arenosas, con moles de rocas oscuras casi desnudas de vegetación en la región más oriental. Hay bosques de galería asociados a los cursos de los ríos, y la alta estacionalidad de precipitación genera un ciclo anual de sequia turnado con inundaciones. En el piedemonte de la cordillera Oriental hay selva húmeda. Se estima que el 16,1% del área total (bosques y sabanas subhúmedas), ha sido modificado por las actividades antrópicas (Fandiño y van Hyngaarden 2005). Las áreas protegidas de la zona compatibles con la zona

L. Echeverri

transicional Orinoco-Amazonas son la Sierra de La Macarena, Tinigua, Nukak, Puinawai y el Parque Nacional Natural El Tuparro (Figura 2).

Ésta zona hidrográfica está conformada por ocho cuencas y 81 subcuencas; Orinoco (10), Inírida (20), Guaviare (21), Vichada (6), Tomo (26), Meta (3), Casanare (5) y Arauca (4) (Ideam 2004).

La escorrentía superficial de la cuenca es de 19.230 m^3/s, que representa el 27% del total del país; el rendimiento hídrico promedio es de 55 l/s-km. Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por el Guaviare (26%) y el Meta (20%) (Ideam op. cit).

Al igual que en la región Amazónica, en la Orinoquia colombiana el principal tipo de humedal es el ribereño, con sus vegas de inundación. En ellos se aprecia una compleja trama boscosa de galería y morichal, en la cual en el sector norte da paso a las selvas y sabanas inundables delimitadas por los ríos Arauca y Casanare (Castellanos 2006). Las zonas de humedales más extensas se encuentran en las cuencas de los ríos Meta, Casanare y Guaviare. El río Meta presenta la mayor extensión de herbazales, con más de 2 millones de hectáreas y una gran extensión de bosques inundables (Ideam 2010).

Tiene un régimen de precipitación monomodal, con lluvias que van de abril a diciembre y un periodo seco de enero a marzo, que inciden directamente en el volumen de agua de los ríos, caños, lagunas y rebalses. En especial, los ríos Orinoco y Guaviare pueden variar de nivel entre nueve y doce metros de verano a invierno (lluvias-sequía), mientras que la variación de los ríos Arauca y Meta, alcanza entre tres y seis metros, debido a la pérdida de cauce, por efecto de las actividades antrópicas (Ramírez-G. y Ajiaco-M. 2011).

Al igual que en la cuenca del Amazonas, en el Orinoco existen básicamente tres tipos de aguas, diferenciadas básicamente en una primera aproximación por su color: blancas (turbias), claras más o menos transparentes y negras (color te) (Rosales *et al.* 2009).

Entre los ríos más importantes están el Guaviare, Arauca, Meta, Vichada e Inírida.

El río Guaviare, tiene una longitud de 947 km, con un área de 84.570 km^2 y rendimiento hídrico de 46 l/s-km^2. Tiene un caudal medio de 5.031 m^3/s, en su parte alta es mucho menor (1.908 m^3/s) y en su parte más baja aumenta a 8.200 m^3/s (Marín 1992, Ideam 2010).

El río Arauca tiene 1.250 km, de los cuales 278 km recorren territorio colombiano. El área de drenaje es 11.619 km^2; alcanza un caudal promedio anual de 740 m^3/s (Ideam 2010), con rendimiento hídrico en Colombia de 45,5 l/s-km^2 (Marín 1992).

El río Meta tiene una longitud de 1.110 km desde su nacimiento hasta su desembocadura en el Orinoco, con un área de cuenca de 82.720 km^2 y rendimiento de 63 l/s-km^2; el caudal promedio es de 4.700 m^3/s (Marín 1992, Ideam 2010).

El río Vichada tiene una longitud de 700 km y un área de drenaje de 26.212 km^2, rendimiento de 79 l/s-km^2 y caudal de 1.290 m^3/s (Marín 1992, Ideam 2010).

El río Inírida tiene un área de 53.795 km^2 y un caudal medio de 3.385 m^3/s (Ideam 2010).

Pacífico

La región del Pacífico está compuesta de dos zonas distintas. Al norte, la serranía del Baudó genera un paisaje de acantilados y ensenadas, mientras que en el sur, hay una amplia planicie costera, con la cordillera Occidental limitando ambas regiones al Oriente. El bosque perhúmedo domina esta zona en las elevaciones bajas, con promedios anuales de precipitación que varían entre los 5 a 11 m. Se estima que el 21% del área total ha sido modificada por las actividades antrópicas (Fandiño y van Hyngaarden 2005). Las áreas protegidas de tierras bajas en esta zona son los Parques Nacionales Naturales Farallones de Cali, Isla Gorgona, Munchique, Sanquianga, y ensenada de Utría (Garcés-G. y de la Zerda-L. 1994) (Figura 2).

La vertiente del Pacífico está formada por más de 200 ríos, los cuales se caracterizan por ser de corta longitud y bastante caudalosos por las altas precipitaciones presentes en la zona. Esta zona hidrográfica tiene un área de 76.365 km^2 y está conformada por siete cuencas y 35 subcuencas: Mira (4), Patia (9), San Juan de Micay (11), San Juan de Atrato (9), Baudó (2), directos Pacífico e islas Pacífico (Ideam 2004, Restrepo 2006).

Esta cuenca posee el mayor rendimiento hídrico del país, estimado en 124 l/s-km^2. La escorrentía superficial de la cuenca es de 9.629 m^3/s (13% del total de Colombia). Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por la zona Amarales-Dagua (36%) y San Juan (28%) (Ideam 2010).

Entre los humedales de esta zona hidrográfica destacan las llanuras de inundación, especialmente las formadas por los ríos Baudó, San Juan y Patía, los humedales palustres (emergentes y boscosos) y los guandales y cuangariales, que son formas transicionales entre manglar y selvas basales, distribuidos principalmente en las cuencas del río San Juan y entre los ríos Guapí y Patía (Ideam op. cit.).

Los principales ríos son el Patía, Baudó, Dagua, San Juan y Mira.

El río Patía tiene una cuenca de 23.700 km^2 y un caudal medio anual de 305,3 ± 244 m^3/s. En la cuenca alta el río es trenzado, transporta mucho material grueso y los humedales son escasos. En la parte baja el río es meándrico y deltaico con numerosos humedales con características de ciénagas y zonas pantanosas (Restrepo 2006).

La cuenca del río Baudó tiene un área de 5.400 km^2 y un caudal medio anual de 788,5 ± 119 m^3/s, la escorrentía calculada es de 706 m^3/s (Restrepo 2006). Se encuentra en un proceso dinámico de socavamiento en la parte alta y media, mientras que en la parte baja los humedales están definidos por la formación de zonas de depresión en la expansión lateral del río y en la conformación de un valle aluvial (Ideam 2010). En el 2003 el delta del río Baudó fue designado como sitio Ramsar (Posada *et al.* 2009).

El río Dagua tiene un cauce principal de 101 km de longitud y un área de 1.639 km^2; el San Juan cubre 16.465 km^2, con un canal de 352 km y caudal medio anual de 2.593,7 ± 470 m^3/s, para formar un delta de aproximadamente 800 km^2 (Restrepo 2006). Por último, se encuentra el río Mira con una cuenca de 4.800 km^2, caudal medio anual de 871 ± 136 m^3/s (Restrepo 2006) y con dominancia de zonas pantanosas cercanas a las 20.000 ha (Ideam 2010).

L. Echeverri

Ecosistemas acuáticos

a. Bajo río Guaviare. Foto: C. Lasso.
b. Bocana del río Sinú. Foto: C. Escallón.
c. Medio río Magdalena. Foto: F. Nieto.
d. Río Orteguaza, afluente del río Putumayo. Foto: M. Morales-B.
e. Río Patía, cuenca del Pacífico. Foto: M. Longo.
f. Río Valle - Chocó. Foto: G. Sánchez-Garcés.

Ecosistemas terrestres

g. Bosque en el Amazonas. Foto: J. Machicado.
h. Bosque secundario en el Magdalena medio. Foto: F. Nieto.
i. Llanos Orientales. Foto: F. Nieto.
j. Manglares en la cuenca del Pacífico. Foto: J. C. Bello.
k. Sabanas inundadas y morichales en los Llanos Orientales. Foto: F. Nieto.
l. Vegetación riparia en el medio Atrato. Foto: M. Morales-B.

L. Echeverri

Bibliografía

- Castellanos, C. 2006. Los humedales de Colombia. Universidad de Caldas. Revista electrónica Luna Azul. Disponible en: http://lunazul.ucaldas.edu.co/downloads/8e3fad50Revista13_4.pdf.
- Cormagdalena. 2000. Plan de manejo de los recursos ictiológicos y pesqueros en el río Magdalena y sus zonas de amortiguación. Ajuste del Documento "Recursos hidrológicos, ictiológicos y pesqueros en la cuenca Magdalena-Cauca. Diagnóstico (caracterización) y estrategias de política para la formulación del POMIM. Corporación Autónoma Regional del río Grande de la Magdalena. Bogotá, D. C. 49 pp.
- Cormagdalena. 2008. Mapa de cobertura de la tierra cuenca Magdalena-Cauca. Plan de manejo de la cuenca del río Magdalena-Cauca. Corporación Autónoma Regional del Magdalena. Ideam, Igac, Cormagdalena. Bogotá, D. C. 297 pp.
- Domínguez, C. 1998. La gran cuenca del río Orinoco. Pp. 39-67. *En:* Domínguez, C. Colombia Orinoco. Fondo FEN, Instituto de Estudios Orinoquenses, Bogotá, Colombia.
- Fandiño, M. y W. van Wyngaarden. 2005. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29: 432-439.
- Garcés-G., D. M. y S. de la Zerda-L. 1994. Gran libro de los Parques Nacionales de Colombia. Intermedio Editores, Bogotá, Colombia. 230 pp.
- Gutiérrez, F. de Paula. 2011a. Diagnóstico de la pesquería en las cuencas del Sinú y Canalete. Capítulo 2. *En*: Lasso, C. A., F. de Paula Gutiérrez, M. A. Morales-B., E. Agudelo, H. Ramírez-G. y R. E. Ajiaco-M. (Eds.). 2011. II. Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y vertiente del Pacífico. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia
- Gutiérrez, F. de Paula, T. S. Rivas-L. y C. E. Rincón. 2011b. Diagnóstico de la pesquería en la cuenca del Atrato. Capítulo 3. *En*: Lasso, C. A., F. de Paula Gutiérrez, M. A. Morales-B., E. Agudelo, H. Ramírez-G. y R. E. Ajiaco-M. (Eds.). 2011. II. Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y vertiente del Pacífico. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia
- Gutiérrez, F. de Paula, C. Barreto y B. Mancilla. 2011c. Diagnóstico de la pesquería en la cuenca del Magdalena-Cauca. Capítulo 1. *En*: Lasso, C. A., F. de Paula Gutiérrez, M. A. Morales-B., E. Agudelo, H. Ramírez-G. y R. E. Ajiaco-M. (Eds.). 2011. II. Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y vertiente del Pacífico. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia.
- IAvH. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. 1997. Informe Nacional Sobre el Estado de la Biodiversidad en Colombia; Causas de pérdida de Biodiversidad. Tomo II. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Santa fé de Bogotá. Ideam. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-Ideam. 2004. Guía técnico científica para la ordenación y manejo de cuencas hidrográficas en Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial-MAVDT. Bogotá.
- Ideam 2010. Estudio Nacional del Agua 2010. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá. 421 pp.
- Marín, R. 1992. Estadísticas sobre el recurso agua en Colombia. Ministerio de Agricultura, Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras. Bogotá. D. C. 412 pp.
- Martínez, G. y E. Sánchez. 2007. Contexto físico natural del sur de la Amazonia colombiana. Pp. 35-72. *En:* Ruiz, S. L., E. Sánchez, E. Tabares, A. Prieto, J. C. Arias, R. Gómez, D. Castellanos, P. García y L. Rodríguez (Eds.). Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana - Diagnóstico. Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN, Bogotá D. C. – Colombia.
- Naranjo, L. G., G. Andrade y E. Ponce de León. 1999. Humedales interiores de Colombia: bases técnicas para su conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Medio Ambiente. 80 pp.
- Ojeda, O. y R. Arias. 2000. Informe nacional sobre la gestión del agua en Colombia. Disponible en: http://www.cepis.org.pe/bvsarg/e/fulltext/infcol/infcol.pdf.
- Posada, B., W. Henao y G. Guzmán. 2009. Diagnóstico de la erosión y sedimentación en la zona costera del Pacífico colombiano. Invemar. Serie de publicaciones especiales N° 17. Santa Marta. 148 pp.
- Ramírez-G., H. y R. E. Ajiaco-M. 2001. La Orinoquia colombiana y su área de frontera. Pp. 9-22. *En:* Ramírez-G., H. y R. E. Ajiaco-M. (Eds.). La pesca en la baja Orinoquia: una visión integral. Inpa, Bogotá, D. C. Colombia.
- Ramírez-G., H. y R. E. Ajiaco-M. 2011. Diagnóstico de la pesquería en la cuenca del Orinoco. Capítulo 6. *En*: Lasso, C. A., F. de Paula Gutiérrez, M. A. Morales-B., E. Agudelo, H. Ramírez-G. y R. E. Ajiaco-M. (Eds.). 2011. II. Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y vertiente del Pacífico. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia
- Restrepo, J. C. 2006. Aporte de los caudales de los ríos Baudó, San Juan, Patía y Mira en la cuenca Pacífica colombiana. *Boletín Científico CCCP* 13: 17-32.
- Rosales, J., C. F. Suárez y C. A. Lasso. 2009. Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. Capítulo 3. Pp. 51-73. En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogota, D. C., Colombia.
- Sinchi. 2007. Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la amazonia colombiana 2006. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas –Sinchi. Bogotá. 249 pp.

Vista aérea de los Llanos, cerca a Puerto López (Meta). Foto: M. Merchán

Foto: J. Bock

3. Generalidades y estado de conservación del orden Testudines

Vivian P. Páez

Las tortugas (orden Testudines) es un taxón antiguo de reptiles, cuyo origen data de al menos 220 millones de años, a finales del periodo Triásico en la Era Mesozoica (Wyneken *et al.* 2008), aunque Shen *et al.* (2011) proponen un origen mucho más antiguo. Si bien existen al menos cuatro hipótesis sobre la posición filogenética de las tortugas en el árbol de los tetrápodos, una de las propuestas que cuenta con mayor aceptación y respaldo propone que las tortugas son el grupo hermano de los archosaurios (hoy en día representados por las aves y los cocodrilianos) y no están ubicadas en la base del árbol de los reptiles o como el grupo hermano de los lagartos, serpientes y tuataras (lepidosaurios), (Shen *et al.* 2011, Crawford *et al.* 2012). Esto quiere decir que su cráneo anápsido (sin orificios temporales o fenestras) no es homólogo al de otros reptiles anápsidos ancestrales. En otras palabras, el cráneo anápsido de las tortugas es una modificación secundaria de un cráneo diápsido (con dos orificios temporales o fenestras a cada lado). Lo que sí parece cierto es que contrario a lo que se enseña en los textos viejos de biología, éstas no son un linaje primitivo (por ejemplo el clado de los mamífero vivientes se originó antes que el clado de las tortugas vivientes, Shen *et al.* 2011), y se sabe que muchas de sus características morfológicas son derivadas. Aunque aparentemente este taxón ha sufrido relativamente pocas modificaciones morfológicas en cuanto a su plan corporal, el hábitat (mar, tierra o agua dulce) donde vivan los individuos (a excepción de la anidación que siempre es en tierra), ha sido un moldeador determinante en la forma, tamaño y fisiología de las especies.

En general, las tortugas se caracterizan por su concha de placas óseas dermales con las que las vértebras del tronco y costillas se han fusionado. La musculatura del tronco ha desaparecido y es innecesaria por la protección y rigidez que implica la concha (Romer 1956). Las tortugas han perdido también sus dientes, aunque la mayoría son omnívoras o carnívoras y algunas otras son principalmente herbívoras (Pritchard 1979). Las tortugas también se caracterizan por presentar una historia de vida "lenta" (Capítulo 14), presentando una larga expectativa de vida acompañada con múltiples eventos de reproducción, tasas de crecimiento bajas, madurez sexual tardía, tasas de mortalidad naturalmente altas y estocásticas para las categorías hue-

F. Nieto

vos, neonatos y juveniles, y relativamente bajas y constantes para los subadultos y adultos (Congdon y Gibbons 1990). Otra característica importante de los quelonios es que poseen dos sistemas de determinación sexual (Capítulo 8), en uno de ellos el sexo está bajo el control del genotipo del individuo (DSG) y en el segundo sistema éste depende de la temperatura ambiental (DST). Este segundo mecanismo es más frecuente en general para todas las tortugas y también es el más frecuente en las especies que habitan en Colombia.

De acuerdo con el Turtle Taxonomy Working Group TTWG (2011) y Turtle Conservation Coalition (2011), se reconocen actualmente 330 especies de tortugas vivientes, 57 de las cuales son politípicas, incluyendo 125 subespecies reconocidas, para un total de 455 taxones (incluyendo especies y subespecies). Ocho especies y dos subespecies ya se consideran extintas y de las 322 especies vivientes, siete son tortugas marinas y las otras 315 son continentales (terrestres o de agua dulce). Desafortunadamente, este linaje antiguo y carismático de reptiles está en serio peligro de desaparecer. Las tortugas son uno de los grupos de vertebrados más amenazados del mundo, con más de la mitad de las especies en vía de extinción. Aunque en la conciencia ciudadana mundial se ha extendido la noción de que algunos grupos de vertebrados están muy amenazados, como es el caso de los anfibios y grandes mamíferos, el último análisis realizado por el TTWG (2011) utilizando la metodología desarrollada por Hoffmann *et al.* (2010) para calcular el porcentaje de especies amenazadas dentro de un taxón (una especie amenazada está listada como En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN) o Vulnerable (V)), muestra que el porcentaje de amenaza del orden Testudines es de 58,8%, excediendo los porcentajes de amenaza de aves (13%), mamíferos (25%) y aún anfibios (41%), siendo solo superado por el grupo de las cícadas (Cicadácea) (62%) (www. uicnredlist.org).

Las tortugas modernas se encuentran clasificadas en la subclase Anápsida (cráneo sin fenestras temporales), la cual a su vez está subdividida en dos subórdenes (Pleurodira y Cryptodira) y 14 familias. Los dos subórdenes se reconocen principalmente por el plano en que cada uno retrae la cabeza: las Cryptodira, o tortugas de cuello retráctil, retraen la cabeza dentro del caparazón doblando el cuello en una "S" vertical (Figura 1a); las Pleurodira, o tortugas de cuello escondido o de serpiente, retraen la cabeza bajo el margen del caparazón doblando el cuello hacia un lado (Figura 1b). Las Pleurodira incluyen tres familias de tortugas dulceacuícolas: Chelidae, Pelomedusidae y Podocnemididae, las cuales ocupan actualmente, sólo el hemisferio sur. Muchas de las especies de la familia Chelidae poseen cuellos extremadamente largos, por lo que se les conoce como "cuello de serpiente" (snake-neck). Los quélidos y los podocnemídidos son las principales tortugas acuáticas de Suramérica. Las Cryptodira tienen once familias: Cheloniidae, Dermochelyidae, Trionychidae, Carettochelyidae, Kinosternidae, Dermatemydidae, Chelydridae, Platysternidae, Emydidae, Testudinidae, y Geoemydidae (TTWG 2011).

Características anatómicas de las tortugas

(Basado en Porter 1972, Zug *et al.* 2001, Pough *et al.* 2004, Vitt y Caldwell 2009)

La concha

La concha de las tortugas, la cual es su característica anatómica más evidente, encierra tanto la cintura pélvica como la escapular. Esta estructura está constituida por 59-61 huesos originados en la capa dérmica, los cuales están a su vez cubiertos por escamas corneas. El registro fósil indica que la concha ha sido una característica de las tortugas desde el origen del linaje en el periodo Triásico, la cual, entre otras funciones, reduce la vulnerabilidad ante muchos depredadores, al menos desde que el animal alcanza cierto umbral de tamaño, previene heridas incidentales y protege contra condiciones ambientales adversas. A pesar de los costos en tiempo y energía que pueda implicar la elaboración de la concha, es un mecanismo altamente efectivo para reducir la mortalidad y una de las razones por las que las tortugas son organismos altamente longevos. La concha también concede mayor capacidad para almacenar alimentos y agua, y permite almacenar un gran volumen de huevos. A su vez, esta estructura implica una mayor masa corporal en comparación a otros vertebrados de tamaño similar. La concha está compuesta de dos grandes elementos, el caparazón (cárapax o carapacho) en la parte dorsal y el plastrón (peto o pecho) en la región abdominal. La forma y extensión de estos elementos está asociada a los hábitos de la especie en particular. Frecuentemente en especies terrestres el caparazón es alto y curvo y el plastrón es extenso o amplio, mientras que en aquellas que habitan principalmente en agua dulce o marina, el caparazón es plano e hidrodinámico y el plastrón puede estar reducido.

Figura 1. a) Vista general de una Cryptodira y b) una Pleurodira al retraer la cabeza y cuello. Fotos: A. Echeverry y A. Cadavid, respectivamente.

El caparazón está compuesto de placas óseas de origen dermal llamados osteodermos y de los elementos endocondrales de las vértebras y costillas. Este plan ha sido modificado en las especies de las familias Dermochelyidae, Carettochelyidae y Trionychidae, en donde el caparazón no posee escudos córneos y está cubierto por piel o cuero. En el plastrón, por otra parte, se fusionan los osteodermos con las clavículas e ínterclavículas anteriormente y con las costillas posteriormente. Los elementos óseos del plastrón pueden articularse por medio de bisagras, las cuales al "cerrarse" permiten confinar en su interior los elementos óseos del esqueleto apendicular, la cabeza y la cola, lo cual brida aún más protección. El caparazón y plastrón están unidos por un "puente" óseo formado por extensiones laterales del último. Las placas óseas del caparazón son: un hueso nucal o proneural (el elemento medio anterior, el cual es largo y

poligonal), los huesos neurales que se ubican por encima de la columna vertebral, los huesos pleurales sostenidos por las costillas a ambos lados, once huesos marginales o periferales a cada lado y el hueso pigal (Figura 2a). El esqueleto dérmico del plastrón consiste en cuatro pares de placas y un elemento medio, estos elementos son: epiplastrón, entoplastrón, hioplastrón, hipoplastrón, y xifiplatrón (Figura 2b). Algunos pleurodiros poseen un par extra de huesos dérmicos adicionales llamados mesoplastrales.

Las escamas

Las escamas de los reptiles son epidermales (emergen de la dermis de la piel), formando una barrera continua contra la evaporación, y están compuestas de queratina α (elástica y plegable) y queratina ß (dura y quebradiza). El número y forma de los escudos del plastrón y caparazón también es característico del suborden, la familia y la especie, siendo un carácter taxonómico importante para animales vivos. En términos generales los elementos córneos del caparazón son: cinco escudos vertebrales (centrales), cuatro escudos laterales (costales), 12 o más escudos marginales y un escudo precentral o nucal (Figura 3a). Los elementos córneos de cada lado del plastrón son: un escudo gular (dividido por un intergular en algunos pleurodiros), un escudo humeral, un escudo pectoral, un escudo abdominal, un escudos femoral y un escudo anal (Figura 3b). El puente que conecta estos dos elementos está compuesto por un escudo axilar y otro inguinal.

Todas las tortugas son ovíparas. Se ha demostrado que las hembras son capaces de producir huevos fértiles por varios años, sin la necesidad de una copula reciente. Esto puede deberse a la capacidad de almacenar semen, o de retener el desarrollo

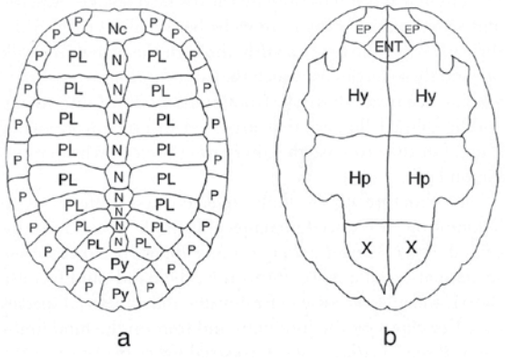


Figura 2. Terminología de los huesos dermales del caparazón y el plastrón en tortugas. (a) Huesos del caparazón: N: neural, Nc: nucal, P: periferal, PL: pleural, Py: pigal. (b) Huesos del plastrón: EP: epiplastrón, ENT: entoplastrón, Hy: hioplastrón, Hp: hipoplastrón, X: xifiplastrón. Algunos pleurodiros tienen mesoplastra entre el hioplastrón y el hipopltastrón. Tomado de Savage (2002).

F. Nieto

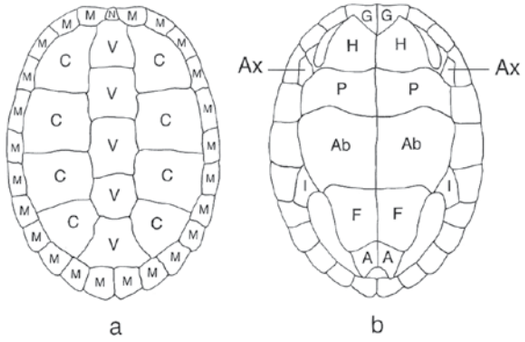


Figura 3. Terminología de los escudos córneos del caparazón y el plastrón en tortugas. (a) Escudos del caparazón: N: nucal, M: marginal, V: vertebral, C: costal. (b) Escudos del plastrón: G: gular, H: humeral, P: pectoral, AB: abdominal, F: femoral, A: anal, Ax: axilar, I: inguinal. Algunos pleurodiros tienen una escama intergular entre las escamas gulares. Tomado de Savage (2002).

embrionario de zigotos por un periodo definido de tiempo.

Riqueza de tortugas continentales en Colombia y su estado de conservación

En conjunto con Myanmar (antes Birmania), Colombia es el séptimo país en el mundo en riqueza de taxones de tortugas (especies y subespecies) y el segundo en Suramérica después de Brasil (TTWG 2011). El país cuenta con 32 especies y una subespecie (*Kinosternon scorpioides albogulare*), de las cuales cinco especies son marinas y 27 continentales (Tabla 1). Excluyendo las subespecies, Colombia ocupa el séptimo lugar en riqueza de tortugas en el mundo, al igual que Myanmar y Vietnam. Colombia es el país en el mundo con mayor número de familias de tortugas (nueve) y el único en donde habitan especies de las familias Chelydridae y Chelidae (más no en simpatría). Las especies de tortugas colombianas pertenecen a dos subórdenes, nueve familias y 16 géneros (TTWG 2011). Sólo las familias Pelomedusidae, Trionychidae, Carettochelyidae, Dermatemydidae y Platysternidae (siendo las últimas tres familias monotípicas), no se distribuyen en Colombia. Las especies están distribuidas en todo el país (Tabla 1), siendo la cuenca del Amazonas la que más riqueza tiene (Figura 4). El mapa indica el número aproximado de especies que existe en cada región, pero como algunas especies ocupan más de una, el número total indicado en el mapa excede el número total de especies que habitan en Colombia. Las tres especies de tortugas endémicas de Colombia son: *Kinosternon dunni* en la cuenca Pacífica, *Mesoclemmys dahli* en la cuenca Caribe y *Podocnemis lewyana* en las cuencas Caribe y Magdalena. Desafortunadamente, de las 27 especies de tortugas continentales de Colombia, cuatro se encuentran incluidas dentro de las más amenazadas de Suramérica, dos de ellas endémicas para el país (*Podocnemis lewyana* y *Mesoclemmys dahli*).

Tabla 1. Composición de las tortugas continentales de Colombia, indicando su distribución por departamentos y zonas hidrográficas o cuencas.

Familia	Especie	Distribución por departamentos	Distribución por zonas hidrográfica o cuencas
Chelydridae	*Chelydra acutirostris*	Antioquia, Caldas, Cauca, Chocó, Córdoba, Nariño, Quindío, , Valle del Cauca.	Caribe, Magdalena y Pacífico.
Geoemydidae	*Rhinoclemmys annulata*	Antioquia, Cauca, Chocó, Córdoba, Nariño, Valle del Cauca.	Caribe y Pacífico
	Rhinoclemmys diademata	Norte de Santander.	Caribe (río Catatumbo)
	Rhinoclemmys melanosterna	Antioquia, Atlántico, Bolívar, Caldas, Cauca, Cesar, Chocó, Córdoba, La Guajira, Magdalena, Nariño, Santander, Sucre, Valle del Cauca.	Caribe, Magdalena y Pacífico
	Rhinoclemmys nasuta	Cauca, Chocó, Nariño, Valle del Cauca.	Pacífico
Emydidae	*Trachemys callirostris* u *ornata callirostris*	Antioquia, Atlántico, Bolívar, Cesar, Córdoba, Cundinamarca, La Guajira, Magdalena, Santander, Sucre.	Caribe y Magdalena
	Trachemys venusta u *ornata venusta*	Antioquia, Chocó.	Magdalena y Pacífico
Kinosternidae	*Kinosternon dunni*	Chocó.	Pacífico (Cuencas de los ríos San Juan y Baudó).
	Kinosternon leucostomum	Antioquia, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cauca, Cesar, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Magdalena, Nariño, Santander, Sucre, Tolima, Valle del Cauca.	Caribe, Magdalena y Pacífico.
	Kinosternon scorpioides	Amazonas, Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Caldas, Caquetá, Casanare, Cesár, Córdoba, Guainía, Magdalena, Meta, Nariño, Norte de Santander, Putumayo, Sucre, Vaupés, Vichada.	Amazonas, Caribe, Magdalena y Orinoco.
	Kinosternon scorpioides albogulare	Archipiélago de San Andrés, providencia y Santa Catalina.	Caribe (Isla de San Andrés).
Testudinidae	*Chelonoidis carbonaria*	Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Casanare, Caquetá, Cauca, Cesar, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Guainía, La Guajira, Magdalena, Meta, Santander, Sucre, Tolima, Vichada.	Amazonas, Caribe, Magdalena, Orinoco y Pacífico.

Tabla 1. Continuación.

Familia	Especie	Distribución por departamentos	Distribución por zonas hidrográfica o cuencas
Testudinidae	*Chelonoidis denticulata*	Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
Chelidae	*Chelus fimbriatus*	Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Mesoclemmys dahli	Atlántico, Bolívar, Cesar, Córdoba, Magdalena, Sucre.	Caribe.
	Mesoclemmys gibba	Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Mesoclemmys heliostemma	Amazonas, Caquetá, Guainía, Putumayo, Vaupés.	Amazonas.
	Mesoclemmys raniceps	Amazonas, Caquetá, Guainía, Putumayo, Vaupés.	Amazonas y Orinoco.
	Platemys platycephala	Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Rhinemys rufipes	Amazonas, Guainía, Vaupés.	Amazonas (ríos Apaporis y Vaupés).
	Phrynops geoffroanus	Amazonas, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
Podocnemididae	*Peltocephalus dumerilianus*	Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Podocnemis erythrocephala	Guainía, Guaviare, Vaupés.	Amazonas y Orinoco.
	Podocnemis expansa	Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Podocnemis lewyana	Antioquia, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cesar, Córdoba, Cundinamarca, La Guajira, Magdalena, Santander, Sucre, Tolima.	Caribe y Magdalena.
	Podocnemis sextuberculata	Amazonas, Caquetá, Putumayo y Vaupés.	Amazonas y Orinoco.
	Podocnemis unifilis	Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada.	Amazonas y Orinoco.
	Podocnemis vogli	Arauca, Casanare, Guaviare, Meta, Vichada.	Orinoco.

F. Nieto

F. Nieto

El estado de conservación de las especies continentales colombianas y en general suramericanas, muestra que las poblaciones actuales de muchas de estas especies están representadas por poblaciones mucho más pequeñas de lo que fueron históricamente (von Humboldt 1820, Jackson 1997). Entre las principales amenazas para estas especies en Colombia están la sobreexplotación para consumo, la alteración del hábitat, la contaminación y la colecta para el comercio de mascotas (Capítulo 19). Aunque en Colombia se han tomado medidas para proteger el patrimonio natural, tales como la designación de áreas protegidas y la adopción de normas para prohibir la cosecha de tortugas, entre otras, éstas iniciativas no son suficientes, lo cual se evidencia en el número creciente de estas especies que enfrentan problemas

Figura 4. Número de especies de tortugas continentales por cuencas hidrográficas.

de conservación. De acuerdo con Castaño-M. (2002), de las 27 especies de tortugas continentales presentes en Colombia, once se encuentran clasificadas en alguna categoría de amenaza a nivel nacional: tres en Peligro Crítico (CR), por lo menos en parte de su distribución, tres En Peligro (EN) y cinco Vulnerables (VU). Cinco especies se encuentran clasificadas como Casi Amenazadas (NT) y una en la categoría de Preocupación Menor (LC). Para otras cuatro especies no hay suficiente información para hacer una categorización, así que se encuentran en Datos Deficientes (DD), y finalmente otras seis no fueron clasificadas, por lo que en la tabla 2 se indican como No Evaluadas. Es decir, de acuerdo con las categorías propuestas en el Libro rojo de reptiles de Colombia (Castaño-M 2002), el 40,7% de las especies de tortugas continentales colombianas se enfrentan al peligro de extinción. *Kinosternon scorpioides albogulare,* la única subespecie reconocida para Colombia, aparece categorizada como Vulnerable (VU).

Analizando la Resolución del Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial número 383, del 23 de febrero del 2010 de la República de Colombia, en la cual se listan las especies silvestres del territorio nacional que se declaran como "especies amenazadas" y la cual se fundamentó en la información consignada en los "Libros rojos de especies amenazadas de Colombia", y que fue modificada por las decisiones del Comité Coordinador de Categorización de Especies Silvestres Amenazadas en el Territorio Nacional, de las 27 especies de tortugas continentales de Colombia, 12 están en alguna categoría de amenaza de la UICN: tres en Peligro Crítico (CR), por lo menos en parte de su distribución, tres En Peligro (EN) y seis Vulnerables (VU). La única especie para la cual cambia su estado de amenaza en comparación con las listas del Libro rojo de reptiles (Castaño-M. 2012) es *Pelthocephalus dumerilianus*, la cual pasa de Casi Amenazada (NT) a Vulnerable (VU). Así, bajo las categorías nacionales publicadas en esta resolución, el 44,4 % de las especies de tortugas continentales colombianas se enfrentan al peligro de extinción (Tabla 2).

Según las listas rojas de especies amenazadas de la UICN, versión 2011.2 (www.iucnredlist.org), de las 27 especies y una subespecie de tortugas terrestres y dulceacuícolas en Colombia, ocho están en alguna categoría de amenaza: una en Peligro Crítico (CR), una En Peligro (EN) y seis Vulnerables (VU). Para las otras 19 especies, una (*Podocnemis expansa*) está en una categoría de Riesgo Bajo Dependiente de Conservación (LR/cd), cuatro no están evaluadas (No Evaluada), tres estarían en categoría de Casi Amenazadas (NT) y 10 en Preocupación Menor (LC). Finalmente, con la propuesta de recategorización elaborada por el "Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group" (TFTSG 2011), el número de especies terrestres o dulceacuícolas amenazadas que ocurren en Colombia es de 12: dos en Peligro Crítico (CR), dos En Peligro (EN) y ocho Vulnerables (VU). Bajo esta propuesta, el porcentaje de especies continentales amenazadas pasaría del 29,6% en la categorización global del 2011 (versión 2011.2) a un 44,4% a nivel global.

Con fines comparativos, en esta tabla 2 se presentan las categorías de amenaza de la UICN a nivel nacional (tanto la asignada por Castaño-M. (2002) en el Libro rojo de reptiles de Colombia, como la que se lista en la Resolución 383 del MAVDT del 2010), las categorías a nivel global (UICN versión 2011.2) y las categorías propuestas por el "Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group" (TFTSG 2011).

Tabla 2. Categorías de amenaza de la UICN para las especies de tortugas continentales de Colombia, según el Libro rojo de Colombia, la Resolución Nacional No. 383 del 2010, la categorización global (versión 2011.2) y la propuesta del Grupo de Especialistas Terrestrial and Freshwater Turtles Specialist Group, presentada ante la UICN en el 2011.

Especie	Categoría de amenaza UICN			
	Nacional (Libro Rojo, 2002)	Nacional (Resolución No. 383, 2010)	Global versión 2011.2	Propuesta global TFTSG 2011
Chelydra acutirostris	DD	--	No evaluada	NT
Rhinoclemmys annulata	DD	--	NT	DD
Rhinoclemmys diademata	VU	VU	LC	VU
Rhinoclemmys melanosterna	NT	--	LC	LC
Rhinoclemmys nasuta	DD	--	NT	NT
Trachemys callirostris u *ornata callirostris*	NT	--	No evaluada	VU
Trachemys venusta u *ornata venusta*	VU	VU	No evaluada	DD
Kinosternon dunni	VU	VU	VU	VU
Kinosternon leucostomum	No evaluada	--	LC	LC
Kinosternon scorpioides *Kinosternon scorpioides albogulare*	No evaluada VU	-- VU	LC	LC
Chelonoidis carbonaria	CR	CR	LC	VU
Chelonoidis denticulata	EN (Orinoquia) VU (Amazonia)	EN (Orinoquia) VU (Amazonia)	VU	NT
Chelus fimbriatus	NT	--	LC	LC
Mesoclemmys dahli	EN	EN	CR	EN
Mesoclemmys gibba	No evaluada	--	LC	LC

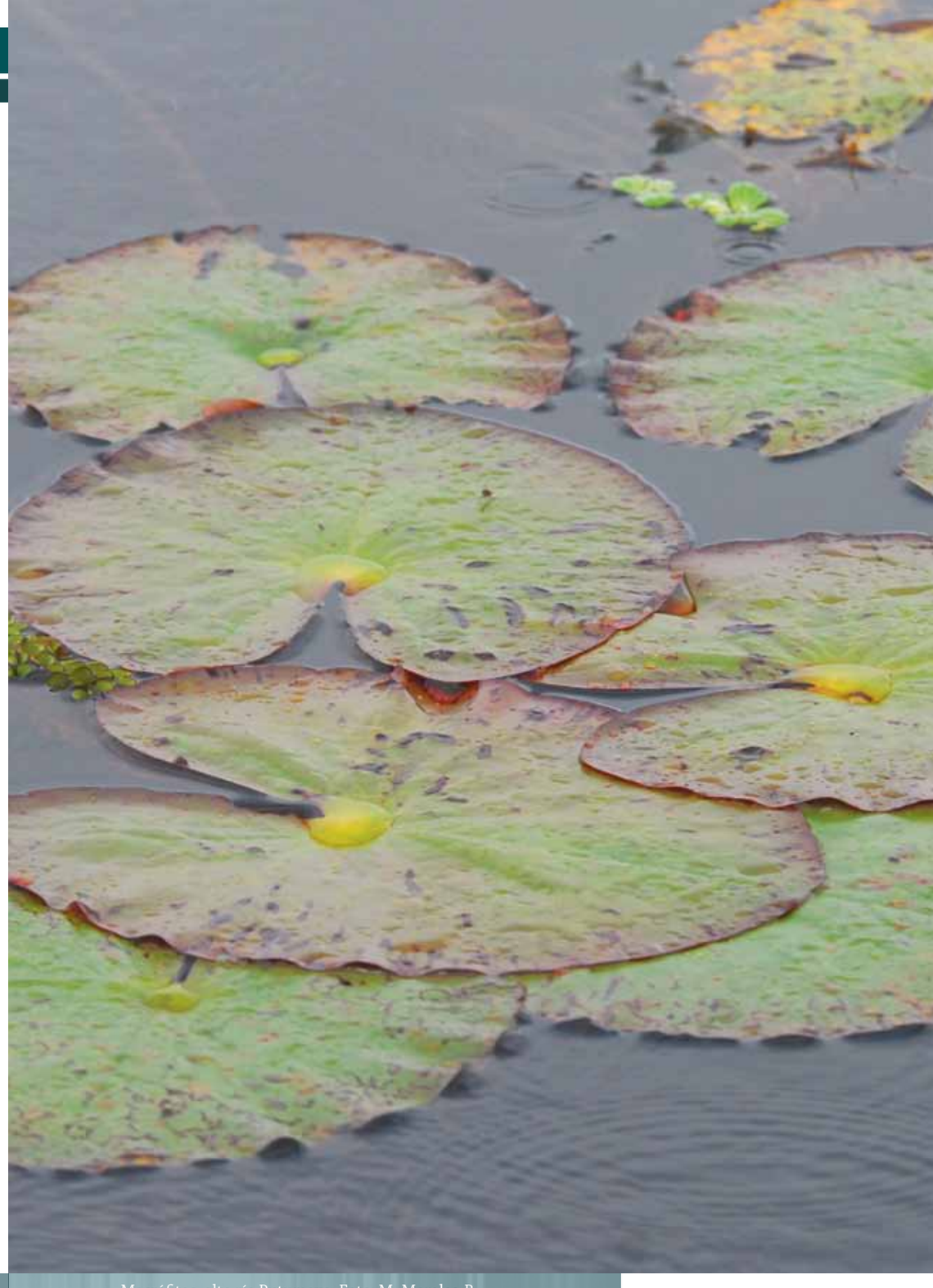
Tabla 2. Continuación.

Especie	Categoría de amenaza UICN			
	Nacional (Libro Rojo, 2002)	Nacional (Resolución No. 383, 2010)	Global versión 2011.2	Propuesta global TFTSG 2011
Mesoclemmys heliostemma	No evaluada	--	No evaluada	DD
Mesoclemmys raniceps	LC	--	LC	DD
Platemys platycephala	No evaluada	--	LC	LC
Rhinemys rufipes	VU	VU	NT	LC
Phrynops geoffroanus	No evaluada	--	LC	LC
Peltocephalus dumerilianus	NT	VU	VU	VU
Podocnemis erythrocephala	VU	VU	VU	VU
Podocnemis expansa	CR (Orinoquia) EN (Amazonia)	CR (Orinoquia) EN (Amazonia)	LR/cd	CR
Podocnemis lewyana	EN	EN	EN	CR
Podocnemis sextuberculata	DD	--	VU	VU
Podocnemis unifilis	CR (Orinoquia) EN (Amazonia)	CR (Orinoquia) EN (Amazonia)	VU	EN
Podocnemis vogli	NT	--	LC	VU
Total especies = 27	Total = 11	Total = 12	Total = 8	Total = 12

F. Nieto

Bibliografía

- Castaño-M., O. V. (Ed.). 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá. 160 pp.
- Crawford, N. G., B. C. Faircloth., J. E. McCormack., R. T. Brumfield., K. Winker y T .C. Glenn. 2012. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters*. En prensa. doi:10.1098/rsbl.2012.0331.
- Hoffmann, M., C. Hilton-T. y A. Angulo. 2010. The impact of conservation on the status of the worlds´s vertebrates. *Science* 330: 1503-1509.
- Jackson, J. B. C. 1997. Reefs since Columbus. *Coral Reefs* 16 (supl.): S23-S32.
- Pritchard, P. C. H. 1979. Encyclopedia of Turtles. T.F.H. Publications, Neptune, New Jersey. 895 pp.
- Porter, K. R. 1972. Herpetology. Saunders Company. Philadelphia, Pennsylvania. 524 pp.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 2004. Herpetology. Third Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 725 pp.
- Romer, A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 772 pp.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 934 pp.
- Shen, X. X., D. Liang., J. Z. Wen y P. Zhang. 2011. Multiple genome alignments facilitate development of NPCL markers: A case study of tetrapod phylogeny focusing on the position of turtles. *Molecular Biology and Evolution* 28: 3237–3252.
- Turtle Taxonomy Working Group - TTWG 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5: 000.165-000.242.
- Turtle Conservation Coalition 2011. Turtles in Trouble: The World´s 25+Most Endangered Tortoises and Freshwater Turtles – 2011. Lunenburg, Massachusetts. 54 pp.
- Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2009. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. Third Edition. Academic Press, San Diego, California. 697 pp.
- von Humboldt, A. 1820. Viaje a las Regiones Equinoxiales del Nuevo Continente. Tomo 2. Monte Ávila Editores, Caracas.
- Wyneken, J., W. H. Godfrey y V. Bels. (Eds.). 2008. Biology of Turtles. CRC Press, Boca Raton, Florida. 389 pp.
- Zug, G. R., Vitt, L. J y J. P. Caldwell. 2001. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. Second Edition. Academic Press. San Diego, California. 630 pp.



Macrófitas, alto río Putumayo. Foto: M. Morales-B.

Primera parte: MACROEVOLUCIÓN

Foto: F. Trujillo

4. Historia evolutiva y paleobiogeografía de las tortugas de Colombia

Edwin Alberto Cadena

Colombia junto con Brasil son los dos países con mayor diversidad actual de tortugas en Suramérica y Colombia en particular, ocupa el primer lugar a nivel mundial por poseer el mayor número de familias en los diferentes ecosistemas marinos, terrestres y de agua dulce (Turtle Taxonomy Workin Group 2011). Sin embargo, bajo qué condiciones ecológicas, geográficas y climáticas esta diversidad actual surgió y evolucionó durante los últimos 150 millones de años, ha sido por muchas décadas un gran misterio, que apenas recientemente se empieza a revelar con la aparición y descripción de nuevos fósiles.

Este capítulo es un breve recorrido del conocimiento actual sobre tortugas fósiles en Colombia, incluyendo la descripción de las localidades, periodos geológicos, fósiles, así como las implicaciones sistemáticas, filogéneticas y paleobiogeográficas de estos descubrimientos en la comprensión de la evolución de estos reptiles en la región tropical de Suramérica. Finalmente, se discuten los grandes desafíos y rutas en la cuales se debería encaminar la investigación paleontológica sobre tortugas fósiles en Colombia.

Mesozoico (de 250 a 65 millones de años atrás)

La era Mesozoica incluye tres grandes periodos geológicos: Triásico, Jurásico y Cretáceo. En particular para los reptiles, el Triásico marca el inicio de una gran explosión evolutiva en la cual surgieron la mayoría de los grandes grupos actuales y otros ya extintos como los dinosaurios (no-aves), pterosaurios y grandes reptiles marinos. En el caso de las tortugas, el registro fósil muestra que su aparición ocurrió a finales del Triásico, hace aproximadamente 220 millones de años. Ejemplo de ello es *Odontochelys semitestacea* (Li *et al.* 2008) encontrada en rocas marinas en el suroeste de China y la cual constituye la tortuga más antigua encontrada hasta hoy, que muestra un plastrón completamente desarrollado y las primeras fases de lo que llegaría a ser posteriormente el caparazón. Durante el Jurásico Medio (hace ~165 millones de años), las tortugas se separaron en dos grandes grupos: criptodi-

A. Castro

ras, tortugas que retraen el cuello dentro de la concha y pleurodiras, tortugas que retraen el cuello lateralmente (Danilov y Parham 2008), grupos que han permanecido hasta el día de hoy, con importantes variaciones en su diversidad y distribución geográfica.

Cretáceo (de 145 a 65 millones de años atrás)

En el 2005 un gran descubrimiento tuvo lugar en Zapatoca, departamento de Santander (Figura 1). Se trata de la que hasta hoy en día constituye la tortuga fósil más antigua no solo de Colombia, sino también de todo el norte de Suramérica: *Notoemys zapatocaensis* (Cadena y Gaffney 2005) como fue bautizada. Esta es una especie primitiva de pleurodiro que habitó un mar somero que cubría gran parte de la zona central y noroccidental de Colombia durante el periodo conocido como el Valanginiano (~130 millones de años; Figura 2a). *Notoemys zapatocaensis* está representada por varias conchas articuladas (caparazón y plastrón; Figura 3a-c) que constituyen los fósiles más completos que se conocen de este género. La importancia de esta especie fósil radica en la excelente preservación de las características del plastrón, las cuales muestran una transición entre las formas más primitivas de pleurodiros y los actuales representantes de este grupo, al igual que la primera evidencia de dimorfismo sexual en tortugas (Cadena *et al*. 2012a).

Figura 1. Mapa de Colombia con las localidades en las cuales se han encontrado tortugas fósiles. **1)** Zapatoca, Santander; **2)** Villa de Leyva, Boyacá; **3)** Mina El Cerrejón, Guajira; **4)** Nemocon, Cundinamarca; **5)** Mina Calenturitas, Cesar; **6)** Relleno Doña Juana, Bogota D. C; **7)** La Venta, Huila; **8)** Castilletes, Guajira; **9)** Pubenza, Cundinamarca.

Recientemente, en la misma localidad en la cual se descubrió *Notoemys zapatocaensis*, aparecieron restos fósiles del caparazón de una tortuga criptodira, que constituyen el registro más antiguo de este grupo en el norte de Suramérica (Cadena 2011a). A su vez, se encontraron fragmentos de un caparazón que potencialmente pertenecerían al que sería el registro más antiguo de un podocnemidoideo (Cadena 2011b). La superfamilia Podocnemidoidea hace parte de los pleurodiros y en ella se incluyen varias familias extintas y la actual familia Podocnemididae, la cual incluye los géneros *Podocnemis* y *Peltocephalus*; tortugas que hoy en día habitan gran parte de los sistemas fluviales del norte de Suramérica.

Otra localidad de importancia por el abundante registro fósil de tortugas del Cretáceo particularmente del Barremiano-Aptiano (~125 millones de años), es Villa de Leyva, en el departamento de Boyacá (Figura 1). El primer reporte de tortugas marinas en esta localidad describe una mandíbula y un fragmento de molde craneal que fueron atribuidos a la superfamilia Chelonioidea (De la Fuente y Goñi 1983). A su vez un cráneo completo pero parcialmente descrito y que hace parte de las colecciones del Museo de Paleontología de la Universidad de California, en Berkely, USA, fue atribuido por Smith (1989) a la familia Protostegidae, potencialmente al género *Desmatochelys;* sin embargo, solo hasta hace pocos años el cráneo fue finalmente preparado. Actualmente se está trabajando en la redescripción de este cráneo, así como también en la descripción de nuevas y más completas tortugas fósiles de Villa de Leyva, colectadas en la última década por la Fundación colombiana de Geobiología.

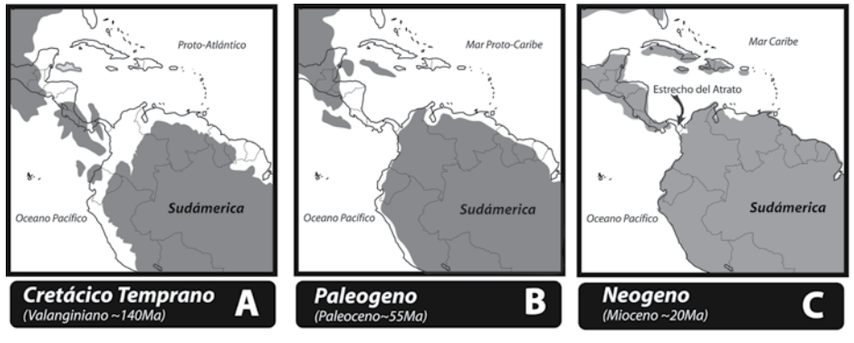


Figura 2. Reconstrucciones tectónicas para el norte de Suramérica, basadas en Paleomap project www.scotese.com. **a)** Cretáceo Temprano, Valanginiano. Se inicia la apertura del Atlántico tras la separación entre África y Suramérica. **b)** Paleogeno, Paleoceno. Se desarrolla un extenso mar epicontinental en el norte de Suramérica. **c)** Neogeno, Mioceno. El estrecho del Atrato separa Centroamérica de Suramérica. En sombreado gris se indican las zonas expuestas o no sumergidas por mar.

A. Castro

El Cretáceo Tardío (desde 100 hasta hace 65 millones de años), sigue siendo un completo enigma en cuanto a cuales especies de tortugas habitaron el norte de Suramérica, a pesar de la existencia de importantes secuencias de rocas de esta edad, particularmente en el valle superior del río Magdalena. Sin embargo, es muy probable que los grandes protostegididos como *Archelon* y *Protostega* de casi tres metros de largo o formas similares, hayan habitado los mares colombianos de ese entonces.

Cenozoico (de 65 millones de años hasta el presente)

Hace 65 millones de años un gran meteorito impactó la tierra en la Península de Yucatán (México), desencadenando una serie de eventos climáticos y ecológicos que terminaron por extinguir gran parte de la fauna y flora del Cretáceo, incluyendo los dinosaurios (no-aves), pterosaurios, reptiles marinos y amonitas, entre otros (Schulte *et al.* 2010). El evento de extinción del Cretáceo-Paleogeno, como es llamado actualmente, marca el comienzo de la Era Cenozoica, la cual se divide en tres periodos: Paleogeno, Neogeno y Cuaternario.

Paleogeno (de 65 a 23 millones de años atrás)

Los primeros diez millones de años del Paleogeno constituyen la época conocida como Paleoceno (Figura 2b). Por décadas, la fauna y flora que habitó el norte de Suramérica durante el Paleoceno justo después de la extinción del Cretáceo-Paleogeno, fue un completo misterio. Hace aproximadamente cinco años, geólogos y paleontólogos del Instituto Colombiano de Petróleo, el Museo de Historia Natural de la Florida, el Instituto Smithsoniano, la Universidad Industrial de Santander y Carbones del Cerrejón, descubrieron la que hasta el momento es la más fascinante fauna y flora fósiles del Paleoceno de Suramérica en la mina de carbón del Cerrejón, en la Península de La Guajira (Figura 1). La fauna fósil del Cerrejón es principalmente

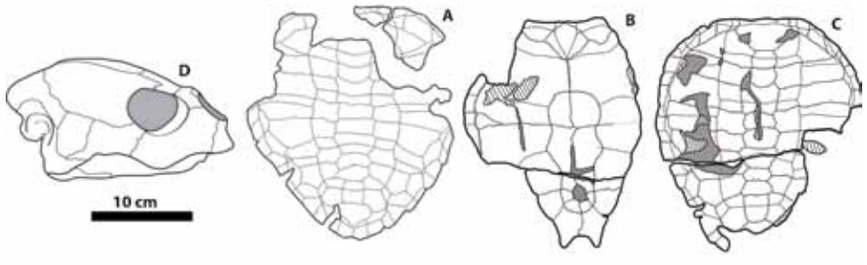


Figura 3. Tortugas fósiles del Cretáceo Temprano de Colombia. **a)** Vista dorsal del caparazón de *Notoemys zapatocaensis* (Cadena y Gaffney 2005). **b-c)** Vista ventral del plastrón y dorsal del caparazón del más completo espécimen de *N. zapatocaensis* descrito en (Cadena *et al.* 2012a). **d)** Cráneo de *Desmatochelys* sp. (Smith 1989), encontrado en Villa de Leyva, actualmente depositado en la colecciones del Museo de Paleontología de la Universidad de California en Berkeley.

dominada por reptiles, entre los que se encuentran *Titanoboa cerrejonensis*, que con sus 13 metros de largo es hasta ahora la serpiente más grande que haya existido en la tierra (Head *et al.* 2009); cocodrilos con hocicos extremadamente cortos como *Cerrejonisuchus improcerus* (Hastings *et al.* 2010) y de cerca de seis metros de largo como *Acherontisuchus guajiraensis* (Hastings *et al.* 2011).

Las tortugas son el grupo de reptiles más diverso en la fauna fósil del Cerrejón, incluyendo una de las tortugas pleurodiras con la concha más gruesa que se conoce hasta el momento, con un espesor óseo de casi tres centímetros en el caparazón y plastrón, y un tamaño total de la concha de al menos un metro. Bautizada como *Cerrejonemys wayuunaiki* (Cadena *et al.* 2010) (Figura 4b), es el podocnemídido más cercano al actual género *Podocnemis*, y forman la redefinida subfamilia Podocnemidinae, donde ambos géneros comparten la reducción del hueso post-orbital en el cráneo (Figura 4a-b). La segunda especie de podocnemídido del Cerrejón es la tortuga más grande que se conoce de todo el Paleogeno, con un cráneo de aproximadamente 23 cm de largo y bautizada como *Carbonemys cofrinii* (Cadena *et al.* 2012b) (Figura 4d). Una concha de aproximadamente 170 cm de largo podría corresponder a *C. cofrinii*; sin embargo, como no fue encontrada asociada con el cráneo, ha sido referida como Pelomedudoides *incertae sedis* Taxon A (Figura 4e), presentando gran similitud con la concha de *Stupendemys geographicus* (Wood 1976), la más grande tortuga de agua dulce que se conoce.

El tercer grupo de tortugas del Cerrejón, lo constituyen tortugas relativamente pequeñas que alcanzan un máximo de 35 cm de largo en la concha y que carecen totalmente de la serie de huesos neurales en el caparazón y de escama cervical. Debido a la falta de cráneo asociado a alguno de las casi 15 diferentes conchas encontradas, este taxon es también referido temporalmente como Pelomedusoides *incertae sedis* Taxon B (Cadena *et al.* 2012b).

El último grupo de tortugas fósiles del Cerrejón representa una familia extinta de pleurodiros. Bothremydidae ha sido la familia más diversa de pleurodiros que habitó sistemas fluviales y costeros de casi todos los continentes desde el Cretáceo Temprano hasta el Eoceno (~40 millones de años atrás; Gaffney *et al.* 2006). *Puentemys mushaisaensis* (Cadena *et al.* 2012c), como fue bautizado el bothremydidido del Cerrejón, fue una tortuga que alcanzó los 110 cm de largo, con la particularidad de tener un caparazón casi circular (Figura 4f). Al menos 65 especímenes de diferentes estados ontogenéticos fueron estudiados, lo cual permitió verificar la variación de las características de la concha desde el estado juvenil hasta adulto en esta especie fósil.

Una segunda localidad con tortugas también del Paleoceno, es la mina de carbón de Calenturitas, en la zona de la Jagua de Ibirico en el departamento del Cesar (Figura 1). Allí se encontró un plastrón con una excelente preservación de las cicatrices pélvicas, indicando que se trata de un pleurodiro que por la morfología general es potencialmente atribuido a la familia Podocnemididae. Este es estudiado en la actualidad por el autor de este capítulo.

Tortugas del Paleoceno Tardío también han sido encontradas en la Sabana de Bogotá, específicamente en el municipio de Nemocón, departamento de Cundinamar-

A. Castro

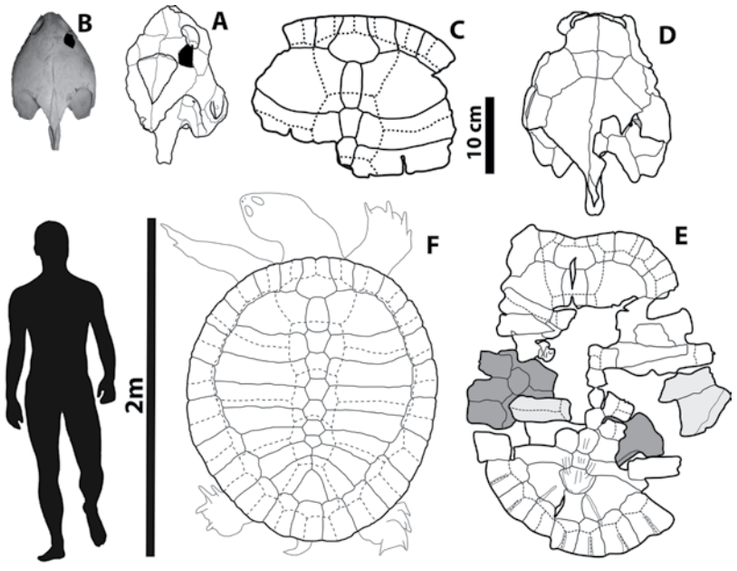


Figura 4. Tortugas fósiles del Paleoceno, mina de El Cerrejón, Guajira. **a)** Cráneo de *Cerrejonemys wayuunaiki* (Cadena *et al.* 2010) en vista dorsal, en negro se destaca la forma y posición del hueso post-orbital. **b)** Cráneo de una actual *Podocnemis expansa*, con la respectiva indicación en negro del hueso post-orbital. **c)** Parte anterior del caparazón de *C. wayuunaiki*. **d)** cráneo de *Carbonemys cofrinii* (Cadena *et al.* 2012b), en vista dorsal. **e)** Caparazón de Pelomedusoides *incertae sedis* Taxon A, en vista dorsal. **f)** Reconstrucción de *Puentemys mushaisaensis* (Cadena *et al.* en prensa), en vista dorsal.

ca (Figura 1). Allí fragmentos del plastrón y caparazón son abundantes en rocas de la Formación Bogotá. Aunque hasta el momento no se ha recuperado material craneal que permita una sistemática paleontológica más precisa, es claro que estos fragmentos fósiles pertenecen a pleurodiros, potencialmente atribuidos a la familia Podocnemididae.

La única localidad del Eoceno (de 55 a 35 millones de años atrás) con registro fósil de tortugas en Colombia, se encuentra ubicada en la quebrada el Mochuelo, dentro de los límites del relleno sanitario de Doña Juana, al suroeste de Bogotá (Figura 1). Allí, no solo aparecen tortugas sino también pequeños lagartos, cocodrilos, ranas, mamíferos incluidos marsupiales, que en la actualidad están siendo estudiados por paleontólogos del Museo de Historia Natural de la Florida, incluyendo el autor de este capítulo.

Hasta el momento no se conocen localidades en Colombia con registro de tortugas fósiles del Oligoceno; la última época del Paleogeno, la cual tuvo lugar entre 35 y 23 millones de años atrás. Esto es debido en particular a la falta de exploración paleontológica, ya que las secuencias de rocas del Oligoceno existen principalmente en el valle medio del río Magdalena. Las campañas paleontológicas demandan gran cantidad de tiempo en la preparación logística, además de recursos económicos, que generalmente no son tan fáciles de conseguir en el campo de la Paleontología.

Neogeno (desde 23 a 2,5 millones de años atrás)

El Neogeno se divide en dos épocas conocidas como el Mioceno y el Plioceno. El registro de tortugas neogenas en Colombia se inicia con los fósiles encontrados por el Ingeominas, en la localidad de Pubenza, municipio de Tocaima, departamento de Cundinamarca (Figura 1), los cuales tienen una edad Mioceno temprano (~20 millones de años atrás). En esta localidad es abundante la presencia de *Chelus colombiana*, una tortuga pleurodira de la familia Chelidae y que tiene su representante actual, la matamata (*Chelus fimbriatus*) que habita las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas. La presencia de *C. colombiana* en la región central de Colombia hace 20 millones de años muestra que este género tuvo una más amplia distribución geográfica en el norte de Suramérica y que eventos geológicos como el levantamiento de la cordillera Oriental, así como tal vez limitaciones ecológicas y áreales, contribuyeron con extinciones locales y la posterior configuración biogeográfica actual de este género (Cadena *et al.* 2008). Fragmentos del caparazón y plastrón de podocnemídidos también hacen parte de los fósiles encontrados en esta localidad, indicando potencialmente relaciones ecológicas muy similares a las actuales, entre podocnemídidos y chélidos en los comienzos de la que es hoy la cuenca del río Magdalena.

Tortugas del Mioceno Tardío (hace ~14 millones de años), son abundantes en la región del desierto de la Tatacoa, particularmente en La Venta, departamento del Huila. Como parte de un gran proyecto paleontológico realizado en los años noventa, que contó con la colaboración de diferentes entidades, entre ellas Ingeominas, la Universidad Nacional de Colombia y la Universidad de Duke en USA, gran parte de la fauna fósil de La Venta fue descrita, incluyendo las tortugas (Wood 1997). La primera de estas tortugas corresponde a una concha articulada (caparazón y plastrón) bautizada como *Podocnemis pritchardi*. Una segunda especie denominada *Podocnemis medemi* está representada por la parte anterior de un caparazón y un plastrón casi completo. Adicionalmente, un cráneo parcialmente preservado fue atribuido como *Podocnemis* sp. y que desafortunadamente permanece extraviado de las colecciones tanto del Ingeominas como de la Universidad de Duke. Aunque la atribución del material de La Venta a la familia Podocnemididae está bien soportada, cumpliendo con el único carácter que permite identificar los podocnemídidos en la concha, como es la condición de las escamas pectorales cubriendo la parte posterior de ambos epiplastrónes (Gaffney *et al.* 2011), los caracteres diagnósticos usados para la definición de las dos especies *P. pritchardi* y *P. medemi* requieren de una reevaluación, ya que son altamente variables no solo dentro del género sino también a nivel de especies, e incluso varían ontogeneticamente (observación personal de material actual de *Podocnemis*).

A. Castro

Junto con los podocnemídidos de La Venta, también fue descrito un plastrón completo y parte del borde del caparazón de una tortuga criptodira terrestre, atribuida por Wood (1997) al género *Geochelone* sp. (actual *Chelonoidis*). Este registro es el registro más temprano que se conoce de miembros de la superfamilia Testudinoidea en Suramérica, la cual incluye las familias Geoemydidae, Testudinae, Emydidae y Platysternidae (Lourenco *et al.* 2012). Los testudinoideos arribaron desde Norte y Centroamérica a Suramérica, posiblemente a través de dos principales rutas, las Antillas caribeñas y el Istmo de Panamá. Recientemente, fósiles del Mioceno Temprano (~23 millones de años) colectados en los alrededores del Canal de Panamá, evidencian la presencia de varios testudinoideos habitando muy cerca de Suramérica mucho antes del cierre final del Istmo de Panamá (Figura 2c), el cual se produjo hace aproximadamente cinco millones de años. Junto a estos testuninoideos también fueron encontrados podocnemídidos, evidenciando el que tal vez fue el primer contacto entre tortugas de Norte y Centroamérica con tortugas de Suramérica, y que seguro tuvo un profundo impacto ecológico y en la configuración geográfica de las tortugas actuales de Colombia (Cadena *et al.* 2012d).

La primera localidad con tortugas fósiles del Plioceno fue descubierta recientemente en la región oriental del departamento de La Guajira (Figura 1), por un equipo de paleontólogos del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, con sede en Panamá. Hasta el momento se han encontrado varios restos de caparazón y plastrón que potencialmente corresponden a podocnemídidos, los cuales el autor está estudiando actualmente.

Cuaternario (desde 2,5 millones hasta el presente)

El Cuaternario se divide en dos épocas; el Pleistoceno (desde 2,5 millones a 12.000 años atrás) y el Holoceno (desde 12.000 años hasta el presente). Hasta el momento solo una localidad ha mostrado registro fósil de tortugas del Cuaternario en Colombia. Se trata de Pubenza, en el municipio de Tocaima, departamento de Cundinamarca (Figura 1). En esta localidad, la edad de las rocas es Pleistoceno tardío (~ 16.500 años atrás), y es abundante el contenido de pequeñas tortugas criptodiras, de la familia Kinosternidade, atribuidas como *Kinosternon* sp. (Cadena *et al.* 2007). Estas tortugas de aproximadamente diez centímetros de largo habitaron junto con mastodontes en pequeños lagos de la que hoy es la cuenca del río Bogotá. Al igual que los testudinoideos, los kinostérnidos es otro de los grupos que arribó a Suramérica desde Norte y Centroamérica, posiblemente a comienzos del Cuaternario a través del Istmo de Panamá.

En resumen, los nuevos descubrimientos fósiles del norte de Suramérica descritos en este capítulo revelan por primera vez la historia evolutiva de las tortugas en el Neotrópico. Una historia que tiene sus comienzos en el Cretáceo Temprano, con la existencia de pleurodiros y criptodiros primitivos que habitaron los mares someros que cubrían gran parte de lo que hoy es Colombia, y que muy seguramente se dispersaron y diversificaron al tiempo que Suramérica continuaba su separación de África. Aunque desconocemos que tortugas habitaron el Cretáceo Tardío en esta parte de Suramérica, es claro que sus descendientes sobrevivieron, se diversificaron y se adaptaron a los desafíos ecológicos y climáticos de inicios del Cenozoico, justo después de la extinción del Cretáceo-Paleogeno. El registro fósil muestra que ancestros de los actuales podocnemídidos que habitan el norte de Suramérica tuvieron su origen en el Paleoceno, y que a pesar de los importantes eventos climáticos como calentamientos, enfriamientos, fuerte actividad tectónica que produjo volcanismo y el levantamiento de los Andes en los últimos 55 millones de años, han logrado sobrevivir hasta hoy. Adicionalmente, el cierre del Istmo de Panamá fue otro de los grandes eventos geológicos con impacto sobre la distribución de las tortugas actuales neotropicales, ya que facilitó el arribo de tortugas criptodiras del Norte y Centroamérica, las cuales se adaptaron muy bien a las condiciones tropicales y potencialmente tuvieron un importante papel en la restricción y configuración actual de los podocnemídidos.

Finalmente, es importante destacar que apenas se está tocando la punta del iceberg de lo que representa entender la historia evolutiva de las tortugas y de la fauna tropical en el norte de Suramérica. Será necesario desarrollar más campañas exploratorias, no solo en las áreas donde se han hecho descubrimientos, sino también en áreas que permanecen vírgenes y que nunca han recibido los ojos de paleontólogos intrépidos buscando al menos un fragmento de hueso fósil. Uno de los grandes desafíos de la paleontología en Colombia está en desarrollar un protocolo legal de colección y preservación del patrimonio paleontológico, así como también lograr un mayor impacto en la sociedad, lo cual se dará a través de la creación de más museos locales, conservación de los ecosistemas donde permanecen los yacimientos en la actualidad, sitios web para la difusión de los descubrimientos fósiles y la inclusión de temas evolutivos y de entendimiento de la historia de nuestra biodiversidad en colegios y escuelas del país.

Bibliografía

- Cadena, E. A. 2011a. First record of eucryptodiran turtles from the Early Cretaceous (Valanginian), at the northernmost part of South America. *South American Journal of Herpetology* 6: 49-53.
- Cadena, E. A. 2011b. Potential earliest record of Podocnemidoid turtles from the Early Cretaceous (Valanginian) of Colombia. *Journal of Paleontology* 85: 877-881.
- Cadena, E. A. y E. S. Gaffney. 2005. *Notoemys zapatocaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira:Platychelyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates* 3470: 1-19.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y M. E. Paramo. 2007. The first Late Pleistocene record of *Kinosternon* (Cryptodira: Kinosternidae) turtles for northern South America, Pubenza locality, Colombia. *South American Journal of Herpetology* 2: 201-205.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y M. E. Paramo. 2008. New material of *Chelus colombiana* (Testudines; Pleurodira) from the Lower Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1206-1212.
- Cadena, E. A., J. I. Bloch y C. A. Jaramillo. 2010. New podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the Middle-Upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 367-382.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y J. I. Bloch. 2012a. New material of the platychelyid turtle *Notoemys zapatocaensis* from the Early Cretaceous of Colombia; Implications for understanding Pleurodira evolution. Pp. 145. *En*: Brinkman, D. B., P. A. Holroyd y J. D. Gardner (Eds.). Morphology and evolution of turtles. Springer, New York, New York.
- Cadena, E. A., D. T. Ksepka, C. A. Jaramillo y J. I. Bloch. 2012b. New pelomedusoid turtles (Testudines, Panpleurodira) from the Late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and implications for phylogeny and body size evolution. *Journal of Systematics Palaeontology* 10: 313:331.

- Cadena, E. A., J. I. Bloch y C. Jaramillo. 2012c. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Paleontology* 86: 689-699.
- Cadena, E. A., J. R. Bourque, A. F. Rincon, J. I. Bloch, C. A. Jaramillo, B. J. Macfadden y C. Montes. 2012d. New turtles (Chelonia) from the Late Eocene through Late Miocene of the Panama Canal Basin. *Journal of Paleontology* 86: 539-557.
- Danilov, I. G. y J. F. Parham. 2008. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 306-318.
- De la Fuente, M. y R. Goñi. 1983. Primeras tortugas cretácicas marinas de Colombia. *Geología Norandina* 7: 44-48.
- Gaffney, E. S., H. Y. Tong y P. A. Meylan. 2006. Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* No. 300, 698 pp.
- Gaffney, E. S., P. A. Meylan, R. C. Wood, E. Simons y D. D. Campos. 2011. Evolution of the side-necked turtles: The Family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* No. 350, 237 pp.
- Hastings, A. K., J. I. Bloch y C. A. Jaramillo. 2011. A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia: Biogeographic and behavioural implications for New-World Dyrosauridae. *Palaeontology* 54: 1095-1116.
- Hastings, A. K., J. I. Bloch, E. A. Cadena y C. A. Jaramillo. 2010. A new small short-snouted dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 139-162.
- Head, J. J., J. I. Bloch, A. K. Hastings, J. R. Bourque, E. A. Cadena, F. A. Herrera, P. D. Polly y C. A. Jaramillo. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715-717.
- Li, C., X. C. Wu, O. Rieppel, L. T. Wang y L. J. Zhao. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.
- Lourenco, J. M., J. Claude, N. Galtier y Y. Chiari. 2012. Dating cryptodiran nodes: Origin and diversification of the turtle superfamily Testudinoidea. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 496-507.
- Schulte, P., L. Alegret, I. Arenillas, J. A. Arz, P. J. Barton, P. R. Bown, T. J. Bralower, G. L. Christeson, P. Claeys, C. S. Cockell, G. S. Collins, A. Deutsch, T. J. Goldin, K. Goto, J. M. Grajales-Nishimura, R. A. F. Grieve, S. P. S. Gulick, K. R. Johnson, W. Kiessling, C. Koeberl, D. A. Kring, K. G. MacLeod, T. Matsui, J. Melosh, A. Montanari, J. V. Morgan, C. R. Neal, D. J. Nichols, R. D. Norris, E. Pierazzo, G. Ravizza, M. Rebolledo-Vieyra, W. U. Reimold, E. Robin, T. Salge, R. P. Speijer, A. R. Sweet, J. Urrutia-Fucugauchi, V. Vajda, M. T. Whalen y P. S. Willumsen. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* 327: 1214-1218.
- Smith, D. T. 1989. The cranial morphology of fossil and living sea turtles (Cheloniidae, Dermochelyidae, and Desmatochelyidae). Kingston Polytechnic, Surrey, 310 pp.
- Turtle Taxonomy Working Group - TTWG 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5: 000.165-000.242.
- Wood, R. 1997. Turtles. Pp. 155-170. *En*: Kay, R. E., R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn (Eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D. C.
- Wood, R. C. 1976. *Stupendemys geographicus*, the world's largest turtle. *Breviora* 436: 1-32.

Foto: F. Trujillo

5. Biogeografía continental colombiana: un enfoque desde la hidrografía

Germán Galvis, Lina M. Mesa S. y Carlos A. Lasso

La biogeografía de colombiana está enmarcada en dos grandes eventos, el levantamiento de los Andes en la plataforma continental emergida desde el Cretáceo (Escudo Guayanés) y el cierre del Istmo de Panamá y el surgimiento de la cordillera Occidental. Colombia es una región con una topografía muy accidentada debido a la presencia de tres cordilleras que atraviesan el país en sentido sur-norte, donde el desarrollo de estas en el tiempo delineó la distribución histórica de los organismos en este sector del continente.

La cordillera Central en Colombia desde el Cretáceo hasta el Terciario Medio

Después de la separación de África y Suramérica hace aproximadamente 100 Ma (Cretáceo Superior), en el borde noroccidental de la plataforma continental la única tierra emergida consistía en una extensa isla de poca altura y alargada en sentido sur-norte. Esta isla correspondía a la actual cordillera Central, la cual en su región más septentrional se encontraba coronada por la Sierra Nevada de Santa Marta y la actual serranía de San Lucas. Según Duque (1978), el origen de este sector norte es de difícil explicación porque carece de registros sedimentarios del Cretáceo-Paleoceno Inferior. Sin embargo, esto mismo puede indicar que la actual Sierra Nevada estuvo acoplada a la cordillera Central durante dicha época, siguiendo la dirección del brazo de Mompóx. Al mismo tiempo, el borde occidental del continente y el flanco occidental de la cordillera Central estaban limitados por la falla de Romeral (Figura 1). Esta falla en la actualidad divide de norte a sur, tanto la corteza oceánica como la continental y las cordilleras Central y Occidental, extendiéndose desde Calamar en el canal del Dique al norte a lo largo de los valles de los ríos Cauca y Patía hasta Guayaquil en Ecuador (Duque 1978).

Al profundizarse más la falla de Romeral, el movimiento de subducción ocasionado por el desplazamiento continuo de la placa de Suramérica hacia el occidente, produjo que ésta se montara sobre la corteza oceánica de la placa de Nazca, generando así un borde occidental de la cordillera Central mas levantado y con un relieve

R. Antelo

más abrupto que el Oriental. Este último margen presenta menor pendiente y en él aún se pueden observar remanentes de la superficie del peneplano original.

En ese entonces la cordillera Central se encontraba separada del resto de la Plataforma Continental al oriente, por un mar epicontinental o cuenca marginal, que se abría paso al Caribe por lo que es hoy el Lago de Maracaibo (Venezuela) y que según Radelli (1967), consistía en una serie de fosas de diferentes profundidades (2.000 m o más), en las cuales se formaban lagos o mares interiores que se intercomunicaban al penetrar el mar durante las grandes transgresiones marinas. También podrían secarse al quedar aislados en períodos áridos y transformarse en grandes salares que al juntarse, dieron origen a domos salinos como los de Zipaquirá y Nemocón. Esta cuenca probablemente se abría paso al Pacífico en su sector sur en el portal de Guayaquil (Figura 2) y continuaba de allí hacia el sur por el costado oriental de los Andes hasta Bolivia (Lundberg *et al*. 1998).

A finales del Cretáceo la costa oriental de tierra firme en esta cuenca marginal se convierte en una planicie baja en la cual se depositan arcillas y arenas traídas por ríos del Escudo Guayanés y posteriormente de la cordillera Central. Aquí se forman extensos pantanos con acumulación de restos vegetales que al descomponerse constituyeron las turberas, que en la actualidad son los mantos de carbón que se encuentran en los alrededores de la Sabana de Bogotá y en otros departamentos como Boyacá, Norte de Santander, Córdoba, La Guajira, Antioquia, Valle del Cauca y Cauca. Estos sedimentos pertenecen a lo que hoy se conoce como formación Guaduas y formaron una planicie costera a la que todavía alcanza la influencia del mar (van der Hammen 1998). En esta planicie hubo muchos paleocauces meándricos, tanto de este período como de los subsiguientes; la mayoría con dirección oriente-occidente provenientes del Escudo Guayanés o con dirección contraria hacia el oriente provenientes de la cordillera Central.

Desde principios del Terciario (65 Ma) la influencia dulceacuícola marcó otra época en la historia de Colombia. El área de la actual Sabana de Bogotá que se encontraba en una zona baja tropical, solo tuvo influencia de ríos, los cuales depositaron arcillas, arenas y gravillas en lo que anteriormente eran las turberas. Ocasionalmente, se presentó un movimiento tectónico de compresión, que hizo plegar localmente los sedimentos y llegaron a formarse cerros bajos. Para esta época ya existen cadenas de cerros en el área de la actual cordillera Oriental, pero todavía gran parte es un área de tierra baja y plana que permite el paso de ríos desde lo que es actualmente el valle del Magdalena hacia los Llanos Orientales (van der Hammen 1998).

En el Mioceno Temprano (23 Ma) los llanos eran entonces una planicie costera del borde occidental de la cuenca marginal que se había colmatado con la erosión del Escudo Guayanés. Posteriormente, cuando la cordillera Central empezó a levantarse, los sedimentos fueron predominantemente andinos (Hoorn *et al.* 1995), lo que índica que la cuenca marginal se colmató, transformándose en una gran planicie y cuenca fluvial, formando el cauce del paleo Orinoco que desembocaba donde hoy es la cuenca del Lago de Maracaibo.

Es posible que en el lapso de tiempo que transcurrió entre el Paleoceno y el Mioceno (alrededor de 34 Ma), la enorme planicie sedimentaria que se formó al colmatarse la cuenca marginal, haya drenado en forma alternativa o simultanea hacia el Caribe o hacia el portal de Guayaquil como desembocadura hacia el Pacífico del paleo Amazonas occidental, tal como ha sido propuesto por Katzer (1903) (Figura 3). Al cerrarse este portal, la gran extensión pantanosa (Lago de Pebas) que formaba hacia su desembocadura en el Amazonas occidental, se represó y desbordó hacia el Caribe, con lo cual formó un sistema llamado paleo Amazonas–Orinoco.

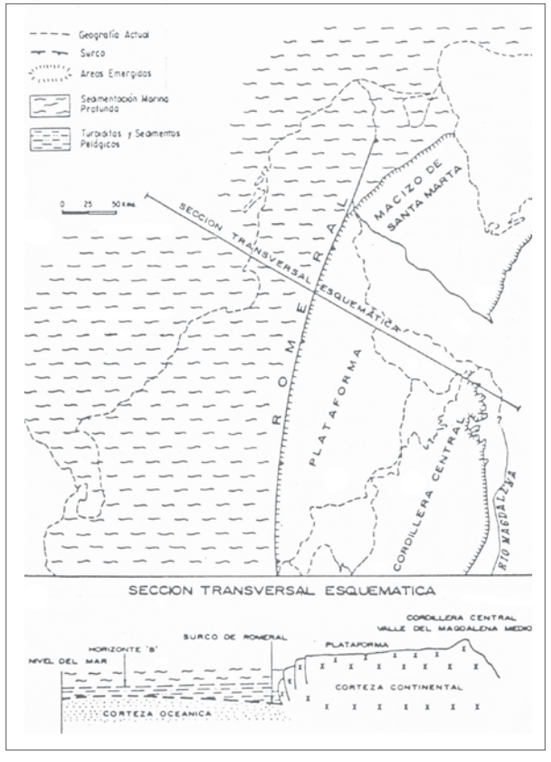


Figura 1. Sector noroccidental de Colombia en el Cretáceo Inferior. Tomado de Duque (1978).

Existen evidencias de la fauna dulceacuícola habitante del límite de esta planicie fluvial, en particular registros de fósiles de tortugas relacionados con los grupos de tortugas modernas (Capítulo 4). Así, la familia Podocnemididae presenta fósiles del período Paleoceno descubiertos en el Cerrejón y en la Sabana de Bogotá (Nemocón). En el Mioceno Superior los registros

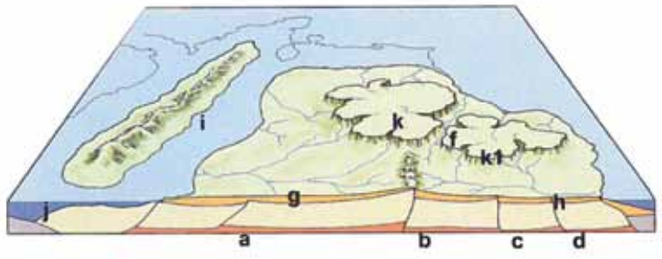


Figura 2. Esquema de la cordillera Central como una isla y del mar epicontinental del Cretáceo entre la cordillera Central y el Escudo Guayanés en el noroccidente de Suramérica. Cordillera Central (izquierda); Escudo Guayanés (derecha). Tomado de Galvis *et al.* (2006).

corresponden a otros podocnémidos y para *Chelus* sp. (Tocaima, Cundinamarca). Para el Mioceno Inferior existen registros del desierto de la Tatacoa en La Venta, Huila (*Pritchardi* y *Podocnemis medemi*). Adicionalmente hay registros de datación mucho más antigua para Zapatoca en Norte de Santander, donde se encontró un fósil de una Cryptodira de agua dulce del período Cretáceo Temprano. Estas distribuciones de grupos fósiles relacionados con especies actualmente cisandinas indican la ausencia de una cordillera Oriental, y la presencia de una cordillera Central emergida que marca el límite occidental de distribución que en el Mioceno Inferior se volvió más continuo continentalmente al emerger la cordillera Oriental, corroborando esto, la presencia ya de un género terrestre, *Cheloniodis* sp., para La Venta, Huila. En contraste y de datación mucho más reciente, para el Pleistoceno Inferior en Tocaima (Cundinamarca) se encontraron fósiles de tortugas relacionadas con Centro y Norteamérica (Kinosternidae), lo que supone una cordillera Central aún de baja elevación, o un límite norte de la cordillera Central menos septentrional (ver capítulo 4).

Una corroboración adicional a la existencia de esta cuenca colmatada son los registros fósiles de peces de agua dulce del Mioceno en el sistema paleo Orinoco estudiados por Lundberg *et al.* (1988). Así, numerosos elementos como Dipnoi, Serrasalmidae, Pimelodidae (*Phractocephalus hemiliopterus*) etc., se encontraron en localidades como el desierto de La Tatacoa en el alto Magdalena y en proximidades de Coro en el Estado Falcón de Venezuela. Sin embargo, son grupos ausentes en la actualidad en las cuencas de los ríos Magdalena y Catatumbo.

Surgimiento de la cordillera Oriental en el Mioceno Medio hasta la actualidad

En la región andina durante la mayor parte del Terciario hubo muy poca actividad orogénica hasta la reactivación en el Mioceno. Hace unos 11 a 10 Ma comenzó un levantamiento general de ciertas partes de la cordillera Oriental limitando la conexión entre el valle del Magdalena y los llanos, aunque la Sabana de Bogotá continuaba en un nivel tropical. El Macizo de Garzón en el sector sur de la actual cordillera Oriental (límite entre los departamentos de

R. Antelo

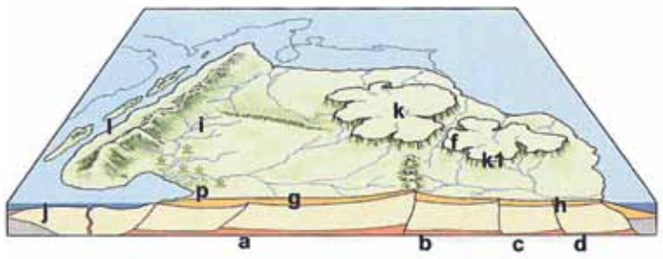


Figura 3. Portal de Guayaquil, desembocadura del Amazonas occidental. Tomado de Galvis *et al.* (2006).

Huila y Caquetá), es un bloque levantado que se inclina hacia el oriente, mientras que el borde occidental forma la cima de la cordillera en este sector, allí queda expuesto el basamento cristalino que hace parte del Escudo Guayanés. Este basculamiento fue producido por compresión al reactivarse el movimiento de la placa continental hacia el occidente, formando el valle alto del río Magdalena. En esa época los movimientos tectónicos causaron grandes deslizamientos y formaron corrientes de lodo que arrastraron grandes bloques de piedra (formación Marichuela). Hace unos 6 Ma comenzó el gran levantamiento final de la cordillera Oriental, hasta llegar a su altura actual hace unos 3 Ma (van der Hammen 1998).

Al mismo tiempo más al norte ocurría el desplazamiento hacia el oriente de la placa Caribe, que se movía en forma tangencial con respecto al borde continental e hizo desprender la Sierra Nevada de Santa Marta de la serranía de San Lucas y en un movimiento semicircular, desplazarse hacia su posición actual. La falla de Oca, que corta el borde norte de la Sierra Nevada en línea recta y continua a través de la baja Guajira y el Estado Falcón, marca el límite entre dicha placa y el continente en ese sector.

El fracturamiento del Escudo en forma del Macizo de Garzón es precursor también de la separación posterior del Orinoco y el Amazonas, a través del levantamiento del arco del Vaupés. Este saliente promovió el afloramiento hace unos 11 Ma aproximadamente de basamento cristalino, que se observa en la serranía de La Macarena hacia el occidente (Galvis *et al.* 2007). Así, este paleo Amazonas represado como una gran cubeta, terminó después de colmatarse de sedimentos, desbordando sobre su antigua cabecera de poca elevación (arco de Purús). Esta fue la forma probablemente, mediante la cual debió formarse el actual río Amazonas.

Sin embargo, se debe tener en cuenta que los cauces de los dos enormes paleo ríos presentes en el continente americano en ese entonces, no se han encontrado hasta el momento, y de haberlo hecho, el paleo Amazonas al cerrarse el portal de Guayaquil, habría mantenido su salida al Pacífico, desgastando la cordillera a medida que esta se levantaba, convirtiéndose así, en lo que los geógrafos llaman un "río ante-

R. Antelo

cedente". Otro tanto habría ocurrido con el paleo Amazonas-Orinoco y el arco del Vaupés. Por tanto, es más probable que bajo un clima bastante más seco que el actual, estos "ríos" no eran otra cosa que cuencas semi-endorreicas con áreas pantanosas extensas de muy poca elevación que en períodos de mayor precipitación se intercomunicaban en forma similar a lo que actualmente ocurre con los ríos africanos de la zona subsahariana. Así, el continente en su conjunto debió ser árido, como lo es Australia o África, áreas donde no hay grandes cordilleras perpendiculares a la dirección de los vientos alisios y donde la zona de mayor precipitación debió ser el borde nororiental del Escudo Guayanés.

Surgimiento de la cordillera Occidental en el Paleoceno hasta la actualidad

La falla de Romeral también era el límite oriental de la cordillera Occidental, la cual en el Paleoceno en el sector norte aún se encontraba sumergida en forma de una cadena volcánica submarina. Esta bordeaba el margen de la plataforma y posteriormente en el Eoceno Temprano al profundizarse la falla como producto de un vulcanismo activo, dio origen a la fase inicial del levantamiento del cinturón fragmentado de San Jacinto al norte. Este último bordea el fragmento de plataforma continental que está cubierto hoy en día por los sedimentos de la Depresión Momposina (Duque 1978). Ya en el Eoceno Medio e Inferior en el occidente de esta área ocurrió un basculamiento entre la serranía de San Jacinto y la Depresión Momposina, lo que permitió que se formara un mar somero entre la serranía de San Jacinto emergida como islas costeras y la nueva línea de costa al oriente. En este mar crecieron arrecifes coralinos y se formaron por sedimentación areniscas y pizarras hacia el norte y grandes barras litorales al sur. Detrás de las barras hubo extensos manglares que son actualmente los mantos de carbón del alto río San Jorge y norte de Antioquia. En el Oligoceno al occidente de la serranía de San Jacinto, en lo que hoy es el valle del Sinú y la serranía de Las Palomas, hubo una sedimentación pelágica de turbiditas que hoy cubren el fondo del valle y su borde occidental.

En el Mioceno mientras las serranías continuaban su levantamiento, la plataforma continental se hundió y el mar cubrió casi toda la Depresión Momposina durante la transgresión marina de finales del Mioceno. Al ocurrir esto, el río Magdalena que probablemente desembocaba en el Lago de Maracaibo porque la serranía de Perijá aun no se levantaba, comenzó a verter sus aguas en esta depresión, cuya formación probablemente está relacionada con el desplazamiento de la Sierra Nevada hacia el norte a lo largo de la falla de San Jorge (Duque 1978).

En el Plioceno las turbiditas del valle del Sinú se levantaron y en su costado occidental se formaron barreras coralinas, separadas por lagunas, y paralelas a la línea de costa de la serranía de San Jacinto. Luego se formaron fallas perpendiculares a la costa y los bloques entre estas se inclinaron en distintas direcciones (Bürgl 1957). Paralelamente en el Eoceno, sedimentos y vulcanismo submarino contribuyeron a formar elevaciones más acentuadas al sur, tales como la serranía de los Paraguas y el cerro de Tatamá en los límites de los departamentos de Chocó y Valle de Cauca, y los Farallones de Citará entre Chocó y Antioquia, alcanzando alturas cercanas o superiores a 4.000 m. Mientras en el extremo norte, la serranía de San Jacinto y los Montes de María ni siquiera alcanzaban alturas de 1.000 m y algunas de sus cimas estaban coronadas de corales del Oligoceno, aún cuando eran simples atolones del mar Caribe (Bürgl 1957).

Más hacia el suroccidente, hace alrededor de 15 Ma, se empezó a formar el Istmo de Panamá. Primero fue un océano profundo y abierto hasta el crecimiento de un arco de islas y la subsecuente acumulación de terrenos en acreción y el progresivo crecimiento de cuencas sedimentarias aisladas a lo largo de la barrera que estaba creciendo. Sin embargo, el contacto entre el Pacífico y el Caribe persistió hasta el Mioceno Inferior y un mar somero permaneció abierto hasta alrededor de 3,5 Ma, pero solo hasta el final del Plioceno. No obstante, el istmo puede haber estado temporalmente abierto debido a las fluctuaciones del océano (Coates y Obando 1996) (Figura 4).

De esta forma en el Mioceno Inferior-Plioceno, se crearon una serie de cuencas sedimentarias que antecedieron el cierre del Istmo de Panamá y que corren paralelas a este; estas son las del Canal y Chucunaque en Panamá y la del Atrato en el Pacífico colombiano. Dichas cuencas se formaron en el Neógeno por subducción de la placa suramericana con el bloque Chocó en el sector del Istmo, lo que a su vez generó el levantamiento de las serranías del Darién, Baudó (único límite montañoso occidental del río Atrato) y Dabeiba (Coates y Obando 1996), modelando este sector del continente como lo conocemos en la actualidad.

A su vez, la parte oeste de la cordillera Occidental o región Pacífica actual, se formó con una gran depresión o geosinclinal (geosinclinal de Bolívar), que forma varias cuencas bajas separadas por anticlinales débiles que atraviesan estas depresiones en sentido oriente-occidente (Figura 5). El Atrato drena la depresión norte que desemboca hacia el golfo de Urabá, mientras que hacia el sur esta depresión se continúa con la cuenca del San Juan. Las cabeceras de estos dos ríos están separadas por la divisoria de aguas que forma el anticlinal de Istmina, con solo 60 m s.n.m. (West 2000). Esto demuestra que esta área es geológicamente tan reciente que la divisoria de aguas es un terreno bajo y pantanoso, por el cual en aguas altas se puede pasar en canoas de una cuenca a la otra ("Arrastradero de las Ánimas") y en el que sus faunas ícticas sean casi similares con algunas diferencias que dependen mas bien de diferentes condiciones ecológicas en las dos cuencas. El Atrato tiene un extenso sistema pantanoso de agua dulce en la parte baja de su curso y el San Juan sólo pantanos salobres en el estuario. Circunstancias similares se presentan en Panamá con el río Tuira que también tuvo comunicación con el Atrato y fue la vía de penetración de la fauna dulceacuícola suramericana hacia Centroamérica y viceversa, aunque actualmente entre estos dos ríos si hay una divisoria neta. El caso de la fauna de tortugas también representa un ejemplo claro de conexión de la vertiente pacífica con Centroamérica, con el caso de la presencia común de géneros como *Kinosternon* y *Rhinoclemmys* que tienen como límite de distribución sur la cuenca del río San Juan, corroborando en lo que la mayoría de autores coinciden y es que la última barrera entre Centroamérica y Suramérica fue justamente lo que hoy es el valle Atrato-San Juan, el cual se colmató de cenizas y sedimentos provenientes de la cordillera Occidental hace 2,5 Ma.

El bajo San Juan es desviado en dirección occidental por un arco estructural ubicado al norte de Buenaventura y las colinas

R. Antelo

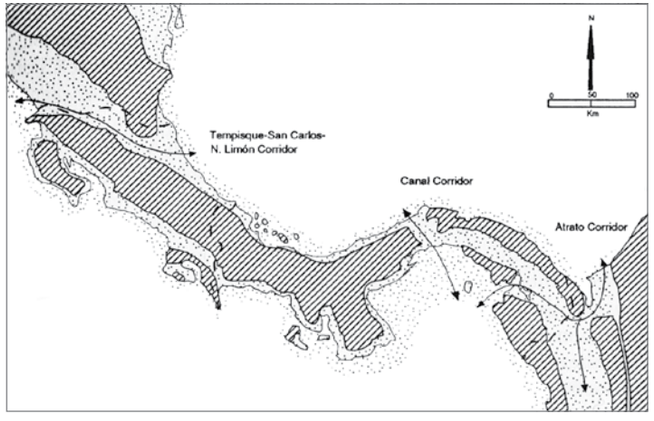


Figura 4. Istmo de Panamá en el Plioceno Superior, alrededor de 3 Ma. Tomado de Coates y Obando (1996).

que corresponden a esta planicie separan dicha cuenca de las planicies costeras que se extienden desde Buenaventura hacia el sur, hasta las inmediaciones de Guapi. El eje del geosinclinal en esta parte corresponde a la línea actual costera de estas planicies, ya que la parte occidental fue destruida por sumersión y erosión (Gorgona es remanente del límite occidental de esa antigua costa) (Figura 5). Al sur de Guapi se encuentra la elevación de Tumaco, expresada por elevaciones bajas que atraviesan el geosinclinal y a las cuales antecede el río Patía con su cauce abierto a través de rocas Terciarias de esta débil estructura y de la propia cordillera Occidental. Cuando estas comenzaban a emerger, las condiciones de humedad eran diferentes a las que había al mismo tiempo en la región precisandiana, por lo cual el costado occidental de la cordillera Central mostraba en ese entonces (Mioceno), condiciones suficientemente húmedas para que la cuenca del río Patía se convirtiera en un "río antecedente". Ya en el extremo sur del geosinclinal, se encuentra otro arco estructural que divide el sistema Esmeraldas-Quiquindé de la gran cuenca fluvial Guayas-Daule (West 2000).

Hacia el extremo occidental de la región andina, la presencia de mantos de carbón del Terciario Medio en el alto Cauca y en Amagá (los dos lugares situados al occidente de la cordillera Central) indican que esa zona era aún costa en el Mioceno, pues este carbón como todo el carbón que encontramos en Colombia, no es otra cosa que antiguos manglares, lo cual indica que para ese entonces el borde occidental de dicha cordillera era aún costa del Pacífico. Esta formación también sugiere que el río Cauca es posterior al levantamiento de la cordillera Occidental y que probablemente es el río Patía, el río más antiguo del territorio colombiano, ya que es el único río antecedente que corta la cordillera Occidental para desembocar al Pacífico, aunque con sus cabeceras muy cercanas a las del río Cauca.

Un ejemplo de distribución dulceacuícola que recrea la falla de Romeral es la del pez del género *Ichthyoelephas* (Characiformes, Prochilodontidae), conocido como besote o pataló, el cual se encuentra actualmente tanto en la cuenca del Magdalena y en el alto río Cauca, como en la cuenca del río Guayas en Ecuador. Esto permite asumir que estuvo presente de sur a norte siguiendo los ríos de la antigua línea de costa occidental de la cordillera Central a lo largo de la falla de Romeral, desde el río Guayas hasta la región precursora del alto Cauca y Magdalena. Este género en la actualidad no se encuentra en los ríos de la vertiente Pacífica ni en los ríos Atrato y Sinú que nacen en la cordillera Occidental, por lo cual su dispersión debe ser anterior al levantamiento final de dicha cordillera. No se sabe con exactitud cuando se formó el río Cauca, pero probablemente su valle alto alcanzó la altura actual en el período de máxima actividad orogénica de los Andes en Colombia (entre 5-3 Ma).

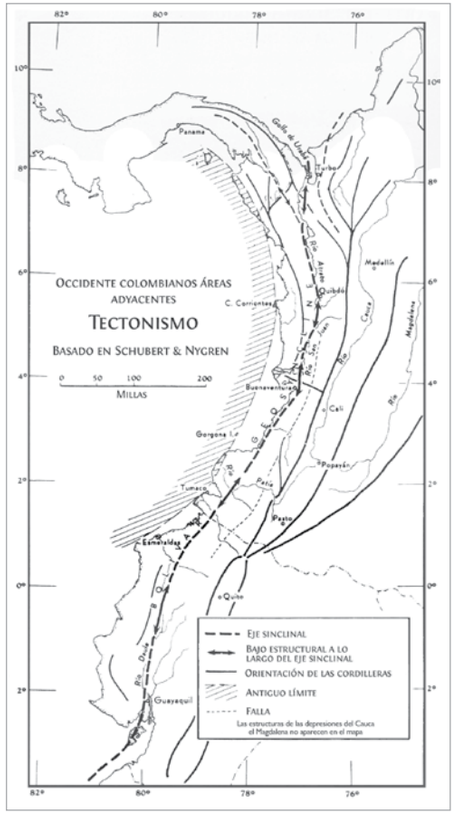


Figura 5. Geosinclinal de Bolívar en el Pacífico colombiano. Tomado de West (2000).

Bibliografía

- Bürgl, H. 1957. Materia prima para la fabricación de cemento en los alrededores de Cartagena (inédito). Biblioteca del Servicio Geológico Nacional.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus Pp. 21-57. *En:* Jackson J. B. C., A. F. Budd y A. G. Coates (Eds.). Evolution and Environment in Tropical America. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Duque, H. C. 1978. Geotectónica y evolución de la región noroccidental colombiana. Ministerio de Minas y Energía, Instituto Nacional de Investigaciones Geológico Mineras, Sección de Estratigrafía, Bogotá, Colombia. 48 pp.
- Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-D., M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto y M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas: región Leticia. Conservacion Internacional. Serie de Guias Tropicales de Campo 5. Bogotá, Colombia. 546 pp.
- Galvis, G., J. I. Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, R. Royero, C. Castellanos, C. A. Gutiérrez, Y. L. P. Yesid, L. M. Mesa, P. Sánchez-D. y C. Cipamocha. 2007. Peces de la Orinoquia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural-Incoder y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 425 pp.
- Hoorn, C. J., J. Guerrero, G. A. Sarmiento y M. A. Lorente. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23: 237-240.
- Katzer, F. 1903. Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien). Verlag von Max Weg, Leipzig. 296 pp.
- Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. Malabarba y F. Wesselingh. 1998. The stage for neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers. Pp. 13-48. *En:* Malabarba L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena y C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J., O. J. Linares, M. E. Antonio y P. Nass. 1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae: Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco formation, Venezuela: A further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 131-138.
- Radelli, L. 1967. Geologie des Andes Colombienes. Travaux du laboratoire de Geologie de la Faculté des Sciences de Grenoble, Memoires No. 6. 457 pp.
- van der Hammen, T. 1998. Plan ambiental de la cuenca alta del río Bogotá: Análisis y orientaciones para el ordenamiento territorial. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Bogotá, Colombia. 142 pp.
- West, R. C. 2000. Las tierras bajas del Pacífico colombiano. Instituto Colombiano de Antropología e Historia. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá. 301 pp.

Foto: R. Antelo

6. Filogenia y filogeografía de las tortugas continentales colombianas

Mario Vargas-Ramírez

Las investigaciones en filogenia y filogeografía, que han incluido especies de tortugas continentales colombianas, han contribuido significativamente al entendimiento de su diversidad y han aportado información importante relacionada con: (i) diversificación genética a través de su rango de distribución, (ii) relaciones evolutivas y tiempos aproximados de especiación/divergencia entre y dentro de especies, (iii) factores históricos y geográficos que han originado dicha diversidad y diversificación y (iv), inferencias cruciales hacia su conservación. En este capítulo se revisan las investigaciones en filogenia y filogeografía que han involucrado especies de tortugas continentales presentes en Colombia y se exponen las principales razones por la cuales se debe incentivar el desarrollo de este tipo de investigaciones en el país.

Estudios de filogenética molecular y filogeografía

La filogenética molecular es la disciplina que estudia filogenias y procesos evolutivos mediante el análisis de secuencias de ADN o aminoácidos. Para el análisis filogenético de secuencias alineadas, tácitamente todos los métodos describen la evolución de dichas secuencias usando un modelo que consiste de dos componentes: un árbol filogenético y una descripción de la forma de evolución de secuencias individuales por reemplazamiento de nucleótidos o aminoácidos a lo largo de las ramas de ese árbol (Whelan *et al.* 2001). La única figura que Darwin utilizó en su libro *El Origen de las Especies* (Darwin 1859) para describir la evolución, fue un dibujo de estructura como árbol; desde los ancestros en las base de las ramas primarias, a través de ancestros más recientes en las ramas secundarias, hasta organismos contemporáneos en sus brotes terminales. Hoy día, estas relaciones son usualmente representadas mediante un "árbol" esquemático conformado por una serie de nodos unidos entre sí por ramas. Los nodos terminales (brotes o hojas) representan las secuencias conocidas de los organismos actuales. Los nodos internos representan divergencias ancestrales entre dos (o

M. Morales-B.

más) grupos genéticos aislados; cada nodo interno esta unido a una rama representando la evolución desde su ancestro, y dos (o más) ramas representando sus descendientes. El largo de las ramas en el árbol representan las distancias evolutivas que separan los nodos; la topología del árbol es la información acerca del orden de las relaciones, sin considerar el largo de las ramas (Whelan *et al.* 2001).

La filogeografía es una disciplina que estudia los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de linajes genealógicos, especialmente aquellos a nivel intra-específico (Avise 1998). La palabra como tal apareció más de 20 años atrás (Avise *et al*. 1987) y desde entonces su uso en la literatura relacionada con genética evolutiva ha crecido exponencialmente. Como tal, filogeografía es una subdisciplina de la biogeografía en la que las unidades primarias de análisis son grupos monofileticos inferidos de análisis filogenéticos (Arbogast y Kenagy 2008). El análisis e interpretación de la distribución de linajes requiere usualmente información proveniente de la genética molecular, genética de poblaciones, filogenética, demografía, etología y geografía histórica. Como resultado, la filogeografía es una disciplina integral (Avise 1998). El análisis filogeográfico requiere el uso de uno o más marcadores moleculares cuando la filogenia poblacional intra-especifica es investigada, pero en principio, cualquier fuente de caracteres filogenéticamente informativos pueden ser utilizados. El marcador molecular más utilizado en estudios filogeográficos ha sido el ADN mitocondrial animal (ADNmt). Varias características de ANDmt animal se ajustan bien para examinar las distribuciones geográficas de linajes evolutivos. Primero, el genoma del ADNmt animal es típicamente heredado de manera uni-parental (matrilineal) y por esto tiene un tamaño poblacional efectivo de un cuarto comparado con el genoma nuclear (Avise *et al.* 1987). Segundo, el genoma mitocondrial posee una tasa relativamente rápida de evolución molecular (Brown *et al.* 1982). Estas características conducen a una segregación geográfica rápida y divergencia genética de poblaciones en ausencia de flujo genético. Como resultado, estudios filogeográficos usando el ADNmt proveen usualmente mayor resolución sobre los patrones intra-especificos de variación geográfica que métodos no moleculares (Avise 2000). La filogenia matrilineal constituye una fracción minúscula de la compleja información genealógica dentro de un linaje sexual. Debido a esto, en años recientes conclusiones evolutivas basadas exclusivamente en el ADNmt han sido vistas con preocupación, y la inclusión de marcadores genómicos nucleares en estudios filogeográficos ha sido recomendada. Sin embargo, el ADNmt sigue siendo en muchos casos la herramienta ideal para descifrar procesos de diferenciación, especialmente en linajes que han divergido recientemente (ver revisiones en Brito y Edwards 2009, Zink y Barrowclough 2008). Varias décadas de investigación empírica y teórica han proporcionado un conocimiento amplio acerca de las tasas a las que diferentes regiones del genoma mitocondrial evolucionan en animales. En varios casos esta información puede ser utilizada para estimar los tiempos de divergencia evolutiva y para desarrollar marcos temporales generales para la evaluación de hipótesis biogeográficas alternativas (Arbogast y Kenagy 2008).

Investigaciones en filogenia y filogeografía que involucran especies de tortugas continentales presentes en Colombia

Filogenia molecular de las tortugas de río de la familia Podocnemididae

Vargas-Ramírez *et al.* publicaron en el 2008 los resultados de la investigación: Filogenia molecular y tiempos de divergencia de tortugas de río ancestrales de Suramérica y Madagascar de la familia Podocnemididae. Usando información de secuencias de genes mitocondriales y nucleares, esta investigación se enfocó en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de todas las especies vivientes de la familia Podocnemididae mediante los métodos filogenéticos de máxima verosimilitud, parsimonia máxima y análisis Bayesiano. Adicionalmente, se estimaron los tiempos de diversificación mediante la técnica de reloj molecular relajado usando evidencia fósil. Los análisis filogenéticos sugirieron una hipótesis basal robusta donde el género Malagasi *Erymnochelys* es hermano de las *Podocnemis* Suramericanas, y *Peltocephalus* constituye el taxón hermano de *Erymnochelys* + *Podocnemis*. Dentro del género *Podocnemis*, *P. unifilis* + (*P. erythrocephala* + *P. lewyana*) constituyó el clado terminal robusto y *P. sextuberculata*, *P. vogli*, y *P. expansa* fueron revelados como especies hermanas sucesivas. Basados en los resultados de esta investigación, Vargas-R. *et al.* (2008) proponen un escenario biogeográfico histórico con los siguientes puntos principales: (i) la separación de *Peltocephalus* fue estimada con una media de 86 millones de años (Ma) sugiriendo su origen en la región de Gondwana que posteriormente constituiría Suramérica; (ii) la divergencia entre *Erymnochelys* y *Podocnemis* se estimó con una media de 78 Ma, apoyando la hipótesis que el hundimiento del puente terrestre que conectaba a Madagascar y Antárctica + Suramérica condujo al origen de *Erymnochelys;* (iii) las especies actuales de género *Podocnemis* evolucionaron desde el Eoceno Tardío (cerca de 37 Ma) hasta el Mioceno Medio (cerca de 15 Ma). Esta investigación además evidenció que las especies del género *Podocnemis* divergieron largo tiempo atrás comparándolas con otras especies de tortugas continentales neotropicales (p. e. *Chelonoidis carbonaria*; Vargas-R. *et al.* 2010, o especies del género *Trachemys*; Fritz *et al*. 2011). Debido a que todas las especies vivientes de la familia Podocnemididae se encuentran amenazadas por explotación humana y modificación de hábitat, merecen especial atención como objetivos de conservación al representar linajes ancestrales dentro de la fauna de quelonios actual (Near *et al.* 2005).

Filogenia molecular de las tortugas hicoteas (*Trachemys*) de la familia Emydidae

Fritz *et al.* (2011) publicaron los resultados del estudio: Filogenia molecular de las tortugas hicoteas centro y suramericanas: implicaciones para su biogeografía y sistemática (Testudines: Emydidae: *Trachemys*). En este estudio se analizó la filogenia, sistemática y biogeografía de las tortugas hicoteas (*Trachemys spp*) usando información de secuencias mitocondriales y nucleares de la mayoría de taxones suramericanos y de la parte sur de Centroamérica, especies representantes de la parte norte de Centroamérica, Antillas y Norteamérica y especies norteamericanas relacionadas, mediante la aplicación de máxima verosimilitud, reloj molecular relajado usando evidencia fósil y análisis de rango ancestral. Sus resultados tuvieron

Podocnemis erythrocephala. Foto: F.J.M. Rojas-Runjaic

implicaciones en la sistemática de algunas especies, demostrando que la delineación actual de especies de Centro y Suramérica no es correcta. Los autores sugieren que *Trachemys grayi* es una especie politípica distintiva y agrupa, aparte de la subespecie nominotípica, *T. g. emolli* y *T. g. panamensis*. *Trachemys ornata* también es politípica con las subespecies *T. o. ornata*, *T. o. callirostris*, *T. o. cataspila*, *T. o. chichiriviche* y *T. o. venusta*. Adicionalmente, *T. adiutrix* debe ser considerada como subespecie de *T. dorbigni*. Los autores además infirieron que todas las especies estudiadas de *Trachemys* se originaron en el Mioceno tardío a Plioceno Temprano; de 11,50 a 5,14 Ma. El ancestro de las dos subespecies de *T. dorbigni* colonizo Suramérica más probablemente antes del establecimiento de la conexión terrestre entre Centro y Suramérica, mientras las dos subespecies suramericanas de *T. ornata* representan un evento de migración independiente más reciente desde Centroamérica.

Filogenia molecular de tortugas terrestres de la familia Testudinidae

Le *et al*. (2006) publicaron los resultados de la investigación: Filogenia molecular de tortugas terrestres (Testudines: Testudinidae) basada en genes mitocondriales y nucleares.

Esta investigación se enfocó en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de la familia Testudinidae mediante los métodos filogenéticos de máxima verosimilitud, parsimonia máxima y análisis Bayesiano usando información de secuencias de genes mitocondriales y nucleares. En esta investigación se incluyeron 32 especies que abarcan todos los géneros y subgéneros de la familia Testudinidae, representando el 65% de su diversidad total. Como resultado se obtuvo una filogenia bien resuelta con linajes basales que corresponden a la relación hermana entre *Manouria* de Asia y *Gopherus* de Norte América. Adicionalmente, se revelaron dos clados principales de testudines: *Indotestudo*, *Malacochersus* y *Testudo* y un clado diverso que incluye *Pyxis*, *Aldabrachelys*, *Homopus*, *Chersina*, *Psammobates*, *Kinixys* y *Geochelone*. Sin embargo, *Geochelone* fue revelada parafilética, con especies distribuidas en por lo menos cuatro clados independientes. Basados en los resultados de esta investigación, Le *et al*. (2006) proponen un escenario biogeográfico histórico con los siguientes puntos principales de relevancia para especies suramericanas: (i) de acuerdo con el registro fósil, la familia Testudinidae se origina en Asia. Sin embargo, África fue el centro principal de origen y diversificación de varias especies (ii) Se infirió un origen africano a las tortugas terrestres suramericanas y de galápagos (grupo *Geochelone carbonaria*), contrario a la teoría acerca de su origen norteamericano. La dispersión de tortugas desde África a Suramérica pudo haber sido facilitada por las corrientes ecuatoriales, las cuales fluyen hacia el occidente (iii) Las tortugas terrestres Testudinidae suramericanas y de galápagos se situaron en el género *Chelonoidis* (Fitzinger 1835, especie tipo *C. carbonaria*), el cual había sido previamente reconocido como subgénero.

M. Morales-B.

Trachemys callirostris. Foto: F. Trujillo

Filogenia y filogeografía del género *Rhinoclemmys* (Geoemydidae)

Le y McCord publicaron en el 2008 los resultados de la investigación: Relaciones filogenéticas e historia biogeográfica del género *Rhinoclemmys* Fitzinger,1835 y la monofilia de la familia de tortugas Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). Esta investigación se enfocó en la filogenia molecular del género *Rhinoclemmys* mediante los métodos filogenéticos máxima verosimilitud, parsimonia máxima y análisis Bayesiano, usando información de

M. Morales-B.

secuencias de genes mitocondriales y nucleares. En esta investigación, para examinar las relaciones filogenéticas del género *Rhinoclemmys*, se incluyeron las nueve especies reconocidas y tres sub-especies de *R. pulcherrima*: *R. pulcherrima incisa*, *R. pulcherrima manni* y *R. pulcherrima rogerbarbouri*. Adicionalmente, se incluyeron otras 12 especies de geoemydidos representando todos los linajes mayores de este grupo. Para evaluar la hipótesis que *Rhinoclemmys* llego a América a través de Europa o África, incluyeron las tres especies de *Mauremys* del Paleártico occidental. Para examinar la monofilia de los geoemydidos con respecto a los testudinidos, incluyeron cinco especies de tortugas terrestres que representan alta diversidad genética dentro de la familia Testudinidae. Se estimaron los tiempos de diversificación de las especies mediante la técnica de reloj molecular relajado, usando evidencia fósil. Adicionalmente, se examinaron los patrones de diversificación biogeográfica de *Rhinoclemmys* construyendo cladogramas de área relacionando la hipótesis filogenética resultante con teorías de especiación en Centro y Suramérica. Los resultados de esta investigación revelaron dos clados robustamente soportados dentro de *Rhinoclemmys*; *R. annulata* + *R. pulcherrima* y *R. areolata* + *R. funerea* + *R. melanosterna* + *R. diademata* + *R. punctularia*. En el último clado, las relaciones hermanas entre *R. funerea* y *R. melanosterna* y entre *R. punctularia* y *R. diademata* también aparecen robustamente soportadas. Sin embargo, la posición de *R. nasuta* y *R. rubida* se revelaron débilmente soportadas. Basados en los resultados de esta investigación, Le y McCord (2008) proponen un escenario biogeográfico histórico con los siguientes puntos principales: (i) en acuerdo con evidencia paleontológica, los resultados corroboran la hipótesis que *Rhinoclemmys* migró desde Asia a América a través del estrecho de Bering en el Eoceno Temprano. (ii) La radiación de *Rhinoclemmys* en Centro y Suramérica corresponde bien con eventos vicariantes que incluyen el levantamiento de las Sierra Madres en México en el Oligoceno, las elevaciones de Chiapas, Guatemala y Honduras en el Mioceno y dispersión a través del Ismo de Panamá en el Plioceno. (iii) Los resultados filogenéticos sugieren que este grupo invadió Sur América por lo menos cuatro veces; *R. nasuta* se dispersó antes del levantamiento del Istmo de Panamá mediante la colisión del bloque del Chocó con el norte de Suramérica en el Mioceno Tardío. La diversificación dentro del grupo *punctularia* y *funerea* pudo haber sido influenciada por dispersión a traves del Istmo de Panamá, aunque la separación entre estos dos grupos pudo haber ocurrido antes de la formación de este. (iv) El incremento en aridez en las tierras bajas durante el Pleistoceno influenció la distribución de las tortugas semi-acuáticas *R. diademata* y *R. punctularia*. Sus distribuciones actuales concuerdan con la hipótesis de refugios del Pleistoceno (Haffer 1969); *R. diademata* restringida a la cuenca del Maracaibo y *R. punctularia* distribuida en la cuenca baja del Amazonas.

Filogeografía de las tortugas terrestres *Chelonoidis carbonaria* y *Chelonoidis denticulata* (Testudinidae)

Vargas-Ramírez *et al.* (2010), publicaron los resultados del estudio: Tortugas morrocoy rojo y amarillo *Chelonoidis carbonaria* y *Chelonoidis denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), en sabanas y bosques suramericanos: ¿reflejan diferentes hábitats sus filogeografías? En este estudio se investigó la diferenciación filogeográfica de las tortugas terrestres amazónicas *Chelonoidis carbonaria* y *C. denticulata* mediante los métodos filogenéticos de máxima verosimilitud, parsimonia máxima y análisis Bayesiano, usando información de secuencias del gen mitocondrial citocromo b. Adicionalmente, se estimó para la especie de sabana *C. carbonaria* los tiempos aproximados de divergencia de sus poblaciones mediante la técnica de reloj molecular relajado, usando evidencia fósil. Los resultados revelaron que los haplotipos de *C. carbonaria* se agrupan en cinco grupos distintos que reflejan la distribución irregular en hábitats de sabana: clado Norte, conformado por individuos provenientes de la costa Caribe colombiana; clado Sur, conformado por individuos provenientes de Paraguay; clado Noroccidental, conformado por individuos de los Llanos Orientales colombianos; clado Nororiental, conformado por individuos provenientes de la Guayana Francesa y clado Oriental conformado por individuos provenientes de Brasil. En contraste, haplotipos de *C. denticulata* se diferenciaron débilmente. La diversidad, estructura filogeográfica y el patrón de distribución existente de *C. carbonaria* se formaron debido a la dispersión permitida por el encogimiento del bosque tropical y vicarianza subsecuente causada por re-expansión de este, causando fragmentación poblacional en "islas de sabana". Vargas-R. *et al.* (2010) proponen que los eventos de vicarianza para las poblaciones de *C. carbonaria* se iniciaron en el Plioceno y continuaron en el Pleistoceno. Las diferencias genéticas entre secuencias de las diferentes poblaciones (distancias *p* no corregidas), que asemejan diferencias observadas entre distintas subespecies del la especie *Testudo graeca* del Paleártico occidental (Fritz *et al.* 2007, 2009), sugieren que *C. carbonaria* es una especie politípica. Un objetivo futuro es evaluar si los diferentes morfotipos existentes corresponden con las diferentes unidades genéticas

Rhinoclemmys melanosterna. Foto: M. Merchán

M. Morales-B.

identificadas o nuevas. Considerando las diferencias genéticas, esto podría conducir a una diferenciación taxonómica. Consecuentemente, es necesaria una evaluación morfológica y genética a lo largo del rango de distribución. Los clados de *C. carbonaria* identificados representan unidades evolutivas significativas (ESUs; Moritz 1994) y sus rangos geográficos exactos deben ser determinados.

Estudio filogeográfico de *Mesoclemmys dahli* (Chelidae)

Vargas-R. *et al.* (2012) adelantaron el estudio: Débil divergencia genética entre las dos tortugas cabeza de sapo *Mesoclemmys dahli* y *M. zuliae* (Testudines: Pleurodira: Chelidae). En este estudio se analizó la filogeografía y diferenciación de *M.dahli* y *M. zuliae* usando información de secuencias del gen mitocondrial citocromo b mediante la aplicación de máxima verosimilitud y análisis Bayesiano. Adicionalmente, usando información nuclear de estas especies y otros representantes de la familia Chelidae, se infirió su tiempo de divergencia mediante la técnica de reloj molecular relajado, usando evidencia fósil. Comparado con *M. gibba*, *M. dahli* y *M. zuliae* parecen estar debilmente diferenciadas genéticamente. Otras especies del género necesitan ser estudiadas antes de hacer inferencias acerca de su estatus taxonómico. Los resultados de esta investigación además revelaron que *M. dahli* y *M. zuliae* divergieron con una media de 10,63 Ma y que esta estimación esta correlacionada con el levantamiento de la serranía de Perijá, sugiriendo que el evento de especiación de las dos especies fue causado por orogenia. Se identificó la existencia de estructura poblacional en *M. dahli* y fue mucho más marcada que en otra especie endémica colombiana, *Podocnemis lewyana*, sugiriendo que la estructura en fragmentos del bosque seco, hábitat típico de *M. dahli*, favorece más la estructuración genética que la presencia en un cauce de un río, hábitat típico de *P. lewyana*.

Chelonoidis carbonaria. Foto: F. Trujillo

Recomendaciones

Aunque las tortugas pueden ser consideradas como un grupo bien conocido de vertebrados, existen todavía innumerables preguntas a ser resueltas acerca de las relaciones sistemáticas dentro de los Testudines (Klemens 2000). En años pasados, análisis filogenéticos y filogeográficos revelaron que varias especies de tortugas continentales previamente reconocidas representaron múltiples linajes genealógicos, conduciendo a revisiones taxonómicas y reconsiderando estrategias de conservación (p. e. Fritz *et al.* 2008, 2010, Praschag *et al.* 2007). Hoy día se presenta imparcialidad taxonómica y geográfica relacionada con este tipo de investigaciones. Mientras la filogeografía de varias tortugas continentales del Paleártico occidental y Neoártico son bien conocidas, relativamente pocos estudios se han llevado a cabo en Centro y Suramérica (ver Vargas-R. *et al.* 2012). Hasta el momento, pocas especies de tortugas continentales colombianas han sido incluidas en estudios filogenéticos y filogeográficos, siendo prioritario incentivar el desarrollo de este tipo de investigaciones en el país. Estos estudios no solo generaran importante información hacia el entendimiento de sus patrones y procesos evolutivos, sino también tendrán implicaciones cruciales para la determinación de prioridades para su conservación.

Mesoclemmys raniceps. Foto: R. Bernhard

M. Morales-B.

Bibliografía

- Arbogast, B. S. y G. J. Kenagy. 2008. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 819-825.
- Avise, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: A personal reflexion. *Molecular Ecology* 7: 371-379.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigl, C. A. Reeb y N. C. Saunders.1987. The mitochondrial DNA bridge between populations genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 457-498.
- Brito, P. H. y S. V. Edwards. 2009. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica* 135: 439–455.
- Brown, W. M., E. M. Prager, A. Wang y A. C. Wilson. 1982. Mitochondrial DNA sequences of primates: Tempo and mode of evolution. *Journal of Molecular Evolution* 18: 225-239.
- Fritz, U., A. K. Hundsdörfer, P. Široký, M. Auer, H. Kami, J. Lehmann, L. F. Mazanaeva, O. Türkozan y M. Wink. 2007. Phenotypic plasticity leads to incongruence between morphology-based taxonomy and genetic differentiation in western Palaearctic tortoises (Testudo graeca complex; Testudines, Testudinidae). *Amphibia-Reptilia*: 28: 97–121.
- Fritz, U., D. Guicking, M. Auer, R. S. Sommer, M. Wink y A. K. Hundsdörfer. 2008. Diversity of the southeast Asian leaf turtle genus *Cyclemys*: How many leaves on its tree of life? *Zoologica Scripta* 37: 367–390.
- Fritz, U., D. J. Harris, S. Fahd, R. Rouag, E. Graciá-M.; A. Casalduero, P. Široký, K. Mohsen, T. B. Jdeidi y A. Hundsdörfer. 2009. Mitochondrial phylogeography of Testudo graeca in the western Mediterranean: Old complex divergence in North Africa and recent arrival in Europe. *Amphibia-Reptilia*: 30: 63–80.
- Fritz, U., S. Gong, M. Auer, G. Kuchling, N. Schneeweiss y A. K. Hundsdörfer. 2010. The world's economically most important chelonians represent a diverse species complex (Testudines: Trionychidae: Pelodiscus). *Organism Diversity and Evolution* 10: 227-242.
- Fritz, U., M. Packert, M. Vargas-R., J. Maran, H. Stuckas y A. K. Hundsdörfer. 2011. Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: Implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae: Trachemys). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 125-136.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131–137.
- Klemens, M. W. (Ed.). 2000. Turtle Conservation. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Le, M., C. J. Raxworthy, W. P. McCord y L. Mertz. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular. Phylogenetics and Evolution* 40: 517-531.
- Le, M. y W. P. McCord. 2008. Phylogenetic relationships and biogeographical history of the genus *Rhinoclemmys* Fitzinger 1835 and the monophyly of the turtle family Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 751-767.
- Moritz, C. 1994. Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373–375.
- Near, T. J., P. A. Meylan y H. B. Shaffer. 2005. Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: An example using turtles. *American Naturalist* 165: 137-146.
- Praschag, P., A. K. Hundsdörfer y U. Fritz. 2007. Phylogeny and taxonomy of endangered south and southeast Asian freshwater turtles elucidated by mtDNA sequence variation (Testudines: Geoemydidae: Batagur, Callagur, Hardella, Kachuga, Pangshura). *Zoologica Scripta* 36: 429–442.
- Vargas-R., M., O. V. Castaño-M. y U. Fritz. 2008. Molecular phylogeny and divergence times of ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). *Organism Diversity and Evolution* 8: 388–398.
- Vargas- R., M., J. Maran y U. Fritz. 2010. Red- and yellow-footed tortoises (*Chelonoidis carbonaria, C. denticulata*) in South American savannahs and forests: Do their phylogeographies reflect distinct habitats?. *Organism Diversity and Evolution* 10: 161–172.
- Vargas-R., M., J. Michels, O. V. Castaño-M., G. Cárdenas-A., N. Gallego-G. y U. Fritz. 2012 Weak genetic divergence between the two South American toad-headed turtles *Mesoclemmys dahli* and *M. zuliae* (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Amphibia-Reptilia* DOI:10.1163/15685381-00002840.
- Whelan S., P. Liò y N. Goldman. 2001. Molecular phylogenetics: State-of-the art methods for looking into the past. *Trends in Genetics* 17:262–272.
- Zink, R. M. y G. F. Barrowclough. 2008. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2107–2121.

Foto: O. Hernández

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

John L. Carr

Segunda parte:
INDIVIDUOS

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

Importancia de la morfología

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

M. Morales-B.

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

Varios autores han respondido a estas críticas resaltando la importancia de seguir empleando la morfología en la sistemática (Wiens 2004, Will y Rubinoff 2004, Smith y Turner 2005, Assis 2009, Assis y De Carvalho 2010). Algunos autores han notado un efecto sinergístico de combinar datos morfológicos y moleculares en análisis de filogenia (resumido en Assis 2009), siendo algunas de las ventajas asociadas al uso de caracteres morfológicos un aumento en la resolución, menos homoplastia en la morfología y un aumento en el apoyo de las ramas en la topología. Hay varios ejemplos de estudios de filogenia de tortugas que combinan análisis de datos morfológicos y moleculares (p. e. Shaffer *et al.* 1997, Iverson 1998, Stephens y Wiens 2003). De acuerdo a Assis (2009), tanto los datos morfológicos como moleculares son informativos con respecto a la biodiversidad, pero la significancia de la morfología como algo fundamental para la sistemática y la reconstrucción de filogenias, tanto en un sentido histórico como conceptual, no es suficientemente reconocida en la actualidad (Rieppel y Kearney 2007, Assis 2009).

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

Análisis de caracteres para morfología

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

Los análisis de caracteres de la manera descrita por Wiens (2001), incluye los procesos interrelacionados de definición, delimitación, codificación y ordenamiento de estados de los caracteres con base en las observaciones tanto cualitativas como cuantitativas de aspectos del cuerpo del animal y la partición de la información en descripciones lógicas y coherentes de cada carácter, sus formas alternativas (estados) y cómo estas formas están relacionadas unas a otras, proponiendo de esta forma una hipótesis de carácter (Rieppel 2007, Rieppel y Kearney 2007). El protocolo estándar para el estudio filogenético consiste en comenzar examinando caracteres (varias hipótesis) propuestos anteriormente para el mismo grupo de organismos (Schuh y Brower 2009). Es común en estos estudios, refinar las definiciones de los caracteres y añadir otros (p. e. Yasukawa *et al.* 2001, Joyce y Bell 2004, Bour y Zaher 2005). En el caso de tortugas, la tabla 1 resume los estudios filogenéticos de todas las familias de tortugas continentales de Colombia. La lista contiene análisis que van desde todas las familias de tortugas existentes (p. e. Shaffer *et al.* 1997) hasta análisis de un solo género (p. e. Cadena *et al.* 2008) y muchos estudios que combinan tanto taxones vivos como fósiles (p. e. Gaffney *et al.* 2011).

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

M. Morales-B.

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

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

mulaciones han mostrado que la cantidad y calidad de información de los caracteres faltantes puede afectar la precisión de los resultados, pero la simple falta de datos no debe ser una justificación para la exclusión de un carácter o de taxón al que le falten los datos (Wiens 2003).

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

La codificación de caracteres es el proceso de delimitar y organizar los datos para el análisis con un algoritmo para computador (Poe y Wiens 2000, Schuh y Brower 2009). Dos de los criterios mencionados anteriormente para la exclusión de los caracteres, se relacionan con la codificación de caracteres polimórficos para el análisis. Sin embargo, se han desarrollado métodos para la codificación de caracteres polimórficos, caracteres que varían en forma continua y variables morfométricas o merísticas (Wiens 1999, Zelditch *et al.* 2000, Smith y Gutberlet 2001, Wiens 2001, Lawing *et al.* 2008). Actualmente, hay metodologías y herramientas disponibles para ayudar en la recopilación, documentación y estandarización de datos morfológicos. Un ejemplo es el software llamado Mesquite (Maddison y Maddison 2011) que puede utilizarse para compilar y editar una matriz de datos para el análisis filogenético. Con el módulo SILK (Ramírez *et al.* 2007) se puede documentar los estados de caracteres vinculados con imágenes digitales. Otra herramienta de software es Fast Morphology GFC (Chang y Smith 2001), que se utiliza para transformar datos de especímenes a un carácter por taxón matriz de datos con codificación de frecuencia general (Smith y Gurberlet 2001), uno de los métodos más utilizados para codificar datos continuos o polimórficos para hacer un análisis filogenético.

Caracteres morfológicos de tortugas

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

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

M. Morales-B.

cas osteológicas del cráneo y de la concha. Las características del cráneo incluyen el propio cráneo, la mandíbula y el aparato hioideo. También se incluyen las características que pueden estar presentes en la ramfoteca maxilar o mandibular (epidérmicos). La revisión más completa de caracteres craneales se encuentra en Gaffney (1972, 1979) y Gaffney *et al.* (2006). Los caracteres de la concha están basados en las características tanto osteológicas como epidérmicas, principalmente las articulaciones entre los huesos (suturas), las uniones entre los escudos (costuras) y las impresiones de las costuras de los escudos en los huesos subyacentes (surcos), visibles en conchas sin escudos y en los fósiles. Hay diferencias desafortunadas en la nomenclatura utilizada para los huesos y escudos de la concha por paleontólogos y zoólogos, así que es recomendable indicar expresamente que se hace referencia a un hueso o un escudo. La terminología de la concha recomendada por Dundee (1989) y utilizada por Rueda-A. *et al.* (2007) tiene un mínimo de modificaciones de la nomenclatura utilizado por los zoólogos hace mucho tiempo (Tabla 2). La terminología utilizada a menudo por los paleontólogos se encuentra en Zangerl (1969). Las referencias a muchos otros caracteres anatómicos se muestran en la tabla 2.

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

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

Recomendaciones para estudios de filogenia de tortugas

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

Bibliografía

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

M. Morales-B.

of the American Museum of Natural History 216: 1-121.

- Carr, J. L. 1991. Phylogenetic analysis of the neotropical turtle genus *Rhinoclemmys* Fitzinger (Testudines: Emydidae). Tesis Doctoral, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois. 290 pp.
- Chang, V. y E. N. Smith. 2001. *Fast MorphologyGFC* Version 1.0. http://www3.uta.edu/faculty/ensmith
- Crumly, C. R. 1985. A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae). *Studia Geologica Salmanticensia, Volumen Especial, Studia Palaeocheloniologica* 1: 115-124.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407-415.
- Dundee, H. A. 1989. Inconsistencies, inaccuracies, and inadequacies in herpetological methodology and terminology, with suggestions for conformity. *Herpetological Review* 20: 62-65.
- Emerson, S. B. y P. A. Hastings. 1998. Morphological correlations in evolution: Consequences for phylogenetic analysis. *Quarterly Review of Biology* 73: 141-162.
- Ennen, J. R., J. E. Lovich, B. R. Kreiser, W. Selman y C. P. Qualls. 2010. Genetic and morphological variation between populations of the Pascagoula map turtle (*Graptemys gibbonsi*) in the Pearl and Pascagoula rivers with description of a new species. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 98-113.
- Gaffney, E. S. 1972. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates* 2486: 1-33.
- Gaffney, E. S. 1975. Phylogeny of the chelydrid turtles: A study of shared derived characters in the skull. *Fieldiana Geology* 33: 157-178.
- Gaffney, E. S. 1977. The side-necked turtle family Chelidae: A theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates* 2620: 1-28.
- Gaffney, E. S. 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164: 65-376.
- Gaffney, E. S. y P. A. Meylan 1988. A phylogeny of turtles. Pp. 157-219. *En:* Benton, M. J. (Ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1: Amphibians, reptiles, birds. Clarendon Press, Oxford.
- Gaffney, E. S., P. A. Meylan, R. C. Wood, E. Simons y D. De Almeida Campos. 2011. Evolution of the side-necked turtles: The family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 350: 1-237.
- Gaffney, E. S., H. Tong y P. A. Meylan. 2006. Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300: 1-698.
- Hillis, D. M. y J. J. Wiens. 2000. Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. Pp. 1-19. *En:* Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hirayama, R. 1985. Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea); a preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia, Volumen Especial, Studia Palaeocheloniologica* 1: 141-157.
- Iverson, J. B. 1991. Phylogenetic hypotheses for the evolution of modern kinosternine turtles. *Herpetological Monographs* 5: 1-27.
- Iverson, J. B. 1998. Molecules, morphology, and mud turtle phylogenetics (Family Kinosternidae). *Chelonian Conservation and Biology* 3: 113-117.
- Iverson, J. B., R. M. Brown, T. S. Akre, T. J. Near, M. Le, R. C. Thomson y D. E. Starkey. 2007. In search of the tree of life for turtles. *Chelonian Research Monographs* 4: 85-106.
- Joyce, W. G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48: 3-102.
- Joyce, W. G. y C. J. Bell. 2004. A review of the comparative morphology of extant testudinoid turtles (Reptilia: Testudines). *Asiatic Herpetological Research* 10: 53-109.
- Joyce, W. G., A. Petričević, T. R. Lyson y N. J. Czaplewski. 2012. A new box turtle from the Miocene/Pliocene boundary (Latest Hemphillian) of Oklahoma and a refined chronology of box turtle diversification. *Journal of Paleontology* 86: 177-190.
- Lawing, A. M., J. M. Meik y W. E. Schargel. 2008. Coding meristic characters for phylogenetic analysis: A comparison of step-matrix gap-weighting and generalized frequency coding. *Systematic Biology* 57: 167-173.
- Legler, J. M. 1990. The genus *Pseudemys* in Mesoamerica: Taxonomy, distribution, and origins. Pp. 82-105. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Loveridge, A. y E. E. Williams. 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 115: 163-557.
- Lovich, J. E. y C. H. Ernst. 1989. Variation in the plastral formulae of selected turtles with comments on taxonomic utility. *Copeia* 1989: 304-318.
- MacLeod, N. y P. L. Forey. 2002. Morphology, Shape and phylogeny. Taylor and Francis, London, UK. 318 pp.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. http://mesquiteproject.org
- McCord, W. P., M. Joseph-Ouni y W. W. Lamar. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical* 49: 715-764.
- Meylan, P. A., E. S. Gaffney y D. De Almeida Campos. 2009. *Caninemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. *American Museum Novitates* 3639: 1-26.
- Murphy, R. W., K. H. Berry, T. Edwards, A. E. Leviton, A. Lathrop y J. D. Riedle. 2011. The dazed and confused identity of Agassiz's land tortoise, *Gopherus agassizii* (Testudines, Testudinidae) with the description of a new species, and its consequences for conservation. *ZooKeys* 113: 39-71.
- O'Leary, M. A. y S. Kaufman. 2011. MorphoBank: Phylophenomics in the "cloud". *Cladistics* 27: 529-537.
- Padial, J. M. y I. De la Riva. 2009. Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 97-122.
- Padial, J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7: 1-14.
- Parsons, T. S. 1968. Variation in the choanal structure of recent turtles. *Canadian Journal of Zoology* 46: 1235-1263.
- Perälä, J. 2002. The genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae): Phylogenetic inferences. *Chelonii* 3: 32-39.
- Poe, S. y J. J. Wiens. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. Pp. 20-36. *En:* Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Prevosti, F. J. y M. A. Chemisquy. 2010. The impact of missing data on real morphological phylogenies: Influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 26: 326-339.
- Pritchard, P. C. H. 1988. A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31: 625-686.
- Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. Turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology No. 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 414 pp.
- Ramírez, M. J., J. A. Coddington, W. P. Maddison, P. E. Midford, L. Prendini, J. Miller, C. E. Griswold, G. Hormiga, P. Sierwald y N. Scharff. 2007. Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology. *Systematic Biology* 56: 283-294.
- Rieppel, O. 2007. The performance of morphological characters in broad-scale phylogenetic analyses. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 297-308.
- Rieppel, O. y M. Kearney. 2007. The poverty of taxonomic characters. *Biology and Philosophy* 22: 95-113.

M. Morales-B.

- Romer, A. S. 1956. Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 772 pp.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M., R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. De La Ossa-V., J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Bogotá. 538 pp.
- Scheyer, T. M. 2007. Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): Implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins. Tesis Doctoral, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, Bonn, Germany. 343 pp.
- Schuh, R. T. y A. V. Z. Brower. 2009. Biological systematics: Principles and applications, 2nd ed. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York. 311 pp.
- Schumacher, G. H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. Pp. 101-200. *En*: Gans C. y T. S. Parsons (Eds.). Biology of the Reptilia. Volume 4. Morphology D. Academic Press, London, UK.
- Scotland, R. W., R. G. Olmstead y J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Systematic Biology* 52: 539-548.
- Seidel, M. E. 2002. Taxonomic observations on extant species and subspecies of slider turtles, genus *Trachemys*. *Journal of Herpetology* 36: 285-292.
- Shaffer, H. B., P. Meylan y M. L. McKnight. 1997. Tests of turtle phylogeny: Molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology* 46: 235-268.
- Smith, E. N. y R. L. Gutberlet Jr. 2001. Generalized frequency coding: A method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 50: 156-169.
- Smith, H. M. y L. F. James. 1958. The taxonomic significance of cloacal bursae in turtles. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 61: 86-96.
- Smith, N. D. y A. H. Turner. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: Perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54: 166-173.
- Stephens, P. R. y J. J. Wiens. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 577-610.
- Tanner, W. W. y D. F. Avery. 1982. Buccal floor of reptiles, a summary. *Great Basin Naturalist* 42: 273-349.
- Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R. H. Thomas y A. P. Vogler. 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 70-74.
- Tinkle, D. 1962. Variation in shell morphology of North American turtles. I. The carapacial seam arrangements. *Tulane Studies in Zoology* 9: 331-349.
- Turtle Taxonomy Working Group-TTWG. 2007. Turtle taxonomy: Methodology, recommendations, and guidelines. *Chelonian Research Monographs* 4: 73-84.
- Waagen, G. N. 1972. Musk glands in recent turtles. Tesis de Maestría, University of Utah, Salt Lake City, Utah. 65 pp.
- Wiens, J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 327-362.
- Wiens, J. J. 2000. Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 220 pp.
- Wiens, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: Problems and solutions. *Systematic Biology* 50: 689-699.
- Wiens, J. J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52: 528-538.
- Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53: 653-661.
- Wiens, J. J., C. A. Kuczynski y P. R. Stephens. 2010. Discordant mitochondrial and nuclear gene phylogenies in emydid turtles: Implications for speciation and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 445-461.
- Wiens, J. J. y M. R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46: 332-345.
- Wiley, E. O. y B. Lieberman. 2011. Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics, 2nd ed. John Wiley and Sons, Hoboken. New Jersey. 406 pp.
- Will, K. W. y D. Rubinoff. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* 20: 47-55.
- Williams, E. E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94: 505-562.
- Winokur, R. M. 1982. Integumentary appendages of chelonians. *Journal of Morphology* 172: 59-74.
- Winokur, R. M. 1988. The buccopharyngeal mucosa of the turtles (Testudines). *Journal of Morphology* 196: 33-52.
- Winokur, R. M. y J. M. Legler. 1974. Rostral pores in turtles. *Journal of Morphology* 143: 107-120.
- Winokur, R. M. y J. M. Legler. 1975. Chelonian mental glands. *Journal of Morphology* 147: 275-292.
- Yasukawa, Y., R. Hirayama y T. Hikida. 2001. Phylogenetic relationships of geoemydine turtles (Reptilia: Bataguridae). *Current Herpetology* 20: 105-133.
- Zangerl, R. 1969. The turtle shell. Pp. 311-339. *En*: Gans, C., A. d. A. Bellairs y T. S. Parsons (Eds.). Biology of the Reptilia. Volumen 1: Morphology A. Academic Press, London, UK.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski y W. L. Fink. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. Pp. 37-83. *En:* Wiens, J. J. (Ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Zug, G. R. 1966. The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. *Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan* 647: 1-24.
- Zug, G. R. 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 142: 1-98.

Alto río Putumayo. Foto: F. Trujillo

Foto: A. Castro

8. Evolución y mecanismos de determinación sexual en tortugas

Nicole Valenzuela y Claudia Ceballos

Las especies de tortugas que habitan en Colombia poseen sistemas de determinación sexual genotípico y por temperatura. La diversidad de mecanismos de determinación del sexo continúa siendo un misterio evolutivo, aunque numerosos estudios teóricos y empíricos han ayudado a entender distintos aspectos. Los recursos genómicos emergentes han abierto la puerta para investigar las bases moleculares de la determinación del sexo en un contexto ecológico relevante para contestar preguntas evolutivas y de conservación. Siendo un orden taxonómico de los más amenazados de extinción, el sistema de determinación dependiente de la temperatura presente en la mayoría de las tortugas, representa un reto más para su persistencia dado al cambio climático global. En este capítulo se describe brevemente esta diversidad biológica y se dan algunas recomendaciones de las investigaciones en este campo que son de mayor importancia para el avance del conocimiento sobre la determinación sexual en las tortugas colombianas y su conservación.

Diversidad y parámetros de los sistemas de determinación sexual en quelonios

Las tortugas poseen variados sistemas de determinación sexual, incluyendo mecanismos bajo el control del genotipo del individuo (DSG) y mecanismos bajo el control de la temperatura ambiental (DST) (Bull 1983, Valenzuela y Lance 2004, Valenzuela 2008c). Los mecanismos dependientes de la temperatura son en general más comunes en tortugas que aquellos genotípicos, y las tortugas poseen dos de los tres tipos de DST conocidos en vertebrados, DST-Ia y II. El sistema DST-Ia es aquel donde los machos son producidos a temperaturas bajas y las hembras a temperaturas altas, por lo que también se denota como sistema DST MH (macho-hembra), mientras que el sistema II es aquel que produce machos a temperaturas intermedias y hembras a valores mayores y menores, por lo que se denota también como DST HMH (hembra-macho-hembra) (Valenzuela y Lance 2004). Otro parámetro importante es el de la temperatura pivotal, que es aquella temperatura cons-

A. Castro

tante que produce ambos sexos en proporción 1:1 a nivel poblacional, y que puede diferir de la temperatura umbral de cada individuo que se refiere a la susceptibilidad individual a la temperatura en su diferenciación sexual. En otras palabras, individuos en una población varían en el nivel de plasticidad, de modo que la temperatura umbral por encima de la cual un individuo dado se desarrolla como un sexo (p. e. hembra) y por debajo de la cual se desarrolla como el otro sexo (p. e. macho), no es la misma. La temperatura pivotal poblacional vendría siendo el promedio de la temperatura umbral de todos los individuos en la población. Es de notar que los términos temperatura pivotal y umbral son utilizados en la literatura como sinónimos algunas veces mientras en otras ocasiones se refieren a las dos definiciones descritas anteriormente, y por tanto se pueden prestar a malas interpretaciones. El rango de temperaturas que produce ambos sexos se denomina rango de transición. El sistema DST Ia posee un único rango de transición mientras que el sistema II posee dos. Existe un sistema DSTIb que es exactamente el opuesto del sistema Ia, pero que las tortugas no poseen sino que está presente en tuataras, lagartos y cocodrilianos (Valenzuela y Lance 2004). El efecto de la temperatura en la determinación sexual ocurre durante un tiempo limitado durante el desarrollo embrionario llamado el período termosensible (PTS) que corresponde aproximadamente al segundo tercio del desarrollo embrionario. Las temperaturas que producen el intervalo completo de proporciones sexuales varía entre especies y a veces entre poblaciones, así como también existe variación interespecífica en la temperatura pivotal, la amplitud, pendiente y simetría del rango de transición, y en el tiempo que tarda el período termosensible.

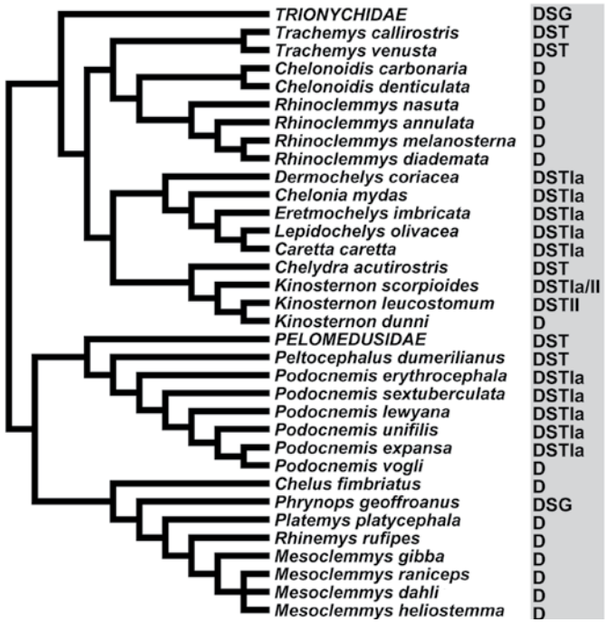


Figura 1. Mecanismo de determinación sexual y relaciones filogenéticas de las especies de tortugas presentes en Colombia y las familias ausentes en Colombia (en mayúsculas). D = mecanismo desconocido empíricamente. Fuente: Ewert *et al*. (2004), Valenzuela (2004b).

Aunque menos comunes en tortugas que los sistemas DST, los mecanismos de DSG incluyen sistemas de cromosomas sexuales tipo XX/XY y ZZ/ZW presentes en varios quelonios (Solari 1994, Valenzuela y Adams 2011). El sistema XX/XY significa que los machos portan dos cromosomas sexuales distintos (XY) y por tanto son heterogaméticos, ya que producen dos tipos de gametos que contienen el cromosoma X o el cromosoma Y (Bull 1983). Por el contrario, el sistema ZZ/ZW denota las especies cuyas hembras son heterogaméticas (ZW). Los cromosomas sexuales X y Y (o Z y W) pueden diferir entre ellos morfológicamente (heteromórficos) o no (homomórficos). Hay que notar que las especies con DST no poseen cromosomas sexuales ni otras diferencias genéticas consistentes entre los sexos (Valenzuela *et al*. 2003).

Evolución de la determinación sexual

La determinación sexual por temperatura parece ser ancestral en tortugas y posiblemente en reptiles (Organ *et al*. 2009, Pokorna y Kratochvil 2009, Valenzuela y Adams 2011) y por lo tanto, ha persistido por cientos de millones de años en los quelonios. Las proporciones sexuales producidas por la DSG son típicamente 1:1 machos:hembras y fáciles de explicar evolutivamente dada la herencia mendeliana de los cromosomas sexuales y el marco teórico Fisheriano. Este marco teórico predice que si el costo de producir una hembra y un macho es igual, la selección natural conlleva a las poblaciones a un equilibrio evolutivo estable de proporción sexual 1:1 ya que ésta equilibra la inversión energética en la función femenina y masculina (Fisher 1930). Por tanto, bajo la DSG se espera que las poblaciones tengan la misma proporción de machos y hembras, a menos que factores ambientales o de otro tipo causen un sesgo en la segregación mendeliana de los cromosomas sexuales, en la fertilización por gametos que contienen cada cromosoma sexual, o en la mortalidad de los cigotos de cada sexo (Valenzuela *et al*. 2003). En contraste, las proporciones sexuales producidas por la DST pueden ser sesgadas, lo cual ha hecho que la persistencia de este mecanismo sea difícil de entender evolutivamente, dados los drásticos cambios climáticos ambientales que las tortugas han experimentado durante más de 200 millones de años. Estos sesgos se explican si el costo de producción o la idoneidad darwiniana de los dos sexos no es igual (Bull 1983, Valenzuela 2004a). De las 322 especies de tortugas reportadas a nivel mundial (TTWG 2011), menos de un tercio han sido estudiadas con respecto a la determinación sexual, 85 de las cuales poseen DST y 20 DSG (Ewert *et al*. 2004, Valenzuela 2004b). Dada la distribución filogenética de estos mecanismos en el linaje de los quelonios, es posible que todas las tortugas de las familias Chelidae y Trionychidae posean DSG, pero esto debe ser confirmado empíricamente, sobretodo en vista de recientes observaciones en *Chitra chitra* (Trionychidae) de proporciones sexuales sesgadas por la temperatura (Kuchling y Kitimasak 2010). Los siste-

A. Castro

mas de determinación sexual conocidos de las tortugas habitantes en Colombia están listados en la figura 1.

Una serie de investigaciones han explorado la presencia de DST en reptiles y su correlación con parámetros de las historias de vida, condiciones ambientales, genética poblacional y filogenia de un conjunto de especies para evaluar el nivel de plasticidad, significancia, y potencial evolutivo de este sistema de determinación sexual (ver revisión en Valenzuela 2004a). A pesar de estos esfuerzos, el significado biológico de la DST es aparente en sólo pocos casos (Bull 1983, Shine 1999, Valenzuela 2004a, Warner y Shine 2005, 2008), ninguno de ellos en tortugas. Teóricamente la DST puede originarse, divergir, o extinguirse por evolución neutral o como respuesta a presiones de selección natural (Bull 1983, Valenzuela 2004a).

Varias hipótesis evolutivas han sido formuladas con relación a los factores genéticos o ambientales (maternos o paternos) que afectan la formación gonadal y otros aspectos de los fenotipos, los cuales influyen en la sobrevivencia o fecundidad de los individuos o las proporciones sexuales (Valenzuela 2004a). En general se predice que una especie pueda tener DST si los sesgos de las proporciones sexuales son ventajosos, están correlacionados con la temperatura y no son obtenibles bajo un sistema de DSG; si la temperatura afecta la idoneidad en forma diferencial en machos y hembras directamente o a través de un factor correlacionado con la temperatura; si la diferencia en idoneidad entre machos y hembras es suficientemente grande y conferida por ambientes que son encontrados frecuentemente en la naturaleza; o si la longevidad, sobreposición de las generaciones, o variación genética en la sensibilidad a la temperatura existe en forma tal que amortigua las fluctuaciones de las proporciones sexuales de modo que convierte la evolución de la DST en un proceso neutral. De otro lado, no se espera que una especie tenga DST si las proporciones sexuales son drásticamente sesgadas entre generaciones debido a la variabilidad de la temperatura ambiental o debido a la falta de suficiente variabilidad térmica durante el desarrollo embrionario; si existen cromosomas sexuales altamente heteromórficos que producen combinaciones YY o WW letales a las temperaturas naturales; si la DST está ligada a otro carácter que es desventajoso; si los padres o crías pueden controlar el hábitat o las condiciones ambientales a las cuales van a ser expuestas las crías durante el desarrollo; si existe baja correlación entre el ambiente y el fenotipo, de modo que la temperatura produce el sexo equivocado; si la temperatura y el factor que confiere la ventaja a cada sexo en forma diferencial están desacoplados; o si la mayoría de los ambientes normalmente utilizados son favorables a los dos sexos (Valenzuela 2004a). Curiosamente, las transiciones evolutivas en el sistema de determinación sexual en tortugas están íntimamente relacionadas con la aceleración de la tasa de evolución del número de cromosomas (Valenzuela y Adams 2011), aunque la conexión funcional de este patrón coevolutivo es aún desconocido.

Modelos ecológicos de la determinación sexual por temperatura

En algunas tortugas (y varios cocodrilianos) la temperatura promedio de incubación de los nidos naturales predice las proporciones sexuales en forma consistente con aquellas producidas por temperaturas constantes del mismo valor (Morreale *et al.* 1982, Standora y Spotila 1985, Spotila *et al.* 1987, Mrosovsky 1994). En otras tortugas sin embargo, las proporciones sexuales de nidos naturales difieren de las producidas en condiciones constantes (Pieau 1982, Wilhoft *et al.* 1983, Bull 1985, Schwarzkopf y Brooks 1985, Georges 1989, Mrosovsky *et al.* 1992, de Souza y Vogt 1994, Valenzuela 2001). Varios modelos estadísticos han sido propuestos para explicar la producción de machos y hembras en nidos naturales donde la temperatura cambia diariamente y a lo largo de la temporada de anidación. Los más simples incluyen la combinación del promedio y la varianza térmica en un diagrama bivariable utilizando el criterio de suma de cuadrados para ajustar una línea a los datos que separe las proporciones sexuales sesgadas hacia machos de aquellas sesgadas hacia hembras (Bull 1985, de Souza y Vogt 1994) o el número de horas durante las cuales la temperatura sobrepasa el valor pivotal (Wilhoft *et al.* 1983, Schwarzkopf y Brooks 1985, Mrosovsky *et al.* 1992, de Souza y Vogt 1994). Otros modelos tienen en cuenta el efecto acumulativo que la temperatura tiene en la determinación sexual e incluyen la suma de los

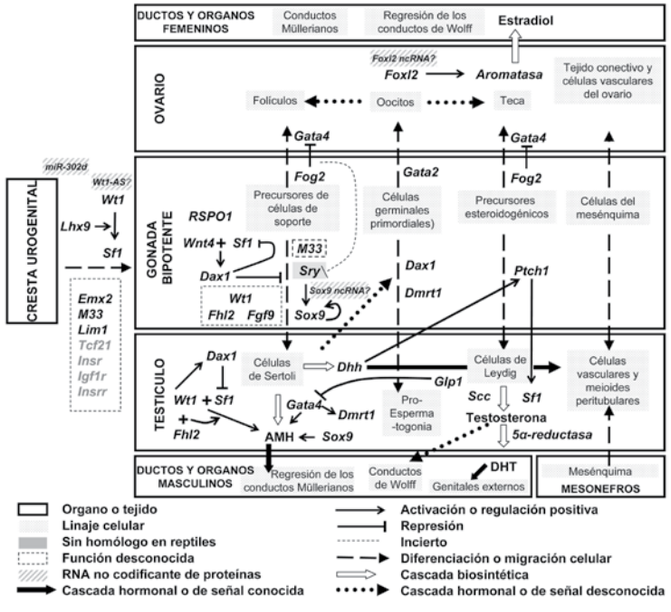


Figura 2. Red de genes reguladores de la determinación sexual e interacciones celulares durante la diferenciación gonadal de vertebrados. Basado en Valenzuela (2008a) con modificaciones de acuerdo a McFarlane y Wilhelm (2009) y Parma y Radi (2012). Es de notar que aunque esta no es una lista exhaustiva, el único elemento que no tiene un homólogo en tortugas es Sry, el cual es único en los mamíferos metaterios (Wallis *et al.* 2008).

A. Castro

grados-hora por encima de la temperatura mínima que permite el desarrollo embrionario (Unidades Térmicas Cumulativas o UTC) que se calcula como la integral bajo la curva del perfil de temperaturas durante el período termosensible (Valenzuela 2001). Un modelo de grados variables que predice 100% machos si el mayor desarrollo embrionario durante el período termosensible ocurre a temperaturas que de ser constantes produciría proporciones sesgadas hacia los machos en una especie dada, 100% hembras en el caso opuesto, y 1:1 machos:hembras en un rango intermedio de temperaturas (Parrott y Logan 2010). Por lo tanto, este modelo es inadecuado para predecir proporciones sexuales diferentes a 0, 50 y 100% machos como se observan en la naturaleza. Y por otro lado, la temperatura por encima y debajo de la cual transcurre la mitad del desarrollo embrionario (Temperatura Constante Equivalente o TCE) (Georges *et al*. 2005), que es el modelo más corroborado en la literatura. Este modelo mide la proporción del desarrollo que transcurre por encima de la temperatura pivotal y predice que las fluctuaciones térmicas con una varianza constante alrededor de un promedio estacionario producen proporciones sexuales iguales que la TCE. Los modelos de UTC y TCEs están restringidos en su aplicabilidad al rango de temperaturas que tienen un efecto lineal en el desarrollo embrionario. Sin embargo, las temperaturas a las cuales están expuestos los nidos naturales de muchas especies pueden sobrepasar o ser menores que estos valores óptimos para el desarrollo. Por último, el modelo no-lineal de la Temperatura Constante Equivalente (nlTCE) es una reciente extensión del modelo TCE e incorpora el efecto no lineal de las temperaturas por fuera del rango óptimo en el cálculo empírico de una temperatura constante que induce la misma tasa de desarrollo que el observado bajo temperaturas fluctuantes (Neuwald y Valenzuela 2011).

Bases moleculares de la determinación sexual

A nivel molecular, la determinación sexual en tortugas está controlada por un conjunto de genes en su mayor parte común a todos los vertebrados (Yao *et al*. 2004, Valenzuela y Shikano 2007, Valenzuela 2008a, Rhen y Schroeder 2010, Valenzuela 2010). Sin embargo, el factor que hace que esta red sea sensible a la temperatura en unas especies y no en otras, así como los elementos que controlan la activación del período termosensible en especies con DST son aún desconocidos, aunque algunos han sido propuestos (Valenzuela *et al*. 2006, Valenzuela 2008a-b). A pesar de esto, grandes avances han sido posibles en la última década para descifrar los circuitos moleculares responsables de la formación de machos y hembras en reptiles en general y tortugas en particular, los cuales continuarán a grandes pasos con el advenimiento de recursos genómicos ahora disponibles en varias especies de quelonios (Janes *et al*. 2008). En vertebrados en general así como en tortugas, el proceso del desarrollo sexual comienza con la formación temprana de las gónadas bipotenciales en la cresta gonadal, la cual da origen a ovarios o testículos dependiendo de la acción de elementos en esta red de genes (Figura 2) cuyos patrones espaciales y temporales de expresión pueden variar entre especies. Se distinguen dos pasos en este proceso, uno correspondiente a la determinación del sexo durante el cual se establece el destino sexual de las gónadas bipotenciales en forma irreversible (con la excepción de especies con hermafroditismo secuencial como en algunos peces), y el otro correspondiente a la diferenciación sexual durante la cual se expresa el dimorfismo gonadal que culmina en la completa formación de ovarios o testículos. En especies con DSG la determinación del sexo es seguida de la diferenciación sexual en forma más o menos lineal, mientras que en especies con DST estas dos etapas se pueden sobreponer por un tiempo más extenso del desarrollo embrionario (Valenzuela 2008c). En tortugas con DST, se ha estudiado la expresión de numerosos genes de esta red regulatoria y se ha encontrado que varios de ellos tienen una actividad sensible a la temperatura. Entre ellos se incluyen *Wt1* y *Sf1* que actúan en la formación de las gónadas bipotenciales y muestran expresión diferencial antes del inicio del período termosensible y son por tanto candidatos activadores del período termosensible (Valenzuela *et al*. 2006, Valenzuela 2008b); *Dax1*, *Sf1*, y *Dmrt1*, *Sox9, Amh*, y *Receptor de Andrógeno* cuya transcripción es más alta a temperaturas que producen machos; *Aromatasa*, *Foxl2* y *Rspo1*, y *Receptor de Estrógeno* cuya transcripción es mayor a temperaturas que producen hembras (Ramsey y Crews 2009, Rhen y Schroeder 2010, Valenzuela 2008c); y *Wtn4* cuya transcripción es termosensible pero el papel que juega en la producción de ovarios o testículos permanece incierta (Shoemaker *et al*. 2007).

En tortugas con DSG, la mayoría de los estudios moleculares se han concentrado en la identificación de los sistemas de cromosomas sexuales con métodos de citogenética molecular (Ezaz *et al*. 2006, Kawai *et al*. 2007, Martínez *et al*. 2008) que no eran discernibles con las técnicas de citogenética clásica y sólo recientemente se ha estudiado la expresión de genes en forma comparativa con los patrones observados en tortugas con DST (Valenzuela *et al*. 2006, Valenzuela y Shikano 2007, Valenzuela 2008a-b, 2010).

Determinación sexual y conservación

Las tortugas constituyen el orden de vertebrados más amenazado de extinción a nivel de proporción de especies en peligro, como resultado de una combinación de factores, que incluyen la sobreexplotación, el deterioro del hábitat y posiblemente la determinación sexual. Los escenarios de cambio climático predicen tanto el aumento de la temperatura global promedio como el incremento de la varianza térmica durante la temporada reproductiva de muchas especies de tortugas con DST (Neuwald y Valenzuela 2011), lo cual puede causar una feminización drástica de las poblaciones y un aumento de la mortalidad embrionaria que conllevaría a la disminución del potencial reproductivo y eventual extinción. El mayor peligro lo constituye la rapidez de los cambios climáticos que puede impedir la adaptación a tiempo mediante la evolución del DST, del comportamiento de anidación o la migración, particularmente si la destrucción o fragmentación de hábitats impide el acceso a zonas favorables para la sobrevivencia de la especie. Este riesgo de extinción se incrementa en especies con DST con poblaciones pequeñas o de cortas generaciones. Es de recalcarse que todo programa de manejo de especies con DST debe tener en cuenta la dependencia térmica del sistema de determinación sexual durante la evaluación de planes que involucren la traslocación de nidos o incubación artificial de huevos.

Dado el estado actual del conocimiento sobre la determinación del sexo en quelonios en general y aquellas especies presentes en nuestro país y el peligro de extinción que enfrentan muchas de ellas, las siguientes son áreas de investigación que deberían recibir prioridad en cuanto a recursos hu-

A. Castro

manos y de financiación para llevarse a cabo.

Estudios para establecer el sistema de determinación sexual en especies cuyo mecanismo es aún desconocido. Estos pueden incluir experimentos de incubación a múltiples temperaturas (idealmente un mínimo de cinco temperaturas de ser posible dentro del rango natural para la especie) con suficientes individuos por temperatura (p. e. 20 individuos por temperatura), que permita obtener datos para tratamientos estadísticos representativos (Valenzuela *et al*. 2003).

Estudios del contexto ecológico donde se lleva a cabo la determinación del sexo en la naturaleza. Estos trabajos incluyen la investigación de las condiciones naturales a las cuales están expuestos los nidos, tal como substrato de anidación, temperaturas naturales, fenología de anidación y condiciones a las que son expuestos los tortuguillos en las primeras etapas de vida. Esto permite entender cuáles son las condiciones ecológicamente relevantes en las cuales existe y evoluciona la determinación sexual y es importante para entender los efectos antropogénicos directos e indirectos de las poblaciones humanas que utilizan este recurso natural así como los planes de manejo.

Estudios sobre el efecto de las prácticas de manejo en la temperatura de incubación, tasas de eclosión y proporciones sexuales respecto a las nidadas naturales *in situ*. Aparte de la información básica obtenida en estudios como los descritos anteriormente, este tercer tipo de estudios es fundamental para evitar que los programas de conservación tengan efectos detrimentales que se contrapongan al objetivo de preservar las especies en peligro. Por ejemplo, las prácticas de manejo que trasladan nidadas de su lugar natural de postura para evitar la depredación o muerte por inundación durante crecientes, puede resultar en la producción de un solo sexo si los huevos son trasladados a sitios con condiciones muy frías o muy calientes dada la DST de la especie en cuestión.

Bibliografía

- Bull, J. J. 1983. Evolution of sex determining mechanisms. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- Bull, J. J. 1985. Sex ratio and nest temperature in turtles comparing field and laboratory data. *Ecology* 66: 1115-1122.
- de Souza, R. R. y R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *Journal of Herpetology* 28: 453-464.
- Ewert, M. A., C. R. Etchberger y C. E. Nelson. 2004. Turtle sex determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. Pp. 21-32. *En*: Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C.
- Ezaz, T., N. Valenzuela, F. Grützner, I. Miura, A. Geoerges, R. L. Burke y J. A. Marshall Graves. 2006. An XX/XY sex microchromosome system in a freshwater turtle, *Chelodina longicollis* (Testudines: Chelidae) with genetic sex determination. *Chromosome Research* 14: 139-150.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Georges, A. 1989. Female turtles from hot nests: Is it duration of incubation or proportion of development at high temperatures that matters?. *Oecologia* 81: 323-329.
- Georges, A., K. Beggs, J. E. Young y J. S. Doody. 2005. Modelling development of reptile embryos under fluctuating temperature regimes. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 18-30.
- Janes, D. E., C. Organ y N. Valenzuela. 2008. New resources inform study of genome size, content and organization in non-avian reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 48: 447-453.
- Kawai, A., C. Nishida-U., J. Ishijima, Y. Tsuda, H. Ota y Y. Matsuda. 2007. Different origins of bird and reptile sex chromosomes inferred from comparative mapping of chicken Z-linked genes. *Cytogenetic and Genome Research* 117: 92-102.
- Kuchling, G. y W. Kitimasak. 2010. Male biased sex ratio in captive bred Siamese narrow-headed softshell turtles, *Chitra chitra*: Does the incubation temperature influence hatchling sex in the Family Trionychidae? *Tropical Natural History* 10: 189-197.
- Martínez, P., N. Valenzuela, A. Georges y J. A. M. Graves. 2008. An XX/XY heteromorphic sex chromosome system in the Australian chelid turtle *Emydura macquarii*, a new piece in the puzzle of sex chromosome evolution in turtles. *Chromosome Research* 16: 815-825.
- McFarlane, L. y D. Wilhelm. 2009. Non-coding RNAs in mammalian sexual development. *Sexual Development* 3: 302-316.
- Morreale, S. J., G. J. Ruiz, J. R. Spotila y E. A. Standora. 1982. Temperature-dependent sex determination: Current practices threaten conservation of sea turtles. *Science* 216: 1245-1247.
- Mrosovsky, N. 1994. Sex ratio of sea turtles. *The Journal of Experimental Zoology* 270: 16-27.
- Mrosovsky, N., A. Bass, L. A. Corliss, J. I. Richardson y T. H. Richardson. 1992. Pivotal and beach temperatures for hawksbill turtles nesting in Antigua. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1920-1925.
- Neuwald, J. L. y N. Valenzuela. 2011. The lesser known challenge of climate change: Thermal variance and sex-reversal in vertebrates with temperature-dependent sex determination. *PLOS One* 6: 1-9.
- Organ, C. L., D. E. Janes, A. Meade y M. Pagel. 2009. Genotypic sex determination enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature* 461: 389-392.
- Parma, P. y O. Radi. 2012. Molecular mechanisms of sexual development. *Sexual Development* 6: 7-17.
- Parrott, A. y J. D. Logan. 2010. Effects of temperature variation on TSD in turtle (*C. picta*) populations. *Ecological Modelling* 221: 1378-1393.
- Pieau, C. 1982. Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emydidae). *Journal of Experimental Zoology* 220: 353-360.
- Pokorna, M. y L. Kratochvil. 2009. Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: Are sex chromosomes an evolutionary trap?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 168-183.
- Ramsey, M. y D. Crews. 2009. Steroid signaling and temperature-dependent sex determination-reviewing the evidence for early action of estrogen during ovarian determination in turtles. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 20: 283-292.
- Rhen, T. y A. Schroeder. 2010. Molecular mechanisms of sex determination in reptiles. *Sexual Development* 4: 16-28.
- Schwarzkopf, L. y R. J. Brooks. 1985. Sex determination in northern painted turtles: Effect of incubation at constant and fluctuating temperatures. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2543-2547.
- Shine, R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles?. *Trends in Ecology and Evolution* 14:186-189.
- Shoemaker, C. M., J. Queen y D. Crews. 2007. Response of candidate sex-determining genes to changes in temperature reveals their involvement in the molecular network underlying temperature dependent sex determination. *Molecular Endocrinology* 21: 2750-2763.
- Solari, A. J. 1994. Sex chromosomes and sex determination in vertebrates. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- Spotila, J. R., E. A. Standora, S. J. Morreale y G. J. Ruiz. 1987. Temperature dependent sex determination in the green turtle (*Chelonia mydas*): Effects on the sex ratio on a

natural nesting beach. *Herpetologica* 43: 74-81.

- Souza, R. R. d. and R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *Journal of Herpetology* 28: 453-464.
- Standora, E. A. y J. R. Spotila. 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia* 1985: 711-722.
- Turtle Taxonomy Working Group - TTWG 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5:000.165-000.242.
- Valenzuela, N. 2001. Constant, shift and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82: 3010-3024.
- Valenzuela, N. 2004a. Evolution and maintenance of temperature-dependent sex determination. Pp. 131-147. *En:* Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C.
- Valenzuela, N. 2004b. Temperature-dependent sex determination. Pp. 211-227. *En*: Deeming, D. C. (Ed.). Reptilian incubation: environment and behaviour. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Valenzuela, N. 2008a. Evolution of the gene network underlying gonadogenesis in turtles with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Integrative and Comparative Biology* 48: 476-485.
- Valenzuela, N. 2008b. Relic thermosensitive gene expression in genotypically-sex-determined turtles. *Evolution* 62: 234-240.
- Valenzuela, N. 2008c. Sexual development and the evolution of sex determination. *Sexual Development* 2: 64-72.
- Valenzuela, N. 2010. Multivariate expression analysis of the gene network underlying sexual development in turtle embryos with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Sexual Development* 4: 39-49.
- Valenzuela, N. y D. C. Adams. 2011. Chromosome number and sex determination co-evolve in turtles. *Evolution* 65: 1808-1813.
- Valenzuela, N., D. C. Adams y F. J. Janzen. 2003. Pattern does not equal process: Exactly when is sex environmentally determined?. *American Naturalist* 161: 676-683.
- Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). 2004. Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C. 194 pp.
- Valenzuela, N., A. LeClere y T. Shikano. 2006. Comparative gene expression of steroidogenic factor 1 in *Chrysemys picta* and *Apalone mutica* turtles with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Evolution and Development* 8: 424-432.
- Valenzuela, N. y T. Shikano. 2007. Embryological ontogeny of Aromatase gene expression in *Chrysemys picta* and *Apalone mutica* turtles: Comparative patterns within and across temperature-dependent and genotypic sex-determining mechanisms. *Development, Genes and Evolution* 217: 55-62.
- Wallis, M. C., P. D. Waters y J. A. M. Graves. 2008. Sex determination in mammals - before and after the evolution of SRY. *Cellular and Molecular Life Sciences* 65: 3182-3195.
- Warner, D. A. y R. Shine. 2005. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: Experimental tests with a short-lived lizard. *Evolution* 59: 2209-2221.
- Warner, D. A. y R. Shine. 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* 451: 566-U565.
- Wilhoft, D. C., E. Hotaling y P. Franks. 1983. Effects of temperature on sex determination in embryos of the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Journal of Herpetology* 17: 38-42.
- Yao, H. H. C., L. DiNapoli y B. Capel. 2004. Cellular mechanisms of sex determination in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta*. *Mechanisms of Development* 121: 1393-1401.

Foto: F. J. M. Rojas-R.

9. Efectos maternos y plasticidad fenotípica en tortugas

Lina María Hinostroza y Vivian P. Páez

Muchas investigaciones sobre ecología reproductiva de tortugas continentales en Colombia han estudiado, sin saberlo, el efecto materno sobre el fenotipo de las crías, pero en muy pocos de ellos se han evaluado las posibles rutas de influencia del ambiente materno o de su comportamiento. Esto se debe en parte a que casi ninguno de estos estudios cuenta con un diseño que permita separar entre los efectos maternos (en la literatura a veces se refieren como efectos del nido o de la familia) y la influencia que tiene el ambiente donde se desarrollaron las crías o de sus respectivos genotipos. Por ejemplo, en tortugas con TSD, bajo condiciones de campo es difícil separar el efecto de las condiciones microclimáticas específicas del nido en las proporciones sexuales, de los efectos maternos vía diferencias en las temperaturas umbrales (suceptibilidad individual a temperatura), ocasionados por ejemplo por diferencias en contenidos hormonales esteroides entre las nidadas. Igualmente, aunque innumerables estudios con quelonios continentales cuantifican las características morfométricas de los huevos y neonatos o estiman los éxitos de eclosión, rara vez se analiza la fuente de esta variación o sus implicaciones ecológicas y evolutivas. En este capítulo pretende resumir el marco teórico de este fenómeno, los mecanismos operativos específicos por los cuales el fenotipo de las hembras reproductivas de tortugas puede afectar el fenotipo de su descendencia y señalar algunas de las implicaciones de este efecto a nivel demográfico, en particular en su posible relevancia ante cambios ambientales climáticos. Finalmente se hace una pequeña descripción de los estudios que han abordado esta pregunta con especies de tortugas continentales en Colombia.

¿Qué son los efectos maternos?

Los efectos maternos ocurren cuando el fenotipo de un individuo está determinado no solo por la interacción entre su propio genotipo y las condiciones ambientales que ha experimentado durante su desarrollo, sino también por el fenotipo de su madre (Mousseau y Fox 1998a). Discernir las rutas y consecuencias de los efectos maternos en vertebrados es

C. A. Lasso

intrincado en general, pero es particularmente complicado en especies vivíparas o con cuidado parental, como consecuencia de la cantidad de mecanismos a través de los cuales una hembra puede influir en la condición de su descendencia, diferentes a su contribución genética Mendeliana. Sin embargo, el estudio de los efectos maternos en tortugas se "simplifica" por el hecho de ser obligatoriamente ovíparas y no presentar cuidado parental, reduciéndose el número de rutas por medio de las cuales el fenotipo de la madre (ambiente materno) puede influir en el de su prole. En éstas, las madres pueden afectar el fenotipo de sus crías a través de dos mecanismos principales, no necesariamente independientes: una ruta fisiológica, por ejemplo en la inversión en la cantidad y calidad de nutrientes en el huevo (ya que el huevo constituye la única fuente de nutrientes para el desarrollo del embrión, Congdon *et al*. 1983a) o de hormonas esteroides en la yema (las cuales potencialmente pueden modificar el fenotipo de las crías y su sensibilidad térmica, Rossenburg y Niewiarowski 1998), y la segunda ruta es por medio de la selección del sitio y la fecha de postura (ruta comportamental), ya que las condiciones físicas del sitio donde se desarrollen los huevos y el régimen térmico ambiental modifican atributos del "fitness" de la descendencia, incluyendo el sexo en especies con determinación sexual dependiente de la temperatura de incubación (DST) y la sobrevivencia (Valenzuela y Lance 2004).

Los factores que contribuyen a la variación fenotípica en rasgos morfológicos o comportamentales se han dividido tradicionalmente en la variación de origen genético y aquella que es debida al ambiente que experimenta el individuo durante su desarrollo (Bernardo 1996a). Sin embargo, recientemente se han explorado tanto teórica como empíricamente, los efectos que puede tener el ambiente que hayan experimentado otros individuos de la población sobre esta variación. El caso donde es el fenotipo del padre o la madre el que ejerce esta influencia, es conocido como "efecto paterno" y ha sido ampliamente observado en la naturaleza, pudiendo representar un componente sustancial de la variación en muchos rasgos de la descendencia. En este caso el efecto en la norma de reacción del fenotipo del individuo es transgeneracional (Cheverud y Moore 1994). En algunas especies puede ser producido a través de la forma en que el fenotipo del padre y/o la madre afecta el cuidado parental (como en muchas aves, mamíferos, peces y algunas ranas) (Clutton-Brock 1991), en cómo el ambiente materno determina las inversiones nutricionales a la descendencia (Butlin *et al*. 1987) e inclusive, a través del efecto de su comportamiento, como por ejemplo en las decisiones que determinen cuando y donde anidar en el caso de especies ovíparas (Resetarits 1996). De esta manera, los padres no solo afectan de forma inmediata el ambiente temprano experimentado por las crías, sino que el fenotipo de estos influye en el "fitness" de las mismas (Wolf *et al*. 1999). Esto no quiere decir, que todos los efectos maternos son adaptativos. Por lo tanto, la extensión del efecto del ambiente materno y su comportamiento en el fenotipo y "fitness" de su descendencia, afectarán la probabilidad que estos efectos por si mismos estén sujetos a la selección natural (Mousseau y Fox 1998a, Uller 2008).

Para muchos vertebrados el ambiente provisto por la madre usualmente contribuye más al fenotipo de las crías que el del padre, asimetría generalmente conocida como "efecto materno" (Rossiter 1996).

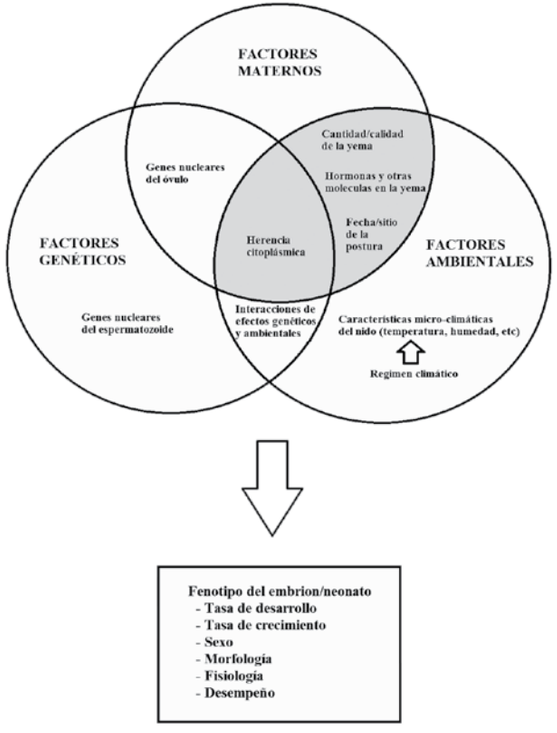


Figura 1. Esta figura ilustra cómo además de los factores genéticos y ambientales, también el fenotipo de la madre afecta el fenotipo del individuo. En la zona gris de la figura se especifican las rutas a través de las cuales el fenotipo materno actúa en tortugas. Modificado de Valenzuela y Lanzs (2004).

Mousseau y Fox (1998b) explican como el efecto materno se origina cuando el fenotipo y el ambiente que suministra la madre interactúan con el fenotipo y el ambiente de la descendencia para determinar su norma de reacción. En muchas especies, el fenotipo de la madre es la condición ambiental más importante experimentada por un individuo durante su desarrollo y su vida adulta. Bajo el control materno se determina además cuando y donde debe ser producida la descendencia, su tamaño, calidad y cantidad. En algunos casos la madre puede influir sobre el sexo de la cría, el ambiente competitivo postnatal y la vulnerabilidad de las crías a depredadores y enfermedades (Trivers y Willard 1973, Janzen 1993).

C. A. Lasso

¿Cuando actúan los efectos maternos?

La importancia de los efectos maternos se relaciona con su ubicuidad y el hecho de que pueden actuar en diversas etapas del desarrollo del descendiente. Mousseau y Fox (1998b) subdividieron estas etapas en: (I) preovulación (precigótico), (II) período embrionario (postcigótico prenatal) y (III) desarrollo postnatal temprano (postcigótico postnatal). La primera se refiere a aquellas inversiones que ocurren antes de la fertilización, incluyendo la fabricación de gametos, síntesis y deposición de reservas nutritivas en los huevos, factores que afectan la calidad y el tamaño gamético. Los segundos influencian el desarrollo embrionario o la maduración (prenatales) y los terceros se observan cuando existe cuidado parental y la capacidad competitiva materna afecta el fenotipo de la descendencia. Entre los efectos maternos precigóticos en tortugas se incluyen la inversión en la masa y calidad de la yema, que ayuda a apoyar el crecimiento y el desarrollo postcigótico del descendiente, así como las hormonas, antioxidantes y anticuerpos de origen materno (Steyermark y Spotila 2001). Las inversiones postcigóticas prenatales incluyen la adición de revestimientos protectores (albumen, membranas de la cáscara y cáscaras de huevos, Congdon *et al.* 1983a).

¿Cómo actúan los efectos maternos en tortugas?

Existen al menos tres rutas por las cuales las tortugas madres pueden contribuir al fenotipo de su descendencia diferentes a su contribución genética Mendeliana: fisiológica, herencia citoplásmica y comportamental. La primera ruta se origina por nutrición materna vía huevo y por la transmisión de hormonas sexuales endógenas, patógenos y anticuerpos, y la tercera ruta se da a través de la selección del sitio de anidación y fecha de ovoposición (Figura 1).

Rutas fisiológicas

En tortugas la provisión de fuentes endógenas de energía al descendiente se da a través de la yema del huevo, la cual proporciona energía y materiales que facilitan la embriogénesis, mientras que la albúmina contribuye con agua, proteínas y con agentes antimicrobianos (Palmer y Guillette 1991, Capítulo 11). Frecuentemente, las tortugas madres depositan más yema al huevo de la necesaria para mantener la embriogénesis (Congdon 1989). Esta yema "residual" puede servir como fuente de energía para los neonatos durante un lapso de tiempo después del nacimiento, con el fin de apoyar la actividad y el crecimiento (Kraemer y Bennett 1981, Tucker *et al.* 1998, Steyermark y Spotila 2001, Ar *et al.* 2004). Como en las tortugas no se observa cuidado parental del neonato, estos se apoyan completamente de su yema residual y/o de su capacidad de obtener alimento para satisfacer sus demandas energéticas inmediatamente después de nacer.

La inversión parental preovulatoria en la cantidad de yema tiene una influencia directa en el tamaño del huevo y del neonato. Por lo tanto, el material almacenado en la yema tiene consecuencias significa-

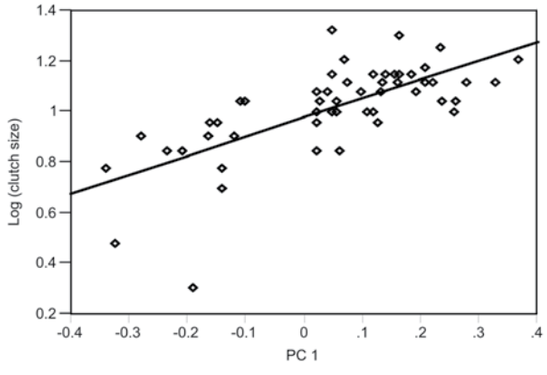


Figura 2. Relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño de la hembra (PC1) en *Trachemys callirostris* en la Depresión Momposina. Tomado de Daza y Páez (2007).

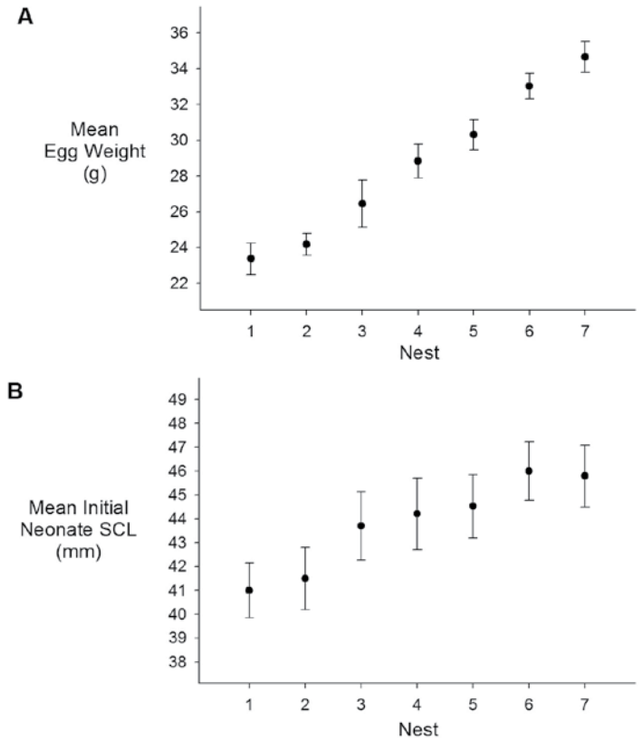


Figura 3. Efecto materno (efecto del nido) en la masa del huevo (A), Masa inicial del neonato (B). Tomado de Páez *et al.* (2009).

C. A. Lasso

tivas a largo plazo para su sobrevivencia (Congdon *et al.* 1983b, Congdon y Gibbons 1985). La cantidad de yema residual disponible puede variar considerablemente entre reptiles, no sólo entre linajes (Ar *et al.* 2004), sino también entre las nidadas de una población (Rhen y Lang 1999). En tortugas por ejemplo, la foliculogénesis puede durar hasta diez meses cada año (Ernst y Zug 1994), tiempo suficiente para que la madre varíe la cantidad de recursos asignados a la yema de nidos sucesivos (Ewert 1979).

En tortugas, frecuentemente el tamaño corporal de las hembras se relaciona significativamente con su potencial reproductivo, y determina el tamaño y biomasa del nido (Figura 2) (Mitchell y Pague 1990, Valenzuela 2001a, Capítulo 10). Es decir, la cantidad y la composición de la inversión parental en tortugas están positivamente correlacionadas con el tamaño de la nidada y la masa de los huevos (Congdon y Gibbons 1985). La relación entre el tamaño del huevo y el tamaño del neonato ha sido investigada en varios taxones ovíparos, incluyendo insectos, reptiles y aves (Roff 1992), encontrándose que en general, el tamaño del neonato aumenta con el tamaño del huevo, y éste con el tamaño de la yema (Figura 3) (Congdon *et al.* 1983a, Finkler y Claussen 1997). El tamaño al nacer es un rasgo muy importante no solo a nivel de la historia de vida de una especie (ya que la variación en el tamaño inicial puede propagarse a través de la vida del individuo, Vogt y Bull 1984), sino tanto evolutiva como ecológicamente (ya que pueden afectar tanto el "fitness" de la cría como de la madre, Bernardo 1996b). Por ejemplo, si la depredación de las crías no es aleatoria con respecto al tamaño del cuerpo y si los individuos más grandes cubren distancias más rápidamente que los más pequeños, los recién nacidos más grandes tendrían mayores probabilidades de sobrevivir (Congdon *et al.* 1999, Tucker 2000). Adicionalmente, en tortugas el crecimiento de las crías puede estar influenciado por el tamaño del huevo (determinado por la cantidad de agua o el contenido de yema) y la calidad de huevo (proporción de lípidos polares *vs* no polares y/o contenido de hormonas esteroides) (Congdon y Gibbons 1985, Packard y Packard 1988). Sin embargo, existen otras posibles fuentes de variación en las tasas de crecimiento iniciales, como son la temperatura de incubación, la humedad potencial del sustrato (Ewert 1985, Packard y Packard 1988, ver Capítulo 11) y los posibles efectos genéticos atribuibles a uno o ambos padres (Travis 1980).

Además del aprovisionamiento nutricional, durante la foliculogénesis las hormonas esteroides circulantes en el plasma de la hembra se depositan en la yema (estrógenos y andrógenos). Estas hormonas endógenas de origen materno pueden potencialmente influir en la sensibilidad térmica del embrión, en su desempeño, en las tasas de crecimiento, morfología y sobrevivencia (Elf 2004, Groothuis *et al.* 2005). Es decir, aunque los embriones de especies ovíparas tienen un período prolongado de desarrollo que ocurre por fuera de sus madres (y por ello a menudo se asume que los efectos maternos epigenéticos en éstas son mínimos comparados al potencial de tales efectos en especies vivíparas); las investigaciones endocrinas están cambiado esta premisa, ya que se ha establecido experimentalmente que altas concentraciones de esteroides en el plasma materno pueden ser transferidos a la yema afectando el fenotipo de las crías (Arcos 1972, Adkins-Regan *et al.* 1995). Este fenómeno ha sido documentado en aves (Sockman *et al.* 2008), tortugas (Janzen *et al.* 1998, Bowden *et al.* 2001) y cocodrílidos (Conley *et al.* 1997). Es decir, la asignación diferencial de hormonas esteroides por parte de la madre puede influir en el fenotipo de los neonatos y así afectar de manera potencial su "fitness" y el de su descendencia (Adkins-Regan *et al.* 1995, Lipar y Ketterson 2000). De manera particular en vertebrados ovíparos, puede estar vinculada a diferentes mecanismos de determinación sexual, influenciar las tasas de desarrollo y la determinación del sexo gonadal (Crews 1996, Janzen *et al.* 1998, Radder 2007). Crews (1996) mostró que la temperatura de incubación y los esteroides pueden interactúan para determinar el sexo. Esta interacción ha sido estudiada particularmente en reptiles con DST (Capítulo 8), en donde se ha predicho que en algunos casos la variación en los niveles de hormonas en la yema del huevo entre nidadas puede mediar efectos maternos en la determinación del sexo, permitiendo potencialmente que la madre influya en las proporciones sexuales al modificar la sensibilidad térmica de los embriones, particularmente cuando estos son incubados a temperaturas cercanas a las umbrales (Conley *et al.* 1997, Roosenburg y Niewiarowski 1998, Bowden *et al.* 2001).

Rutas comportamentales

En tortugas, las madres pueden afectar el fenotipo y sobrevivencia de sus descendientes no sólo a través de la inversión en materiales al huevo, sino también en la elección del ambiente donde se desarrollarán los embriones (Bernardo 1996b, Roosenberg 1996). Debido a que las condiciones microclimáticas del sitio de incubación pueden afectar considerablemente atributos asociados al "fitness" de su descendencia (Bull 1980, O'Steen 1998, Valenzuela 2001a), la elección del sitio donde poner implica al menos dos consideraciones primarias. Primero, la selección natural debe favorecer a las madres que eligen aquellos sitios que maximizan la sobrevivencia del descendiente sobre aquellas madres que escogen aquellos no adecuados (Resetarits 1996). En segundo lugar, en especies con DST, la selección natural debe también favorecer a las madres que escogen sitios de anidación que tienden a producir proporciones sexuales óptimas (Trivers y Willard 1973). Es decir, la selección de sitios de anidación puede representar un "trade-off" entre el riesgo de depredación, requerimientos microclimátios para el desarrollo de los embriones y las proporciones sexuales óptimas para el "fitness" de la madre (Valenzuela y Janzen 2001, Morjan 2003). Por lo tanto, existe el potencial para que las tortugas hembras manipulen adaptativamente la sobrevivencia o el fenotipo de su descendencia a través de la elección del sitio de anidación (Roosenburg y Niewiarowski 1998). Sin embargo, también ha sido propuesto que las decisiones de anidación puede ser un subproducto pasivo de otros procesos que conducen a patrones similares de anidación no azarosa (Angilletta *et al.* 2009). Una alternativa tal es la facilitación social (Zajonc 1965), lo cual explica el comportamiento de imitación, en el cual las hembras anidantes pueden elegir sitios de oviposición siguiendo a otras anidantes en lugar de utilizar señales ambientales propias (Escalona *et al.* 2010).

Sin lugar a dudas, la elección del sitio de anidación por parte de la hembra es un efecto materno conductual que puede tener efectos dramáticos en el sexo de la descendencia y hay pruebas que apoyan la posible variación hereditaria para la elección del microclima del sitio de anidación (Janzen y Morjan 2001). Esta decisión tiene diversas implicaciones, ya que la madre tendría

C. A. Lasso

que poder discriminar entre sitios que presenten características con intervalos de temperatura y regímenes de humedad determinados, hasta aquellos con niveles potenciales de alimento y competición que las crías probablemente experimenten, y que a su vez afecten el desempeño de éstas tras la eclosión (Bernardo 1996a). La hipótesis de covariación en tortugas con DST predice una relación entre el comportamiento y la fisiología, y está basada en el concepto adaptativo de que una hembra es capaz de manipular ambas inversiones y de allí influenciar las proporciones sexuales de su descendencia. Mediante estudios de las inversiones comportamentales (variables microclimáticas del nido, especialmente de la cubierta vegetal) y fisiología (asignación de hormonas esteroides de la yema de huevo) se podrían encontrar indicadores de la inversión materna para manipular las proporciones sexuales de las crías (St. Juliana *et al.* 2004).

Estudios de efectos maternos en tortugas continentales de Colombia

Existen varios estudios con especies de tortugas continentales colombianas que han evaluado la asociación entre el tamaño de la madre y el tamaño de los huevos y/o el fenotipo de crías (Daza 2004, Correa-H. 2006), o por lo menos una correlación entre las dimensiones de los huevos y las de los neonatos (Cano 2007). Igualmente, en varios estudios con poblaciones de tortugas en Colombia se ha cuantificado el efecto del ambiente microclimático del nido en las tasas de eclosión o los atributos de la progenie (Páez y Bock 2004, Bernal *et al.* 2004, Restrepo *et al.* 2006, 2007, Correa-H. *et al.* 2010). Sin embargo, generalmente en estos trabajos no se evaluó de forma teórica o experimental las posibles rutas a través de las cuales se dieron los efectos maternos, la magnitud de los mismos o sus posibles consecuencias ecológicas y evolutivas. En Colombia la investigación sobre estos efectos se ha centrado en especies del género *Podocnemis*. Así, en un estudio bajo condiciones naturales y artificiales de incubación con *Podocnemis expansa*, Valenzuela (2001a) encontró un efecto positivo del tamaño de las madres en el tamaño, masa y profundidad de los nidos. Igualmente, en esta investigación se estimó una asociación positiva entre el tamaño del huevo y el tamaño y sobrevivencia de los neonatos, mas no en las tasas de crecimiento. La profundidad del nido (asociado al tamaño de la hembra) y la ubicación del nido afectaron las proporciones sexuales de las nidadas (Valenzuela 2001a-b). Algunas de estas mismas preguntas han sido estudiadas en varias poblaciones de *Podocnemis lewyana*. De manera similar, se ha evidenciado una asociación positiva del tamaño de la hembra con el tamaño y masa de la nidada (Correa-H. 2006). Huevos más grandes y pesados producen neonatos más grandes y pesados tanto bajo condiciones naturales de incubación, como en temperaturas constantes en el laboratorio (Páez *et al.* 2009). Estos trabajos también arrojan evidencias del efecto de la selección del sitio de anidación en las tasas de sobrevivencia, morfología, sexo y desempeño de los neonatos (Correa-H. 2006, Cano 2007, Páez *et al.* 2009). Recientemente se realizó un estudio para evaluar la magnitud del efecto materno fisiológico a través de la inversión en la masa del huevo y la concentraciones de hormonas esteroides en la yema en las proporciones sexuales, el tamaño, forma, desempeño y crecimiento de neonatos de *Podocnemis lewyana* (Páez *et al.* en preparación).

Conclusiones

Los efectos maternos pueden desempeñar un papel no solo a través del cambio en los fenotipos entre generaciones, sino también en la adaptación al estrés ambiental vía plasticidad fenotípica, así como a la divergencia entre las poblaciones en respuesta a cambios ambientales (Räsänen y Kruuk 2007). Una de las grandes amenazas que enfrentan las poblaciones de tortugas, en particular las que poseen DST, es el cambio climático global (Janzen 1994, Ihlow *et al.* 2012). A través de la plasticidad fenotípica en la fenología de anidación es posible que los efectos negativos de los cambios en la temperatura en las proporciones sexuales puedan ser aminorados, por ejemplo si las madres pueden modificar la selección del momento o en el sitio de ovoposición de acuerdo con señales climáticas pasadas o presentes (Schwanz y Janzen 2008) o a través de rutas fisiológicas (St. Juliana *et al.* 2004).

El estudio de los efectos maternos con especies de tortugas en Colombia ha sido extremadamente escaso en parte por las dificultades metodológicas que implica separar este efecto del efecto del ambiente abiótico del nido o las características genéticas de los descendientes; y en parte porque que hasta hace poco se consideraba esta fuente de plasticidad genotípica trasgeneracional como un "ruido" dentro de los estudios de ecología reproductiva y DST. Este punto lo ilustra bien esta cita de un artículo escrito por Packard (1991), uno de los investigadores líderes en el estudio de los efectos microclimáticos del nido en el fenotipo de reptiles, "Unassessed variation among clutches in the initial investigation consequently contributed to experimental "noise" and prevented treatment effects from being detected". Para tener una mayor comprensión de las causas de la variación fenotípica al interior y entre poblaciones de tortugas (la materia prima de selección natural) y las implicaciones que ésta tiene en su posible futuro evolutivo, se debe considerar el efecto del ambiente materno y la posible respuesta adaptiva que este tenga ante los cambios ambientales actuales.

Bibliografía

- Adkins-R., E., M. A. Ottinger y J. Park. 1995. Maternal transfer of estradiol to egg yolks alters sexual differentiation of avian offspring. *Journal of Experimental Zoology* 27: 466–470.
- Angilletta, M. J. J., M. W. Sears y R. M. Pringle. 2009. The spatial dynamics of nesting behavior: Lizards shift microhabitats to construct nests with beneficial thermal properties. *Ecology* 9: 2933-2939.
- Ar, A., R. Belinsky, R. Dmi'el y R. A. Ackerman. 2004. Energy provision and utilization. Pp. 143-185. *En*: Deeming, D. C. (Ed.). Reptilian incubation: Environment, evolution and behaviour. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Arcos, M. 1972. Steroids in egg yolk. *Steroids* 19: 25–34.
- Bernal, M., J. M. Daza y V. P. Páez. 2004. Ecología reproductiva y cacería de la tortuga icotea *Trachemys scripta callirostris* (Testudianata: Emydidae) en el área de la Depresión Momposina, norte de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 52: 229-238.
- Bernardo, J. 1996a. Maternal effects in animal ecology. *Amercian Zoologist* 36: 83–105.
- Bernardo, J. 1996b. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: Patterns, models, quality of evidence and interpretation. *American Zoologist* 36: 216-236.
- Bowden, R. M., M. A. Ewert, J. L. Lipar y C. E. Nelson. 2001. Concentrations of steroid hormones in layers and biopsies of chelonian egg yolks. *General and Comparative Endocrinology* 121: 95–103.
- Bull, J. J. 1980. Sex determination in reptiles. *Quarterly Review of Biology* 55: 3-21.
- Butlin, R. K., C. W. Woodhatch y G. M. Hewitt. 1987. Male spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution* 41: 221–224.
- Cano, A. M. 2007. Algunos aspectos de la ecología reproductiva de la tortuga de río

C. A. Lasso

Podocnemis lewyana (Testudinata: Podocnemididae) en el río Chicagua, Depresión Momposina (Bolívar, Colombia). Tesis de Grado, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 100 pp.

- Cheverud, J. M. y A. J. Moore. 1994. Quantitative genetics and the role of the environment provided relatives in behavioural evolution. Pp. 67-100. *En*: Boake, C. R. B. (Ed.). Quantitative genetic studies of behavioural evolution. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Clutton-B., T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 368 pp.
- Congdon, J. D. 1989. Proximate and evolutionary constraints on energy relations of reptiles. *Physiological Zoology* 62: 356-373.
- Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: Relationships to body size. *Herpetologica* 41: 194-205.
- Congdon, J. D., J. W. Gibbons y J. L. Green. 1983a. Parental investment in the chicken turtle (*Deirochelys reticularia*). *Ecology* 64: 419-425.
- Congdon, J. D., D. W. Tinkle y P. C. Rosen. 1983b. Egg components of aquatic turtles and utilization during development. *Copeia* 1983: 264–268.
- Congdon, J. D., R. D. Nagle, A. E. Dunham, C. W. Beck, O. M. Kinney y S. R. Yeomans. 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): An evaluation of the "bigger is better" hypothesis. *Oecologia* 121: 224–235.
- Conley, A. J., P. Elf, C. J. Corbin, S. Dubowsky, A. Fivizzani y J. W. Lang. 1997. Yolk steroids decline during sexual differentiation in the alligator. *General and Comparative Endocrinology* 107: 191–200.
- Crews, D. 1996. Temperature-dependent sex determination: The interplay of steroid hormones and temperature. *Zoological Science* 13: 1-13.
- Correa-H., J. C. 2006. Ecología reproductiva de la tortuga *Podocnemis lewyana* (Testudinata: Podocnemididae) en el área de la Depresión Momponsina, Colombia. Trabajo de Grado, Universidad de Antioquia, Medellín. 99 pp.
- Correa-H., J. C., A. M. Cano-C y V. P. Páez. 2010. Reproductive ecology of the Magdalena River turtle (*Podocnemis lewyana*) in the Mompos Depression, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 70-78.
- Daza, J. M. 2004. Efectos demográficos del nivel de explotación en subpoblaciones de la icotea (*Trachemys scripta callirostris*) en la Depresión Momposina. Tesis de Maestría, Universidad de Antioquia, Medellín. 72 pp.
- Elf, P. 2004. Yolk steroid hormones and their possible roles in TSD species. Pp 111-118. *En*: Valenzuela, N. y V. Lance (Eds.). Temperature-dependent sex determination. Smithsonian Books. Washington, D. C. 194 pp.
- Ernst, C. H. y G. R. Zug. 1994. Observations on the reproductive biology of the spotted turtle, *Clemmys guttata*, in southeastern Pennsylvania. *Journal of Herpetology* 28: 99–102.
- Escalona, T., N. Valenzuela y D. C. Adams. 2010. Nesting ecology of the freshwater turtle *Podocnemis unifilis*: Spaciotemporal patterns and inferred explanations. *Functional Ecology* 23: 826-835.
- Ewert, M. A. 1979. The embryo and its egg: Development and natural history. Pp. 333-413. *En*: Harless, M. y H. Morlock (Eds.). Turtles: Perspectives and research. Wiley Interscience. New York, New York.
- Ewert, M. A. 1985. Embryology of turtles. Pp. 75-267. *En*: Gans, C., F. Billett y P. F. A. Maderson (Eds.). Biology of the Reptilia. Volumen 14. Development A. Wiley, New York, New York.
- Finkler, M. S. y D. L. Claussen. 1997. Within and among clutch variation in the composition of *Chelydra serpentina* eggs with initial egg mass. *Journal of Herpetology* 31: 620–624.
- Groothuis, T. G. G., R. W. Muller, N. von Engelhardt, C. Carere y C. Eising. 2005. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 329–352.
- Ihlow, F., J. Dambach, J. O. Engler, M. Flecks, T. Hartman, S. Nekum, H. Rajaei y D. Rodder. 2012. On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. *Global Change Biology* 18: 1520-1530.
- Janzen, F. J. 1993. The influence of incubation temperature and family on eggs, embryos, and hatchlings of the smooth softshell turtle (*Apalone mutica*). *Physiological Zoology* 66: 349-373.
- Janzen, F. J. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciencies* 91: 7487-7490.
- Janzen, F. J. y C. L. Morjan. 2001. Repeatability of microenvironment-specific nesting behaviour in a turtle with environmental sex determination. *Animal Behaviour* 62: 73–82.
- Janzen, F. J., M. E. Wilson, J. K. Tucker y S. P. Ford. 1998. Endogenous yolk steroid hormones in turtles with different sex-determining mechanisms. *General and Comparative Endocrinology* 111: 306–317.
- Kraemer, J. E. y S. H. Bennett. 1981. Utilization of posthatching yolk in loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Copeia* 1981: 406–411.
- Lipar, J. L. y E. D. Ketterson. 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 2005-2010.
- Mitchell, J. C. y C. A. Pague. 1990. Body size, reproductive variation, and growth in the slider turtle at the northeast edge of its range. Pp. 146-151. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Morjan, C. L. 2003. How rapidly can maternal behavior affecting primary sex ratio evolve in a reptile with environmental sex determination. *American Naturalist* 162: 205-219.
- Mousseau, T. A. y C. W Fox. 1998a. Maternal effects as adaptations. Oxford University Press, Osford, UK. 375 pp.
- Mousseau, T. A. y C. W. Fox. 1998b. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 403–407.
- Mrosovsky, N. y C. Pieau. 1991. Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia* 12:169-179.
- O'Steen, S. 1998. Embryonic temperature influences juvenile temperature choice and growth rate in snapping turtles *Chelydra serpentina*. *Journal of Experimental Biology* 201: 439-449.
- Packard, G. C. y M. J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. Pp. 523-605. *En*: Gans, C.y R. B. Huey (Eds.). Biology of the Reptilia. Volumen 16: Ecology B. Alan R. Liss, New York, New York.
- Packard, G. C. 1991. Physiological and ecological importance of water to embryos of oviparous reptiles. Pp. 213-228. *En*: Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson (Eds.). Egg incubation: Its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Páez, V. P. y B. C. Bock. 2004. Pre- and post-hatching factors affecting juvenile growth rates in the yellow-spotted river turtle (*Podocnemis unifilis*). *Actualidades Biológicas* 26: 137-151.
- Páez, V. P., J. C. Correa, A. M. Cano y B. C. Bock. 2009. A comparison of maternal and temperature effects on sex, size and growth of hatchlings of the Magdalena River turtle (*Podocnemis lewyana*) incubated under field and controlled laboratory conditions. *Copeia* 2009: 698-704.
- Páez, V. P., L. Hinestroza., B. C. Bock., R. Bowden, L. P. Echeverri-G. y A. Restrepo. 2012. Maternal effects on sex ratios and phenotype of hatchlings of the Magdalena river turtle (*Podocnemis lewyana*). En preparación.
- Palmer, B. D. y L. J. Guillette Jr. 1991. Oviductal proteins and their influence on embryonic development in birds and reptiles. Pp. 29-46. *En*: Deeming, D. C. y M. J. Ferguson (Eds.). Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Räsänen, K. y L. E. B. Kruuk. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time scales. *Functional Ecology* 21: 408–421.
- Resetarits, W. J. 1996. Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist* 36: 205-215.

- Restrepo, A., V. J. Piñeros y V. P. Páez. 2006. Nest site selection by female *Trachemys callirostris* (Testudinata: Emydidae) in the Mompos Depression of Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 249-253.
- Restrepo, A., V. J. Piñeros y V. P. Páez. 2007. Características reproductivas de la tortuga *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata: Emydidae) en una localidad de la Depresión Momposina, Colombia. *Caldasia* 29: 1-17.
- Rhen, T. y J. W. Lang. 1999. Incubation temperature and sex affect mass and energy reserves of hatchling snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Oikos* 86: 311–319.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, Londn, UK. 535 pp.
- Roosenberg, W. M. 1996. Maternal condition and nest site choice: An alternative for the maintenance of environmental sex determination?. *American Zoologist* 36: 157-168.
- Roosenburg, W. M. y P. Niewiarowski. 1998. Maternal effects and the maintenance of environmental sex determination. Pp. 307-322. *En*: Mousseau, T. A. y C. W. Fox (Eds.). Maternal effects as adaptations. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Rossiter, M. C. 1996. Incidences and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 451–476.
- Schwanz, L. E. y F. J. Janzen. 2008. Climate change and temperature-dependent sex determinaion: Can individual plasticity in nesting phenology prevent extreme sex ratios. *Physiological and Biochemical Zoology* 81: 826-834.
- Steyermark, A. C. y J. R. Spotila. 2001. Effect of maternal identity and incubation temperature on hatching and hatchling morphology in snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Copeia* 2001: 129-135.
- Sockman, K. W., J. Weiss, M. S. Webster, V. Talbott y H. Schwabl. 2008. Sex-specific effect of yolk-androgens on growth of nestling American kestrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 617-625.
- St. Juliana, J. R., R. M. Bowden y F. J. Janzen. 2004. The impact of behavioral and physiological maternal effects on offspring sex ratio in the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 270-278.
- Travis, J. 1980. Genetic variation for larval specific growth rate in the frog *Hyla gratiosa*. *Growth* 44: 167–181.
- Trivers, R. L. y D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 79: 90-92.
- Tucker, J. K. 2000. Body size and migration of hatchling turtles: Inter- and intraspecific comparisons. *Journal of Herpetology* 34: 541–546.
- Tucker, J. K., N. I. Filoramo, G. L. Paukstis y F. J. Janzen. 1998. Residual yolk in captive and wild-caught hatchlings of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Copeia* 1998: 488–492.
- Uller, T. 2008. Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 432-438.
- Valenzuela, N. 2001a. Maternal effects on life history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *Journal of Herpetology* 35: 368–378.
- Valenzuela, N. 2001b. Constant, shift, and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82: 3010–3024.
- Valenzuela, N. y F. J. Janzen. 2001. Nest-site philopatry and the evolution of temperature-dependent sex determination. *Evolutionary and Ecological Research* 3: 779-794.
- Valenzuela, N y V. A. Lance. 2004. Temperature-dependent sex determination. Smithsonian Books. Washington, D. C. 194 pp.
- Vogt, R. C. y J. J. Bull. 1984. Ecology of hatchling sex ratios in map turtles. *Ecology* 65: 582–587.
- Wolf, J. B., E. D. Brodie III y A. J. Moore. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II: Selection resulting from social interactions. *American Naturalist* 153: 254-266.
- Zajonc, R. B. 1965. Social facilitation. *Science* 149: 269–274.

Foto: F. Trujillo

10. Sistemas reproductivos: cortejo, selección sexual y paternidad múltiple

Brian C. Bock y Adriana Restrepo

El sistema reproductivo de una especie sexual consiste en la forma en que los machos y las hembras invierten energía en el proceso de unir sus gametos y asegurar la supervivencia de sus proles. A primera vista, los sistemas reproductivos de las tortugas continentales parecen simples en comparación con otros taxones. Hasta donde se conoce, todas las especies de tortugas continentales son ovíparas, con fertilización interna, y el cuidado parental está limitado a la cantidad y calidad de yema que la hembra invierte en cada huevo, por su selección de un sitio para anidar y, en la mayoría de las especies, en la elaboración de un nido simple. En ninguna especie se presenta cuidado parental de huevos o neonatos, por lo que los adultos no tienen ningún contacto con sus descendientes. Teniendo en cuenta lo anterior, el estudio de los sistemas reproductivos de las tortugas continentales se reduce al estudio de sus sistemas de apareamiento (las estrategias empleadas en cada sexo para buscar la pareja y asegurar una fertilización de los óvulos, Emlen y Oring 1977).

Selección sexual y dimorfismo sexual en el tamaño corporal

En tortugas continentales se han propuesto un sorprendente número de factores para explicar la dirección y el grado del dimorfismo sexual en el tamaño (SSD por sus siglas en inglés), evidenciando patrones que co-varían con los hábitos de las especies. Por ejemplo, en la mayoría de las especies terrestres estudiadas (Berry y Shine 1980), son los machos quienes compiten activamente entre ellos por el acceso a las hembras. En las especies semiacuáticas y en las especies acuáticas donde los individuos caminan en el fondo del agua, no son comunes las luchas entre los machos, pero son ellos quienes "obligan" a las hembras a copular. Finalmente, en las especies altamente acuáticas, son las hembras quienes aparentemente escogen a los machos, con base en sus despliegues pre-copulatorios. Berry y Shine (1980) encontraron que en las especies donde los machos demuestran su calidad por medio de despliegues elaborados, con la finalidad de aumentar la probabilidad de ser seleccionados por las hembras (selección

F. Omacha

inter-sexual), se evidenció un mayor tamaño corporal en las hembras, condición altamente beneficiosa para ellas, ya que su fecundidad está asociada al tamaño. En contraste, en las especies donde se observa competencia entre machos (selección intra-sexual) o en las especies donde los machos "obligan" a las hembras a copular, se favorece un mayor tamaño del sexo masculino.

La revisión bibliográfica realizada por Berry y Shine (1980) fue pionera en su campo, pero presentó un problema metodológico, ya que los autores no tuvieron en cuenta la falta de independencia filogenética entre los datos empleados. Estudios más recientes sobre el SSD en tortugas continentales han intentado superar este problema. Por ejemplo, Forsman y Shine (1995) evaluaron la relación entre el SSD y las tasas reproductivas en tortugas de la diversa familia Emydidae y teniendo en cuenta la relación filogenética entre las especies, encontraron que generalmente las hembras son más grandes que los machos en aquellas especies capaces de reproducirse varias veces al año. Estos autores proponen que este patrón es el resultado de una combinación de factores: cuando los recursos son limitados, las hembras crecen menos, ponen nidadas más pequeñas y anidan menos veces cada año. En especies que se reproducen pocas veces al año la competencia entre los machos es mas intensa que en aquellas especies que presentan un mayor número de eventos reproductivos anuales, y por lo tanto selección actuará a favor de un mayor tamaño de los machos.

Stephens y Wiens (2009) realizaron otro análisis de los patrones de SSD dentro de la familia Emydidae, utilizando la filogenia más reciente para este taxón. Evaluaron tres hipótesis no excluyentes que tratan de explicar la evolución del SSD: 1) selección sexual, que favorece un mayor tamaño de los machos en aquellas especies donde los machos compiten entre ellos por el acceso a las hembras, 2) selección que favorece una mayor fecundidad, y por lo tanto un mayor tamaño de las hembras, y 3) divergencia ecológica entre los sexos, debido a competencia intraespecífica, es decir, diferencias en los tamaños corporales de los sexos reduciría la competencia entre ellos por recursos. En esta última hipótesis se asume que el dimorfismo ecológico exacerba el SSD preexistente (causado originalmente por selección sexual o selección de la fecundidad), y por lo tanto se considera un dimorfismo ecológico secundario. Los autores encontraron evidencias que apoyan las diferentes hipótesis en clados específicos, por lo que sugirieren que los futuros estudios en este tema se enfoquen en grupos taxonómicos más reducidos, dada la gran diversidad de factores que están involucrados en la evolución y mantenimiento del SSD.

Sistemas de apareamiento

La información disponible para el estudio comparativo de los sistemas de apareamiento en tortugas continentales proviene principalmente de dos fuentes: a partir de observaciones directas del comportamiento de las tortugas durante la estación reproductiva, ya sea en condiciones naturales o de cautiverio, o a partir de herramientas moleculares. Estas últimas técnicas permiten conocer ciertos aspectos del comportamiento reproductivo que sería imposible detectar a partir de la observación directa de los individuos. Por ejemplo, se puede cuantificar mejor con cuantos machos una hembra copula cada estación reproductiva, por cuanto tiempo los espermatozoides son viables en su tracto reproductivo, o cuál es el éxito relativo de los espermatozoides de diferentes machos.

Observaciones directas

De acuerdo con las descripciones hechas por Bels y Crama (1994), la secuencia general del apareamiento de las tortugas incluye una etapa de cortejo o premonta y el apareamiento o cópula propiamente dicho, cuando hay una intromisión y posiblemente eyaculación. Este comportamiento varía de acuerdo al medio donde se desarrolle el apareamiento, pero frecuentemente incluye la búsqueda de la hembra, movimientos de la cabeza tanto de arriba a bajo como hacia los lados, acompañados de sonidos guturales (principalmente en especies terrestres), reconocimiento olfativo, acorralamiento, contacto físico con la cabeza, mordisqueos y a veces rasguños. El comportamiento de cortejo no solo incluye las interacciones entre hembra y macho (selección intersexual), sino también entre individuos del mismo sexo (selección intrasexual).

Considerando la información disponible sobre las especies de tortugas continentales colombianas, Auffenberg (1965), caracterizó las diferencias en los despliegues de machos de *Chelonoidis denticulata* y *C. carbonaria* colectados en Colombia y mantenidos en cautiverio en los EE.UU. Durante los combates en la estación reproductiva, los machos identificaron machos co-específicos *vs.* machos de la otra especie a partir de diferencias en las señales visuales. Sin embargo, la discriminación entre hembras de las dos especies estuvo basada principalmente en señales olfatorias. Galeotti *et al.* (2007) en un estudio similar realizado con *Testudo hermanni*, una tortuga terrestre europea, encontraron que ambos sexos podían distinguir entre

Cortejo de *Chelonoidis carbonaria*. Foto: J. Bock

Apareamiento de *Chelonoidis carbonaria*. Foto: F. Trujillo

co-específicos *vs*. individuos de otra especie con base en señales olfatorias, pero solamente los machos fueron capaces de distinguir a partir de señales olfativas el sexo y estado reproductivo de otros individuos co-específicos.

En condiciones de cautiverio se ha descrito el cortejo y cópula de diferentes especies semi-acuáticas colombianas, como *Kinosternon leucostomum* (Sachsse 1980) y *Kinosternon scorpiodes* (Sexton 1960, Fretey 1976). Bels y Crama (1994) describieron los comportamientos pre y reproductivos observados en la familia Kinosternidae. En este grupo, el apareamiento se da en el fondo del agua, siendo mínimo el cortejo pre-copula. Berry y Shine (1980) habían descrito originalmente este tipo de cópulas como "forzadas", sin embargo Bels y Crama (1994) no están de acuerdo, ya que para ellos las hembras participan activamente durante la misma, facilitando la yuxtaposición de las cloacas.

En tortugas acuáticas colombianas, Medem realizó observaciones descriptivas del comportamiento de cortejo en *Trachemys callirostris* (Medem 1975) y *Platemys platycephala* (Medem 1983, Harding 1983) bajo condiciones de cautiverio, y Ferrara *et al*. (2009) describieron el cortejo y cópula en *Podocnemis erythrocephala*. Pritchard y Trebbau (1984) presentaron dos reportes anecdóticos sobre el cortejo (uno terrestre y otro acuático) de *Rhinoclemmys diademata* en cautiverio. En todos los casos anteriores, las hembras inicialmente se resistieron al avance de los machos, huyendo o tratando de morderlos. En el zoológico de São Paulo en Brasil se describió el comportamiento reproductivo de *Phrynops geoffroanus* (de Barros-M. 1996), mostrando las fases típicas descritas para las tortugas acuáticas: búsqueda y persecución de las hembras por parte de los machos, resistencia inicial por parte de las hembras durante los despliegues y avances de los machos, y eventualmente el montaje y apareamiento.

En condiciones naturales no existen reportes descriptivos del cortejo o apareamiento de ninguna especie de tortuga continental colombiana, con dos excepciones triviales. Dixon y Soini (1977) encontraron una pareja de *Platemys platycephala* copulando en aguas poca profundas en una quebrada en un bosque amazónico en el Perú, pero no mencionaron ningún detalle del comportamiento y Ramo (1982), reportó algunos datos sobre el cortejo, pero no de la cópula, en *Podocnemis vogli* de Venezuela. Dada la carencia de información sobre el comportamiento reproductivo en condiciones naturales de las especies colombianas se referiran a algunos estudios realizados en otros países con taxones cercanos a las especies colombianas. Por ejemplo, Galbraith *et al*. (1987) mostraron evidencias de la existencia de un sistema de dominancia jerárquica entre machos de *Chelydra serpentina*, donde los machos más dominantes presentaron un mayor éxito reproductivo (Galbraith 1991); es una tentación pensar que se puede asumir que lo mismo ocurre en *Chelydra acutirostris*. Sin embargo, diferentes estudios realizados en especies cercanamente emparentadas pertenecientes al género *Trachemys* han demostrado los riesgos de extrapolar entre especies, o entre observaciones de individuos en cautiverio *vs*. en su hábitat natural (Cagle 1950, Rosado 1967, Davis y Jackson 1970, Jackson y Davis 1972, Lovich *et al*. 1990), por lo que se puede concluir que aunque las observaciones directas de tortugas continentales colombianas han revelado algunos detalles sobre sus sistemas de apareamiento, la información todavía es muy precaria.

F. Omacha

Información molecular

A partir de la utilización de marcadores moleculares altamente variables se ha podido establecer la presencia de paternidad múltiple en especies de tortugas continentales (Galbraith 1993, Pearse y Avise 2001, FitzSimmons y Hart 2007). Por ejemplo, hasta la fecha se ha documentado la presencia de paternidad múltiple en *Podocnemis expansa, P. unifilis* y *P. lewyana* (Valenzuela 2000, Pearse *et al*. 2006, Fantin *et al*. 2008, Restrepo *et al*. datos sin publicar). Dado que se ha encontrado evidencia de paternidad múltiple en el 100% de las especies de tortugas continentales evaluadas hasta el momento (11 especies), podría suponerse que las especies que faltan por inspeccionar presentarán el mismo comportamiento (o por lo menos, se trabajará con esta hipótesis hasta que existan datos que permitan rechazarla).

¿Porqué la paternidad múltiple es tan ubicua en las tortugas continentales? A nivel próximo, podría explicarse por el sistema de apareamiento promiscuo documentado en tortugas y por la capacidad de las hembras de almacenar espermatozoides viables por largos periodos de tiempo (Pearse *et al*. 2000). Pero esto no explica por qué evolucionó la paternidad múltiple y cómo se mantiene este comportamiento. Una posible explicación para el almacenamiento de esperma en las especies de zonas templadas, es la falta de sincronía entre la estación de apareamiento (en el otoño) y la época de fertilización (en la primavera). Sin embargo, en las especies de zonas tropicales no existe tal desfase, por lo que tal vez ésta no sea una explicación muy convincente para el almacenamiento de esperma en estas especies. Otra posible explicación es que el almacenamiento de esperma les evita a las hembras tener que aparearse varias veces en un periodo

F. Omacha

de tiempo corto. Esta explicación aplicaría tanto para especies de zonas templadas como tropicales que aniden más de una vez dentro de la misma estación reproductiva. La capacidad de almacenar espermatozoides también podría ser una adaptación que asegure la fertilización de los huevos en especies que ocurren en densidades muy bajas, y por lo tanto la probabilidad de encontrar un macho sea remota. Pero otra vez, esta explicación no aplica para especies que poseen altas densidades poblacionales.

Si los costos asociados con el apareamiento son altos (gastos energéticos, aumento en el riesgo de depredación, etc.), la capacidad de almacenar esperma le permite a una hembra fertilizar varias nidadas a un menor costo. Además, el almacenamiento de esperma de varios machos puede promover la competencia entre espermatozoides (selección intra-sexual post-copulatoria Birkhead 2002). Finalmente, las hembras que fertilizan sus huevos con espermatozoides de varios machos aumentan la diversidad genética de su prole, y esto a su vez puede aumentar la probabilidad de que alguno de sus descendientes tenga una constitución genética que le permita enfrentarse exitosamente a las condiciones ambientales imperantes en el futuro ("evolutionary bet hedging", Kaplan y Cooper 1984).

Observaciones anecdóticas en varias especies sugieren que frecuentemente las hembras copulan con más de un macho en una misma estación reproductiva (p. e. Boglioli *et al.* 2003), dando peso a las hipótesis relacionadas con un aumento en la variabilidad genética de la prole y/o a la selección sexual post-copulatoria. Además, la alta incidencia de paternidad múltiple en una misma nidada es consistente con la hipótesis de incremento de la variabilidad genética de la prole. Desde el punto de vista de los machos, la promiscuidad de las hembras y su capacidad para almacenar espermatozoides exige la producción de espermatozoides vigorosos y longevos, lo cual es consistente con la hipótesis de competencia de espermatozoides post-copulatoria. En *Chrysemys picta,* se encontró que una hembra ovopositó huevos fertilizados por tres machos diferentes en un primer evento de anidación y posteriormente ovopositó una segunda nidada donde todos los huevos habían sido fertilizados por uno solo de los machos de la primera nidada (Pearse *et al.* 2000). Lo anterior implica que las hembras tienen mecanismos que les permiten seleccionar entre el esperma de diferentes machos, posterior al apareamiento.

Sin importar cuales fueron las fuerzas evolutivas que llevaron a la alta incidencia de paternidad múltiple en las tortugas continentales, su existencia tiene importantes implicaciones para la conservación de las mismas. Normalmente, en las especie con poliginia, en donde unos pocos machos dominan los eventos de reproducción, el tamaño efectivo de la población (N_e) es mucho menor que el indicado por un censo del número de adultos maduros en la población (N_c), lo que acelera el efecto negativo de la deriva genética en los niveles de variabilidad genética presente en las poblaciones. Este efecto se acentúa aun más en las poblaciones pequeñas, fenómeno cada vez mas frecuente en las especies de tortugas continentales colombianas. Al presentarse paternidad múltiple, se incrementa N_e, ya que más machos tendrán la oportunidad de aportar sus genes al "pool" genético de la población, y por lo tanto se disminuyen los efectos deletéreos de la deriva genética.

El uso de marcadores moleculares, además de permitir observar la presencia de paternidad múltiple, también ha permitido el desarrollo de nuevas estrategias para cuantificar el número de individuos reproductivos presentes en una población, información clave para conocer la salud genética de las poblaciones y direccionar planes de manejo y estrategias de conservación (Schwartz *et al.* 1998). Por ejemplo, Pearse *et al.* (2001) infirieron el número de machos "efectivos" en una población de tortugas, en lugar del número total de machos sexualmente maduros, a partir de un análisis de los genotipos multi-locus de las hembras y sus neonatos. Ellos usaron a las hembras como "trampas" para "marcar" y "recapturar" a los machos reproductivos de la población. Métodos análogos a este, utilizando las cáscaras de los huevos encontrados en los nidos, podrían permitir la estimación del número efectivo de hembras en una población.

Los estudios futuros sobre la evolución de los sistemas reproductivos de las tortugas continentales colombianas deberían integrar información molecular y observaciones directas de poblaciones naturales con el fin de conocer las estrategias utilizadas por estas especies, ya que la carencia de éste tipo de información es sorprendente. El crecimiento en el conocimiento de la historia natural de las especies colombianas terminó con la muerte de los grandes naturalistas, dando lugar a estudios ecológicos más rigurosos y cuantitativos. Sin embargo, sin la pasión de aquellos que dedican sus vidas a observar a los organismos en sus ambientes naturales, ni el software más avanzado ni el último marcador molecular servirán para responder preguntas básicas como cuando en el año se lleva a cabo la reproducción. Por ejemplo, estudios puramente etológicos permiten conocer el papel que tienen las vocalizaciones en la comunicación y cortejo (Giles *et al.* 2009), la importancia de la "práctica" del ritual de cortejo en los machos subadultos (Kramer y Burghardt 1998), las explicaciones evolutivas del porqué los machos cambian sus estrategias de cortejo ontogenéticamente (Thomas 2002) o el papel activo de las hembras durante el cortejo (Lovich *et al.* 1990, Bels y Crama 1994).

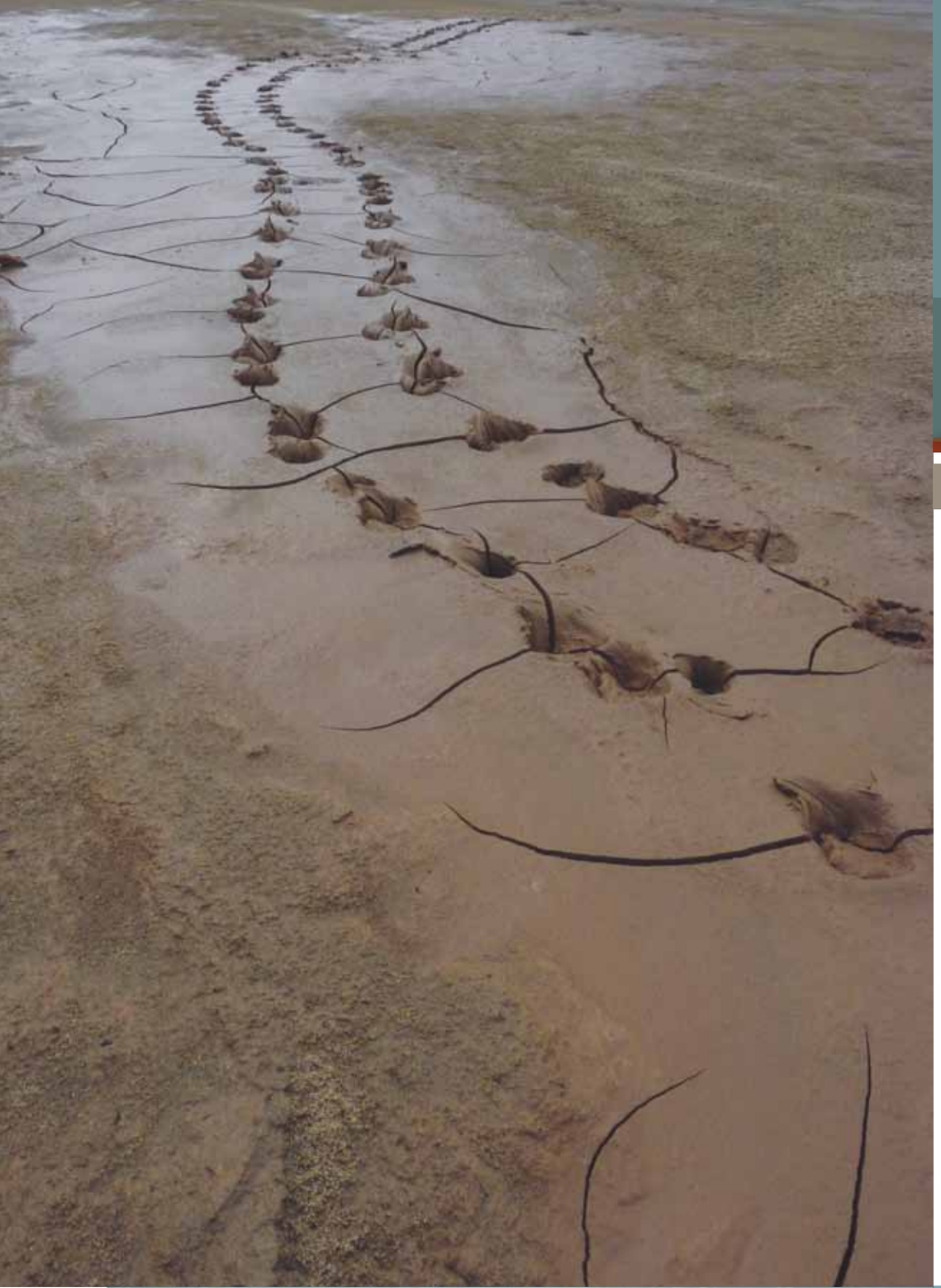
Se necesitan estudios con diseños experimentales rigurosos que permitan abordar preguntas evolutivas sobre las cuales aún no se tienen respuestas o para las cuales los datos disponibles no permiten dar una explicación contundente. Por ejemplo, nuevos estudios sobre las implicaciones evolutivas de la paternidad múltiple podrían ayudar a discernir si las hembras simplemente intentan aumentar la diversidad genética de sus proles, si seleccionan a los machos con una alta calidad genética, o si seleccionan a los machos con genes más compatibles con los suyos (Puurtinen *et al.* 2009). Igualmente, sería interesante investigar si las hembras tienen la capacidad de ajustar la cantidad y calidad de la yema en los huevos, la cantidad de huevos o el sitio de ovoposición (y así las proporciones sexuales del nido), dependiendo de la calidad genética del macho o de los machos que fertilicen sus huevos (Trivers y Willard 1973).

Bibliografía

- Auffenberg, N. 1965. Sex and species descrimination in two sympatric South American tortoises. *Copeia* 1965: 335-342.
- Bels, V. L. y Y. J. M. Crama. 1994. Quantitative analysis of the courtship and mating behavior in the loggerhead musk turtle *Sternotherus minor* (Reptilia: Kinosternidae) with comments on courtship behavior in turtles. *Copeia* 1994: 676-684.

F. Omacha

- Berry, J. F. y R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia* 44: 185-191.
- Birkhead, T. 2002. Promiscuity: An evolutionary history of sperm competition. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 272 pp.
- Boglioli, M. D., C. Guyer y W. K. Michener. 2003. Mating opportunities of female gopher tortoises, *Gopherus polyphemus*, in relation to spatial isolation of females and their burrows. *Copeia* 2003: 846-850.
- Cagle, F. R. 1950. The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (Holbrook). *Ecological Monographs* 20: 31-54.
- Davis, J. D. y C. G. Jackson, Jr. 1970. Copulatory behavior in the red-eared turtle, *Pseudemys scripta elegans* (Wied). *Herpetologica* 26: 238-240.
- de Barros-M., F. 1996. Mating behavior of captive Geoffroy's side-necked turtles, *Phrynops geoffroanus* (Testudines, Chelidae). *Herpetological Natural History* 4: 155-160.
- Dixon, J. R. y P. Soini. 1986. The reptiles of the upper amazon basin, Iquitos Region, Peru. Milwaukee Public Museum, Milwaukee, Wisconsin. 154 pp.
- Emlem, S. T. y L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Fantin, C., L. S. Viana, L. A. Dos Santo-M. y I. P. Farias. 2008. Polyandry in *Podocnemis unifilis* (Pleurodira; Podocnemididae), the vulnerable yellow-spotted Amazon River turtle. *Amphibia-Reptilia* 4: 479-486.
- Ferrara, C. R., L. Schneider, R. C. Vogt y J. Burger. 2009. The role of receptivity in the courtship behavior of *Podocnemis erythrocephala* in captivity. *Acta Ethologica* 2009: 121-125.
- FitzSimmons, N. N. y K. M. Hart. 2007. Genetic studies of freshwater turtles and tortoises: A review of the past 70 years. *Chelonian Research Monographs* 4: 15-46.
- Forsman, A. y R. Shine. 1995. Sexual size dimorphism in relation to frequency of reproduction in turtles (Testudines: Emydidae). *Copeia* 1995: 727-729.
- Fretey, J. 1976. Reproduction de *Kinosteron scorpiodes scorpiodes* (Linn.). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 101: 732-733.
- Galbraith, D. A. 1991. Studies of mating systems in wood turtles (*Clemmys insculpta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*) using DNA fingerprinting. Tesis Doctoral, Queen's University, Kingston, Ontario.
- Galbraith, D. A. 1993. Multiple paternity and sperm storage in turtles. *Herpetological Journal* 3: 117-123.
- Galbraith, D. A., M. W. Chandler y R. J. Brooks. 1987. The fine structure of home ranges of male *Chelydra serpentina*: Are snapping turtles territorial?. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2623-2629.
- Galeotti, P., R. Sacchi, D. Pellitteri y M. Fasola. 2007. Olfactory discrimination of species, sex, and sexual maturity by the Herman's tortoise *Testudo hermanni*. *Copeia* 2007: 980-985.
- Giles, J. C., J. A. Davis, R. D. McCauley y G. Kuchling. 2009. Voice of the turtle: The underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelondina oblongata*. *Journal of the Acoustic Society of America* 126: 434-443.
- Harding, J. H. 1983. *Platemys platycephala* (Twistneck turtle). Reproduction. *Herpetological Review* 14: 22.
- Jackson, C. G. y J. D. Davis. 1972. A quantitative study of the courtship display of the red-eared turtle, *Chrysemys scripta elegans* (Wied). *Herpetologica* 28: 58-64.
- Kaplan, R. H. y W. S. Cooper. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the 'adaptive coin-flipping' principle. *American Naturalist* 123: 393–410.
- Kramer, M. y G. M. Burghardt. 1998. Precocious courtship and play in emydid turtles. *Ethology* 104: 38-56.
- Lovich, J. E., W. R. Garstka y W. E. Cooper. 1990. Female participation in courtship behavior of the turtle *Trachemys s. scripta*. *Journal of Herpetology* 24: 422-424.
- Medem, F. 1975. La reproducción de la "icotea". *Caldasia* 11: 83-101.
- Medem, F. 1983. Reproductive data on *Platemys platycephala* (Testudines: Chelidae) in Colombia. Pp. 429-434. *En*: Rhodin, A. G. J. y K. Miyata (Eds.). Advances in herpetology and evolutionary biology. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Pearse, D. E., F. J. Janzen y J. C. Avise. 2000. Genetic markers substantiate long-term storage and utilization of sperm by female painted turtles. *Heredity* 86: 378-384.
- Pearse, D. E. y J. C. Avise. 2001. Turtle mating systems: Behavior, sperm storage, and genetic paternity. *Journal of Heredity* 92: 206-211.
- Pearse, D. E., C. M. Eckerman, F. J. Janzen y J. C. Avise. 2001. A genetic analogue of 'mark-recapture' methods for estimating population size: An approach based on molecular parentage assessments. *Molecular Ecology* 10: 2711-2718.
- Pearse, D. E., R. B. Dastrup, O. Hernandez y J. W. Sites, Jr. 2006. Paternity in an Orinoco population of endangered Arrau River turtles, *Podocnemis expansa* (Pleurodira: Podocnemididae), from Venezuela. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 232-238.
- Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. Turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology No. 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 414 pp.
- Puurtinen, M., T. Ketola y J. S. Kotiaho. 2009. The good-genes and compatible-genes benefits of mate choice. *American Naturalist* 174: 741-752.
- Ramo, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Müller, 1935) en el Hato El Frio, llanos de Apure, Venezuela. *Doñana, Acta Vertebratica (Sevilla)* 9: 1-161.
- Rosado, R. 1967. La "Jicotea". *International Turtle and Tortoise Society Journal* 1: 16-19.
- Sachsse, W. 1980. Zur Biologie von *Kinosternon leucostomum* in Gefangenschaft. *Salamadra* 16: 185-194.
- Schwartz, M. K., D. A. Tallmon y G. Luikart. 1998. Review of DNA-based census and effective population size estimators. *Animal Conservation* 1: 293-299.
- Sexton, O. J. 1960. Notas sobre la reproducción de una tortuga venezolana, la *Kinosternon scorpiodes*. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle* 20: 189-197.
- Stephens, P. R. y J. J. Wiens. 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: Ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63: 910-925.
- Thomas, R. B. 2002. Conditional mating strategy in a long-lived vertebrate: Ontogenetic shifts in the mating tactics of male slider turtles (*Trachemys scripta*). *Copeia* 2002: 456-461.
- Trivers, R. L. y D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90–92.
- Valenzuela, N. 2000. Multiple paternity in side-neck turtles *Podocnemis expansa*: Evidence from microsatellite DNA data. *Molecular Ecology* 9: 99-105.



Rastros de una hembra de tortuga. Playa de isla Palma, río Putumayo. Foto: Proyecto Facuam

Foto: F. Trujillo

11. Ecología de anidación de las tortugas continentales de Colombia

Vivian P. Páez y Brian C. Bock

A diferencia de la mayoría de los otros capítulos de este volumen, en donde los autores señalan el limitado conocimiento disponible sobre muchos aspectos de la biología de las tortugas continentales de Colombia, la información sobre su ecología de anidación es abundante, y hay datos de al menos aspectos mínimos (fechas y sitios de anidación, tamaños de las nidadas, morfología de los huevos y neonatos), para casi todas las 27 especies colombianas. Una lectura cuidosa de las fichas en este volumen mostrará que sólo se carece de información específica sobre la ecología de anidación de *Kinosternon dunni* y las poblaciones colombianas de *Mesoclemmys heliostemma* y *Rhinemys rupifes*. En este capítulo se resume la información sobre ecología de anidación en tortugas y se sugieren algunas perspectivas futuras donde se considera se debe seguir investigando. En el capítulo sobre historias de vida (Capítulo 14) también hay información complementaria sobre patrones de anidación, tamaño de huevos y nidadas, y tasas de sobrevivencia de huevos y neonatos, y en el capítulo sobre estrategias de manejo (Capítulo 20), hay una sección sobre tasas de pérdidas de nidadas.

Información disponible y fundamentos técnicos

Hay al menos tres razones por las cuales existe esta dispariedad en la información disponible. Primero, en el caso de las tortugas dulceacuícolas, las hembras salen de su medio para anidar, haciendo más accesible la obtención de información ya que son más fáciles de detectar en tierra. Segundo, por la capacidad de las hembras de almacenar espermatozoides viables durante largos periodos de tiempo (Capítulo 10), y porque la mayoría de estas especies puede reproducirse en cautiverio, es posible obtener información básica sobre la reproducción e incubación. Finalmente, la cosecha de tortugas continentales para el consumo humano normalmente se concentra en la estación reproductiva, estando la caza frecuentemente dirigida hacia las hembras reproductivas, lo cual facilita la obtención de datos sobre tamaño mínimo reproductivo, relación tamaño hembra/tamaño nidada y estimaciones de la

F. Omacha

frecuencia de las posturas durante la misma estación reproductiva por medio de la inspección de los ovarios (desarrollo de los folículos) y oviductos (presencia y estado de maduración de los huevos) de las hembras capturadas para consumo o venta (Daza y Páez 2007, Ushiñahua *et al.* 2008).

En las zonas templadas, es entendible que las tortugas continentales se reproduzcan estacionalmente. Aún así, también en el trópico existe estacionalidad en la reproducción para muchas especies, en donde frecuentemente estas actividades se concentran en el verano (estación seca). Sin embargo, algunas especies tropicales como *Rhinoclemmys nasuta, R. diademata, Kinosternon scorpioides, K. dunni*, y ambas especies de *Chelonoidis* (Capítulo 14 y fichas de especies), aparentemente son capaces de reproducirse durante todo el año, aunque a nivel poblacional, algunos meses presentan mayor actividad reproductiva que otros.

Para las tortugas dulceacuícolas, anidar a inicios del verano aumenta la posibilidad de acceder a playas o áreas abiertas, minimizando el riesgo de perder nidos por inundaciones. Sin embargo, hay cuencas en donde la hidrología de los ríos depende más de la estacionalidad en las cabeceras que del régimen climatológico río abajo en donde las tortugas habitan, como por ejemplo en los ríos de aguas blancas de la Amazonia. En estos sitios, es el nivel del río más que la cantidad de lluvia lo que determina el inicio de las estaciones reproductivas para las especies que anidan en las playas, como por ejemplo *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* (Ahlo y Padua 1982, von Hildebrand *et al.* 1988, Fachín 1992). En ríos que convergen geográficamente, las diferencias en el régimen de lluvias en las cabeceras pueden generar diferencias marcadas en la estacionalidad de la reproducción de las poblaciones de tortugas. Por ejemplo, en las tortugas del género *Podocnemis*, las poblaciones colombianas que habitan en el río Putumayo anidan durante las meses de noviembre a enero, mientras que las poblaciones colombianas del río Amazonas (sólo 150 km al sur), anidan seis meses después, entre julio y septiembre. Por lo tanto, puede ser una equivocación liberar animales decomisados sin saber su procedencia exacta (aún dentro de la misma región natural o zona hidrográfica), en vista de las marcadas adaptaciones locales existentes.

Otro fenómeno particular en Colombia (y tal vez Venezuela y las Guayanas), el cual se debe a su ubicación geográfica en la zona del "ecuador climatológico" (Borchert *et al.* 2005), es el régimen bimodal en la estacionalidad de las lluvias, con dos veranos bien definidos cada año. Al menos en algunas especies, como *Trachemys callirostris* y *Podocnemis lewyana*, se han documentado dos estaciones reproductivas que coinciden con cada verano (Páez *et al.* 2009, Bock *et al.* 2010). Todavía no se ha documentado si una misma hembra tiene la capacidad de invertir en la reproducción en ambas estaciones cada año, o si hay cohortes distintas de hembras "del verano" y "del veranillo". El hecho que las hembras de estas dos especies elaboren más de una nidada dentro de la misma estación sugiere que el primer escenario es más probable, pero hay que comprobarlo.

En muchas de las especies de tortugas continentales, existe una relación positiva entre el tamaño corporal de las hembras y el número de huevos o volumen de la nidada (Gibbons 1982). Algunos estudios han documentado una reducción en el tamaño promedio de los nidos durante el curso de una estación reproductiva, debido a una tendencia de las hembras más grandes de poner más temprano en la estación que las hembras más pequeñas (Gibbons y Greene 1990, Daza y Páez 2007). Este fenómeno representa un problema metodológico para los estudios que intentan documentar diferencias entre poblaciones y/o especies en las relaciones tamaño hembra/tamaño nidada, dado que los resultados dependerán, en parte, del periodo durante el cual se tome la información. De todas formas, la generalización que las hembras más grandes ponen nidadas más grandes se cumple para la mayoría de las tortugas continentales colombianas estudiadas hasta la fecha, con la excepción de las especies que normalmente ponen nidadas muy pequeñas (p. e. géneros *Rhinoclemmys*, *Kinosternon*, *Chelonoidis*, *Platemys*, Capítulo 14).

En contraste a otros grupos taxonómicos, las tortugas continentales presentan un fenómeno que va en contra al marco teórico de la inversión parental (específicamente, la teoría del tamaño óptimo del huevo), dado que típicamente las hembras más grandes no solamente ponen más huevos, sino también ponen huevos más grandes (Smith y Fretwell 1974, Congdon y Gibbons 1987, Rollinson *et al.* 2012). Las hembras de un mismo tamaño corporal pueden poner nidos y/o huevos de tamaños distintos debido a variaciones en la cantidad de energía que cada una invierte en un evento de reproducción específico. Estas diferencias en la energía invertida pueden a su vez relacionarse con factores próximos (funcionales) o últimos (evolutivos). Dentro de los primeros estarían la condición física de la hembra, la cual a su vez está influenciada por la cantidad y calidad de recursos alimenticios disponibles dentro de su ámbito doméstico (Gibbons 1970, Brown *et al.* 1994, Wallis *et al.* 1999), su condición general de salud (Litzgus *et al.* 2008) y la distancia que tiene que migrar para alcanzar un hábitat apropiado para la anidar (Obbard y Brooks 1980, Congdon y Gatten 1989, Capítulo 12). Los factores últimos dependerán de la variación intra-específica en las "decisiones" relacionadas con las estrategias de historias de vida (Capítulo 14). Así mismo, la variación entre poblaciones en el tamaño promedio de los nidos y/o huevos puede ser el resultado de diferencias entre sitios en los mismos factores próximos mencionados anteriormente, o puede ser el producto de desigualdades entre los sitios en la intensidad de la cosecha (Close y Seigel 1997, Bernal *et al.* 2004, Daza y Páez 2007). A corto plazo, una cosecha intensiva dirigida a los adultos puede eliminar a los individuos más grandes de la población, ya sea porque disminuye la probabilidad que un individuo logre sobrevivir hasta alcanzar un tamaño grande, o porque la caza es preferente por los individuos más grandes. A largo plazo, una mortalidad elevada y sostenida de los adultos teóricamente puede generar presiones de selección que favorezcan una menor edad/tamaño corporal para alcanzar la madurez sexual (Ernande *et al.* 2004), y consecuentemente un menor tamaño corporal en promedio de hembras, nidos, y huevos en estas poblaciones. En vista de la cantidad de factores que pueden influir en el tamaño promedio de los nidos y/o huevos en una población, sería deseable realizar estudios diseñados para poder evaluar la importancia relativa de cada factor, en vez de seguir midiendo cada huevo de cada nido, sin pensar en para qué. Igualmente, sería deseable buscar formas de cuantificar la inversión reproductiva anual y la fecundidad de las hembras (documentar la frecuencia de anidación, el tamaño de los nidos relati-

F. Omacha

vo al tamaño de las hembras, y el éxito de eclosión), porque estas cifras son las que realmente se necesitan para poder modelar la demografía de las poblaciones de tortugas continentales colombianas (Capítulo 14), y así formular planes de manejo eficientes.

Tipos de huevos

Los huevos de tortugas típicamente se han clasificado en dos tipos principales (Packard *et al.* 1977, Ewert 1979, Packard *et al.* 1982, Packard y Packard 1988, Congdon y Gibbons 1990, Iverson y Ewert 1991): huevos de cáscara rígida, los cuales son relativamente impermeables y contienen en el momento de la postura toda el agua que el embrión requiere para completar su desarrollo, y por ello se pueden incubar exitosamente en condiciones de suelo muy secas; y huevos con cáscaras flexibles, los cuales son permeables al agua, y normalmente aumentan en turgór y peso después de la oviposición por medio de la absorción de agua desde el sustrato. Ambos tipos de huevos pueden soportar inundaciones completas por periodos de horas o hasta días y seguir siendo viables, y existe el caso excepcional de *Chelodina rugosa* en Australia, la cual anida dentro de suelos inundados (Kennett *et al.* 1993, 1998).

Efecto de las condiciones microclimáticas del nido

Un mecanismo fundamental de inversión parental en hembras de tortugas es la selección del sitio específico para anidar. En este capítulo, no se va ha enfatizar en cómo la elección del sitio específico de postura representa un importante efecto materno no-genético (Capítulo 9), el cual influye en las proporciones sexuales de los neonatos en especies con determinación sexual dependiente de la temperatura de incubación (DST, Capítulo 8). Aquí, solamente se considerará cómo esta elección puede impactar el "fitness" de la hembra debido a la influencia de las condiciones micro-climáticas del sitio sobre la sobrevivencia de los huevos y neonatos.

Cuando las condiciones micro-climáticas lo permiten, algunas especies de tortugas continentales ponen sus huevos en la superficie del suelo (p. e. *Rhinoclemmys diademata, Podocnemis erythrocephala*), pero la mayoría de las especies colombianas excavan una cámara en el suelo con sus extremidades posteriores, en donde depositan los huevos para después cubrirlos con suelo. Al parecer, muchas especies disponen de sitios de anidación con las características micro-climáticas adecuadas para la incubación dentro o cerca de sus ámbitos domésticos, pero en el caso de *P. expansa*, las hembras migran hasta cientos de kilómetros cada año hasta llegar a playas con las características particulares para la construcción e incubación de sus nidos (von Hildebrand *et al.* 1988, Capítulo 12). Las hembras adultas con huevos oviductales listos para ser ovopositados, aparentemente tienen la capacidad de retener los huevos por periodos cortos si no disponen de sitios adecuados para anidar (Buhlmann *et al.* 1995). En la literatura se encuentra que los huevos de estas especies contienen embriones en un estadio temprano de desarrollo embrionario (blástula) en el momento de poner (Ewert 1979, Iverson y Ewert 1991), pero esta generalización está basada en un número relativamente reducido de estudios. La predicción es que si existen algunas especies capaces de retener los huevos hasta que los embriones lleguen a estadios embrionarios más avanzados antes de anidar, van a ser precisamente aquellas que anidan en playas de ríos; las cuales de hecho son las especies que exhiben los periodos de incubación más cortos (ver abajo).

La selección del sitio específico de anidación por parte de la hembra es importante desde varios puntos de vista. Por un lado, las características del sitio de oviposición pueden influir las tasas de depredación de los nidos. Algunos estudios han mostrado que los nidos ubicados cerca a los ecotonos (bordes entre las playas y el bosque y/o la orilla) son más vulnerables a la depredación por parte de mamíferos terrestres (Temple 1987, Kolbe y Janzen 2002a-b, Restrepo *et al.* 2007, Strickland *et al.* 2010) y que hembras que ponen sus nidos en islas pequeñas, que carecen de estos depredadores, tienen tasas menores de depredación (Drummond 1983). De todas formas, las tasas de pérdida de nidos por depredadores terrestres (mapaches, lobos polleros, etc.) normalmente son muy altas, sobre todo durante los primeros días después la postura (Capítulo 20). A veces la tasa de pérdida de nidos en un sitio en un año puede ser del 100% (Escalona y Fa 1998, Spencer 2002, Restrepo *et al.* 2007, Strickland *et al.* 2010). Algunos estudios han documentado que algunas tortugas anidan ocasionalmente cerca a los nidos de cocodrilianos (Dietz y Jackson 1979, Kushlan y Kushlan 1980), en parte porque ambos taxones comparten requisitos micro-climáticos similares para anidar. En estos casos, las tortugas anidantes pueden sufrir ataques en el momento de construir sus nidos debido a la defensa del sitio por parte de la hembra del cocodrilo (Páez y Bock 1988), pero si logran ovopositar en estos lugares, sus nidos se beneficiarán de la protección del sitio por parte de los cocodrilos durante todo el periodo de incubación.

Además de la pérdida de nidos a causa de depredadores vertebrados terrestres, también es común encontrar nidos, o por lo menos algunos huevos dentro de un nido, infestados por invertebrados como grillos, hormigas, larvas de moscas o por hongos (Vogt 1981, Acuña-M. y Hanson 1990, Iverson y Perry 1994, Saumure *et al.* 2006, Restrepo *et al.* 2007, Correa *et al.* 2010). Normalmente no es seguro si estos casos representan verdaderas instancias de depredación o si simplemente son casos de infestaciones oportunistas de algunos huevos o nidos enteros que previamente murieron por otras razones. Por ejemplo, Ortega *et al.* (1998) trasladaron 57 nidos de *P. unifilis* a cámaras artificiales ubicadas en un sitio específico de la playa de anidación. Los nidos transferidos experimentaron tasas de mortalidad de sus huevos menores que las tasas cuantificadas en nidos controles no-transferidos, e igualmente sufrieron tasas de infestaciones menores por larvas de dípteros, consistente con la hipótesis que la infestación es oportunista, por lo menos en este caso.

La temperatura que los huevos experimentan también influye en sus tasas de depredación de forma indirecta, porque los huevos en condiciones más calientes tienen periodos de incubación más cortos (Choo y Choo 1987, Lewis-W. y Winokur 1995, Páez y Bock 1998), y por lo tanto están expuestos por menos tiempo a la depredación. La relación lineal negativa entre la temperatura de incubación y el periodo de incubación termina al alcanzar temperaturas cercanas a la máxima letal, en donde hay un leve aumento en los periodos de incubación, un aumento en las tasas de mortalidad embrionaria, y un aumento en las tasas de deformidades corporales de los neonatos que logran eclosionar (Lynn y Ullrich 1950, Packard *et al.* 1988, Plummer *et al.* 1994).

F. Omacha

Los efectos de la temperatura de incubación no terminan en el momento que el neonato eclosiona; ésta también influye sobre muchas características del neonato, como su forma y tamaño corporal inicial, tasa de crecimiento, fisiología y competencia inmunológica, desempeño físico, y otros aspectos de su comportamiento (Brooks *et al.* 1991, Doody 1999, Ashmore y Janzen 2003, Freedberg *et al.* 2004, Páez y Bock 2004, Du *et al.* 2006, Freedberg *et al.* 2008). Estos efectos pueden persistir años después de la eclosión (Freedberg *et al.* 2004, Páez y Bock 2004), y esta influencia puede interactuar en formas complejas para afectar el "fitness" del individuo. Los efectos post-eclosión de la temperatura de incubación en diferentes aspectos de la biología de los neonatos no se deben simplemente a diferencias entre machos y hembras, ya que estos efectos han sido documentado aún en especies que no tienen DST (Ji *et al.* 2003), y también porque estudios con especies de tortugas con DST que han tenido diseños adecuados han mostrado que estos efectos son independientes del sexo del individuo (Willingham 2005).

Otro aspecto micro-climático que influye tanto en los embriones como en los neonatos de tortugas continentales son las características hídricas del nido. Técnicamente, no se puede hablar de las condiciones de humedad del nido, porque es posible que nidos en suelos con una alta saturación de agua también presenten problemas de disponibilidad de agua. La razón es que los suelos varían en términos de sus "potenciales de agua", que es la facilidad con que los huevos pueden absorber agua del sustrato, lo cual se mide en unidades de presión (normalmente, en kiloPascales). Es difícil cuantificar el potencial de agua de un sustrato en el campo, por lo menos sin afectar las propiedades del mismo. Esta es una de las razones por las que la mayoría de los estudios sobre los efectos hídricos del sustrato en los huevos de tortugas han sido ejecutados en el laboratorio (Packard *et al.* 1982, Packard y Packard 1988, Packard *et al.* 1991). Los estudios en el campo, en donde se cuantifica qué porcentaje del contenido del suelo es agua, siempre van a ser aproximaciones muy imprecisas y poco o nada concluyentes.

Las investigaciones en laboratorio que miden el potencial de agua de los sustratos, o en su lugar varían el contenido de agua en sustratos homogéneos como la vermiculita, han mostrado que la disponibilidad de agua afecta las tasas de eclosión de los huevos de tortugas y también afecta la forma y tamaño corporal de los neonatos (Gutzke *et al.* 1987, Finkler *et al.* 2000). Igual que con la temperatura de incubación, las condiciones hídricas que los huevos experimentan también tiene efectos complejos sobre las tasas de crecimiento, la fisiología y el comportamiento de los neonatos (Miller *et al.* 1987, Miller 1993, Finkler *et al.* 2000, Filamoro y Janzen 2002, Finkler *et al.* 2002).

Tanto la temperatura como las condiciones hídricas del suelo influyen otro aspecto micro-climático importante para huevos durante su incubación, que es la tasa de difusión de gases entre el suelo y el huevo y/o la tasa de consumo de oxígeno por parte de los embriones (Deeming y Thompson 1991, Kam y Lillywhite 1994). Mientras el embrión se desarrolla, debe obtener oxígeno y eliminar dióxido de carbono por medio de la difusión a través de los poros de la cáscara. Una cesación del intercambio de gases entre el huevo y el sustrato, como por ejemplo durante una inundación prolongada, puede resultar en la muerte del embrión. Desafortunadamente, los efectos de diferencias más sutiles en las tasas de difusión de gases sobre las tasas de eclosión y/o subsecuente condición de los neonatos han sido poco estudiados. Es probable que bajo condiciones normales, los nidos de la mayoría de las especies de tortugas continentales no tengan muchos problemas relacionados con el intercambio de gases, excepto tal vez en las especies que ponen nidos muy grandes, como *P. expansa*.

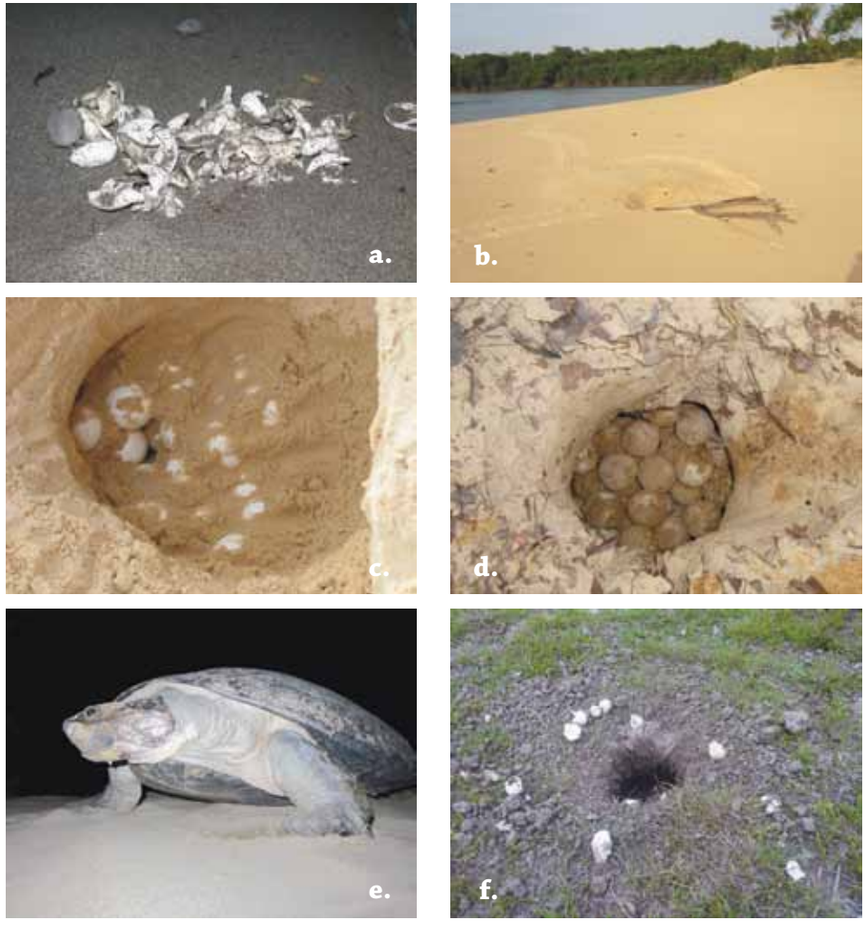
Durante su desarrollo, los embriones de todas las especies de tortugas movilizan el calcio de la cáscara para incorporarlo en sus tejidos, y el tamaño de los poros en la cáscara aumenta (Lawniczak y Teece 2005). El resultado es un incremento en la capacidad del intercambio de gases entre el interior del huevo y el sustrato, lo cual va paralelo con el aumento en la necesidad del embrión de intercambiar volúmenes más grandes de gases a medida que crece. De hecho, las demandas de oxígeno de los embriones de un nido llegan a su máximo unos días antes de la eclosión y adicionalmente, el acto de romper la cáscara ("pipping") y salir del huevo (eclosionar), también son actividades que exigen mucha disponibilidad de oxígeno. En nidos de tortugas marinas, es común que se de una eclosión síncronizada de todos los neonatos de un nido, y hasta entre neonatos de múltiples nidos en la misma playa, inmediatamente después de la lluvia. Ackerman (1980) especuló que esta sincronía se debe a un pulso de aire oxigenado que pasa por la columna del sustrato después de la infiltración del agua de lluvia y permite satisfacer las demandas de oxígeno que estas actividades requieren. Es posible que algo similar suceda en especies de tortugas continentales que ponen nidos de tamaño mediano a grande.

Se ha documentado que existe un gradiente térmico dentro de la cámara del nido lo suficientemente grande como para conducir a varios días de diferencia en el periodo de incubación de los huevos ubicados en la parte superior *vs.* la inferior en muchas especies de tortugas continentales. Sin embargo, la eclosión y la emergencia del nido normalmente son altamente sincrónicas. Recientemente se ha evidenciado que los neonatos que ya están listos para eclosionar, pero aún dentro del huevo, son capaces de comunicarse unos con otros, para "coordinar" una emergencia sincrónica (McGlashan *et al.* 2011). Las ventajas de emerger al mismo tiempo incluyen: una mayor capacidad para "destapar" la boca del nido y salir de la cámara del mismo y una probabilidad más alta de poder dispersarse sin ser depredado, como consecuencia del efecto de dilución de la depredación, dado que la mayoría de los depredadores no son capaces de capturar más que un individuo a la vez. En la mayoría de las especies de tortugas continentales, tanto terrestres como dulceacuícolas, una vez logran dispersarse del sitio de anidación, los neonatos desaparecen. La incapacidad de encontrar tortugas durante sus primeros años de vida (los "años perdidos"), explica la falta general de información demografica, ecológica y comportamental durante este periodo. Desafortunadamente, esta falta de información conduce a la necesidad de hacer supuestos enormes sobre los parámetros demográficos de las tortugas juveniles dentro de los planes de manejo.

Bibliografía

- Ackerman, R. A. 1980. Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *American Zoologist* 20: 575-583.
- Acuña-M., R. A. y P. E. Hanson. 1990. Phorid fly larvae as predators of turtle eggs. *Herpetological Review* 21: 13-14.

F. Omacha



a. Eclosión de nido de *Podocnemis unifilis*. Foto: M. Morales-B.
b. Nido de *Podocnemis expansa* en el río Bita. Foto: A. Echeverry.
c. Nido de *Podocnemis expansa* en sustrato arenoso. Foto: Fundación Omacha.
d. Nido de *Podocnemis expansa* en sustrato arcilloso. Playa río Bita. Foto: A. Echeverry.
e. Postura de *Podocnemis expansa* en el río Meta (Orinoco). Foto: F. Trujillo.
f. Nido de terecay (*Podocnemis unifilis*) depredado, Reserva Palmarito. Foto: R. Antelo.

- Alho, C. J. R. y L. F. M. Padua. 1982. Sincronia entre regime de vazante do rio e o comportamento de nidificação da tartargua da amozônia *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). *Acta Amazonica* 12: 323-326.
- Ashmore, G. M. y F. J. Janzen. 2003. Phenotypic variation in smooth softshell turtles (*Apalone mutica*) from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures. *Oecologia* 134: 182-188.
- Bernal-M., M., J. M. Daza-R. y V. P. Páez. 2004. Ecología reproductiva y cacería de la tortuga *Trachemys scripta* (Testudinata: Emydidae), en el área de la Depresión Momposina, norte de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 52: 229-238.
- Bock, B. C., V. P. Páez y J. M. Daza. 2010. *Trachemys callirostris* (Gray 1856) – Colombian slider, jicotea, hicotea, galapago, morrocoy de agua. *Chelonian Research Monographs* 5: 042.1-042.9.
- Borchert, R., S. S. Renner, Z. Calle, D. Navarrete, A. Tye, L. Gautier, R. Spichiger y P. von Hildebrand. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the equator. Supplementary Discussion 2. Bimodal flowering and bimodal rainfall seasonality near the equator. *Nature* 433: 627-629.
- Brooks, R. J., M. L. Bobyn, D. A. Galbraith, J. A. Layfield y E. G. Nancekivell. 1991. Maternal and environmental influences on growth and survival of embryonic and hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology* 69: 2667-2676.
- Brown, G. P., C. A. Bishop y R. J. Brooks. 1994. Growth rate, reproductive output, and temperature selection of snapping turtles in habitats of different productivities. *Journal of Herpetology* 28: 405-410.
- Buhlmann, K. A., T. K. Lynch, J. W. Gibbons y J. L. Greene. 1995. Prolonged egg retention in the turtle *Deirochelys reticularia* in South Carolina. *Herpetologica* 51: 457-462.
- Choo, B. L. y L. M. Chou. 1987. Effect of temperature on the incubation period and hatchability of *Trionyx sinensis* Weigmann eggs. *Journal of Herpetology* 21: 230-232.
- Close, L. M. y R. A. Seigel. 1997. Differences in body size among populations of red-eared sliders (*Trachemys scripta elegans*) subjected to different levels of harvesting. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 563-566.
- Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 84: 4145-4147.
- Congdon, J. D. y R. E. Gatten, Jr. 1989. Movements and energetics of nesting *Chrysemys picta*. *Herpetologica* 45: 94-100.
- Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1990. Turtle eggs: Their ecology and evolution. Pp. 109-123. *En*: Gibbons J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Correa-H., J. C., A. M. Cano-C., V. P. Páez y A. Restrepo. 2010. Reproductive ecology of the Magdalena River turtle (*Podocnemis lewyana*) in the Mompos Depression, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 70-78.
- Daza, J. M. y V. P. Páez. 2007. Morphometric variation and its effects on reproductive potential in female Colombian slider turtles (*Trachemys callirostris callirostris*). *Herpetologica* 63: 125-134.
- Deeming, D. C. y M. B. Thompson. 1991. Gas exchange across the reptilian eggshell. Pp. 277-284. *En*: Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson (Eds.). Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dietz, D. C. y D. R. Jackson. 1979. Use of American alligator nests by nesting turtles. *Journal of Herpetology* 13: 510-512.
- Doody, J. S. 1999. A test of the comparative influences of constant and fluctuating incubation temperatures on phenotypes of hatchling turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 529-531.
- Drummond, H. 1983. Adaptiveness of island nest-sites of green iguanas and slider turtles. *Copeia* 1983: 529.
- Du, W., R. Zheng y L. Shu. 2006. The influence of incubation temperature on

F. Omacha

morphology, locomotor performance, and cold tolerance of hatchling Chinese three-keeled pond turtles, *Chinemys reevesii*. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 294-299.

- Ernande, B., U. Dieckmann y M. Heino. 2004. Adaptive changes in harvested populations: Plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences* 271: 415-423.
- Escalona, T. y J. E. Fa. 1998. Survival of nests of the terecay turtle (*Podocnemis unifilis*) in the Nichare-Tawadu rivers, Venezuela. *Journal of Zoology (London)* 244: 303-312.
- Ewert, M. A. 1979. The embryo and its egg: Development and natural history. Pp. 333-413. *En*: Harless, M. y M. Morlock (Eds.). Turtles: Perspectives and research. John Wiley and Sons, New York, New York.
- Fachín-T., A. 1992. Desove y uso de playas para nidificación de taricaya (*Podocnemis unifilis*) en el río Samiria, Loreto, Perú. *Boletín de Lima* 79: 65-75.
- Filoramo, N. I. y F. J. Janzen. 2002. An experimental study of the influence of embryonic water availability, body size, and clutch on survivorship of neonatal red-eared sliders, *Trachemys scripta elegans*. *Herpetologica* 58: 67-74.
- Finkler, M. S., D. L. Knickerbocker y D. L. Claussen. 2000. Influence of hydric conditions during incubation and population on overland movement of neonatal snapping turtles. *Journal of Herpetology* 34: 452-455.
- Finkler, M. S., J. T. Bowen, T. M. Christman y A. D. Renshaw. 2002. Effects of hydric condition during incubation on body size and triglyceride reserves of overwintering hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia* 2002: 504-510.
- Freedberg, S., A. L. Stumpf, M. A. Ewert y C. E. Nelson. 2004. Developmental environment has long-lasting effects on behavioural performance in two turtles with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology Research* 6: 739-747.
- Freedberg, S., T. J. Greives, M. E. Ewert, G. E. Demas, N. Beecher y C. E. Nelson. 2008. Incubation environment affects immune system development in a turtle with environmental sex determination. *Journal of Herpetology* 42: 536-541.
- Gibbons, J. W. 1970. Reproductive dynamics of a turtle (*Pseudemys scripta*) population in a reservoir receiving heated effluent from a nuclear reactor. *Canadian Journal of Zoology* 48: 881-885.
- Gibbons, J. W. 1982. Reproductive patterns in freshwater turtles. *Herpetologica* 38: 222-227.
- Gibbons, J. W. y J. L. Greene. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. Pp. 124-134. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithonian Instutution Press, Washington, D. C.
- Gutzke, W. H., G. C. Packard, M. J. Packard y T. J. Boardman. 1987. Influence of the hydric and thermal environments on eggs and hatchlings of painted turtles (*Chrysemys picta*). *Herpetologica* 43: 393-404.
- Iverson, J. B. y M. A. Ewert. 1991. Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs. Pp. 87-100. *En*: Deeming, D. C. y M. W. J. Feruson (Eds.). Egg incubation: Its effect on embryonic development in brids and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Iverson, J. B. y R. E. Perry. 1994. Sacrophagid fly parasitoidism on developing turtle eggs. *Herpetological Review* 25: 50-51.
- Ji, X., F. Chen, W. Du y H. Chen. 2003. Incubation temperature affects hatchling growth but not sexual phenotype in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Journal of Zoology (London)* 261: 409-416.
- Kam, Y. C. y H. B. Lillywhite. 1994. Effects of temperature and water on critical oxygen tension of turtle embryos. *Journal of experimental zoology* 268: 1-8.
- Kennett, R., A. Georges y M. Palmerallen. 1993. Early developmental arrest during immersion of eggs of a tropical fresh-water turtle, *Chelodina rugosa* (Testudinata: Chelidae), from northern Australia. *Australian Journal of Zoology* 41: 37-45.
- Kennett, R., K. Christian y G. Bedford. 1998. Underwater nesting by the Australian freshwater turtle *Chelodina rugosa*: Effect of prolonged immersion and eggshell thickness on incubation period, egg survivorship, and hatchling size. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1019-1023.
- Kolbe, J. J. y F. J. Janzen. 2002a. Spatial and temporal dynamics of turtle nest predation: Edge effects. *Oikos* 99: 538-544.
- Kolbe, J. J. y F. J. Janzen. 2002b. Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83: 269-281.
- Kushlan, J. A. y M. S. Kushlan. 1980. Everglades alligator nests: Nesting sites for marsh reptiles. *Copeia* 1980: 930-932.
- Lawniczak, C. J. y M. A. Teece. 2005. Spatial mobilization of calcium and magnesium from the eggshell of the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Journal of Herpetology* 39: 659-664.
- Lewis-W., V. y R. M. Winokur. 1995. Incubation temperature affects sexual differentiation, incubation time, and posthatching survival in desert tortoises (*Gopherus agassizi*). *Canadian Journal of Zoology* 73: 2091-2097.
- Litzgus, J. D., F. Bolton y A. I. Schulte-H. 2008. Reproductive output depends on body condition in spotted turtles (*Clemmys guttata*). *Copeia* 2008: 86-92.
- Lynn, G. y M. C. Ullrich. 1950. Experimental production of shell abnormalities in turtles. *Copeia* 1950: 253-262.
- McGlashan, J. K., R. J. Spencer y G. M. Old. 2011. Embryonic communication in the nest: Metabolic responses of reptilian embryos to developmental rates of siblings. *Proceedings of the Royal Society, B. Biological Sciences* 279: 1709-1715.
- Miller, K. 1993. The improved performance of snapping turtles (*Chelydra serpentina*) hatched from eggs incubated on a wet substrate persists through the neonatal period. *Journal of Herpetology* 27: 228-233.
- Miller, K., G. C. Packard y M. J. Packard. 1987. Hydric conditions during incubation influence locomotor performance of hatchling snapping turtles. *Journal of Experimental Biology* 127: 401-412.
- Obbard, M. E. y R. J. Brooks. 1980. Nesting migrations of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica* 36: 158-162.
- Ortega, A. M., B. C. Bock y V. P. Páez. 1998. Efecto del estado de desarrollo en el momento de la transferencia de nidos sobre la tasa de eclosión de la tortuga terecay (*Podocnemis unifilis*). *Vida Silvestre Neotropical* 7: 126-131.
- Packard, G. C., C. R. Tracy y J. J. Roth. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Review* 52: 71-105.
- Packard, M. J., G. C. Packard y T. J. Boardman. 1982. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica* 38: 136-155.
- Packard, G. C. y M. J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. Pp. 524-605. *En*: Gans, C. y R. B. Huey (Eds.). Biology of the Reptilia. Volumen 16: Ecology B. Alan R. Liss, Inc., New York, New York.
- Packard, G. C., M. J. Packard y L. Benigan. 1991. Sexual differentiation, growth, and hatching success by embryonic painted turtles incubated in wet and dry environments at fluctuating temperatures. *Herpetologica* 47: 125-132.
- Páez, V. P. y B. C. Bock. 1988. *Crocodylus acutus* (American crocodile). Nest defense. *Herpetological Review* 19: 83.
- Páez, V. P. y B. C. Bock. 1998. Temperature effect on incubation period in the yellow-spotted river turtle, *Podocnemis unifilis*, in the Colombian Amazon. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 31-36.
- Páez, V. P. y B. C. Bock. 2004. Pre- and post-hatching factors affecting juvenile growth rates in the yellow-spotted river turtle (*Podocnemis unifilis*). *Actualidades Biológicas* 26: 137-151.
- Páez, V. P., A. Restrepo, M. Vargas-R. y B. C. Bock. 2009. *Podocnemis lewyana* Duméril 1852 – Magdalena river turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 024.1-024.6.
- Plummer, M. V., C. E. Shadrix y R. C. Cox. 1994. Thermal limits of incubation in embryos of softshell turtles (*Apalone mutica*). *Chelonian Conservationa and Biology* 1: 141-144.

- Restrepo, A., V. J. Pineros y V. P. Páez. 2007. Características reproductivas de la tortuga *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata: Emydidae) en Isla Leon, Depresión Momponsina, Colombia. *Caldasia* 29: 283-295.
- Rollinson, N., R. G. Farmer y R. J. Brooks. 2012. Widespread reproductive variation in North American turtles: Temperature, egg size, and optimality. *Zoology* 115: 160-169.
- Saumure, R. A., A. D. Walde y T. A. Wheeler. 2006. Nonpredatory fly larvae (*Delia platura*: Anthomyiidae) in a nest of a northern map turtle (*Graptemys geographica*). *Chelonian Conservation and Biology* 5: 274-275.
- Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of off-spring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Spencer, R. J. 2002. Experimentally tested nest site selection: fitness trade-offs and predation risk in turtles. *Ecology* 83: 2136-2144.
- Strickland, J., P. Colbert y F. J. Janzen. 2010. Experimental analysis of effects of markers and habitat structure on predation of turtle nests. *Journal of Herpetology* 44: 467-470.
- Temple, S. A. 1987. Predation on turtle nests increases near ecological edges. *Copeia* 1987: 250-252.
- Ushiñahua-A., M., A. Acosta-D., E. Tirado-H., N. Bendayan-A. y E. Pezo-L. 2008. Biología reproductiva de la hembra de *Geochelone* (*Chelonoidis*) *denticulata*, (Linneus, 1766) (Testudinidae), comercializada en Iquitos – Perú. *http://www.unapiquitos.edu.pe/ oficinas/iiunap/archivos/2008/biologia/ARTICULO-MeriUSHUNAHUA.pdf*
- Vogt, R. C. 1981. Turtle egg (*Graptemys*: Emydidae) infestation by fly larvae. *Copeia* 1981: 457-459.
- von Hildebrand, P., C. Saenz, M. C. Penuela y C. Caro. 1988. Biología reproductiva y manejo de la tortuga Charapa (*Podocnemis expansa*) en el bajo río Caquetá. *Colombia Amazónica* 3: 89-112.
- Wallis, I. R., B. T. Henen y K. A. Nagy. 1999. Egg size and annual egg production by female desert tortoises (*Gopherus agassizii*): The importance of food abundance, body size, and date of egg shelling. *Journal of Herpetology* 33: 394-408.
- Willingham, E. 2005. Different incubation temperatures result in differences in mass in female red-eared slider turtle hatchlings. *Journal of Thermal Biology* 30: 61-64.

Foto: F. J. M. Rojas-R.

12. Patrones de movimiento

Natalia Gallego García

El movimiento en individuos es un proceso biológico fundamental que opera a diferentes escalas espacio-temporales y que tiene una gran relevancia en la viabilidad de las poblaciones. Cuando los movimientos que una especie de tortuga exhibe son de corta distancia o intrapoblacionales, el impacto es a una escala ecológica. Este tipo de movimiento está asociado principalmente al uso de recursos (búsqueda de alimento, refugios, sitios de postura), coexistencia entre especies y uso del espacio (territorialidad, competencia) y dinámicas poblacionales locales (Nathan *et al.* 2003). Por el contrario, los movimientos de larga distancia o interpoblacionales, no sólo tiene un impacto a escala ecológica, sino también evolutiva, ya que determinan el flujo genético y en consecuencia la estructura genética de una población o procesos como la especiación.

Existen dos tipos de movimientos de larga distancia: dispersión y migración. La dispersión es un movimiento unidireccional, y ocurre cuando un organismo se separa de su sitio parental y se establece fuera de éste. La migración es bidireccional y estacionaria, por lo regular se hace de un lugar reproductivo a uno no reproductivo y viceversa (Webster *et al.* 2002). Los movimientos cortos, por el contrario, describen los patrones de desplazamiento de un animal, los cuales están circunscritos a un área conocida como ámbito de hogar. El ámbito de hogar es el área que utiliza un animal en sus actividades normales como buscar comida, refugiarse, reproducirse, defender el territorio, etc. (Burt 1943). Estimar el ámbito de hogar es muy importante por una gran variedad de razones que van desde dar información sobre la etología o ecología de un animal, hasta investigar las implicaciones de manejo de una especie según su distribución espacial. Los movimientos de corta distancia se miden en una escala cronológica pequeña y definida, mientras que los movimientos de larga distancia también pueden ser medidos en una escala cronológica generacional.

Los movimientos cortos son más fáciles de cuantificar y se pueden medir mediante captura y recaptura o mediante teleme-

A. Echeverry

tría. Los movimientos de larga distancia, por el contrario, son más difíciles de cuantificar y en este caso la técnica de captura y recaptura no puede ser utilizada, pues el área de estudio es finita y determinada por el investigador y en consecuencia no es posible detectar movimientos más allá de las trampas más distantes (Koenig *et al.* 1996). Con telemetría el área de estudio no tiene límites, pero el equipo es costoso y por consiguiente los tamaños de muestra tienden a ser pequeños y poco representativos de la población. Otro método es cuantificar de manera indirecta los movimientos interpoblacionales estimando el flujo genético a través de técnicas moleculares (Capítulo 15). Sin embargo, las inferencias sobre la capacidad de dispersión a partir de estudios genéticos tienen que tomarse con cautela, porque la estructura de una población no sólo depende del flujo genético sino también de la deriva genética, las mutaciones y selección natural (Bohonak 1999).

Según Gibbons *et al* (1990), en las tortugas continentales los movimientos de corta distancia pueden tener cuatro tipos de objetivos: (1) alimentación, (2) reproducción (búsqueda de pareja, cortejo, anidación), (3) asoleamiento y (4) búsqueda de refugios o sitios de estivación. En cuanto a los movimientos de larga distancia, casi siempre son estacionarios y se deben a: (1) desplazamiento de los neonatos desde los sitios de nacimiento hasta su hábitat acuático o terrestre, (2) búsqueda de hábitats óptimos cuya disponibilidad varía según la estación del año, (3) desplazamientos hacia los sitios de estivación, (4) movimientos de machos adultos en búsqueda de hembras receptivas y (5) anidación en las hembras. A continuación se presenta una revisión de los diferentes estudios realizados en Colombia acerca de patrones de movimientos inter e intra poblacionales en las familias de tortugas continentales colombianas.

Familia Kinosternidae

En comparación con las demás especies colombianas, los kinostérnidos son tortugas pequeñas y por consiguiente realizan movimientos terrestres y acuáticos muy cortos, los cuales están ligados a la estacionalidad del hábitat acuático y las posturas. Durante los periodos de lluvias las tortugas se mantienen en el agua, mientras que en época seca salen a la tierra donde permanecen inactivas estivando enterradas bajo troncos, rocas o raíces cercanos a las fuentes de agua (Morales-V. y Vogt 1997). Durante las posturas las hembras salen del agua en las noches y se desplazan en promedio 246,3 m a poner sus huevos (Morales-V. y Vogt 1997).

El comportamiento y movimiento acuático de estas tortugas ha recibido poca atención, y en Colombia sólo hay un estudio en la isla de San Andrés con la subespecie *Kinosternon scorpioides albogulare* (Forero-M. y Castaño-M. 2011). En este estudio se encontró que la distancia promedio recorrida por las tortugas en dos días fue de 68,27 m sin diferencias significativas entre hembras y machos. La distancia máxima recorrida fue de 380 m por un macho y el desplazamiento neto promedio en general fue de 34,72 m. La otra tortuga del género que habita en Colombia, *K. leucostomum*, posee un patrón de desplazamiento muy similar, con ámbitos de hogar lineales que varían de 50 m a 200 m (promedio de 105,8 m) y sin diferencias significativas entre machos y hembras (Morales-V. y Vogt 1997).

Familia Geoemydidae

Se conoce poco sobre los desplazamientos de las poblaciones de esta familia que habitan en Colombia. En Isla Palma (Pacífico colombiano), tres hembras y dos machos de *R. nasuta* fueron seguidos mediante radio-telemetría por un periodo de cuatro meses (Pérez-A. 2007). El ámbito máximo de hogar estimado para las hembras en este estudio fue 22,1 m lineales y para los machos de 130 m lineales. Dentro del ámbito de hogar, las hembras permanecieron en el mismo lugar, bajo el agua en raíces de los árboles de la ribera, mientras que los machos permanecieron la mayor parte del tiempo en un intervalo de 0,5-17 m del arroyo. Al parecer esta especie presenta una alta fidelidad al sitio donde habita. En este mismo estudio se observaron desplazamientos terrestres en machos pero no en hembras. En *R. melanosterna,* Castaño-M. *et al.* (2005) encontraron un individuo refugiado entre las raíces y hojarasca en un bosque muy intervenido, sin rastros recientes de agua en ningún sitio y distante del hábitat acuático más cercano y de donde se supone llegó buscando refugio. Según los autores, esta especie en época seca sale del agua y se entierra y se devuelve al hábitat acuático de nuevo al inicio de las lluvias. Los autores atribuyen esta diferencia en los patrones de movimiento a las actividades de apareamiento y a una mayor abundancia de recursos alimenticios en época de lluvias. Aunque en general estas dos especies se desplazan lento y sólo unos metros al día, por lo menos durante una de las temporadas del año, estas especies se mantienen activas y su desplazamiento neto anual es alto.

Familia Emydidae

Trachemys callirostris y *T. venusta,* las dos especies colombianas que pertenecen a esta familia, han sido muy poco estudiadas en términos de patrones de movimiento. Sin embargo, otras especies del género como *T. scripta* cuentan con más información (p. e. Gibbons *et al.* 1990). Los machos de esta especie tienen ámbitos de hogar significativamente más grandes que las hembras y en estas últimas existe una correlación entre la capacidad de dispersión y el tamaño (Schubauer *et al.* 1990). Aunque las tortugas de este género son principalmente acuáticas, los movimientos terrestres en especies como *T. scripta* han sido documentados y también se ha observado que muchos individuos incluyen varios cuerpos de agua dentro de sus ámbitos de hogar, lo que supone un traslado terrestre de uno al otro (Gibbons *et al.* 1990, Thomas y Parker 2000). Los movimientos terrestres, como sucede en otras familias de tortugas acuáticas como Kinosternidae y Chelidae, están relacionados con la desecación del hábitat acuático y con la reproducción. En la época seca cuando bajan las aguas, *T. callirostris* se entierra en el lodo del fondo de las orillas de las ciénagas, que van secándose a medida que avanza el verano (Dahl y Medem 1964), o se refugia al borde de la ciénaga bajo la vegetación acuática, de modo que cuando las aguas se retiran, la vegetación se seca y queda protegida por un colchón de vegetación muerta (Castaño-M. *et al.* 2005). Con los primeros aguaceros fuertes del invierno las hicoteas regresan al agua. No todas tienen este comportamiento y muchos individuos permanecen en el agua durante todo el verano (Castaño-M. *et al.* 2005). Los individuos que viven cerca a los arroyos salen del agua hacia el bosque donde se entierran bajo raíces o palos (obs. pers.).

Los movimientos terrestres en los machos están relacionados con la temporada de apareamiento y los de las hembras con las temporadas de posturas (Gibbons *et al.* 1990, Thomas y Parker 2000). La distancia que puede recorrer una hembra en tierra

A. Echeverry

es variable y depende de la disponibilidad de sitios adecuados para la postura. En la Depresión Momposina, se observó que casi el 80% de los nidos de *T. callirostris* se encontraban a menos de 5 m del agua y que la distancia máxima recorrida fue de 14,5 m (Restrepo *et al.* 2006). Medem (1975) reportó una distancia promedio de 4,5 m y una máxima de 50 m. En *T. scripta* se ha observado que por lo general las hembras después de la ovoposición regresan al mismo hábitat acuático del que han salido, pero ese retorno no siempre se hace el mismo año, luego las hembras también hacen excursiones terrestres en busca de otros ambientes (Gibbons *et al.* 1990). También existen movimientos terrestres voluntarios y no ocasionados por el desecamiento del ambiente acuático o por la reproducción. Gibbons *et al.* (1990) observaron los juveniles (menos de 10 cm de longitud de plastrón), aunque en mucha menor medida que los individuos sexualmente maduros, también salían de su hábitat acuático. Al parecer el advenimiento de la madurez sexual está fuertemente correlacionado con la tendencia a hacer excursiones terrestres.

Familia Chelydridae

Al igual que con el género *Trachemys*, *C. acutirostris* posee muy poca información sobre movimientos, pero otras especies del género como *C. serpentina* han sido más estudiadas. Dahl y Medem (1964) reportaron que en verano, cuando las aguas se retiran, los individuos de esta especie permanecen estivando enterrados en el barro hasta la entrada del invierno. Rueda-A. *et al.* (2007) reportaron que esta especie tiene una alta fidelidad a lugares determinados de su hábitat durante periodos prolongados de tiempo. Lo mismo ha sido notado en machos de *C. serpentina*, los cuales dentro de su ámbito de hogar tienen centros de actividad bien definidos (Pettit *et al.* 1995). A pesar de esta fidelidad, los individuos pueden caminar con gran facilidad en tierra y a veces se les encuentra a grandes distancias de las aguas (Dahl y Medem 1964). En Canadá, se ha estimado en *C. serpentina* un ámbito de hogar de 8,6 ha en hembras y 2,2 en machos, con una variación de 1-28,4 ha (Pettit *et al.* 1995). Los movimientos de *C. serpentina* son estacionarios, siendo los individuos más activos durante la temporada reproductiva (Brown y Brooks 1993). Los machos son más activos al inicio de la temporada por búsqueda de hembras y apareamiento, y las hembras son más activas durante las posturas (Brown y Brooks 1993). En esta especie existe una correlación entre la capacidad de desplazamiento y la masa corporal de las hembras, dónde las tortugas grandes se mueven más que las pequeñas (Pettit *et al.* 1995).

Familia Testudinidae

La especies de esta familia son extrictamente terrestres. Aunque no tienen adaptaciones morfológicas para nadar, individuos de *Chelonoidis carbonaria* y de *C. denticulata* han sido observados flotando en ríos (Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Si bien gran parte de sus movimientos son desplazamientos entre bosques, no hay que descartar que el arrastre de individuos por las corrientes de los ríos pueda aumentar potencialmente su capacidad de dispersión. *C. carbonaria* y *C. denticulata,* las dos especies de esta familia que habitan en Colombia, tienen patrones de movimiento muy semejantes. Aunque se desplazan muy lento, a una tasa estimada de 84 m/h (Moskovits 1985), en un solo día pueden cubrir cientos de metros. El desplazamiento promedio diario estimado para *C. carbonaria* es de 8,73 m y para *C. denticulata* es de 7,12 m (Moskovits 1985), aunque para esta última especie se tienen registros más grandes (promedio 57 m, intervalo de 0-400 m; Strong y Fragoso 2006). Moskovits (1985) reportó un intervalo de tamaños del ámbito de hogar de *C. carbonaria* de 1,5-117,5 ha (n = 10), en hembras y 0,6-83,3 ha (n = 8), en machos. En *C. denticulata* los intervalos fueron de 27-31 ha (n = 2), en hembras y 23-66,5 ha (n = 4) en machos. Esta alta variación entre el ámbito de hogar de los individuos fue observada por Guzmán y Stevenson (2008) en *C. denticulata,* con un intervalo de 9,7-332 ha (n = 8). El movimiento máximo registrado para *C. denticulata* es de 1,21 km en 12 días por un macho adulto (Jerozolimski *et al.* 2009). Moskovits (1985) registró una distancia de 620 m para la misma especie en un periodo de 17 días. Para *C. carbonaria* no hay registros.

Al igual que en otras familias como Podocnemididae y Kinosternidae, *C. carbonaria* y *C. denticulata* también tienen movimientos relacionados con los patrones hidrológicos del área donde habitan. Moskovits y Kiester (1987), en un estudio combinado de captura y recaptura, radio-telemetría y rastreo con hilo, monitorearon 56 individuos de *C. carbonaria* por un periodo de 18 meses. Los autores encontraron que los machos de *C. carbonaria* se desplazan distancias más largas durante la temporada de apareamiento, la cual corresponde a la temporada de lluvias, posiblemente buscando hembras para incrementar su probabilidad de reproducirse. Por el contrario, las hembras se movieron ligeramente más que los machos durante la temporada de no apareamiento que corresponde a la temporada de anidación. Este patrón estacional también fue detectado en ambas especies por Jerozolimski *et al.* (2009), donde en un periodo de 3 a 17 días, se observó que los movimientos durante la temporada de lluvias eran mayores, con un promedio de 276,7 m (intervalo de 171,9 – 392,3 m) que durante la temporada seca, con un promedio de 174,1 m (intervalo de 93–258,8 m).

Familia Chelidae

De las ocho especies presentes en Colombia, sólo existen estudios de movimientos en *Mesoclemmys dahli, Rhinemys rufipes* y *Phrynops geoffroanus*. La primera especie, endémica de Colombia, es principalmente acuática pero suele salir a tierra a estivar cuando las aguas en las que habita comienzan a mermar. El hábitat acuático es donde permanecen la mayor parte del tiempo, ya que es ahí donde forrajean, según lo que se conoce sobre la dieta de esta especie (Medem 1966, Rueda-A. *et al.* 2004, Castaño-M. *et al.* 2005) y sus movimientos en tierra están relacionados con la disponibilidad de agua en los arroyos (Forero-M. *et al.* 2011) y las posturas. En Chimichagua, Cesar, Colombia, siguiendo por un año a cuatro hembras y cuatro machos mediante radio-telemetría, Forero-M. *et al.* (2011) estimaron un ámbito de hogar de 1,6 – 30,8 ha y no encontraron diferencias significativas entre sexos o temporadas climáticas. En Córdoba el ámbito de hogar estimado para seis hembras varió de 0,5-12,04 ha en época de lluvia y 0,03-10,7 ha en época de verano, pero no se especifica si las diferencias entre temporadas climáticas fueron significativas o no (Rueda-A. *et al.* 2004). En general, se estima que los individuos de *M. dahli* utilizan en la mayor parte del año un área de 7-16 ha y que durante la temporada seca, al moverse a otros sectores buscando pozos con agua o al salir a tierra a estivar, pueden expandir considerablemente esta área (Forero-M *et al.* 2011).

Rhinemys rufipes es una especie altamente acuática. Aunque poco se conoce sobre sus

A. Echeverry

movimientos en tierra, se sabe que tiene la capacidad de cruzar camellones para pasar de un arroyo a otro (Magnusson *et al.* 1997). En un estudio combinado de captura y recaptura y telemetría en el Amazonas (Brasil), se estimó que la distancia máxima en línea recta entre el lugar de captura y el de recaptura fue de 4 km (Magnusson *et al.* 1997). Sin embargo, los autores aclararon que es mucho más probable que las tortugas hubieran evitado los desplazamientos terrestres y que sus movimientos hubieran sido principalmente acuáticos, en cuyo caso la distancia mínima que pudieron haber recorrido siguiendo el cauce del río fue de 12 km. El ámbito de hogar calculado para esta especie fue de 1,56 km lineales en machos y 1,21 km lineales en hembras.

El ámbito de hogar estimado para *P. geoffroanus* basado en el seguimiento de 42 animales que portaban un carrete con hilo fue de 0,04-0,12 ha y la distancia promedio recorrida fue de 41,7 m (intervalo: 0,0–115,0 m; Souza *et al.* 2008). Aunque la capacidad de dispersión de esta especie parece mucho más pequeña que la de *M. dahli* y *R. rufipes*, estas estimaciones se hicieron en un periodo de 72 horas, mientras que las demás se hicieron en un periodo de uno y 15 años, respectivamente. En tres días las tortugas sólo pueden recorrer una pequeña porción de su ámbito de hogar y por esta razón las medidas dadas están altamente subestimadas.

Familia Podocnemidae

Son tortugas ribereñas cuyos patrones de movimiento están estrechamente relacionados con los ciclos del río. Sus movimientos son estacionarios y determinados por la disponibilidad del hábitat y de los sitios de anidación según el régimen de lluvias. Además de esta estacionalidad, el hecho de habitar en sistemas lóticos puede tener un efecto importante en el desplazamiento de las tortugas, pues un incremento en la velocidad de la corriente y en el caudal puede potencialmente arrastrar a los individuos por fuera de su ámbito de hogar o también puede arrastrar o eliminar su fuente de alimento, obligándolas a desplazarse (Moll y Moll 2004). Comparado con las demás familias, los podocnemídidos tienen desplazamientos acuáticos largos. No poseen movimientos terrestres, a excepción de las hembras cuando salen del agua a ovopositar o de los neonatos cuando emergen de los nidos y se dirigen al agua. La tortuga gigante del Amazonas y el Orinoco, *Podocnemis expansa,* es la especie continental colombiana con los desplazamientos más largos registrados hasta la fecha y con evidencia de presentar migraciones (Ojasti 1967, Alho *et al.* 1979, Moreira y Vogt 1990, von Hildebrand *et al.* 1997). Cuando el nivel del río comienza a descender, las hembras adultas de *P. expansa* salen de los sitios de alimentación en lagos y ríos menores hacia las playas de anidación del río principal, migrando distancias de más de 45 km (Moreira y Vogt 1990, von Hildebrand *et al.* 1997). En el río Trombetas (Brasil), Vogt (datos sin publicar) siguió mediante telemetría hembras de *P. expansa* después de las posturas, las cuales recorrieron hasta 45 km en dos días (Moll y Moll 2004). En los ríos Caquetá y Cahuinarí en Colombia, von Hildebrand *et al.* (1997) encontraron que la distancia máxima entre el sitio de captura y el de recaptura fue de 422 km y la distancia mínima fue de 45 km. Seis de las hembras en este estudio fueron recapturadas en playas de postura diferentes de la playa de captura original, ubicadas a 45 km (una hembra), 180 km (dos hembras) y 200 km (tres hembras) de distancia.

A pesar de ser un modelo de estudio interesante en términos de movimiento, los intentos por cuantificar la magnitud de los desplazamientos de esta especie mediante telemetría o captura y recaptura han sido pocos y actualmente se conoce más sobre este tema por inferencias de estudios de estructura genética y flujo genético (Capítulo 15). Con base en estos estudios, las inferencias sobre los posibles patrones de movimiento de esta especie concuerdan en algunos puntos, como por ejemplo en que la especie presenta movimientos limitados entre cuencas distantes (Sites *et al.* 1999, Bock *et al.* 2001, Valenzuela 2001, Pearse *et al.* 2006), pero discrepan en otros, como en determinar si las hembras se mueven libremente dentro de las diferentes playas de anidación de una misma cuenca (Sites *et al.* 1999, Pearse *et al.* 2006) o si por el contrario, presentan filopatría y con frecuencia vuelven a las mismas playas a desovar (Ojasti 1967, Alho *et al.* 1979, Bock *et al.* 2001, Valenzuela 2001). Sin embargo, con captura y recaptura se ha demostrado que en periodos sucesivos de postura algunas hembras utilizan playas diferentes (von Hildebrand *et al.* 1997).

De lo que se conoce acerca de los patrones de movimiento en este género, después de *P. expansa, P. sextuberculata* parece ser la tortuga de río con mayor capacidad de dispersión. Mediante captura y recaptura y radio-telemetría, Fachín-T. *et al.* (2006) encontraron un patrón de movimiento estacionario, en el cual cuando el nivel del agua comenzaba a ascender, las tortugas comenzaban a entrar por los caños, dirigiéndose hacia los lagos y las áreas de bosques inundados, aparentemente aprovechando que hay más alimento por la vegetación inundada y menos corriente, y cuando el nivel comenzaba a descender, regresaban al cauce del río principal, a áreas abiertas y de poca corriente, donde permanecieron en promedio 13 días antes de marcharse a otras áreas con las mismas características. La distancia promedio recorrida por las hembras al salir de los caños hacia los sitios de anidación fue de 18 km (min. 12, max. 26,9 km). La distancia entre los puntos más distantes donde fue localizada cada hembra varió de 16,5 km a 44,5 km. Este patrón resultó ser significativamente diferente entre hembras y machos, siendo las hembras las que recorrían las distancias más largas (41-53 km para hembras, 4,7-12,4 km para machos). Los estudios de patrones de movimiento a partir de marca y recaptura y telemetría coinciden con los análisis de estructura y flujo genético para esta especie (Silva *et al.* 2011).

Contrario a la alta capacidad de dispersión de las dos especies anteriores, la segunda tortuga más grande del género, *P. unifilis,* es mucho más sedentaria. En un estudio preliminar con radio-telemetría, tres hembras adultas fueron seguidas después de la postura (Bock *et al.* 1998). A pesar del pequeño número de individuos seguidos, en este estudio se pudo observar algunos patrones de movimiento similares, como que ninguna de las hembras se desplazó más de 6 km de la playa donde tuvo la postura, que en aguas bajas todas tuvieron la tendencia a permanecer por varios días o semanas en remansos cercanos a playas antes de emprender un nuevo desplazamiento corto y que en aguas altas entraron a tributarios menores del río Caquetá o al bosque inundable, en donde posiblemente no hicieron grandes desplazamientos. Según Fachín-T. *et al.* (2006), en la temporada seca, cuando el hábitat se va tornando inhóspito, la mayoría de los individuos de esta especie no salen de los caños sino que se entierran en el lodo o se van a hoyos

A. Echeverry

profundos en lagos o en los caños. Todo parece indicar que *P. unifilis* no se desplaza largas distancias en busca de sitios más adecuados, sino que tiende a permanecer en tributarios cercanos al área del río donde frecuentan. Un comportamiento similar fue observado en una de las hembras seguidas con transmisores, la cual fue relocalizada meses después, en la misma área del río donde había sido localizada por última vez (Bock *et al.* 1998). A pesar de no saber nada acerca de los desplazamientos de los machos, Bock *et al.* (1998) discuten que si éstos poseen un comportamiento sedentario similar al de las hembras, entonces se esperaría encontrar una estructura genética a escala microgeográfica, lo cual ha sido observado en estudios genéticos con alozimas (Bock *et al.* 2001) y microsatélites (Escalona *et al.* 2009). De hecho, *P. unifilis* mostró mucha más diferenciación genética entre poblaciones que *P. expansa,* con unidades reproductivas separadas por tan sólo 60 km (Bock *et al.* 2001).

Un patrón de desplazamientos muy similar al de *P. unifilis* fue observado en la tortuga endémica de los ríos Sinú y Magdalena, *P. lewyana*. En un estudio preliminar con radio-telemetría en el río Sinú, dos hembras y dos machos fueron rastreados desde julio del 2006 hasta abril del 2007 (Gallego-G. 2009). Cada individuo fue localizado mínimo tres veces por mes. Al igual que con el estudio de telemetría de Bock *et al.* (1998), aunque el número de animales monitoreados fue muy pequeño, se observaron patrones semejantes entre sexos. Por ejemplo, una hembra se encontró una semana después de la liberación en el río a 1,8 km aguas abajo del punto de liberación y la otra a 1,2 km aguas arriba, ambas en remansos profundos cercanos a playas importantes de anidación. Las dos hembras permanecieron en dichos remansos de julio a noviembre. En diciembre, cuando comienza la temporada reproductiva, ambos individuos comenzaron a moverse haciendo desplazamientos cortos (menos de 0,5 km) aguas arriba y abajo de sus respectivas playas. Los machos, por el contrario, durante el primer mes bajaron casi 15 km del punto de liberación, a un sector en donde no existen playas. Después de esta larga excursión, los machos permanecieron durante la temporada reproductiva en el mismo sector, haciendo desplazamientos cortos de menos de 0,5 km.

Podocnemis erythrocephala es la tortuga más pequeña del género, y su tamaño parece estar relacionado con su capacidad de desplazarse, ya que hace movimientos más cortos que sus congéneres. En un estudio de captura-recaptura de cinco años en el Río Negro, Brasil, Bernhard (2010), se encontró que el 67,28% de los individuos fue recapturado a menos de un kilómetro, el 24,41% entre uno y dos kilómetros, el 1,95% entre dos y tres kilómetros, y el 6,2% a más de seis kilómetros del punto inicial de captura. En general, la distancia media registrada entre capturas fue mayor para las hembras que para los machos (1,27 km y 1,1 km, respectivamente). Teniendo en cuenta que más de la mitad de los individuos fueron encontrados cerca al punto inicial de captura, es posible que *P. erythrocephala* tenga algún tipo de fidelidad a ciertas zonas del río, como sucede con *P. unifilis*. Con este patrón de desplazamientos, se esperaría que la población tuviera algún tipo de estructura. Sin embargo, en la cuenca del Río Negro usando como marcador molecular ADN mitocondrial, dos Santos (2008) encontró que entre las localidades muestreadas (que no se encontraban aisladas por barreras geográficas) había un nivel de flujo genético elevado.

La especie representante del otro género de la familia Podocnemididae es *Peltocephalus dumerilianus*. Cinco hembras y cinco machos de esta especie fueron estudiados en el Río Negro, Brasil, mediante radio-telemetría entre los años 2004 y 2006 (De La Ossa y Vogt 2011). Como se ha observado en *P. erythrocephala* y *P. sextuberculata,* las hembras de *P. dumerilianus* recorrieron distancias más largas que los machos (7,42 km promedio para hembras y 5,72 km promedio para machos), aunque no se encontraron diferencias significativas entre el tamaño del ámbito de hogar (promedio para machos 970,18 ha y para hembras 830,80 ha). A pesar de haber seguido a estos diez individuos durante más de un año, los desplazamientos observados no pudieron ser asociados a migraciones estacionarias (De La Ossa y Vogt 2011).

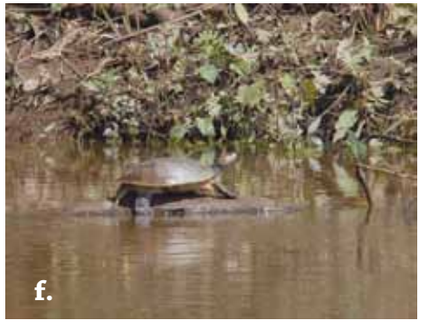
Recomendaciones

Entender los patrones de movimientos e identificar sitios de alimentación y reproducción es vital para los programas de conservación y manejo de las especies. Factores como qué tan grande debe ser una reserva o qué áreas debe contener, sólo pueden ser contestados conociendo los desplazamientos. Dada la importancia de este tema, los pocos estudios que hay al respecto en Colombia, y la urgencia en dar inicio a diferentes estrategias de manejo y conservación, se recomienda dar prioridad a estudios en los cuales se determinen el ámbito de hogar de las especies amenazadas y la identificación y caracterización de los centros de actividad dentro de éstas.

Bibliografía

- Alho, C. J. R., A. G. Carvalho y L. F. M. Padua. 1979. Ecologia da tartaruga da Amazônia e availação do seu manejo na Reserva Biológica do Trombetas. *Brasil Forestal* 38: 29–47.
- Bernhard, R. 2010. Dinamica populacional de *Podocnemis erythrocephala*, no rio Ayuna, Amazonas, Brasil. Tesis doctoral, Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Bock, B. C., V. P. Páez y M. M. White. 2001. Genetic population structure of two threatened South American river turtle species, *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis*. *Chelonian Conservation and Biology* 4: 47-52.
- Bock, B. C., V. P. Páez y N. F. Pérez. 1998. Estudio preliminar con radiotelemetría sobre los desplazamientos de hembras de la tortuga *Podocnemis unifilis* en el río Caquetá, Amazonas, Colombia. *Actualidades Biológicas* 20: 29-36.
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology* 74: 21-45.
- Brown, G. P. y R. J. Brooks. 1993. Sexual and seasonal differences in activity in a northern population of snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Herpetologica* 49: 311-318.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammology* 24: 346–352.
- Castaño-M., O. V. y M. Lugo-R. 1981. Estudio comparativo de dos especies de morrocoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedesia* 10: 55–122.
- Castaño-M., O. V., G. Cárdenas-A., N. Gallego-G. y O. Rivera-D. 2005. Protección y conservación de los quelonios continentales en el departamento de Córdoba. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge CVS. Convenio No. 28. Bogotá. 185 pp.
- Dahl, G. y F. Medem. 1964. Informe sobre la fauna acuática del río Sinú. Corporación Autónoma Regional del Valle Magdalena y Sinú-CVM. Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas. Bogotá. 109 pp.
- De La Ossa, J. y R. C. Vogt. 2011. Ecologia populacional *de Peltocephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em dois tributários do Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Interciencia* 36: 53-58.

A. Echeverry



a. Tortuga desplazandose al río. Foto: F. Trujillo.
b. Registro de huellas de *Podocnemis expansa*, río Bita. Foto: A. Echeverry.
c. Morrocoy (*Chelonoidis denticulata*), cruzando el río. Foto: F. Nieto.
d. Tortuga morrocoy (*Chelonoidis denticulata*), nadando. Foto: A. Guzmán-M.
e. *Mesoclemmys gibba*, en el agua. Foto: F. J. M. Rojas-R.
f. *Podocnemis* asoleandose. Foto: F. Trujillo.

- dos Santos, R. C. 2008. Estructura genética das populacoes de Irapuca (*Podocnemis erythrocephala*, Podocnemididae) da Amazonia Brasileira: Implicacoes para a conservacao. Tesis de Maestrìa, Universidade Federal do Amazonas, Manaus. 64 pp.
- Escalona, T., T. N. Engstrom, O. E. Hernandez, B. C. Bock, R. C. Vogt y N. Valenzuela. 2008. Population genetics of the endangered South American freshwater turtle, *Podocnemis unifilis*, inferred from microsatellite DNA data. *Conservation Genetics* 10: 1683-1696.
- Fachín-T., A., R. C. Vogt y J. B. Thorbjarnarson. 2006. Seasonal movements of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae) in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 18-24.
- Forero-M., G. y O. Castaño-M. 2011. *Kinosternon scorpioides albogulare* (Duméril and Bocourt 1870) – White-Throated Mud Turtle, Swanka Turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 064.061-064.065.
- Forero-M., G., G. Cárdenas-A. y O. V. Castaño-M. 2011. Abundance, home range, and movement patterns of the endemic species Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Cesar, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 228-236.
- Gallego-G., N. 2009. Conservación de la tortuga de río (*Podocnemis lewyana*) en el medio y bajo río Sinú, departamento de Córdoba. Formulación e implementación de una estrategia para la conservación de la biota cordobesa. Convenio de Cooperación Científica Conservación Internacional y Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge – CVS No. 0036 de 2008. Informe final. Colombia. xx pp.
- Gibbons, J. W., J. L. Greene y J. D. Congdon. 1990. Temporal and spatial movement patterns of sliders and other turtles. Pp. 201-215. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Guzmán, A. y P. R. Stevenson. 2008. Seed dispersal, habitat selection and movement patterns in the Amazonian tortoise, *Geochelone denticulata*. *Amphibia-Reptilia* 29: 463-472.
- Jerozolimski, A., M. B. N. Ribeiro y M. Martins. 2009. Are tortoises important seed dispersers in Amazonian forests? *Oecologia* 161: 517-528.
- Koenig, W. D., D. van Vuren y P. N. Hooge. 1996. Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 11:514-517.
- Magnusson, W. E., A. C. De Lima, V. L. Da Costa y R. C. Vogt. 1997. Home range of the turtle, *Phrynops rufipes*, in an isolated reserve in central Amazonia, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 494-499.
- Medem, F. 1966. Contribución al conocimiento sobre la ecología y distribución geográfica de *Phrynops (Batrachemys) dahli* (Testudinata: Pleurodira, Chelidae). *Caldasia* 9: 467-489.
- Medem, F. 1975. La reproducción de la icotea, *Pseudemys scripta callirostris* (Testudines, Emydidae). *Caldasia*, 11: 83–106.
- Moll, D. y E. O. Moll. 2004. The ecology, exploitation, and conservation of river turtles. Oxford University Press, Oxford, UK. 420 pp.
- Morales-V., S. A. y R. C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. Copeia 1997:123-130.
- Moreira, G. y R. C. Vogt. 1990. Movements of *Podocnemis expansa* before and after nesting in the Trombetas River, Brazil. Pp. 79. *En*: Abstracts of the 38th Annual Meeting Herpetologists' League and the 33rd Annual Meeting of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Tulane University, New Orleans, Louisiana.
- Moskovits, D. K. 1985. The behavior and ecology of the two Amazonian tortoises, *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata*, in northwestern Brasil. Tesis Doctoral, Universidad de Chicago, Illinois. 328 pp.
- Moskovits, D. K. y A. R. Kiester. 1987. Activity levels and ranging behaviour of the two Amazonian tortoises, *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata*, in north-western Brazil. *Functional Ecology* 1: 203-214.

- Nathan, R., G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand y M. L. Cain. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103: 261–273.
- Ojasti, J. 1967. Consideraciones sobre la ecología y conservación de la tortuga *Podocnemis expansa* (Chelonia, Pelomedusidae). *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica* 7: 201–206.
- Pearse, D. E., A. D. Arndt, N. Valenzuela, B. A. Miller, V. Cantarelli y J. W. Sites. 2006. Estimating population structure under nonequilibrium conditions in a conservation context: Continent-wide population genetics of the giant Amazon river turtle, *Podocnemis expansa* (Chelonia: Podocnemididae). *Molecular Ecology* 15: 985-1006.
- Pérez-A., J. V. 2007. Tasa de crecimiento y rango habitacional de *Rhinoclemmys nasuta* en Isla Palma – Pacifico Colombiano. Tesis de Grado, Universidad del Valle, Cali. 39 pp.
- Pettit, K. E., Bishop, C. A. y Ronald J. Brooks. 1995. Home range and movements of the common snapping turtle, *Chelydra serpentina serpentina,* in a coastal wetland of Hamilton Harbour, Lake Ontario, Canada. *Canadian Field-naturalist* 109: 192-200.
- Restrepo, A., V. J. Piñeros y V. P. Páez. 2006. Nest site selection by Colombian slider turtles, *Trachemys callirostris callirostris* (Testudines: Emydidae), in the Mompos Depression, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 249-254.
- Rueda-A., J. V., P. A. Galvis, C. López y G. Lozano. 2004. Estudio sobre la distribución geográfica y el estatus ecológico de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en el bajo Sinú, departamento de Córdoba. *En*: Diagnóstico y acciones de conservación de especies acuáticas amenazadas en la ecorregión del bajo Sinú. Informe final CI - CVS, Colombia.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M., R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. De La Ossa-V., J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Bogotá. 538 pp.
- Schubauer, J. P., J. W. Gibbons y J. R. Spotila. 1990. Home range and movement patterns of slider turtles inhabiting Par Pond. Pp. 201-215. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Silva, T. J., L. A. S. Monjeló, M. N. S. Viana, J. C. Pezzuti, P. C. M. Andrade, R. C. Vogt y I. P. Farias. 2011. Population genetics analysis *of Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemidae): Lack of population structure in the central Amazon basin. *Genetics and Molecular Research* 10: 1393-1402.
- Sites, J. W. Jr, N. N. FitzSimmons, N. J. da Silva y V. H. Cantarelli. 1999. Population genetic structure in the giant Amazon river turtle (*Podocnemis expansa*): Inferences from two classes of molecular markers. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 454–463.
- Souza, F. L., J. Raizer, H. T. M. da Costa y F. I. Martins. 2008. Dispersal of *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) in an urban river in Central Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 257-261.
- Strong, J. N. y J. M. V. Fragoso. 2006. Seed dispersal by *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. *Biotropica* 38: 683-686.
- Thomas, R. B. y W. S. Parker. 2000. Intrasexual variation in overland movements of slider turtles (*Trachemys scripta*). *Journal of Herpetology* 34: 469-472.
- Valenzuela, N. 2001. Genetic differentiation among nesting beaches in the highly migratory giant river turtle (*Podocnemis expansa*) from Colombia. *Herpetologica* 57: 48-57.
- von Hildebrand P, N. Bermudez y M. C. Peñuela. 1997. La tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el río Caquetá, Amazonas, Colombia: aspectos de la biología reproductiva y técnicas para su manejo. Disloque Editores, Bogotá. 165 pp.
- Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch y R. T. Holmes. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 76-83.

Foto: O. Hernández.

13. Métodos de campo para estudios demográficos

Jaime De La Ossa V., Gladys Cárdenas-Arévalo y Vivian P. Páez

A continuación se describen algunas técnicas básicas de campo para la obtención de datos demográficos de poblaciones de tortugas dulceacuícolas y terrestres, sin entrar a detallar los métodos para los análisis de los mismos. El lector interesado en obtener información sobre tratamientos estadísticos o el uso de modelos demográficos puede consultar textos como Sutherland (2006), Krebs (1999), Caswell (2001) o Morris y Doak (2002), entre muchos otros. Las técnicas para la ubicación y trasferencia de posturas como estrategia de manejo, se describen en el capítulo 20.

13.1. Colecta

(Jaime De La Ossa y Gladys Cárdenas-A.)

a. Técnicas de trampeo

Trampas de caída y combinaciones. La captura de quelonios terrestres o semiacuáticos puede llevarse a cabo con trampas de caída ("pitfall") ubicadas en cercanías de las cuevas, lugares de refugio o en cercanías de las corrientes de agua. De forma combinada se pueden usar trampas de caída con barreras o vallas guías (Greenberg *et al*. 1994, Cechin-Z. y Martins 2000, Manzanilla y Péfaur 2000, López y Kubisch 2008). Las trampas de caída consisten en huecos o recipientes (enterrados) cuyas dimensiones varían de acuerdo al tamaño máximo de las especies de tortugas en la zona. Se les puede cubrir con hojas grandes y hojarasca y cebar, en el caso del morrocoy, con cebo como vísceras de pescado o babillas en descomposición (Cortes-D. 2009a, Guzmán y Stevenson 2008). Para tortugas que van mucho a tierra como *Rhinoclemmys melanosterna* y *R. diademata*, además de las trampas de caída el segundo autor ha tenido buenos resultados con trampas para mamíferos, cebadas con atún o mezclas con maní tostado. Según el objetivo del muestreo, las trampas se pueden distribuir al azar o en transectos lineales que abarquen el área a muestrear y separadas a una distancia constante. Para incrementar los eventos de captura, cada trampa puede consistir de varios huecos o recipientes, dispuestos en arreglos establecidos previamente (Heyer *et al*. 1994) conectados por barreras de aluminio o polietileno grueso, enterradas

M. Morales-B.

unos 20 cm y bien tensionadas. Las trampas pueden funcionar mejor cuando los individuos de la población son más activos; su empleo está más restringido a sitios con terrenos relativamente planos, suelos fáciles de cavar y bien drenados. Deben permanecer tapadas cuando no se esté haciendo monitoreo.

Mallas, trasmallos y atarrayas. Las mallas de diversas modalidades se utilizan para la captura de quelonios acuáticos. Vogt (1980, 2012) indicó el uso de una malla compuesta por tres paños de nylon de diferentes ojo de malla y superpuestas entre sí (trammel nets) y unidas por una cuerda con flotadores y con pesos o plomadas en la línea inferior. Las dos mallas o paños exteriores, denominadas "walling", son usualmente de nylon # 9 con un ojo de malla entre 30 y 75 mm; la malla interna es de nylon fino multifilamento con un ojo de malla de 3 a 12 cm. Este tipo de instrumento de captura generalmente posee 100 m de longitud y puede usarse en profundidades de 1 hasta 6 m (Figura 1).

Una variante del uso normal de la atarraya fue empleada por Vargas-R. *et al*. (2007) y González-Z. (2010) para capturar *Podocnemis lewyana*. Los pescadores se acercan con la canoa a los sitios donde hay concentración de tortugas dentro del agua, allí tiran la atarraya y un buceador a pulmón libre y con careta, se sumerge al mismo tiempo y con ayuda de manos y pies, captura las tortugas antes de que escapen de la atarraya. La tortuga montañera o carranchina (*Mesoclemmys dahli*), la hicotea (*Trachemys callirostris*) y los tapaculos (*Kinosternon spp*) se han capturado mediante el método de "apaleo" (Figura 2). Para esto, se utilizan dos redes (trasmallos) paralelas atravesadas en el cuerpo de agua, la altura y la longitud de las redes deben sobrepasar el ancho y alto del cuerpo de agua y separadas distancias no tan grandes para evitar que las tortugas se escapen. Dos, tres o más personas, dependiendo del tamaño del segmento muestreado, golpean el agua mientras se van desplazando y se hurga bajo el agua en las orillas para sacar los animales que puedan estar en cuevas o "empalizadas" y dirigirlos hacia la red donde se capturan manualmente (Rueda-A. *et al*. 2004, Forero-M. *et al*. 2011).

Las trampas de manga ("hoop net"), consistentes en un tubo de malla rematado en dos aros metálicos o plásticos con montaje

Figura 1. Malla (trammel net) mostrando la captura de *Podocnemis erythrocephala* y *Peltocephalus dumerilianus*. Alto río Negro, Brasil, 2005. Foto: R. Bernhard.

Figura 2. Método de "apaleo" utilizado para capturar *Mesoclemmys dahli*. Chimichagua, Cesar. Foto: O. V. Castaño-M.

de embudo en uno o los dos lados, son funcionales para la captura de quelonios acuáticos que habitan aguas quietas y poco profundas como *Kinosternon* spp. o *Platemys platycephala*. Las dimensiones de este arte dependerán de la profundidad del lugar de muestreo (Vogt 1980, Fachín-T. *et al*. 2003). De manera similar, se tienen las denominadas "fyke net", consistentes en una modificación de las trampas de manga, se caracterizan porque tanto a la entrada como a la salida poseen una serie de anillos o rectángulos de aluminio o plástico y entre cada unos de ellos y con nylon se construyen embudos que permiten el ingreso del animal pero no su salida; son en esencia de mayor rigidez estructural, lo que hace que no se deformen al estar en el agua. Entre los juegos de anillos o rectángulos va una malla uniéndolos y que reem-

Figura 3. Fyke net o nasa instalada en un tributario menor. Río Negro, Amazonas, Brasil, 2008. Foto: J. De La Ossa.

M. Morales-B.

plaza la manga, posee un cabo superior para su sujeción y una línea inferior con plomadas (Figura 3). Este tipo de arte funciona bien en orillas de lagos, riachuelos y ciénagas, son adecuadas para estudios de largo tiempo y deben ser instaladas con los cebos correspondientes acorde con la especie que se desee muestrear (Vogt 1980).

Las nasas de embudo son simples estructuras tipo cajón hechos con armadura en madera o varillas de metal forradas en malla metálica o plástica con una o dos entradas en forma de embudo que permiten el acceso del animal pero no su salida, similares a las usadas para peces (Vogt 1980, Sampedro-M. *et al.* 2012). Su uso es recomendado en cuerpos de agua lénticos y deben poseer un cebo adecuado. Otro método de trampeo es la baliza y jaticá; es un método especialmente usado en aguas lénticas por los cazadores de la ribera de la cuenca del Río Negro, Amazonas, Brasil. Consiste de una vara larga y flexible (baliza), a la cual se le ensarta como cebo un pescado abierto de aproximadamente 500 g y se hinca en el agua. El quelonio al acercarse a comer, mueve la vara y el cazador calcula desde la superficie su posición y lo arponea con un aparejo que denominan jaticá. Este tipo de arpón es una punta de acero muy corto que apenas penetra el caparazón y permite la extracción del animal (Pezuti 2003). En un estudio llevado a cabo por De La Ossa (2007) con *Peltocephalus dumerilianus*, este aparejo demostró significativamente mayor eficiencia que las fyke nets. Gallego-G. (2004) utilizó un método de captura similar para el estudio de la tortuga de río (*Podocnemis lewyana*) en Córdoba y que usan los pescadores de la zona. Consiste en utilizar como cebo un racimo de plátanos (*Musa* sp.) ensartado en una vara larga, clavada en un remanso del río. Cuando la vara se mueve el pescador se sumerge a buscar la tortuga. También se registra como método de captura el uso de anzuelos, estos son preferidos para la captura de *Chelus fimbriatus* (matamatá) en el alto Río Negro, Brasil. Se usan en líneas de varios anzuelos y se ceban con pedazos de pescado o pollo en proceso de descomposición (De La Ossa 2007).

b. Búsqueda directa

Observación directa. La búsqueda de quelonios puede hacerse siguiendo signos y evidencias de su presencia, los cuales incluyen madrigueras, nidos, rastros o huellas, excavaciones en suelos blandos, partes de vegetales con marcas de mordiscos y heces (Legler 1960, Pezzutti 2003, De La Ossa 2007, Vogt 1980, 2001, 2012). Los lugares de asoleado, dadas sus necesidades de termorregulación, son importantes para la localización y estudios, y sirven para confirmar su presencia (Pérez-S. *et al.* 2006, Buenetxea *et al.* 2010). Teniendo en cuenta que la captura de quelonios y su consumo es una actividad usual, los restos de caparazones también son un buen referente de su presencia. En el caso de quelonios acuáticos, las burbujas producidas por su respiración son también un indicador de su presencia; de hecho, en el alto Río Negro, Brasil, es usado este signo para colocar las trampas.

Captura manual. Es tal vez el método más antiguo para capturar quelonios, en especial aquellos que son de hábitos terrestres, como *Chelonoidis spp* o durante la época reproductiva, en especial cuando la anidación ocurre en playas o zonas accesibles, haciendo más efectiva su captura, por ejemplo con *Trachemys callirostris* y *Podocnemis spp.* Igualmente, los encuentros en caminos o vías carreteables son comunes en algunas épocas del año, siendo mayor la frecuencia durante las migraciones reproductivas, en épocas de sequía y cuando ocurren perturbaciones en el hábitat que obligan a las poblaciones a desplazarse (por ejemplo, cuando se efectúan quemas de potreros con fines agrícolas). Vogt (2012) registró de manera puntual el arrollamiento en carreteras como un método de colecta de información poblacional que ha sido utilizado en diversos trabajos investigativos poblacionales de quelonios terrestres.

La búsqueda de huevos de muchas de las especies de tortugas no es una tarea fácil; se han tenido buenos resultados en especies que ponen en playas por las huellas que dejan las patas en la arena o por la arena removida en estas, donde hacen los nidos. Lo anterior implica conocer aspectos de su ecología reproductiva, como época de reproducción y sitios de anidación. Este es el caso, por ejemplo, de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*. Los pescadores en su área de distribución conocen muy bien la temporada y los sitios de postura (Figura 4) y están pendientes para capturar las tortugas y saquear las nidadas. De muchas otras especies de tortugas no es fácil encontrar nidos sin la ayuda de habitantes locales, conocedores de los sitios donde ponen. Castaño-M. *et al.* (1999) localizaron nidos de chipiro (*Podocnemis erythrocephala*) que no sólo anidan en las playas, sino también dentro del monte entre las raíces, mediante búsqueda diurna de huellas y rastros dejados por las tortugas, siempre con la ayuda de nativos de la región. Cuando no se observan fácilmente los nidos, se puede ayudar con un chuzo que consiste en un palo con punta fina, con el cual se va hincando en el suelo para ubicar la cámara del nido en la arena (Vargas-R. *et al.* 2007, Rueda-A. *et al.* 2007).

Braceo. Cortés-D. (2009b) en el estudio de una población de hicotea (*Trachemys callirostris*) en el Cesar, utilizó para la captura de los animales ésta técnica, que consiste en observar desde la orilla o desde el agua hasta ver la cabeza de la tortuga asomar y con la cara camuflada o no, el ca-

Figura 4. Nido de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*, en Prado, Tolima. Foto: O. V. Castaño-M.

M. Morales-B.

zador se mueve lentamente entre el agua hacia la tortuga, cuando llega a la tortuga la captura con la mano.

Buceo. Otra técnica utilizada para la captura de tortugas es el buceo a pulmón libre con búsqueda al tacto o en algunos casos con careta y "snorkel" (Castaño-M. *et al.* 1999) (Figura 5). En el alto Río Negro, Brasil, se registra la captura manual mediante buceo en apnea (Pezzutti 2003).

Bastones. En la zona inundable de la Depresión Momposina la captura de tortugas acuáticas se efectúa con bastones, los cuales consisten de una vara que tiene una punta metálica, esta al entrar en contacto con el caparazón produce un sonido identificable y de inmediato manualmente es retirado el animal (De La Ossa y Riaño 1999, Castaño-M. *et al.* 2005). Otra modalidad es el denominado "chuzo galapaguero", que es una vara con una punta de hierro aguzada (Figura 6). La "flecha", que es una vara con una o dos puntas de hierro triangulares (Sampedro-M. *et al.* 2003), se usan para extraer el espécimen una vez se perfora su caparazón, funcionan como arpón.

Figura 5. Recolección de tortugas mediante careteo (Orinoquia). Foto: O. Herrera.

Perros. El uso de perros está ampliamente documentado en la ubicación de presas de caza, en el caso de los quelonios se han empleado con éxito (Vogt 2012). La técnica no es nueva, se evidencia su uso tanto en la región de la Mojana como en toda la cuenca del Magdalena (Daza y Páez 2007). Se utilizan perros criollos entrenados, a los cuales se les denomina "galapagueros".

c. Conteos (trayectos) visuales

Para los conteos en el estudio demográficos de poblaciones de especies terrestres de tortugas se han utilizado transectos lineales o búsqueda libre, y para especies acuáticas conteos por avistamiento mediante desplazamientos por los cuerpos de agua. Una modificación del método de los transectos lineales, en donde el investigador mide la distancia de cada individuo del transecto, permite una estimación de la densidad de individuos en el área de estudio (Lovich *et al.* 2012). Este método ha sido utilizado en varias investigaciones con tortugas terrestres del género *Chelonoidis* (Stevenson *et al.* 2007, Guzmán y Stevenson 2008, Cortés-D. 2009a, Strong 2005) y asume que: (a) los objetos que están sobre el transecto nunca pasan desapercibidos (se detectan con una probabilidad de 1); (b) los individuos son registrados en su posición inicial, antes de que se muevan en respuesta a la presencia de un observador y (c) todas las distancias medidas son exactas, además el nivel de detección tiende a disminuir cuanto mayor sea la distancia desde el transecto lineal (Buckland *et al.* 1993). La longitud de los transectos puede ser fija o variable, se ubican en la misma dirección y el número depende del tamaño del hábitat. Durante el recorrido se va revisando visualmente el suelo a lado y lado del transecto, hasta donde sea posible. Cuando se ubica una tortuga se mide la distancia perpendicular desde el transecto hasta el individuo, la ubicación del individuo (coordenadas GPS), la distancia desde el punto de inicio del transecto y adicionalmente se toman datos de ecología de la especie. Los datos se analizan normalmente con el Software Distance (www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance).

Búsqueda libre. Muchas veces por las condiciones logísticas no es posible utilizar transectos lineales. En estos casos se utiliza el método de búsqueda libre, el cual consiste en realizar desplazamientos direccionados, tratando de cubrir una parte representativa del área de ocupación de la población. Para evitar contar los mismos individuos más de una vez por el cruce de los recorridos, se pueden definir la dirección y la distancia entre los recorridos. Estas búsquedas también pueden ser nocturnas y el esfuerzo de muestreo se puede estandarizar, bien sea por la distancia recorrida o por el tiempo de búsqueda. Estos métodos solo permiten reportar índices de abundancia relativa y no estiman la detectabilidad para permitir una estimación de densidades; tampoco permiten

Figura 6. Búsqueda de hicotea (*Trachemys callirostris*) en el Sinú con chuzo. Foto: O. V. Castaño-M.

M. Morales-B.

hacer comparaciones con otro estudios en donde las detectabilidades de los animales sea diferentes (por ejemplo entre hábitats diferentes). Entre otros supuestos, estos métodos asumen que el índice de conteo se relaciona de forma positiva y directa con la abundancia de la población.

Conteos por avistamiento directo. Mediante recorridos que se pueden hacer a pie o en lancha, a una velocidad constante de desplazamiento por el borde o centro del cuerpo de agua. Durante el recorrido con la ayuda de binóculos, se van contando los individuos que se observan en las márgenes del cuerpo de agua. Como no se hacen capturas, el tamaño estimado de los individuos puede presentar sesgos. Este riesgo puede atenuarse con un entrenamiento previo, con ejemplares cuya longitud se conoce y con la participación en el conteo de dos o más observadores o repeticiones. En Colombia este método ha sido utilizado para estudiar poblaciones de la tortuga de río *Podocnemis lewyana* (Gallego-G. 2004, Restrepo *et al.* 2008, González-Z. 2010). Este método tiene todas la limitaciones expuestas previamente en la sección de búsqueda libre.

13.2. Determinación del sexo, edad y estado reproductivo

(Vivian P. Páez)

Dimorfismo sexual. En la mayoría de las especies de tortugas continentales de Colombia, existe dimorfismo sexual secundario en los adultos (ver catálogo de especies en este volumen). Frecuentemente, las hembras son más grandes y pesadas que los machos, pero en algunas familias ambos sexos pueden tener un tamaño semejante (Kinosternidae) o ser los machos de mayor tamaño (Chelydridae, Testudinidae, *Peltocephalus*). Aún más consistente es el hecho de que dentro del orden, los machos adultos presentan colas más largas, musculosas y anchas anteriormente, frecuentemente con la cloaca localizada posteriormente a las escamas marginales, con una sutura anal más abierta y en algunas especies con una escama especializada en la punta de la cola. Esto no quiere decir que no se deba tener cautela con el uso de la forma y tamaño de la cola cuando se están sexando animales con un tamaño cercano al mínimo de madurez sexual para la especie, ya que algunos machos inmaduros o pubescentes pueden no haber desarrollado aún estos caracteres y por lo tanto ser confundidos con hembras adultas pequeñas (Limpus y Reed 1985). Otros rasgos dimórficos que han sido señalados para tortugas continentales y que se encuentran descritos en algunas de las fichas en este volumen son: color de los ojos, cuello y escamas de la cabeza (en machos los colores tienden a ser más vivos, sobre todo en la época de apareamiento, Ernst y Barbour 1972); forma de la cabeza (más angosta y larga en machos, Moll y Moll 2004) y la concha (cintura del caparazón más pronunciada y plastrón cóncavo en machos, plastrón plano o convexo en hembras, Cooper y Greenberg 1992); quinesis en el plastrón de las hembras (por ejemplo en algunas especies del género *Rhinoclemmys* y en *Podocnemis erythrocephala*, Moll y Moll 2004) y morfología de las garras de las patas anteriores (más alargadas en machos, Miller y Dinkelacker 2008).

En contraste a los adultos, el proceso de sexaje de los neontaos e inmaduros es mucho más incierto, porque no existen características morfológicas externas que sean consistentemente diferentes entre machos y hembras a nivel intra e interespecífico, ya que existen factores pre y post-ovoposición que afectan el fenotipo de los neonatos y juveniles (Capítulo 11). La forma más cierta para diferenciar los sexos en los inmaduros, es la observación directa de la estructura gónadal (Mrosovsky y Godfrey 1995). Para realizar esta observación se debe sacrificar a los individuos para hacer una disección; realizar una laparoscopia o usar imágenes de ultrasonido.

Técnicas de sexaje de inmaduros por caracteres sexuales primarios. La inspección de la anatomía del aparato reproductivo a través de una disección, permite sexar los individuos de cualquier edad, aún los embriones que mueren justo antes de eclosionar. La desventaja de este método es que requiere el sacrificio de las tortugas. En la publicación seminal de Ashley (1962) se encuentra detallado el sistema reproductivo generalizado en tortugas, sin embargo, no siempre es fácil encontrar este manual por lo que se le sugiere al lector consultar el capítulo de Miller y Dinkelacker (2008). Este método es económico, simple y no necesariamente se requiere la elaboración de placas histológicas para la corroboración del sexo, a menos por supuesto que existan dudas del sexo del animal con base en la inspección de la morfología del aparato reproductor, en cuyo caso el estudio histológico permite hacer una verificación 100% certera. La observación directa de la estructura gonadal a través de un laparoscopio ha sido frecuente y exitosa en tortugas marinas (Limpus y Reed 1985) y menos frecuente en tortugas continentales. Es un método invasivo que requiere de un personal capacitado o, de lo contrario, podría también poner en riesgo la vida de los animales. El equipo es relativamente costoso y su implementación requiere de condiciones logísticas específicas. En Wood *et al.* (1983) se halla una descripción completa de esta técnica. El uso de imágenes de ultrasonido para analizar la estructura reproductiva en tortugas es menos frecuente, pero es una técnica muy prometedora. Los escaners son portatiles y las imágenes en tiempo real facilitan no solamente el sexaje de forma no invasiva, sino que igualmente permiten estudiar los ciclos ováricos y la fenología estacional (Rostral *et al.* 1990). No se requiere el uso de anestesia y se elimina el riesgo de una infección, la cual es frecuentemente inducida con el uso de endoscopias. Las desventajas de este método radican en el costo y fragilidad de los equipos para el trabajo de campo y también requieren una capacitación en imagenología.

Otras técnicas de sexaje. Se han desarrollado varias técnicas como marcadores fisiológicos o moleculares del sexo. Algunas de estos métodos incluyen el análisis de la concentración de testosterona en el plasma, análisis del cariotipo (para especies que tienen cromosomas sexuales heteromórficos), ensayos de antígeno-citotoxicidad H-Y (un antígeno que induce a la gónada embrionaria a desarrollarse como ovario o testículo) y "Bkm-probe DNA fingerprinting" (Wibbles *et al.* 2000). En el capítulo de Reed y Tucker (2012) se encuentra una descripción más detallada de estos métodos, sus ventajas y desventajas. Con las especies de tortugas de Colombia, solo se ha implementado el uso de radioinmunoensayos (RIA) de testosterona para determinar el sexo de los juveniles de *Podocnemis expansa* (Valenzuela 2001, Valenzuela y Lance 2004). Este método debe ser parametrizado para cada especie y al parecer no siempre puede ser replicado (Merchant-L. 1999). Finalmente, otro método que ha sido implementado para sexar inmaduros de tortugas es a través del uso de morfometría geométrica con puntos de referencia ("landmarks"). Esta técnica también ha sido utilizada para sexar individuos de poblaciones de *Podocnemis expansa* (Valenzuela *et al.* 2004) y *Podocnemis lewyana* (Cadavid 2009). Al igual que

M. Morales-B.

con la técnica de RIA, este método debe ser parameterizado para cada especie y en ocasiones para cada población.

Determinación de la edad. Determinar la edad de los individuos en condiciones naturales es uno de los retos más grandes en los estudios de tortugas tropicales. No siempre es adecuado asumir que los individuos más grandes necesariamente son más viejos (Gibbons 1976). Esta relación depende de la premisa que la variación del tamaño dentro de una cohorte es menor que la variación entre cohortes diferentes. La forma más cierta de conocer la edad de una tortuga es mediante estudios de marca y recaptura, en especial si las marcas son efectivas y puestas desde la eclosión. Esto requiere que el estudio sea a largo plazo y que se haya marcado un número considerable de individuos, dadas las altas tasas de mortalidad en las primeras clases de edad. Estimar las tasas de crecimiento o expectativas de vida de animales en cautiverio no es muy informativo de lo que le sucede a los animales en condiciones naturales, porque hay innumerables variables que afectan el comportamiento fisiológico natural y los resultados que arrojan estos estudios no son necesariamente representativos o característicos de la especie. Por lo tanto, para las tortugas la obtención de una edad aproximada se puede hacer mediante una combinación de métodos. Un método muy reconocido es el de contar los anillos de crecimiento o annuli en las escamas de la concha, el cual asume que hay periodos en donde el crecimiento es muy lento o interrumpido. Es decir, entre los anillos se encuentran las zonas de crecimiento que representan los periodos de no crecimiento y se supone que solo se forma un anillo de crecimiento al año (por eso el método es más informativo para especies de países con ciclos estaciones anuales). Otro problema con este método es que los anillos de crecimiento viejos se desvanecen, por lo que solo los más recientes son apreciables. En regiones tropicales el crecimiento puede ser irregular o continuo, por lo que los anillos principales no necesariamente indican un año de vida o muchas veces no son distintivos. Por ejemplo, Moll y Legler (1971) encontraron que en *Trachemys venusta* se forman varios anillos de crecimiento en un solo año. De forma similar, se pueden observar marcas periódicas de crecimiento en las estructuras laminares queratinizadas de las garras. Este método parece funcionar para algunas especies pero no para otras. Finalmente, otro método reconocido para determinar la edad de las tortugas es el de la esqueletocronología, el cual es similar al descrito anteriormente y radica en contar los anillos de crecimiento en los huesos de las extremidades o los dedos. Esta técnica también supone que los huesos de las tortugas presentan ciclos anuales de crecimiento y es difícil hacer validaciones porque se requeriría realizar una comparación con ejemplares de la misma especie de edad conocida. Esta técnica se puede usar con animales vivos haciendo una biopsia del hueso, pero se ha usado más comúnmente con animales muertos. Desafortunadamente, los resultados de los estudios han sido equívocos (Castanet *et al.* 1993).

Determinación del estado reproductivo. La determinación de si un individuo es sexualmente maduro se puede hacer de forma indirecta a través de la observación del desarrollo de caracteres sexuales secundarios o de forma directa inspeccionado el estado de las gónadas o la producción y almacenamiento de gametos (Reed y Tucker 2012). Un individuo fisiológicamente maduro no necesariamente es funcionalmente maduro, lo cual debe tenerse en cuenta en el momento de establecer si el individuo se está reproduciendo o no. Por otra parte, al igual que hay variación en los tamaños de los adultos entre y al interior de las poblaciones, también hay amplia variación en el tamaño/edad al que los individuos comienzan a reproducirse (Capítulo 14), así que este atributo demográfico debería ser caracterizado para cada población. Para determinar si una hembra está funcionalmente madura se pueden hacer palpaciones para determinar la presencia de huevos, los cuales se detectan por su dureza y forma a través de la piel del espacio inguinal. Si se encuentra a la hembra anidando o a los individuos copulando, también es posible clasificarlos como sexualmente maduros. Por otra parte, la cuantificación de los niveles de testosterona en los machos y de estradiol, FSH, LH o calcio en las hembras, pueden indicar si los individuos están sexualmente maduros y su estado reproductivo (Reed y Tucker 2012). Otros métodos no destructivos para determinar el estado reproductivo incluyen la inspección del semen para identificar microscópicamente la presencia de espermatoziodes maduros y el uso de rayos X, imágenes de ultrasonido o laparoscopia para determinar la presencia de huevos oviductuales y el estado de maduración de los folículos.

13.3. Inducción a la ovoposición

(Jaime De La Ossa V.)

Para la inducción de hembras grávidas posterior a la palpación inguinal para confirmar la presencia de huevos (Vogt 2001), estas se alojan en cubetas individuales con un nivel de agua que les permita respirar y moverse levemente sin que se presente natación. El agua se debe mantener por 12 horas a una temperatura de 28 °C, después de la cual se le inyectan 10 UI de oxitocina sintética por kilogramo de peso corporal, repitiendo la dosis a las 24 horas si el resultado no es positivo (Vogt 2001, De La Ossa 2007).

13.4. Lavado estomacal, recolecta de heces y análisis de contenidos estomacales

(Gladys Cárdenas-A.)

La dieta de las tortugas se ha estudiado mediante el método de extracción de contenidos estomacales desarrollado por Legler (1977) y descrita en otros trabajos como el de Rueda-A. *et al.* (2007). Consiste en la introducción de una sonda a través de la boca hasta el estómago (el calibre de la sonda depende del tamaño del individuo), por medio de la cual se bombea agua con una jeringa, una pera para lavados, una bomba manual de trasvase de líquidos, o cualquier utensilio que sirva para impulsar líquido suavemente. Cuando el estómago se llena, el agua empieza a salir por la garganta y el individuo está listo para regurgitar. En este momento se inclina el animal cabeza abajo, para recoger los contenidos estomacales en una tela fina sobre un colador, se unen los bordes de la tela formando una bolsa y se ata muy bien con una cuerda. La muestra, debidamente marcada, se guarda en formol al 10% o alcohol al 70%. Esta técnica se ha empleado en varias investigaciones con tortugas en Colombia y el equipo utilizado ha sido adaptado según la especie. Para juveniles pequeños, se puede utilizar sonda como las que se usan en humanos recién nacidos.

Otra forma de obtener información sobre lo que consumen las tortugas es la recolección de las heces fecales. Para su recolección, los animales que se capturan se pueden mantener en recipientes cómodos, mientras hacen las deposiciones y luego se

M. Morales-B.

liberan (Cortés-D. 2009a). Una forma de incentivar la deposición es colocar los animales en recipientes de agua tibia y luego colar el agua. Las heces se guardan en alcohol 70% o formol 10% en recipientes herméticos debidamente marcados para su posterior análisis. Hay que tener en cuenta que si se van a guardar en formol, las heces deben haber pasado por un proceso previo de lavado y filtrado sobre una tela muy fina como muselina, porque el formol endurece toda la materia fecal y es muy difícil disociarla luego para el examen.

Finalmente, se puede obtener contenidos estomacales de animales sacrificados por cazadores o en mercados cerca a los hábitats de donde se extraen los individuos (si el tiempo de transporte al mercado no es demasiado largo). Diferencias en las tasas de paso y/o digestión de los diferentes alimentos introducen un sesgo en la interpretación de los análisis de los contenidos estomacales, igual que en los estudios de lavados de contenidos estomacales o de heces fecales.

13.5. Telemetría

(Jaime De La Ossa V.)

Se pueden usar radiotransmisores de 60 - 165 mHz para tortugas acuáticas o terrestres, los cuales se adhieren con pegante epóxico a la parte posterior del caparazón, cuidando que las pilas que posee el radiotransmisor tengan una duración mayor a un año, con amplitud de pulso de 20 m y una tasa de pulso equivalente a 48 BPM. La antena instalada al transmisor debe fijarse bien con pegante y pasar sobre o al lado del caparazón (Figura 7). La antena receptora debe ser omnidireccional (Milam y Melvin 2001, De La Ossa 2007). Los muestreos deben ser lo menos espaciados posibles, se recomienda que se lleven a cabo al menos una vez por semana. Dos nuevos desarrollos simplifican el proceso de obtener datos de animales (con un aumento en los costos de los equipos). Se puede marcar animales con radiotransmisores apropiados para ser monitoreados por satélites, o se puede marcar animales con radioreceptores que fijan su posición mediante tecnología GIS y graban los datos en un data-logger para ser recuperado del animal después, o para ser transmitido a un satélite para poder bajar los datos periódicamente.

Figura 7. Instalación de transmisores para telemetría en individuos de *Peltocephalus dumerilianus*. Barcelos, Amazonas, Brasil, 2006. Foto: J. De La Ossa.

13.6. Métodos de marcaje

(Gladys Cárdenas-A.)

Para la marcación con el fin de hacer seguimiento en el tiempo a tortugas individuales, existen varias técnicas que difieren principalmente en el grado de invasión del animal, en los costos y la duración de la marca. Entre las marcas más usadas están: muescas en las escamas marginales, microchips, placas metálicas o plásticas y marcas con pintura. Las muescas en las escamas marginales del caparazón es una técnica antigua descrita por Cagle (1939) y consiste en la realización de cortes rectangulares o triangulares en las escamas marginales. La escama o escamas recortadas representan un número secuencial que identifica al animal de forma individual o por cohortes. Con esta técnica se pueden marcar e identificar individualmente más de 5.000 animales. La enumeración y código utilizado se puede modificar según el escamado de la especie. En lugar de la muesca se puede hacer un agujero en el centro de la escama marginal con un taladro portátil.

Microchips. Es un dispositivo electrónico diminuto de aproximadamente el tamaño de un grano de arroz, con un número único programado en su interior y que es leído a cierta distancia por un aparato especial llamado lector. Aunque es más costoso que el método anterior es un método muy seguro. El mejor lugar para insertarlo es debajo de la piel en la base del músculo de la cola, por debajo del caparazón, con lo cual se asegura que el dispositivo no migre a la cavidad corporal. Es recomendable que sean microchips que los lea cualquier lector.

Placas metálicas o plásticas. Las placas que llevan grabado un número consecutivo se fijan a una escama marginal.

Marcas con pintura. Éstas se pueden utilizar para estudios de corta duración, se recomienda el uso de pintura de aceite para tráfico, gracias a su alta reflectancia. Cortes-D. (2009b) en su investigación con hicotea (*Trachemys callirostris*) utilizó estas marcas, además de las muescas en las escamas marginales. Estas marcas con pintura además de placas metálicas, fueron muy importantes para diferenciar a cierta distancia individuos de la tortuga de río (*Podocnemis lewyana*) en las investigaciones de Vargas-R. *et al.* (2007) y González-Z. (2010).

Bibliografía

- Ashley, L. 1962. Laboratory anatomy of the turtle. W. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 96 pp.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham y J. L. Laake. 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London. 446 pp.
- Buenetxea, X., L. Paz-L. y A. R. Larrinaga. 2010. Primeros resultados de las labores de extracción de galápagos exóticos en la provincia de Bizkaia (Euskadi). GEIB (Grupo Especialista en Invasiones Biológicas). Invasiones Biológicas: avances 2009. Actas del 3er Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras "EEI 2009", GEIB, Serie Técnica N. 4. 320 pp.
- Cadavid, A. 2009. Diferencias morfológicas intra e interpoblacionales en neonatos y hembras de la tortuga acuática *Podocnemis lewyana* (Podocnemididae) en el río Magdalena, Colombia. Tesis de Grado, Universidad de Antioquia, Medellin. 90 pp.
- Cagle, F. R. 1939. A system of marking turtles for future identification. *Copeia* 1939: 155-162.
- Castanet, J., H. Francillon-V., F. J. Meunier y A. de Ricqlès. 1993. Bone and individual

M. Morales-B.

aging. Pp. 245-283. *En*: May, B. K. (Ed.). Bone. Volumen 7. Bone growth-B. CRC Press, Boca Raton, Florida.

- Castaño-M., O. V., P. Galvis-P., J. G. Molano y F. Parada. 1999. Ecología de la nidificación de chipiro *Podocnemis erythrocephala*, (Spix, 1824) (Testudines: Pelomedusidae) y utilización de esta especie por la comunidad, en el Guainía, Escudo Guayanés. Universidad Nacional de Colombia, Corporación Regional para el Desarrollo Sostenible del Norte y del Oriente Amazónico-C.D.A. Informe final. Bogotá. 58 pp.
- Castaño-M., O.V., G. Cárdenas, N. Gallego y O. Rivera. 2005. Protección y conservación de los quelonios continentales en el departamento de Córdoba. Corporación Autónomo de los Valles de Sinú y San Jorge-CVS. Montería, Córdoba.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 722 pp.
- Cechin-Z., S. y M. Martins. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 17: 729-740.
- Cooper, W. E. y N. Greenberg. 1992. Reptilian coloration and behavior. Pp. 298-422. *En*: Gans, C. y D. Crews (Eds.). Biology of the Reptilia. Volumen 18: Physiology *E*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Cortés-D., J. 2009a. El morrocoy amarillo (*Chelonoidis denticulata*) en la Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú. Pp. 135-140. *En*: Alarcón-N., G. y E. Palacios (Eds.). 2009. Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú: Biodiversidad en el Territorio del Yaigojé-Apaporis. Conservación Internacional Colombia, Bogotá.
- Cortés-D., J. 2009b. Efecto de la explotación sobre una población de *Trachemys callirostris* (Testudinata: Emydidae) en la ciénaga de El Congo, municipio de San Martín, departamento del Cesar. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. D. C. 71 pp.
- Daza, J. M. y V. P. Páez. 2007. Morphometric variation and its effect on reproductive potential in female Colombian slider turtles (*Trachemys callirostris callirostris*). *Herpetologica* 63: 125–134.
- De La Ossa, V. J. 2007. Ecologia e conservação de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em Barcelos, Amazonas, Brasil. Tesis Ph.D. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal DO Amazonas – UFAM. Manaus, Amazonas, Brasil. 198 pp.
- De La Ossa, V. J. y R. Riaño-S. 1999. Guía para el manejo, cría y conservación de la hicotea o jicotea *Trachemys scripta callirostris* (Gray). Convenio Andrés Bello, Serie Ciencia y Tecnología No. 74. 40 pp.
- Ernst, C. H. y R. W. Barbour. 1972. Turtles of the United States. University of Kentucky Press, Lexington, Kentucky. 347 pp.
- Fachín-T., A., R. C. Vogt y J. B. Thorbjarnarson. 2003. Estrutura populacional, razão sexual e abundancia de *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemididae) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. *Phyllomedusa* 2: 43-63.
- Forero-M., G., G. Cárdenas-A. y O. V. Castaño-M. 2011. Abundance, home range, and movement patterns of the endemics species Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Cesar, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 228–236.
- Gallego-G., N. 2004. Anotaciones sobre la historia natural de la tortuga de río *Podocnemis lewyana* (Testudinata: Podocnemidae) en el río Sinú, Córdoba, Colombia. Trabajo de Grado, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá. D. C. 83 pp.
- Gibbons, J. W. 1976. Aging phenomenoa in reptiles. Pp. 454-575. *En*: Elias, M. F., B. E. Elefteriou y P. K. Elias (Eds.). Experimental aging research. Bar Harbour, Maine.
- Greenberg, C. H., D. G. Neary y L. D. Harris. 1994. A comparison of herpetofaunal sampling effectiveness of pitfall, single-ended and double-ended funnel traps used with drift fences. *Journal of Herpetology* 28: 319-324.
- González-Z., A. 2010. Caracterización del hábitat, uso de recursos y estado de conservación de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*, aguas abajo del embalse de Hidroprado, Tolima, Colombia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. D. C. 130 pp.
- Guzmán, A. y P. R. Stevenson. 2008. Seed dispersal, habitat selection and movement patterns in the Amazonian tortoise, *Geochelone denticulata*. *Amphibia-Reptilia* 29: 463-472.
- Heyer, W., M. Donelly, R. McDiarmid, L. Hayek y M. Foster (Eds.). 1994. Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. 349 pp.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological methodology. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California. 631 pp.
- Legler J. M. 1960. Natural history of the ornate box turtle, *Terrapene ornata ornata* Agassiz. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 11: 527-669.
- Legler, J. M. 1977. Stomach flushing: A technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica* 33: 281 – 284.
- Limpus, C. J. y P. Reed. 1985. The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: A preliminary description of the population structure in a coral reef feeding ground. Pp. 47-52. *En*: Grigg, G., R. Shine y H. Ehmann (Eds.). Biology of Australian Frogs and Reptiles. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- López, C. A. y E. Kubisch. 2008. Relevamiento *in situ* de la herpetofauna del Refugio Privado de Vida Silvestre Yacutinga, Provincia de Misiones (Argentina). *APRONA Boletín Científica* 40: 1-12.
- Lovich, R. E., W. K. Hayes, H., Mushinsky y G. H. Rodda. 2012. Transect surveys, including line distance. Pp. 227-234. *En*: McDiarmid, R. W., M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (Eds.). Reptile biodiversity: Standard techniques for inventory and monitoring. University of California Press, Berkeley, California.
- Manzanilla, J. y J. E. Péfaur. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. *Revista de Ecología Latinoamericana* 7: 17-30.
- Merchant-L. 1999. Determining hatchling sex. Pp. 130-135. *En*: Eckert, K. L., K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-G. y M. Donnelly (Eds.). Research and management techniques for the conservation of sea turtles. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. Washington, D. C.
- Milam J. C. y S. M. Melvin. 2001. Density, habitat use, movements, and conservation of spotted turtles (*Clemmys guttata*) in Massachusetts. *Journal of Herpetology* 35: 418-427.
- Miller, J. D. y S. A. Dinkelacker. 2008. Reproductive structures and strategies of turtles. Pp. 225-278. *En*: Wyneken, J., M. H. Godfrey y V. Bels (Eds.). Biology of turtles. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Moll, D. y E. O. Moll. 2004. The ecology, exploitation, and conservation of river turtles. Oxford University Press, Oxford, UK. 393 pp.
- Moll, E. O. y J. M. Legler. 1971. The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 11: 1-102.
- Morris, W. F. y D. F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: Theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 480 pp.
- Mrosovsky, N. y M. H. Godfrey. 1995. Manipulating sex ratios: Turtle speed ahead! *Chelonian Conservation and Biology* 1: 238-240.
- Pérez-S., N., C. Díaz-P., J. Hidalgo-V., A. Marco, A. Andreu y A. Portheault. 2006. Características de dos poblaciones reproductoras del galápago de Florida, *Trachemys scripta elegans*, en el suroeste de España. *Revista Española de Herpetología* 20: 5-16.
- Pezzutti, J. C. B. 2003. Ecologia e etnoecología de quelônios no Parque Nacional do Jaú, Amazonas, Brasil. Tesis Doctoral, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 187 pp.
- Reed, R. N. y A. D. Tucker. 2012. Determining age, sex, and reproductive condition. Pp. 151-163. *En*: McDiarmid, R. W., M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (Eds.). Reptile biodiversity: Standard

methods for inventory and monitoring. University of California Press, Berkeley, California.

- Restrepo, A., V. P. Páez, C. López y B. C. Bock. 2008. Distribution and status of *Podocnemis lewyana* in the Magdalena river drainage of Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 45-51.
- Rostal, D. C., T. R. Tobeck, D. W. Owens y D. C. Kraemer. 1990. Ultrasound imaging of ovaries and eggs in Kemp's ridley sea turtles (*Lepidochelys kempii*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 21: 27-35.
- Rueda-A., J. V., P. Galvis-P., C. López-O. y G. Y. Lozano. 2004. Estudio sobre la distribución geográfica y el estatus ecológico de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en el bajo Sinú, departamento de Córdoba. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge – CVS, Conservación Internacional Colombia. Informe final. Bogotá. D. C. 53 pp.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M, R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. De La Ossa, J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Bogotá. D. C. 538 pp.
- Sampedro-M., A., M. Ardila-M. y S. Fuentes-O. 2003. Aspectos de la morfometría de la jicotea colombiana (*Trachemys scripta callirostris*: Chelonia, Emydidae) y sus posibles ventajas para la supervivencia. *Revista Biología* 17: 114-119.
- Sampedro-M., A., P. Tobíos-A. y T. Trespalacio-S. 2012. Estado de conservación de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en localidades del departamento de Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 4: 69-88.
- Stevenson, P. R., C. A. Borda, A. M. Rojas y M. Álvarez. 2007. Population size, habitat choice and sexual dimorphism of the Amazonian tortoise (*Geochelone denticulata*) in Tinigua National Park, Colombia. *Amphibia-Reptilia* 28: 217-226.
- Strong, J. N. 2005. Seed dispersal and the ecological implications of hunting *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* in northwestern Brazil. Thesis de Maestría, State University of New York. Syracuse, New York. 114 pp.
- Sutherland, W. J. (Ed.). 2006. Ecological census techniques. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 432 pp.
- Valenzuela, N. 2001. Constant, shift and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82: 3010-3024.
- Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). 2004. Temperature-dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C. 194 pp.
- Valenzuela, N., D. C. Adams, R. M. Bowden y A. C. Gauger. 2004. Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: A powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia* 2004: 735-742.
- Vargas-R., M., N. Meza-F. y A. González-Z. 2007. Participatory research towards the conservation of the endangered-endemic river turtle *Podocnemis lewyana* in the upper Magdalena River, Colombia. Fundación Biodiversa. Final report. Bogotá. D. C. 60 pp.
- Vogt, R. C. 1980. New methods for trapping aquatic turtles. *Copeia* 1980: 368-371.
- Vogt, R. C. 2001. Turtles of Rio Negro. Pp. 245-262. *En*: Chao, N. L., P. Petry, G. Prang, L. Sonneschien y M. Tlusty (Eds.). Conservation and management of ornamental fish resources of the Rio Negro Basin, Amazonia. Brazil. Projet Piaba. Ed. Universidade do Amazonas. Manaus, Brasil.
- Vogt, R. C. 2012. Detecting and capturing turtles in freshwater habitats. Pp. 181-187. *En*: McDiarmid, R. W., S. M. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (Eds.). Reptile biodiversity: Standard methods for inventory and monitoring. University of California Press, Berkeley, California.
- Wibbles, T., D. W. Owens y C. J. Limpus. 2000. Sexing juvenile sea turtles: Is there an accurate and practical method?. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 756-761.
- Wood, J. R., F. E. Wood, K. H. Critchley, D. E. Wildt y M. Bush. 1983. Laproscopy of the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *British Journal of Herpetology* 6: 323-327.

Huellas de tortuga saliendo a desovar. Foto: F. Trujillo

Tercera parte: POBLACIONES

Foto: M. Morales-B.

14. Historias de vida en tortugas

Vivian P. Páez

En este capítulo se sintetizan algunos aspectos teóricos básicos sobre el estudio de las historias de vida en los quelonios y se ilustra específicamente, el conocimiento que se tiene sobre éstas en Colombia. El estudio de las historias de vida no sólo es fundamental como un elemento básico para entender cualquier aspecto de la ecología y comportamiento de un organismo, sino que este conocimiento es esencial en cualquier esfuerzo que se haga para su conservación. La falta de esta información en el diseño o implementación de planes de manejo, puede conducir a una pérdida valiosa de tiempo y esfuerzo humano, y desatinos económicos, al no enfatizar en las acciones que tendrían un impacto más efectivo para la persistencia de las poblaciones naturales de tortugas.

La teoría de historias de vida analiza cuales factores causan diferentes éxitos reproductivos entre las estrategias de vida (Roff 1992, Stearns 2000). Estos modelos predicen la o las estrategias de vida en equilibrio dentro de una población bajo condiciones ecológicas específicas. En este sentido, la pregunta central en la teoría de las historias de vida sería ¿cómo la evolución diseña organismos con el mayor éxito reproductivo posible? En este caso, el "diseño" sería una solución a un problema ecológico impuesto por el ambiente y sujeto a las limitaciones intrínsecas del organismo (fisiológicas, filogenéticas, etc.). Simplificando, se puede decir que la estrategia de vida consiste en una serie de atributos demográficos que afectan la sobrevivencia y reproducción del organismo y están conectados por compromisos o asociaciones limitantes, en inglés "trade-offs" (Stearns 1992). La interacción entre estos atributos afecta el "fitness" del individuo.
Los atributos demográficos principales en historias de vida son: a) número, tamaño y proporción sexual de los descendientes; b) tamaño y edad en la primera reproducción (edad de reclutamiento); c) tasas de crecimiento ontogénico; d) tasas específicas de mortalidad (o sobrevivencia) y fecundidad y e) senescencia y terminación de la vida. Aunque todos estos atributos co-evolucionan y sus interacciones determinan el vínculo entre las estrategias de historia de vida y las tasas vitales en la población (tasas de sobrevivencia, fecundidad y creci-

A. Echeverry

miento), la longevidad de un organismo se ha propuesto como uno de los ejes centrales que permite comprender los patrones en las diferentes estrategias de vida. La teoría de historias de vida plantea diferentes predicciones en la co-evolución de estos parámetros para especies con expectativas de vida corta *vs*. larga. Stearns (1992) y Charlesworth (1994) propusieron a manera de generalización, que la estrategia de vida de organismos longevos se espera esté caracterizada por una edad de maduración sexual tardía, alta sobrevivencia de los adultos, iteroparidad, un aumento en el esfuerzo reproductivo con la edad y altas y variables tasas de mortalidad juvenil.

Algunos de los trabajos más importantes que sintetizan los datos que se tiene sobre las historias de vida de las tortugas son los de Moll (1979), Wilbur y Morin (1988) y Congdon y Gibbons (1990). Las siguientes secciones de este capítulo sintetizan los aspectos más generales de estas estrategias, aunque no se mencionan todos los detalles.

La evolución de las historias de vida en las tortugas ha sido moldeada por las limitaciones morfológicas que imponen su concha rígida y la necesidad de poner sus huevos en tierra. A pesar de los costos en tiempo y energía que pueda implicar la elaboración de la concha, es un mecanismo altamente efectivo para reducir la mortalidad de los adultos, y una de las razones por las que las tortugas se consideran el epítomo de los organismos longevos (Wilbur y Morin 1988). Aunque existen diferencias en la expresión de estos atributos demográficos entre familias, especies y poblaciones (Wilkinson *et al.* 2005), frecuentemente la historia de vida de las tortugas se caracteriza por ser "lenta", es decir, presentar una larga expectativa de vida acompañada con múltiples eventos de reproducción, presentar tasas de crecimiento bajas, madurez sexual tardía, presentar tasas de mortalidad naturalmente altas y estocásticas para las categorías huevos, neonatos y juveniles, y relativamente bajas y constantes para los subadultos y adultos (Gibbons 1987, Wilbur y Morin, 1988, Congdon y Gibbons 1990, Congdon *et al*. 1993, 1994, Cunnington y Brooks 1996). Muchas especies de tortugas parecen tener una estrategia de vida llamada de "bet hedging" ("Evitar una mala apuesta"), (Stearns 1976), la cual postula que la iteroparidad durante una amplia expectativa de vida, una alta tasa de sobrevivencia de los adultos y un esfuerzo reproductivo anual bajo son adaptaciones ante la alta y variable mortalidad de las primeras clases de edad. Bajo este escenario, la predicción es que las especies o poblaciones que presenten una estrategia de vida de "bet hedging" tendrán las tasas de crecimiento poblacional (r) menos sensibles o de menor respuesta ante aumentos en las tasas de sobrevivencia de los juveniles del primer año de edad. Estas predicciones han sido evaluadas y apoyadas por estudios con tortugas marinas y continentales de zonas templada (Crouse *et al*. 1987, Cunnington y Brooks 1996).

Al igual que para otros reptiles, las tortugas presentan crecimiento indeterminado, con las mayores tasas de crecimiento en el estado juvenil. Sin embargo, hay muy pocos datos de las tasas específicas de crecimiento y para los adultos los datos son aún más escasos. Al parecer en algunas especies el crecimiento continua después de la adultez, mientras que en otras no (Congdon *et al*. 2012). La selección natural va a favorecer el crecimiento indeterminado cuando un aumento continuo en el tamaño corporal de los adultos se asocia con un incremento en la sobrevivencia o en el potencial reproductivo (tamaño y volumen de la nidada y frecuencia de postura, Roff 1992). "Si hay un incremento en el potencial reproductivo en respuesta a un continuo incremento en el tamaño (por crecimiento indeterminado), esta asociación puede resultar en un aumento en la proporción de individuos que maduran tarde, el mecanismo evolutivo que extiende la longevidad y retrasa o reduce la severidad de la senescencia" (Congdon *et al*. 2012).

La diversidad de las historias de vida en tortugas

Huevos, nidadas y neonatos. Al interior del orden Testudines existe amplia variación intra e interespecífica en la forma, número y tamaño de los huevos por postura (Capítulo 11) (Iverson y Ewert 1991). Para todas las tortugas continentales, el intervalo en los tamaños de los huevos va desde 23,6 x 13,5 mm en *Sternotherus odoraus* (Kinoesternidae), hasta 59,7 x 55,2 mm en *Chelonoidis nigra* (Testudinidae), y el intervalo en el número de huevos por postura va desde un huevo (algunos kinósternidos y quelidos) hasta posturas que algunas veces superan los 100 huevos (*Chelydra serpentina, Podocnemis expansa*, *Batagur baska*, etc.). Para las 27 especies de tortugas continentales colombianas, los huevos más pequeños se han registrado en *Kinosternon leucostomum* y *K. sporpiodes* y los grandes en los géneros *Rhinoclemmys, Chelonoidis* y las especies *Pelthocephalus dumerilianus* y *Podocnemis expansa*. Las nidadas más pequeñas se reportan para *Platemys platycephala* (un huevo) y las especies de los géneros *Rhinoclemmys, Chelonoidis* y *Kinosternon,* y las más grandes en *Chelydra acutirostris* y los podocnemídidos (Tabla 1). Así como existe amplia variación en los tamaños de los huevos a nivel inter e intraespecífico, los tamaños de los neonatos también son variables lo cual no significa que las tasas de sobrevivencia de los neonatos de especies que en promedio producen neonatos más grandes sean necesariamente mayores que las de especies con neonatos más pequeños. Para Colombia, los neonatos más pequeños son los de las especies de kinostérnidos, los cuales miden en promedio entre 23-37 mm de largo recto del caparazón (LRC) y los más grandes son los de algunas especies del género *Rhinoclemmys* y *Podocnemis expansa* con promedios entre 52-55,1 mm (Tabla 1). Es importante señalar que hay muy pocos datos sobre los neonatos de todas las especies de tortugas en Colombia y en general de todos los aspectos reproductivos para los kinostérnidos.

En tortugas pueden existir compromisos (trade-offs) entre el tamaño y el número de huevos por nidada y esta relación también está asociada con la frecuencia de posturas por año (Iverson 1992, Iverson y Smith 1993, Rowe 1994). Estos compromisos entre el tamaño, el número y la frecuencia de anidación se deben, entre otros factores, a limitaciones en los recursos energéticos que una hembra puede disponer y acumular para la maduración de folículos por estación (Ar *et al.* 2004). También a las necesidades mínimas en las reservas que se debe disponer por huevo para el desarrollo del embrión, la sobrevivencia y desempeño del neonato; a limitaciones en la morfología de la hembra en cuanto a la capacidad de retener grandes volúmenes de huevos y/o poner huevos muy grandes, y al incremento en el riesgo para la hembra de realizar múltiples desplazamientos a las zonas de anidación (Iverson 1991, 1992, Iverson y Ewert 1991). Moll (1979) describió dos patrones reproductivos contrastantes. En

A. Echeverry

el patrón I las tortugas presentan múltiples posturas durante una estación de anidación definida, nidadas numerosas de huevos relativamente pequeños, anidaciones comunales en áreas definidas y ancestrales y una construcción y cubrimiento cuidadosos de los nidos. En el patrón II las tortugas presentan anidación acíclica o continua, posturas pequeñas de huevos relativamente grandes, posturas solitarias sin áreas definidas de anidación y una construcción pobre de los nidos, los cuales por lo general no se cubren. Estos patrones representan los extremos dentro de un continuo de comportamientos intermedios e ilustran diferentes soluciones ante las imposiciones ecológicas y filogenéticas del individuo. Igualmente, el autor propone que en general las tortugas menores a 20 cm de LRC, ponen entre 2 a 7 huevos por nidada, las tortugas de tamaño mediano (entre 20 y 30 cm) entre 2 a 20 huevos y las mayores de 30 cm ponen nidadas con 15 a 30 huevos. En Colombia, esta generalización tiene sus excepciones dentro de las especies de la familia Geoemydidae y en *Platemys platycephala* (Chelidae), las cuales siendo de tamaños intermedios ponen nidadas muy pequeñas.

Ewert (1979) observó que las especies de tamaños grandes producen huevos grandes, pero en especies de tamaños intermedios existe gran variación en el tamaño de los mismos. En un análisis de 2/3 de los géneros y 40% de las especies de tortugas, Wilbur y Morin (1988) encontraron que el hábitat donde viva el adulto tiene un efecto significativo en el volumen del huevo y el número de huevos por nidada, después de ajustar por el tamaño de la hembra. Según estos autores, las hembras de especies dulceacuícolas y terrestres dentro de la misma categoría de tamaño, depositan el mismo volumen de huevos por postura, pero lo distribuyen diferente. Las especies terrestres ponen nidadas aproximadamente con la mitad del número de huevos que las dulceacuícolas, pero cada huevo es del doble de tamaño. Al parecer, las tortugas terrestres sacrifican el número de huevos por postura para aumentar el tamaño de cada uno de ellos. A nivel intraespecífico, muchos estudios han mostrado una fuerte relación positiva entre el tamaño del huevo y el tamaño y desempeño de los neonatos de tortugas (Filoramo y Janzen 2002, Miller y Dinkelacker 2008, Capítulo 9). A su vez, dentro de una población, el tamaño del huevo/neonato parece estar positivamente relacionado con la sobrevivencia y crecimiento (Kolbe y Janzen 2001, Janzen y Morjan 2001, 2002). Al comparar entre especies, este patrón intraespecífico genera la predicción que las tortugas terrestres mostrarán tasas de supervivencia de juveniles mayores que las de los juveniles de tortugas continentales acuáticas. Desafortunadamente, es notoriamente difícil cuantificar las tasas de supervivencia en la clase de edad de juveniles de la mayoría de las especies de tortugas continentales, pero se tienen buenos estimativos de las tasas de sobrevivencia de los huevos y al parecer son las más bajas y variables de las diferentes clases de edad. El éxito de la incubación depende de los riesgos de depredación y de las condiciones y variaciones en el ambiente que rodea los huevos y por lo tanto es altamente variable en el tiempo y el espacio.

Juveniles. Las tasas de crecimiento de los juveniles son más altas y variables que las de los adultos. Como las tortugas parecen presentar crecimiento indeterminado (Congdon y Gibbons 1990), el tamaño de un individuo en crecimiento está correlacionado con su edad, pero hay muchos factores que van a influir en el tamaño y

Tabla 1. Tamaño de posturas, huevos y neonatos y frecuencia de anidación de las especies de tortugas continentales distribuidas en Colombia. Estas cifras representan los valores para la especie en general. La fuente de esta información proviene de las fichas de especie presentes en este volumen y la literatura consultada para el capítulo. Los colores representan las diferentes familias.

Especie	Número, forma y textura de huevos	Tamaño y peso del huevo y neonato (LRC)	Tamaño/edad de reclutamiento	LRC y peso máximos	Estaciones reproductivas y número de posturas al año
Chelydra acutirostris	11- 83 ($\bar{x}$ = 27), oblongos, dura	Huevo: 37 mm diámetro, 5-15 g. Neonatos: 30 mm	20 cm, 4-5 años-hembras y 6-7 años-machos	41 cm, 12 kg	Varias posturas al año
Rhinoclemmys annulata	1-2, oblongos, dura	Huevos: 71 mm largo x 37 mm ancho. Neonatos: 63 mm	No hay datos publicados	22,6 cm	No hay datos publicados
Rhinoclemmys diademata	1-3, oblongos, dura	Huevos: 52-71 mm x 30-33 mm ancho. Neonato: 46 x 38 mm (n=1)	13 cm para machos	28,5 cm	Continua, al parecer varias veces al año
Rhinoclemmys melanosterna	1-5, oblongos, dura	Huevos: 48-71 mm largo x 28-34 mm ancho, 22,1- 70 g. Neonatos: 39- 59 mm, 11-37 g	No hay datos publicados	29 cm	De forma continua durante todo el año
Rhinoclemmys nasuta	1-2, oblongos, dura	Huevos: 67 -70 mm largo x 34-39 mm ancho. Neonatos: no hay datos publicados	14 cm, 12 años-machos y 16 cm, 14 años-hembras	29 cm	Todo el año pero con dos picos de actividad
Trachemys callirostris u *ornata callirostris*	3-25 ($\bar{x}$ = 14), oblongos, flexible.	Huevos: 30-45 mm largo x 18-26 mm de ancho. Neonatos: 30-35 mm, 6-10 g	10 cm machos y 15 cm hembras	35 cm, 7 kg	Bimodal (en los meses de verano). Cada hembra varias veces por estación
Trachemys venusta u *ornata venusta*	5-35, oblongos, flexible	Huevo: 34 -47 mm de largo x 24-34 mm ancho. Neonatos: 28-40 mm, 7-11 g	15 cm, 5-7 años	48 cm, 5 kg	En los meses de verano, hasta seis veces por estación
Kinosternon dunni	2-3 , oblongos, dura	Huevos: 44-45 mm largo x 25 mm ancho (n=2). Neonatos: no hay datos publicados	No hay datos publicados	18 cm, 8 kg	Continua durante todo el año

Tabla 1. Continuación.

Especie	Número, forma y textura de huevos	Tamaño y peso del huevo y neonato (LRC)	Tamaño/edad de reclutamiento	LRC y peso máximos	Estaciones reproductivas y número de posturas al año
Kinosternon leucostomum	1-6, oblongos, dura	Huevos: 30-41 mm largo x 17-22 ancho, 9 g. Neonatos: 32,7 mm	8 cm- hembras, 10 cm - machos	16 cm	Estacional. No se sabe cuantas veces pone una hembra por estación
Kinosternon scorpioides	1-8, oblongos, dura	Huevos: 23 – 41 mm largo, 2,5 –11,8 g. Neonatos: 23–37 mm	8-10 años, 12 cm- hembras	20,5 cm	Continua (hasta 10 meses al año). Es posible que 5 ó más posturas por hembra
Chelonoidis carbonaria	2-7, oblongos, dura	Neonatos: no hay datos publicados	20-26 cm - machos, 25 cm, 11 años- hembras	51 cm,	2-5 por estación en cautiverio
Chelonoidis denticulata	1-8, oblongos, dura	Huevo: 36,7 cc Neonatos: 46-52 mm	25 cm- hembras, entre 12-15 años	82 cm, 60 kg	Hasta cuatro posturas al año
Chelus fimbriatus	12-28 ($\bar{x}$ = 20), redondos, dura	Huevos: 37,8- 39,4 mm diámetro. Neonatos: 49 mm, 15-19 g	No hay datos	52,6 cm, 17,7 kg	Estacional
Mesoclemmys dahli	5-12, oblongos, dura	Huevos: 32 – 36 mm largo x 28-29 mm ancho, 16,3 g Neonatos: 44,4 mm, 13,6 g. (n=9)	> 13 cm	28 cm	Durante los meses de verano. Cada hembra varias veces por estación
Mesoclemmys gibba	2-4, oblongos, dura	Huevos: 41-45 mm largo x 3-32 mm ancho, 25 g Neonatos: 43-48 mm, 10-15,5 g.	No hay datos publicados	23 cm	Estacional, no se sabe cuantas veces pone una hembra por estación
Mesoclemmys heliostemma	No hay datos	No hay datos publicados	No hay datos publicados	31 cm	No hay datos publicados
Mesoclemmys raniceps	4-6, oblongos, dura	Huevos: diámetro 30-40 mm	No hay datos publicados	33 cm	Varias veces al año
Platemys platycephala	1, oblongo, dura	Huevos: 51-61 mm largo, diámetro 26-29 mm	14-15,5 cm- hembras	18 cm	Durante los meses de verano
Rhinemys rufipes	3-12, esféricos, dura	Huevos: 41-47 mm largo x 38-42 mm ancho, 32,5-32,5 g	19,5 cm, 6-10 años- hembras	27 cm	Dos estaciones al año para la población

Tabla 1. Continuación.

Especie	Número, forma y textura de huevos	Tamaño y peso del huevo y neonato (LRC)	Tamaño/edad de reclutamiento	LRC y peso máximos	Estaciones reproductivas y número de posturas al año
Phrynops geoffroanus	7-20, esféricos, dura	Huevos: 29-35 mm largo, 17 g Neonatos: 40-45 mm	No hay datos publicados	39 cm, 2,5 kg	Una estación al año en verano.
Peltocephalus dumerilianus	3-25 ($\bar{x}$ =15), oblongo, dura	Huevos: 50-63 mm largo, 36-54 g Neonatos: no hay datos publicados	27-30 cm	68 cm, 8 kg	De forma estacional y varias veces por estación
Podocnemis erythrocephala	2-18, oblongos, poco flexible	Huevos: 30- 49,9 mm largo, 9- 23,3 g Neonatos: 29,5-47,4 mm; 8-15 g	22,18 cm, 9 años hembras; 16,1cm machos	32 cm, 2 kg	Hasta cuatro posturas por estación
Podocnemis expansa	75-172 ($\bar{x}$ = 110), esféricos, flexible	Huevos: 42 mm largo Neonatos: 52-55,1 mm; 21,7 g	52-55 cm, 5-11 años hembras	89 cm, 60 kg	Un desove al año
Podocnemis lewyana	10-40 ($\bar{x}$ =19), oblongos/ esféricos, flexibles	Huevos: 31-45 mm largo x 31-44 mm ancho, 24-32 g Neonatos: 42-46 mm, 16-22 g	> 24 cm hembras (n = 4)	50 cm, 8 kg	Dos estaciones por año. No se sabe cuantas veces pone una hembra por estación
Podocnemis sextuberculata	6-39 ($\bar{x}$= 15), oblongos, flexible	Huevos: largo 41 mm, ancho 27 mm, 16- 19 g. Neonatos: 34,1 mm, 14 g	22-26,5 cm hembras	30,5 cm, 1,13 kg	No hay datos publicados
Podocnemis unifilis	4-52 ($\bar{x}$ = 24), oblongos/ esféricos, dura	Huevos: 43-49,5 mm largo x 27,9- 32,8 mm ancho. Neonatos: 41 x 37 mm, 18 g	27 cm, 5-8 años hembras	51,8 cm, 11,6 kg	Dos o más posturas por estación
Podocnemis vogli	13-15, oblongos, dura	Huevos: 3,7-4,9 mm largo x 2,1- 2,9 mm ancho. Neonatos: no hay datos publicados	23 cm, 20 años hembras 13 cm, 17 años machos	34 cm, 4,5 kg	Hasta tres posturas por estación

A. Echeverry

A. Echeverry

las tasas de crecimiento de un individuo, además de su edad. Por ejemplo a nivel intraespecífico, además de la composición genética, tanto factores pre-eclosión (calidad y cantidad de la yema, el sexo, las condiciones de humedad durante la incubación) como post-eclosión (densidad, la temperatura del ambiente, disponibilidad de alimento, etc.), han sido variables que se han asociado con las tasas de crecimiento de los juveniles y los tamaños de los adultos (Dunham y Gibbons 1990, Spencer y Janzen 2010). Indistintamente de los factores que afecten las tasas de crecimiento en los juveniles, esta variación, además de las diferencias en la edad de madurez sexual, es aparentemente responsable de la variación en los tamaños corporales de los adultos, ya que las tasas de crecimiento de estos son mucho más lentas (Congdon *et al*. 2012). Se sabe muy poco sobre las tasas de mortalidad de los juveniles a pesar de la importancia de esta información para comprender las estrategias de vida de las tortugas, pero al parecer para algunas especies como *Trachemys scripta,* la principal mortalidad ocurre entre la eclosión y el final del primer año de vida (Congdon y Gibbons 1990). Enneson y Litzgus (2010) reportaron las tasas de sobrevivencia anual para juveniles de ocho especies de tortugas continentales de zonas templadas, las cuales variaron entre 0,46 a 0,83. Heppell (1998) reporta tasas de sobrevivencia anual para siete especies y poblaciones de tortugas continentales de zonas templadas. Los intervalos para los neonatos de menos de un año fue de 0,06 hasta 0,67 y para los juveniles estuvo entre 0,25 hasta 0,87. El valor de estas tasas varió entre especies y poblaciones.

Subadultos y adultos. La duración del periodo juvenil es variable, pudiendo ser tan corta como dos años para algunas especies de kinostérnidos como *Sternotherus odoratus,* o tan extensa como 25 años para algunos testudínidos como *Dipsochelys dussumieri* (=*Geochelone gigantea*) (Wilbur y Morin 1988). La tabla 1 muestra el tamaño y/o edad de maduración para algunas especies de tortugas continentales de Colombia, pero estas estimaciones corresponden en su gran mayoría a poblaciones fuera del país. La evidencia para las especies en las que se ha podido establecer la edad de madurez sexual, parece indicar que la mayoría de las especies maduran a un tamaño específico y no a una edad específica (Moll 1979). Sin embargo, para *Trachemys scripta,* los machos parecen madurar a cierto tamaño y las hembras a cierta edad, y las condiciones ambientales locales afectan las tasas de crecimiento y el tamaño al que las hembras comienzan a reproducirse y por lo tanto el potencial reproductivo de las mismas (Gibbons *et al.* 1981). Wilbur y Morin (1988), plantean que a nivel intraespecífico, el estado nutricional, la tasa de crecimiento y la edad determinan cuando un individuo comienza a reproducirse y por ello existe tanta variación en los tamaños corporales de los adultos al interior y entre poblaciones. En el estudio a largo plazo de Congdon *et al.* (2012), sobre las tasas de crecimiento de 13 poblaciones de nueve especies de tortugas continentales de zonas templadas, se encontró que el 19% de los adultos no mostró crecimiento ontogénico y proporcionalmente menos machos adultos presentaron crecimiento que las hembras. Para los adultos que si crecieron, las tasas de crecimiento estuvieron entre 1,7 a 2,2 mm/año. Adicionalmente en este estudio encontraron que las tasas de crecimiento de los adultos es en promedio un 8% de la de los juveniles.

A través de estudios de marca y recaptura a largo plazo, se pueden estimar las tasas de sobrevivencia de los adultos, incorporando la variación en las mismas entre años, edades y sexos (Wilbur y Morin 1988). En general, los estudios parecen indicar que la tasa de sobrevivencia de los adultos es la más alta entre las diferentes clases de edad. Heppell (1998) reporta tasas de sobreviencia anual de subadultos y adultos de siete especies y poblaciones de tortugas continentales de zonas templadas, donde las tasas de sobrevivencia de los subadultos variaron entre 0,7 a 0,94 y las de los adultos entre 0,76 y 0,96. Al igual que para los demás parámetros demográficos, también existen diferencias intra e interpoblacionales en las tasas de sobrevivencia de los adultos, pero al parecer la magnitud de la variación es menor que para otras categorías (Eskew *et al*. 2011).

Vínculo entre las historias de vida y la dinámica de las poblaciones de tortugas

Muchos estudios demográficos realizados con vertebrados han mostrado que poblaciones de especies longevas con probabilidades pequeñas de sobrevivencia en las primeras clases de edad, tienden a presentar tasas de crecimiento poblacional bajas y ser extremadamente sensibles a pequeños cambios en los parámetros de sobrevivencia de los estadios de juveniles grandes, subadultos o adultos (Crouse *et al.* 1987, Heppell 1998, Heppell *et al.* 2000). Dada su condición de organismos longevos, los adultos en tortugas contribuyen con múltiples cohortes, lo cual le permite a la población permanecer estable, a pesar de la alta mortalidad juvenil (Crouse *et al.* 1987, Congdon *et al*. 1993 y 1994, Enneson y Litzgus 2008). Con este esquema general de estrategia de historia de vida, las tasas máximas de crecimiento poblacional son relativamente bajas en comparación a las de muchos otros vertebrados, es decir, la capacidad de crecimiento poblacional para muchas especies de tortugas es "lenta" (Heppell 1998, 2000). Tan lenta que puede ser indetectable en escalas de tiempo ecológica, lo cual ha conducido a que algunos expertos argumenten que la tortugas no son recursos renovables y la cosecha de tortugas es más equivalente a "minar" los recursos en vez de cosecharlos (Congdon *et al.* 1993, Cunnington y Brooks 1996, Thorbjarnarson *et al.* 2000). Esto se debe a que la tasa de crecimiento poblacional es muy dependiente de la duración del estado juvenil (edades de reclutamiento avanzadas tienden a producir tasas de crecimiento poblacionales bajas) y de la tasa de sobrevivencia de los adultos, la cual debe ser alta para asegurar que cada tortuga tenga múltiples oportunidades de apareamiento y anidación. La producción de huevos y la sobrevivencia de la nidada ("tasa de fecundidad") también son importantes para el reclutamiento anual de nuevos individuos a la población, aunque pocos sobreviven hasta la adultez. Por lo tanto, la capacidad de muchas poblaciones de tortugas de incrementar en tamaño, está directamente afectada por aquellos factores que modifican las tasas de sobrevivencia, crecimiento ontogénico y fecundidad, los cuales disminuyen en respuesta tanto a cambios ambientales naturales, como a consecuencia del impacto antrópico (Frazer 2000). Dado que generalmente las tortugas tienen tiempos generacionales largos, el tiempo generacional depende de la edad promedio de reclutamiento y la tasa reproductiva neta (Mills 2007), es posible observar densidades poblacionales altas de adultos en poblaciones en que las tasas de reclutamiento y de sobrevivencia juvenil han sido substancialmente reducidas, lo cual puede conducir eventualmente a una extinción de la población (Gibbs

A. Echeverry

y Amato 2000). Es decir, una población de tortugas puede permanecer visible por largos periodos de tiempo a pesar de su incapacidad de remplazarse, este fenómeno se llama "poblaciones fantasma" (Enneson y Litzgus 2008). Es posible que este fenómeno esté ocurriendo en muchas poblaciones de tortugas ribereñas en Colombia, en donde el reclutamiento ha sido severamente reducido por la operatividad de las hidroeléctricas (caso de las poblaciones de *Podocnemis lewyana* en proximidad a las hidroeléctricas de Urrá en el río Sinú e hidroprado en el río Prado (Capítulo 19b).

Varios análisis demográficos con tortugas continentales como los de Congdon *et al.* (1993, 1994), Cunnington y Brooks (1996), Musick (1999), Mitro (2003), Enneson y Litzgus (2008), han encontrado que cuando la madurez sexual es tardía y la fecundidad es baja, para procurar el crecimiento o la estabilidad de las densidades poblacionales es necesario mantener tasas de sobrevivencias altas de subadultos y adultos. Estos y otros análisis demográficos con tortugas continentales han encontrado que la elasticidad más alta se presenta en la sobrevivencia de la clase de edad de los adultos (la elasticidad en el crecimiento poblacional es la proporción de cambio en la tasa de crecimiento de la población en respuesta a un cambio proporcional en el valor de uno de los parámetros demográficos, de Kroon *et al.* 1986) (Doak *et al.* 1994, Chaloupka 2002, Mitro 2003, Enneson y Litzgus 2008). Una excepción son las tortugas terrestres de desiertos, en donde las elasticidades son mayores para las tasas de sobrevivencia de los juveniles o subadultos (Heppell 1998). Crouse *et al.* (1987) y Congdon *et al.* (1993, 1994) han mostrado que pequeños cambios en las tasas de mortalidad de los adultos puede conducir a declinaciones poblacionales y que aumentos, aún pequeños, en la sobrevivencia de los adultos puede crear reversiones en las declinaciones poblacionales. Congdon *et al.* (1993, 1994), Klemens y Thorbjarnarson (1995), Burke *et al.* (2000), Frazer 2000 y Moll y Moll (2004), sugieren que niveles, aún moderados de cosecha de subadultos y adultos en tortugas continentales, no son sostenibles y pueden conducir a una declinación o extinción de la población, especialmente cuando las densidades poblacionales ya se encuentran por debajo de las densidades históricas para la especie.

Esto no quiere decir que las historias de vida de las tortugas son estáticas. Al igual que para muchos otros organismos, los procesos denso-dependientes (crecimiento, sobrevivencia y reproducción), proveen resiliencia y resistencia a las poblaciones en ambientes cambiantes (Brook y Bradshaw 2006). Por lo tanto, es posible que las poblaciones presenten procesos compensatorios ante modificaciones en los valores de uno o varios de estos procesos como respuesta a cambios en la densidad (Spencer y Janzen 2010). De acuerdo con Musick (1999), en especies longevas la resiliencia y resistencia ante grandes perturbaciones depende principalmente de la sobrevivencia de los adultos y la fecundidad, lo que las hace particularmente vulnerables a la sobrecosecha.

Consideraciones demográficas finales en aras de la conservación

Un número desproporcionado de especies de tortugas (en comparación con aves, mamíferos o anfibios), han sufrido declinaciones como consecuencia directa de la explotación para consumo de la carne, huevos y/o elaboración de productos medicinales o decorativos (Smith 1979, TCC 2011). En la mayoría de los casos, la cosecha es tanto para la venta como para uso personal, y se incrementa temporalmente durante la estación reproductiva, presentándose un sesgo hacia las hembras anidantes de mayor tamaño (edad), por ser más fáciles de detectar y tener un mayor valor comercial. Este tipo de cosecha tiene un efecto directo en las poblaciones, al reducir el número efectivo de animales por substracción y modificar las tasas de sobrevivencia, pero también afecta indirectamente la capacidad reproductiva de la población porque la mortalidad selectiva de las hembras anidantes grandes causa paralelamente una reducción en el tamaño y volumen de la nidada, como efecto de la asociación positiva entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la nidada y/o el tamaño de los huevos (Gibbons y Green 1990, Tucker y Moll 1997, Daza y Páez 2007). Otro efecto indirecto de la remoción selectiva de hembras grandes (con mayor potencial reproductivo), es relacionado a la eliminación de sus genes dentro del "pool" genético de la población. Al eliminar los individuos más idóneos (mayores tasas de sobrevivencia), se reduce el aporte de estos individuos exitosos a las futuras generaciones, produciendo un decrecimiento general en el "fitness" promedio y en los niveles de variabilidad genética de la población. El valor reproductivo (v_x) (Caswell 2001, Mills 2007) de la categoría de hembras reproductivas, las cuales han tenido que sobrevivir varios o muchos años hasta llegar a la adultez, es muchas veces mayor que el valor reproductivo de los individuos de las primeras clases de edad (huevos, neonatos y juveniles pequeños), porque la probabilidad de mortalidad es alta antes de alcanzar la edad de madurez (Heppell 1998, Heppel *el al.* 2000). Esto significa, que establecer programas de manejo que solo aumente la sobrevivencia de huevos, neonatos o juveniles pequeños (headstarting), sin aumentar la sobrevivencia de los subadultos y adultos, son insuficientes para mantener las poblaciones de tortugas estables o en incremento (Frazer 1992, Congdon *et al.* 1993, 1994, Klemens y Thorbjarnarson 1995, Heppell 1998, Burke *et al.* 2000, Heppell *et al.* 2000, Moll y Moll 2004). Todos los esfuerzos de conservación son necesarios, y aumentar la tasa de reclutamiento a través de la protección de nidadas y levantamiento, es fundamental para incrementar el tamaño poblacional de las clases de edad de juveniles. Pero al menos que estos programas estén diseñados para aumentar la sobrevivencia hasta que los individuos alcancen la madurez (más de 10 años para algunas especies, ver tabla 1), no serían suficientes para prevenir la extinción (Congdon *et al.* 1993, 1994, Cunnington y Brooks 1996, Musick 1999, Mitro 2003, Enneson y Litzgus 2008).

Bibliografía

- Ar, A., R. Belinsky, R. Dmi'el y R. A. Ackerman. 2004. Energy provision and utilization. Pp. 143-185. *En:* Deeming, D. C. (Ed.). Reptilian incubation: Environment, evolution and behaviour. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Brook, B. W. y C. J. A. Bradshaw. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology* 87: 1448–1451.
- Burke, V. J., J. E. Lovich y J. W. Gibbons. 2000. Conservation of freshwater turtles. Pp. 156-179. *En:* Klemens, M. W. (Ed.). Turtle conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 334 pp.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. 722 pp.
- Charlesworth, B. C. 1994. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 324 pp.
- Chaloupka, M. 2002. Stochastic simulation modeling of southern Great Barrier

A. Echeverry

a. Huellas de tortuga charapa (*Podocnemis expansa*)que salió a desovar. Río Meta. Foto: Fundación Omacha.
b. Neonato de *Podocnemis unifilis* saliendo del nido. Foto: M. Morales.
c. Huevos de forma esférica (*Podocnemis expansa*). Foto: Fundación Omacha.
d. Huevo de forma oblonga, tortuga tericaya (*Podocnemis unifilis*). Foto: A. Echeverry.
e. Neonato de *Podocnemis unifilis*, desplazandose al río. Foto: F. Trujillo.
f. Postura de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el río Meta. Foto: F. Omacha.

Reef green turtle population dynamics. *Ecological Modeling* 148: 79–109.

- Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1990. The evolution of turtle life histories. Pp. 45-54. *En:* Gibbons, J. W. (Ed). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. 368 pp.
- Congdon, J. D., A. E. Dunham y R. C. van Loben. 1993. Delayed sexual maturity and demographics of Blanding's turtles (*Emydoidea blandingi*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *Conservation Biology* 7: 826–833.
- Congdon, J. D., A. E. Dunham y R. C. van Loben. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist* 34: 397–408.
- Congdon, J. D., J. W. Gibbons, R. J. Brooks, N. Rollinson y R. N. Tsaliagos. 2012. Indeterminate growth in long-lived freshwater turtles as a component of individual fitness. *Evolutionary Ecology*. DOI: 10.1007/s10682-012-9595-x. (en prensa).
- Crouse, D. T., L. B. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Cunnington, D. C. y R. J. Brooks. 1996. Bet-hedging theory and eigenelasticity: A comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology* 74: 291–296.
- Daza-R., J. M. y V. P. Páez. 2007. Morphometric variation and its effect on reproductive potential in female Colombian slider turtles (*Trachemys callirostris callirostris*). *Herpetologica,* 63: 125-134.
- de Kroon, H., A. Plaiser., J. van Groenendael y H. Caswell.1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427– 1431.
- Doak, D., P. Kareiva y B. Klepetka. 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4: 446–460.
- Dunham, A. E. y J. W. Gibbons. 1990. Growth of the slider turtle. Pp. 135-145. *En:* Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. 368 pp.
- Enneson, J. J. y J. D. Litzgus. 2008. Using long-term data and a stage-classified matrix to assess conservation strategies for an endangered turtle (*Clemmys guttata*). *Biological Conservation* 141: 1560-1568.
- Eskew, E. A., S. J. Price y M. E. Dorcas. 2011. Survivorship of painted turtles (*Chrysemys picta*) in recently modified suburban landscapes. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 244-249.
- Ewert, M. A. 1979. The embryo and its eggs: development and natural history. Pp. 333-413. *En:* Harless, M. y H. Morlock (Eds.). Turtles: Perspectives and research. H. John Wiley and Sons, Malabar, Florida. 695 pp.
- Filoramo, N. I y F. J. Janzen. 2002. An experimental study of factor influencing survivorship of red-eared slider turtle hatchlings *Trachemys scripta elegans. Herpetologica* 58: 67-74.
- Frazer, N. B. 1992. Sea turtle conservation and halfway technology. *Conservation Biology.* 6: 179–184.
- Frazer, N. B. 2000. Foreword. Pp. xi–xiv. *En:* Klemmens, M. W. (Ed.). Turtle conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gibbons, J. W. 1987. Why do turtles live so long? *Bioscience* 37: 262-269.
- Gibbons, J. W. y J. L. Greene. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. Pp. 124-134. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gibbons, J. W., R. D. Semlitsch, J. L. Greene y J. P. Schubauer. 1981. Variation in age and size at maturity of the slider (*Pseudemys scripta*). *American Naturalist* 117: 841-845.
- Gibbs, J. P. y G. D. Amato. 2000. Genetics and demography in turtle conservation. Pp. 207–217. *En:* Klemmens, M. W. (Ed.).

A. Echeverry

Turtle conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

- Heppell, S. S. 1998. Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 1998: 367-375.
- Heppell, S. S., L. B. Crowder y D. T. Crouse. 1996. Models to evaluate headstarting as a management tool for long-lived turtles. *Ecological Applications* 6: 556-565.
- Heppell, S. S., H. Caswell y L. B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654–665.
- Iverson, J. B. 1991. Patterns of survivorship in turtles (Testudines). *Canadian Journal of Zoology* 69: 385–391.
- Iverson, J. B y M. A. Ewert. 1991. Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs Pp: 87-100. *En:* Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson (Eds.). Egg incubation: Its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Iverson, J. B. 1992. Correlates of reproductive output in turtles (Order Testudines). *Herpetological Monographs* 6: 25–42.
- Iverson, J. B. y G. R. Smith. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska sandhills and across its range. *Copeia* 1993: 1–21.
- Janzen, F. J. y C. L. Morjan. 2001. Repeatability of microenvironment-specific nesting behavior in a turtle with environmental sex determination. *Animal Behaviour* 62: 73-82.
- Janzen, F. J. y C. L. Morjan. 2002. Egg size, incubation temperature, and posthatching growth in painted turtles (*Chrysemys picta*). *Journal of Herpetology* 36: 308-311.
- Klemens, M. W. y J. B. Thorbjarnarson. 1995. Reptiles as a food resource. *Biodiversity and Conservation* 4: 281-298.
- Kolbe, J. J. y F. J. Janzen. 2001. The influence of propagule size and maternal nest-site selection on survival and behaviour of neonates turtles. *Functional ecology* 15: 772-781.
- Mills, S. L. 2007. Conservation of wildlife populations: Demography, genetics and management. Blackweel Publishing. Malden, Massachusetts. 424 pp.
- Miller, J. D y S. A. Dinkelacker. 2008. Reproductive structures and strategies of turtles. Pp. 225-278. *En:* Wyneken, J., M. H. Godfrey y V. Bels (Eds.). Biology of turtles. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Mitro, M. G. 2003. Demography and viability analyses of a diamondback terrapin population. *Canadian Journal of Zoology* 81: 716-726.
- Moll, E. O. 1979. Reproductive cycles and adaptations. Pp. 305- 331. *En:* Harless, M. y H. Morlock (Eds.). Turtles: perspectives and research. Robert E. Krieger Publishing Co., Malabar, Florida.
- Moll, D. y E. O. Moll. 1990. The slider turtle in the neotropics: Adaptations of a temperate species to a tropical environment. Pp. 152-161. *En*: Gibbons J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Moll, D. y E. O. Moll. 2004. The ecology, exploitation, and conservation of river turtles. Oxford University Press. Oxford, UK. 393 pp.
- Musick, J. A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. Pp. 1-10. *En*: Musick, J. A. (Ed.). Life in the slow lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Maryland.
- Ranta, E., V. Kaitala., S. Alaja y D. Tesar. 2000. Nonlinear dynamics and the evolution of semelparous and iteroparous reproductive strategies. *American Naturalist* 155: 294–300.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York. 537 pp.
- Rowe, J. W. 1994. Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*). *Oecologia* 99: 35–44.
- Smith, N. J. H. 1979. Aquatic turtles of Amazonia: An endangered resource. *Biological Conservation* 3: 165-176.
- Spencer R. J y J. J. Janzen. 2010. Demographic consequences of adaptive growth and the ramifications for conservation of long-lived organisms. *Biological Conservation* 143: 1951-1959.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3–46.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK. 249 pp.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476–486.
- Thorbjarnarson, J. B., C. J. Lagueux., D. Bolze, M. W. Klemens, y A. B. Meylan. 2000. Human use of turtles: A worldwide perspective. Pp. 33-84. *En*: Klemens, M. W. (Ed.). Turtle Conservation. Smithsonian Institution Press, Washington. D. C.
- Turtle Conservation Coalition. 2011. Turtles in Trouble: The World´s 25+ Most Endangered Tortoises and Freshwater Turtles - 2011. IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group, Turtle Conservation Fund, Turtle Survival Alliance, Turtle Conservancy, Chelonian Research Foundation, Conservation International, Wildlife Conservation Society, y San Diego Zoo Global. Lunenburg, Massachusetts. 54 pp.
- Tucker, J. K. y D. Moll. 1997. Growth, reproduction, and survivorship in the red-eared turtle, *Trachemys scripta elegans*, in Illinois, with conservation implications. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 352-357.
- Wilkinson, L. R., J. W. Gibbons y S. J. Beaupre. 2005. Patterns of reproductive allocation: Clutch and egg size variation in three freshwater turtles. *Copeia* 2005: 868-879.
- Wilbur, H. M. y P. J. Morin. 1988. Life history evolution in turtles. Pp 387–439. *En*: Gans, C. y R. B. Huey (Eds.). Biology of the Reptilia. Volume 16: Ecology B. Alan R. Liss, New York, New York.

Río Casanare. Foto: A. Castro

Foto: O. Hernández

15. Genética poblacional de las tortugas continentales de Colombia

Brian C. Bock

Los diferentes capítulos de este libro de tortugas evidencian que actualmente casi la mitad de las 27 especies de tortugas reconocidas para el país, enfrentan problemas de conservación, tanto a nivel global como nacional (ACHerpetología 2012). Cualquier plan para la conservación o manejo de estas especies requerirá de datos biológicos confiables para tener alguna esperanza de éxito, pero desafortunadamente, la realidad es que para muchas de éstas, la información biológica es escasa o inexistente. El problema radica en el simple hecho de que es difícil estudiar la biología básica de muchas de las especies de tortugas continentales. Algunas especies son escasas naturalmente o en otros casos son especies que antes eran comunes, pero que hoy día tienen abundancias reducidas debido a los problemas de conservación que enfrentan. La gran mayoría de las tortugas son longevas, por lo que se requieren estudios a largo plazo sobre su demografía para tener resultados concluyentes. Muchas especies ocupan hábitats en donde son difíciles de observar y/o capturar, como por ejemplo pantanos, humedales o ríos grandes. Varias especies presentan cambios en el uso del hábitat, en algunos casos son cambios ontogénicos y/o cambios estacionales, y para varias especies estos cambios de hábitat implican desplazamientos a través de grandes distancias. En parte como consecuencia de estos factores, todavía se desconocen muchos aspectos del comportamiento, la ecología ó demografía de la mayoría de las especies de las tortugas continentales amenazadas.

Afortunadamente, el comportamiento, la ecología y la demografía de una especie, influyen en la estructura genética de sus poblaciones, ofreciéndo a través de su estudio, una forma indirecta de realizar inferencias sobre estos aspectos de su biología. A pesar de ello, esta estrategia genética para indagar sobre aspectos amplios de la biología de las tortugas continentales ha sido subutilizada. FitzSimmons y Hart (2007) revisaron la literatura sobre la genética de las tortugas continentales del mundo (revisión de artículos publicados en inglés durante el periodo de 1936-2006). De los 262 artículos revisados, el 62,2% trataban temáticas relacionadas

F. Nieto

con la sistemática o la evolución molecular, generando información interesante, pero frecuentemente sin mucha utilidad directa para la formulación de planes de conservación o manejo para las especies amenazadas. A pesar que en el 32,8% de los 262 artículos se menciona el término "conservación", solamente en el 25,6% realizaron recomendaciones concretas acerca del manejo, y únicamente el 11,9% tenía un enfoque principalmente dirigido a la conservación.

En este capítulo, se intenta ilustrar el gran potencial de la genética poblacional para el estudio de la biología básica de las tortugas continentales en Colombia, presentando estudios de caso con un énfasis en especies colombianas. No es la intención exponer aquí las fortalezas y/o limitaciones de las múltiples técnicas moleculares disponibles para la realización de estudios de la genética poblacional, ya que McGaugh *et al.* (2007) ofrecieron una reseña de este tema desde la perspectiva de las tortugas continentales.

Antecedentes y aportes de la genética poblacional

¿Qué se puede aprender sobre la biología básica de las tortugas continentales empleando las técnicas moleculares para estudiar su genética poblacional? Los primeros estudios de la genética de poblaciones de tortugas continentales en Colombia fueron diseñados para documentar la estructura micro-geográfica de dos especies de *Podocnemis* en el Parque Nacional Natural Cahuinarí en el Amazonas colombiano (Bock *et al.* 2001, Valenzuela 2001). En esa época, el Inderena ejecutaba cada año un programa de manejo de las tortugas del género *Podocnemis* en el parque, el cual consistía en cuidar unas pocas playas de anidación en el río Caquetá, trasladar nidos a sitios más altos en la playa cuando estos estaban amenazados por las crecientes del río y recolectar las tortugas recién eclosionadas para transportarlas a otros sitios lejos de dichas playas, donde eran liberados en hábitats supuestamente apropiados para los juveniles. Aunque la especie principal de este programa de manejo era *Podocnemis expansa*, los funcionarios del parque igualmente trasladaban nidos de *Podocemis unifilis* y los recién nacidos también eran desplazados. Tanto en Colombia, como en la mayoría de los países de sus áreas de distribución, ambas especies son altamente cosechadas por su carne y huevos.

Valenzuela (2001) analizó muestras de recién nacidos de *P. expansa* obtenidas en cuatro playas separadas por 100 km o menos en el río Caquetá y documentó diferenciación genética significativa entre estas playas, a pesar del hecho de que estudios anteriores de marca-recaptura de hembras que anidan en esta región documentaban migraciones anuales de más de 400 km entre playas y áreas de forrajeo en afluentes tributarios del río Caquetá. En este mismo estudio Valenzuela (op. cit.) propuso también que la estructura documentada era posiblemente el resultado de una tendencia de las hembras a regresar a sus playas natales para anidar (filopatría), o de los machos de no dispersarse de sus playas natales para después fertilizar a las hembras que llegasen a estas mismas playas, o ambas.

Bock *et al.* (2001) también analizaron muestras de recién nacidos de *P. unifilis* obtenidos de tres playas separadas por 100 km o menos en el río Caquetá, y documentaron una diferenciación genética significativa entre las playas. No encontraron indicaciones de que esta especie migre grandes distancias, proponiendo que los individuos de *P. unifilis* son lo suficientemente sedentarios para formar demos genéticos semi-aislados por la distancia, a pesar de la falta de barreras para la dispersión entre los sitios de muestreo.

Los resultados de ambos estudios cuestionaron la pertinencia de la estrategia de desplazar a los recién nacidos de estas dos especies cientos de kilómetros de sus playas natales. Con *P. expansa*, existe la posibilidad de que esta práctica pueda modificar los procesos de impronta en relación a la playa natal o el aprendizaje de las rutas migratorias entre hábitats. Adicionalmente para ambas especies, existe el riesgo de un contagio genético mediante la mezcla de poblaciones diferenciadas. De igual forma, ambos estudios argumentaron que para conservar la diversidad genética de estas dos especies dentro del parque, es necesario proteger las hembras anidantes y sus nidos en más de una o dos playas principales. A pesar de que ambos estudios se realizaron con muestras de una sola estación reproductiva, aportaron entonces información muy útil para el manejo, ya que para obtener información comparable por medio del uso de técnicas tradicionales como la marca-recaptura o radio-telemetría, se necesitarían décadas de esfuerzo.

Uno de los beneficios de los estudios genéticos es la posibilidad de guardar muestras para ser aprovechadas en estudios futuros. Por ejemplo, las dos especies de *Podocnemis* estudiadas en el río Cahuinarí tienen rangos de distribución enormes en las cuencas de la Amazonia y Orinoquia. Pearse *et al.* (2006) analizaron las muestras de *P. expansa* colectadas por Valenzuela (2001) y muestras de otros 17 sitios de Brasil, Venezuela y Perú, empleando una variedad de marcadores moleculares, para inspeccionar la estructura genética de poblaciones de esta especie a una escala macro-geográfica. Aunque la señal de la existencia de diferencias genéticas entre playas en el río Cahuinarí no fue tan fuerte como en el estudio de Valenzuela (2001), los resultados generales del análisis corroboran la existencia de algún grado de fidelidad de estas tortugas a sus cuencas, indicando que los programas de manejo deben considerar cada cuenca como una población demográficamente independiente para esta especie. Igualmente, Escalona *et al.* (2009) analizaron muestras de *P. unifilis* colectados por Bock *et al.* (2001) en Colombia conjuntamente con muestras de otro diez sitios en Brasil, Venezuela y Perú, empleando un marcador molecular más variable que el del estudio inicial de Bock *et al.* (2001). Los resultados corroboraron que aún las poblaciones geográficamente cercanas de *P. unifilis* pueden ser genéticamente y demográficamente independientes. En contraste con el caso de *P. expansa*, donde el mismo patrón fue evidente en todo el área de distribución de la especie (semi-independencia de cuencas principales), los resultados para *P. unifilis* fueron más heterogéneos, con evidencia de que en algunos sitios la especie era capaz de dispersarse entre cuencas por medio de bosque inundado, aunque no en todos.

Otro análisis molecular de muestras obtenida en diez poblaciones de *Podocnemis erythrocephala* en la cuenca del Río Negro y otros tributarios del río Amazonas en Brasil (dos Santos 2008), encontró evidencia de una población panmíctica grande compuesta de siete de las poblaciones ubicadas al norte del río Amazonas, pero con evidencia de la existencia de diferencias significativas entre este demo y las otras tres

F. Nieto

poblaciones muestreadas. Una población estaba ubicada al sur del río Amazonas, sugiriendo que este río de aguas blancas representa una barrera de flujo genético para esta especie, y las otras dos poblaciones fueron ubicadas al norte del río Amazonas en ríos de aguas negras, pero en secciones de sus tributarios ubicadas arriba de cascadas y chorros.

Los estudios de la genética poblacional no siempre logran documentar estructura genética espacial. Vargas-R. *et al.* (2010) encontraron evidencia genética de "unidades evolutivamente significativas" (ESUs de Moritz 1994) entre diferentes regiones en Colombia para la morrocoy de patas rojas (*Chelonoidis carbonaria*), pero no para la morrocoy de patas amarillas (*Chelonoidis denticulata*; ver también Farias *et al.* 2007). Martínez *et al.* (2007) analizaron muestras de adultos de *Trachemys callirostris* (*Trachemys ornata callirostris*) cosechadas por la gente local en cuatro sitios separados por distancias de 57 km o menos en la Depresión Momposina del norte de Colombia. A pesar que otros estudios comparables con otra especie del género en los Estados Unidos mostraron diferencias entre sitios cercanos, no hallaron evidencia de diferencias genéticas entre los sitios muestreados en Colombia. Igualmente, Silva *et al.* (2011) analizaron muestras de *Podocnemis sextuberculata* de tres sitios separados por más de 1.000 km en el Amazonas brasileño, encontrando una falta de estructura genética, consistente con la evidencia anecdótica de grandes desplazamientos por parte de los individuos en esta especie. Estos ejemplos ilustran que no siempre es posible predecir si durante un estudio de la genética poblacional de una especie en particular, se va a evidenciar la ocurrencia de estructura o no, pero esta información es crucial para poder formular planes de manejo porque las estrategias de manejo que son apropiadas para una especie sedentaria pueden ser desastrosas para una especie en donde los individuos se desplazan mucho, y viceversa.

Los estudios de la genética poblacional aportan información más allá de la existencia de estructura genética. Por ejemplo, Vargas-R. *et al.* (2012) realizaron un estudio de la genética poblacional de *Podocnemis lewyana*, la única especie del género endémica de Colombia, y la única especie de la familia que se distribuye al noroccidente de la cordillera Oriental en las cuencas de los ríos Sinú, San Jorge, bajo Cauca y Magdalena. Dichos autores, mediante el empleo de dos marcadores moleculares, lograron identificar tres regiones genéticamente distintivas: la cuenca alta del río Magdalena, el río Sinú y el conjunto del río San Jorge-bajo Cauca-bajo Magdalena, que se unifican en la Depresión Momposina. La distribución de la variación genética en estas regiones surgiere que el proceso de flujo genético entre regiones es sesgado, con más flujo desde el río Sinú y cuenca alta del río Magdalena hacia la Depresión Momposina, que viceversa. La existencia de mayores niveles de variación genética en la Depresión Momposina igualmente es consistente con la hipótesis de que esta área ha servido como un refugio para *P. lewyana* durante periodos de cambio climático en el pasado. *Podocnemis lewyana* es una de las 25 especies de tortugas continentales más amenazadas en el mundo, y los resultados de Vargas-R. *et al.* (2012), resaltaron la necesidad de proteger poblaciones en cada una de las tres regiones, como unidades de manejo separadas, para poder conservar la cantidad máxima de diversidad genética presente en la especie.

Siempre es deseable conservar la diversidad existente en una especie, porque esta variación representa la materia prima para permitir la adaptación de sus poblaciones frente a cambios ambientales futuros. Pero con *P. lewyana* la necesidad es aún más urgente, dado que Vargas-R. *et al.* (2012) corroboraron los resultados de estudios previos (Vargas-R. *et al.* 2007, Restrepo *et al.* 2008), los cuales indican que los niveles de variación genética en las poblaciones de esta especie son los más bajos documentados a la fecha para una especie de tortuga continental. ¿Cuáles factores pueden explicar esta falta de variabilidad genética en *P. lewyana*?.

Las poblaciones saludables mantienen su variabilidad genética por medio de un balance entre los procesos de mutación y flujo genético (inmigración) que aumentan los niveles de variabilidad en la población, y la deriva genética y selección natural que reducen los niveles de variabilidad en la misma. Se puede ignorar el proceso de selección natural cuando se emplea un marcador molecular que es selectivamente neutro, como los microsatélites. Igualmente, se puede ignorar el proceso de flujo genético cuando los análisis indican que nuestra población es genéticamente aislada de otras. Entonces, el balance de la diversidad genética se simplifica a una interacción entre la tasa de mutación *vs.* la tasa de pérdida debido a la deriva genética en la población. Teóricamente, cuando una población alcanza un equilibrio entre estos dos procesos, se puede predecir no solamente la cantidad de variabilidad genética que una población debe mantener, sino también la distribución de esta variabilidad, en términos de la cantidad de alelos comunes *vs.* escasos, que se esperan en función del número de loci variables presentes en la población. Desviaciones de esta distribución esperada puede ser interpretada como evidencia que la población está afuera de su equilibrio, o en otras palabras, que su demografía actual no refleja sus condiciones demográficas pasadas. Dependiendo de la forma en que la población se aleje de la distribución esperada, se puede inferir que la población ha sufrido un declive poblacional en el pasado, o por el contrario, que la población ha experimentado una expansión demográfica.

Varios de los estudios recientes de la genética poblacional de especies del género *Podocnemis* han empleando esta estrategia para buscar información del pasado demográfico de las poblaciones muestreadas, incluyendo poblaciones colombianas. En un estudio publicado por Pearse *et al.* (2006), se emplearon dos tipos de análisis moleculares para buscar evidencias de declives poblacionales en *P. expansa*. Con uno de los métodos (la prueba de "M ratio") encontraron evidencia de declives en cada una de las 11 poblaciones examinandas, y con el otro tipo (la prueba de exceso de heterocigosidad de "BOTTLENECK"), en cinco de estas 11 poblaciones. Los autores concluyeron que *P. expansa* ha sufrido declives debido a las presiones de caza que han experimentado sus poblaciones durante los últimos siglos, aún en sitios lejanos de asentamientos humanos con densidad poblacional elevada. Igualmente, Escalona *et al.* (2009) emplearon los mismos dos tipos de análisis con datos de 11 poblaciones de *P. unifilis* y encontraron evidencia de declives en 10 con el análisis "M-ratio", pero solamente en una población con el método de "BOTTLENECK". Ellos concluyeron que los declives en poblaciones de *P. unifilis* aparentemente no han sido tan fuertes para conducir a pérdidas dramáticas en los niveles de diversidad genética. Sin embargo, el patrón fue consistente con reportes de una explotación fuerte de *P.*

F. Nieto

unifilis, inmediatamente después que las densidades de las poblaciones de *P. expansa* en un área han sido diezmadas, generando una señal de declives poblacionales recientes. En contraste, en su análisis de la historia demográfica de *P. lewyana*, Vargas-R. *et al.* (2012) encontraron evidencia de múltiples cuellos de botellas antiguos en todas las poblaciones evaluadas (tal vez asociados con cambios climáticos al final de Pleistoceno y/o a la colonización inicial de las Américas por los cazadores humanos), pero igualmente encontraron señales de una expansión más reciente de sus poblaciones.

Conclusiones y recomendaciones

En resumen, los datos sobre la genética poblacional pueden aportar información sobre diferentes aspectos de la biología básica de las tortugas continentales, información que es difícil de conseguir con el uso de métodos tradicionales, o que es imposible obtener de otras formas. Con un diseño adecuado, estos tipos de estudios pueden permitir inferencias acerca de los patrones de dispersión dentro y entre poblaciones, para así definir en una forma biológicamente rigurosa, cuales son las unidades apropiadas para el manejo. También aportan información sobre el potencial adaptativo futuro del taxón y sobre aspectos fundamentales de la historia demográfica de sus poblaciones. Además, los marcadores moleculares genéticos pueden ayudar a resolver incertidumbres taxonómicas (ver Capítulo 7) o documentar aspectos del sistema reproductivo (ver Capítulo 14), de las tortugas continentales. También tienen un potencial forense, ayudándo a identificar individuos híbridos o a determinar la procedencia de individuos decomisados.

Hasta la fecha, a pesar de que por lo menos 11 de las 27 especies de tortugas continentales de Colombia presentan una categoría de amenaza (Capítulo 3) y existen carencias en el conocimiento de la biología básica de todas, solamente se han realizado estudios de la genética de poblaciones naturales de siete especies pertenecientes a tres géneros. Se espera que este capítulo haya logrado resaltar el enorme potencial de este tipo de estudios para ayudar a la conservación de la fauna colombiana de tortugas continentales, tanto para los biólogos motivados en enfrentar este problema como para las autoridades gubernamentales colombianas, con el objeto de que incentiven realmente los proyectos de investigación que proponen realizar estos tipos de estudios en el país.

Bibliografía

- Asociación Colombiana de Herpetología. 2012. Plan Estratégico de Conservación para las Tortugas Continentales Colombianas. Nicolás Aristizabal Litografía, Medellín. 26 pp.
- Bock, B. C., V. P. Páez y M. M. White. 2001. Genetic population structure of two endangered South American river turtle species (*Podocnemis expansa* and *P. unifilis*). *Chelonian Conservation and Biology* 4: 47-52.
- dos Santos, R. C. 2008. Estructura genética das populações de irapuca (*Podocnemis erythrocephala*, Podocnemididae) da Amazônia brasileira: implicações para a conservação. Tesis de Maestría, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil. 64 pp.
- Escalona, T., T. N. Engstrom, O. E. Hernandez, B. C. Bock, R. C. Vogt y N. Valenzuela. 2009. Population genetics of the endangered South American freshwater turtle, *Podocnemis unifilis*, inferred from microsatellite DNA data. *Conservation Genetics* 10: 1683-1696.
- Farias, I. P., A. Jerozolimski, A. Melo, M. das Neves-V., M. Martins y L. A. dos Santos-M. 2007. Population genetics of the Amazonian tortoises, *Chelonoidis denticulata* and *C. carbonaria*, (Cryptodira: Testudinidae) in an area of sympatry. *Amphibia-Reptilia* 28: 357-365.

a. Preservación de muestra genética. Foto: M. Morales-B.
b. Toma de muestra genética de *P. expansa*. Foto: M. Morales-B.

- FitzSimmons, N. N. y K. M. Hart. 2007. Genetic studies of freshwater turtles and tortoises: A review of the past 70 years. *Chelonian Research Monographs* 4: 15-46.
- Martínez, L. M., B. C. Bock y V. P. Páez. 2007. Population genetics of the slider turtle (*Trachemys scripta callirostris*) in the Mompos Depression, Colombia. *Copeia* 2007: 1001-1005.
- McGaugh, S. E., E. A. Alacs, S. V. Edwards, C. R. Feldman, A. Georges, J. W. Sites, Jr. y N. Valenzuela. 2007. From molecules to organisms: Research applications of modern genetic tools for turtle biology and conservation. *Chelonian Research Monographs* 4: 47-72.
- Moritz, C. 1994. Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- Pearse, D. E., A. D. Arndt, N. Valenzuela, B. A. Miller, V. Cantarelli y J. W. Sites, Jr. 2006. Estimating population structure under nonequilibrium conditions in a conservation context: Continent-wide population genetics of the giant Amazon river turtle, *Podocnemis expansa* (Chelonia; Podocnemididae). *Molecular Ecology* 15: 985-1006.
- Restrepo, A., B. C. Bock y V. P. Páez. 2008. Genetic variability in the Magdalena river turtle, *Podocnemis lewyana* (Dumeril, 1852), in the Mompóx Depression, Colombia. *Actualidades Biológicas* 30: 151-159.
- Silva, T. J., L. A. S. Monjeló, M. N. S. Viana, J. C. Pezzuti, P. C. M. Andrade, R. C. Vogt y I. P Farias. 2011. Population genetic analysis of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemidae): Lack of population structure in the central Amazon

basin. *Genetics and Molecular Research* 10: 1393-1402.

- Valenzuela, N. 2001. Genetic differentiation among nesting beaches in the highly migratory giant river turtle (*Podocnemis expansa*) from Colombia. *Herpetologica* 57: 48-57.
- Vargas-R., M., Y. Chiari, O. V. Castaño-M. y S. B. J. Menken. 2007. Low genetic variability in the endangered Colombian endemic freshwater turtle *Podocnemis lewyana* (Testudines, Podocnemididae). *Contributions to Zoology* 76: 1-7.
- Vargas-R., M., H. Maran y U. Fritz. 2010. Red- and yellow-footed tortoises, *Chelonoidis carbonaria* and *C. denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), in South American savannahs and forests: Do their phylogeographies reflect distinct habitats? *Organisms, Diversity and Evolution* 10: 161-172.
- Vargas-R., M., H. Stuckas, O. V. Castaño-M. y U. Fritz. 2012. Extremely low genetic diversity and weak population differentiation in the endangered Colombian river turtle *Podocnemis lewyana* (Testudines, Podocnemididae). *Conservation Genetics* 13: 65-77.

Foto: F. Trujillo

16. Modelamiento de la distribución geográfica de tortugas continentales: una herramienta para la conservación

Germán Forero-Medina

El estudio de la distribución geográfica de especies es uno de los temas fundamentales en ecología y biogeografía. Ha interesado a naturalistas como A. R. Wallace y C. Darwin y ecólogos influyentes como C. Elton, G. E. Hutchinson, E. Mayr y R. H. MacArthur (Gaston 2003). La distribución geográfica puede ser considerada la unidad básica de la biogeografía (Brown *et al.* 1996), disciplina que busca entender los patrones espaciales de los rangos o ámbitos geográficos (áreas), los patrones temporales de cambio en dichos rangos y las relaciones entre rangos geográficos y filogenias, así como los procesos que causan dichos patrones (Brown *et al.* 1996). Por otro lado, el conocimiento de la distribución geográfica de una especie es indispensable para hacer inferencias sobre su distribución histórica y estado de conservación, y tomar así decisiones de manejo, como el diseño de reservas (Pearce y Boyce 2006).

Tradicionalmente la representación de las distribuciones se basó únicamente en los registros y observaciones sobre la ocurrencia o presencia de las especies en determinados lugares. Sin embargo, muchas especies poseen distribuciones muy amplias, y ya que en áreas extensas es imposible realizar muestreos exhaustivos para determinar la presencia de una especie, es necesario el uso de modelos predictivos sobre la distribución geográfica. Estos modelos se basan en relaciones de la especie con variables ambientales y en métodos estadísticos para predecir la distribución espacial en un área determinada (Guisan y Zimmermann 2000). Los modelos tienen también diversas aplicaciones en ecología y biología de la conservación (Guisan y Thuiller 2005). Algunos ejemplos incluyen: el estudio de especies invasoras y su proliferación (Peterson 2003, Ficetola *et al.* 2009), impactos del cambio climático en la distribución de especies nativas e invasoras (Thomas *et al.* 2004, Thuiller 2004, Ficetola *et al.* 2009) y efectos de alteraciones en el uso del suelo (Anadón *et al.* 2007). Los modelos de distribución de especies se han convertido en una importante herramienta en el desarrollo de planes de manejo y conservación (Ferrier 2002, Guisan y Thuiller 2005). En el caso de especies raras o amenazadas pueden

F. Nieto

proporcionar información sobre lugares potenciales de distribución y los impactos de actividades humanas dentro de la misma (Guisan y Thuiller 2005).

En el caso de los quelonios continentales, los modelos han sido utilizados para muchas de las aplicaciones mencionadas, desde la simple identificación de la distribución geográfica de especies poco conocidas o muestreadas como *Mesoclemys dahli* en Colombia (Forero-M *et al.* en prensa); para definir áreas de restauración o conservación de especies amenazadas como *Gopherus polyphemus* en Georgia, EU (Baskaran *et al.* 2006); identificar las condiciones climáticas bajo las cuales especies como *Trachemys scripta* se tornan invasoras (Ficetola *et al.* 2009); establecer el impacto de disturbios antrópicos en especies terrestres como *Testudo graeca* en España (Anadón *et al.* 2007); determinar el efecto del cambio climático sobre la distribución de especies amenazadas como *Pelusios castanoides* y *Pelusios subniger* en la islas Seychelles y establecer patrones globales de diversidad de quelonios (Buhlmann *et al.* 2009), entre otros.

En los últimos años se ha dado un crecimiento acelerado en el número de estudios y modelos de distribución de especies, debido principalmente a un mayor acceso a grandes bases de datos, avances en los sistemas de información geográfica (SIG) y sensores remotos, y también por el aumento en el poder computacional (Drew *et al.* 2011).

El objetivo de este capítulo no es hacer una revisión exhaustiva sobre los diferentes métodos de modelamiento que existen, ya que otros autores han publicado excelentes revisiones (p. e. Guisan y Zimmermann 2000, Guisan y Thuiller 2005, Franklin 2009). El objetivo es describir algunos de los métodos comúnmente utilizados en la representación y modelación de la distribución geográfica de quelonios continentales, sus fundamentos, diferencias, facilidad de implementación y utilidad de acuerdo a los datos y la especie en cuestión. También se discuten algunas aplicaciones de los modelos para la investigación y conservación de los quelonios continentales colombianos.

Representación de la distribución geográfica

La forma tradicional de representar la distribución geográfica de quelonios consiste en un mapa de las localidades donde se ha registrado la presencia de la especie (p. e. Medem 1966, Mittermeier *et al.* 1978, Rhodin *et al.* 1982, Iverson 1992). Esta simple representación es importante, pues contiene los datos originales y permite identificar patrones o posibles vacíos en los registros. Por esta razón, muchos autores sobreponen los puntos de las localidades a los mapas de distribución modelados a partir de ellas (Rhodin *et al.* 2011). Sin embargo, utilizar únicamente las localidades con registros como indicadores de la distribución geográfica de una especie tiene varios inconvenientes. Los registros generalmente son incompletos y no representan toda el área de distribución de la especie, causando una subestimación de la misma. Áreas de difícil acceso pueden estar sub-representadas en los muestreos, siendo excluidas de la distribución aunque la especie pueda existir allí. Por otro lado, los registros de localidades distantes entre sí no arrojan ninguna información de lo que ocurre en áreas intermedias, por ejemplo si la distribución es continua o disyunta. Por estas razones, es común complementar la información de las localidades con el conocimiento de los expertos en cada especie, para generar así un mapa de distribución mas adecuado (ver fichas de las especies).

Dos medidas relativamente simples, derivadas de las localidades con registros de la especie comúnmente utilizadas para determinar el tamaño de la distribución geográfica de una especie y determinar su estado de amenaza, son la extensión de ocurrencia (*extent of occurrence*) y el área de ocupación (IUCN 2001) (Figura 1). La extensión de ocurrencia es definida como el área contenida dentro del menor borde continuo imaginario que incluye todas las localidades conocidas o inferidas donde la especie está presente. El área de ocupación corresponde al área "ocupada" dentro de la extensión de ocurrencia (Figura 1). Estas medidas están sujetas a limitaciones e inconvenientes similares a los mencionados previamente. La extensión de ocurrencia, estimada a través de un mínimo polígono convexo (MCP) por ejemplo, puede incluir áreas que no corresponden a hábitat de la especie, y por lo tanto requiere de un refinamiento posterior (Figura 1). Por otro lado, el área de ocupación es muy sensible a la intensidad de muestreo, al número de localidades registradas y al tamaño de cuadrícula utilizado. Sin embargo, por su fácil implementación, y ya que para muchas especies la única información que existe corresponde a algunas pocas localidades, estas medidas continúan siendo una herramienta utilizada para tomar decisiones de conservación (IUCN 2001).

Otra forma común de representar la distribución geográfica de quelonios consiste en seleccionar las cuencas hidrográficas

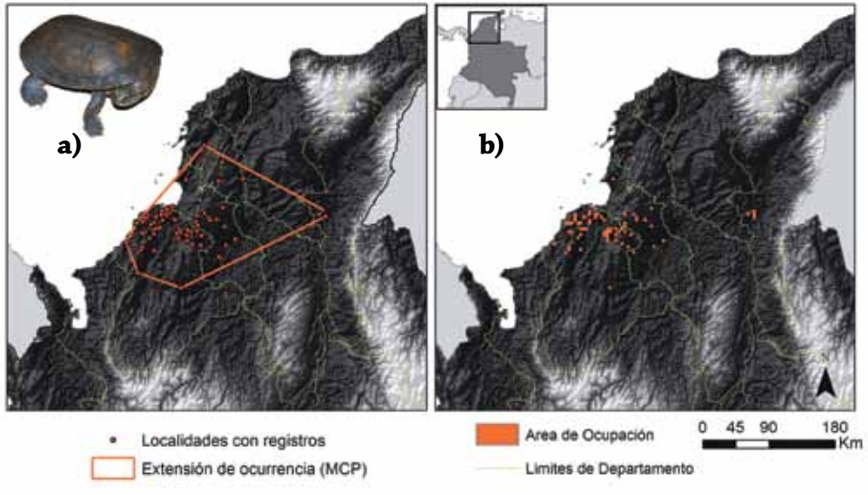


Figura 1. a) Extensión de ocurrencia de *Mesoclemmys dahli* en Colombia usando el método del mínimo polígono convexo (MCP). Es evidente que algunas áreas no son adecuadas y el polígono debe ser refinado. b) Área de ocupación usando una cuadricula de 4 km^2.

F. Nieto

en las que existe algún registro de la especie (Buhlmann *et al.* 2009, Rhodin *et al.* 2011) (Figura 2). Si las cuencas seleccionadas no constituyen un área continua, entonces las cuencas que las conectan entre sí se incluyen también en la distribución (Buhlmann *et al.* 2009). Este método puede ser útil para análisis en escalas globales o continentales, en los que se incluyen numerosas especies para las cuales no existen modelos más refinados de distribución. No obstante, para analizar especies individualmente este método debe ser complementado con conocimiento de los expertos con el objetivo de refinar la distribución. Por otro lado, este método es útil para especies acuáticas como las tortugas del género *Podocnemis*, que están asociadas a los grandes ríos y sus márgenes inundables (Moll y Moll 2004). Para especies semi-terrestres o terrestres que no están restringidas a estos sistemas lóticos, el uso de cuencas hidrográficas no siempre representa adecuadamente la distribución geográfica. Para superar las limitaciones que presentan estas métricas y para tener información más confiable, biológicamente coherente y de mejor resolución, se pueden utilizar modelos de distribución de especies.

Modelamiento de la distribución de especies y otras definiciones

En la literatura sobre el tema se encuentran términos como "modelamiento de hábitat", "modelamiento de nicho", "distribución potencial" o "modelamiento de distribución de especies" (a veces referida como SDM por su nombre en inglés), para referirse a los modelos de distribución. En este capítulo se utilizarán los términos modelamiento de la distribución geográfica o modelos de distribución de especies (MDE), para hacer referencia a los modelos empíricos que relacionan observaciones de campo con variables ambientales predictivas, basados en métodos estadísticos, con el objetivo de estimar la distribución espacial de una especie (Guisan y Zimmermann 2000).

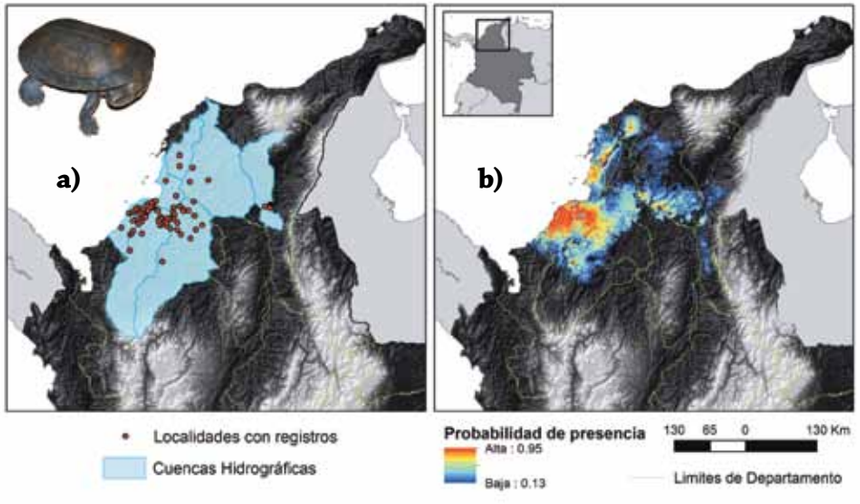


Figura 2. a) Distribución de *Mesoclemmys dahli* estimada utilizando el método de cuencas hidrográficas. Cuencas extraídas de HYDRO1K para Suramérica (USGS 2012). b) distribución estimada utilizando Maxent. A lo largo de la distribución hay diferentes probabilidades de presencia (todas mayores al valor de corte).

Fundamento teórico y supuestos de los MDE

Para utilizar correctamente los MDE es importante conocer los fundamentos teóricos en los que se basan y los supuestos que requieren. Esto permite a la vez entender sus limitaciones. Uno de los principales supuestos de los MDE consiste en que la especie se encuentra en equilibrio con el ambiente (Guisan y Theurillat 2000), es decir, que su distribución está limitada por variables ambientales o biológicas y no por limitaciones de dispersión. De esta forma ocupa todo su espacio bioclimático y su rango no está en expansión. Este es un supuesto requerido para proyectar el modelo en el tiempo o el espacio (Guisan y Thuiller 2005).

Los MDE se basan en el concepto de nicho ecológico (Guisan y Zimmermann 2000), entendido este como los requerimientos ambientales (bióticos y abióticos) de una especie, tal como ha sido definido por Grinnell o Hutchinson (Leibold 1995). Una simplificación de los MDE es asumir que como las distribuciones observadas ya se encuentran restringidas por factores bióticos y abióticos, los MDE cuantifican el "nicho realizado" de las especies *sensu* Hutchinson (Guisan y Thuiller 2005). Es decir, el espacio ambiental ocupado en la naturaleza debido a dichas restricciones y no el espacio potencial. Este espacio potencial, o "nicho fundamental", podría ser estimado de forma aproximada a través de modelos determinísticos, explicados más adelante (Kearney y Porter 2009). Una consideración importante derivada de esto es que para modelar el nicho, los datos de presencia deben provenir de localidades en las que la especie se reproduce exitosamente (Kearney 2006). En la práctica sin embargo, es difícil estimar parámetros poblaciones o reproductivos durante muestreos cortos, a partir de los cuales se origina la mayoría de registros. Finalmente, la mayoría de los MDE no incorporan interacciones biológicas (p. e. competencia, depredación). Si bien algunos modelos consideran la presencia-ausencia de otras especies mejorando el poder predictivo (Anderson *et al.* 2002), comprobar la existencia de interacciones competitivas entre especies es metodológicamente difícil.

Modelos de distribución de especies en quelonios continentales

Los datos utilizados en la modelación estadística a partir de registros de campo pueden ser de tres tipos. El primero consiste en localidades donde se ha registrado la presencia de la especie y localidades donde se considera que la especie está ausente. Es claro que existen diversos motivos por los cuales una especie puede no ser observada durante un muestreo, como los hábitos crípticos que dificultan su encuentro o captura. La especie puede existir allí pero no estar presente en el momento de muestreo o el lugar muestreado puede ser adecuado (hábitat) pero no ha sido colonizado aun por razones biogeográficas u otros motivos. Estos datos corresponden a presencia/ausencia o hábitat *vs.* no-hábi-

F. Nieto

tat. El segundo tipo de datos consiste en localidades donde la especie ha sido registrada y otras localidades seleccionadas al azar en el área de estudio, como medida del hábitat disponible. Estas últimas son conocidas también como "pseudo-ausencias". No son consideradas como localidades inadecuadas para la especie, pero son utilizadas para evaluar la hipótesis nula de que las localidades de registro no son diferentes de una muestra aleatoria de los hábitats del área de estudio. Estos datos corresponden a presencia/pseudo-ausencia, o hábitat *vs*. hábitat disponible. Estos dos primeros tipos de datos permiten análisis discriminatorios y son útiles para distinguir lo que constituye el hábitat de la especie. El tercer tipo de datos consiste únicamente de localidades donde la especie ha sido registrada, o solo presencias (Elith *et al.* 2006). Los modelos que usan este tipo de datos son generativos y no discriminatorios, pues intentan caracterizar las localidades de presencia sin referencia a otro grupo de muestras (Franklin 2009).

Modelos con presencia/ausencia o pseudo-ausencias

Regresión logística (modelos lineales generalizados)

Los modelos lineales generalizados (GLM por su nombre en inglés) son extensiones matemáticas de los modelos lineales que permiten una estructura no lineal y una varianza no constante en los datos (Guisan *et al.* 2002). Son flexibles, ya que se basan en una función que relaciona la variable respuesta a la combinación lineal de las variables independientes (Guisan *et al.* 2002). Estas características los hacen adecuados para datos ecológicos, los que presentan diferentes tipos de distribuciones. La regresión logística es un tipo de GLM utilizado comúnmente en aplicaciones ecológicas (Yee y Mitchell 1991). La regresión logística relaciona la probabilidad de ocurrencia de un evento (variable respuesta binaria) con un modelo lineal (variables independientes), a través de una función logística (Legendre y Legendre 1998). En este caso, la variable respuesta corresponde a la presencia o ausencia de la especie en cada lugar de muestreo y las variables independientes a las variables ambientales seleccionadas de acuerdo a la especie. El resultado de la regresión logística incluye una prueba de significancia, los coeficientes para cada variable explicativa y un método para la predicción de nuevas muestras (Legendre y Legendre 1998). Tal predicción consiste en una probabilidad de presencia de la especie en cada muestra.

Como el objetivo de la aplicación de GLM en los modelos de distribución consiste en definir las áreas de presencia y predecir la distribución en nuevas áreas, los resultados de probabilidad deben ser convertidos a una clasificación binaria (presencia/ausencia), usando un valor de corte. Para establecer este valor el modelo debe ser "afinado" en cuanto a su *sensibilidad*, es decir la capacidad del modelo de predecir correctamente las presencias verdaderas, y su *especificidad* o capacidad del modelo de evitar falsos positivos (presencias). Una aproximación común para este procedimiento es utilizar las curvas ROC (por su nombre en inglés *Receiver Operating Characteristic*). Básicamente, lo que se hace es comparar los valores de probabilidad obtenidos en la regresión con los datos reales (presencia/ausencia). De esta manera se buscar estimar el valor de probabilidad que maximiza el atributo deseado, sensibilidad, especificidad o los dos. Finalmente, la clasificación de las muestras (en presencia/ausencia) usando el valor de corte seleccionado permite compararlas con los valores reales a través de una tabla de contingencia (clasificaciones correctas y clasificaciones incorrectas), y obtener un índice de precisión del modelo (Franklin 2009, Drew *et al.* 2011). Una vez afinado, el modelo puede ser utilizado para predecir la presencia de la especie en lugares no muestreados utilizando las variables ambientales y el valor de corte determinado previamente, e implementado dentro de un sistema de información geográfica (SIG) para representar la distribución de la especie (Baskaran *et al.* 2006, Anadón *et al.* 2007). Este método puede ser implementado en cualquier software de estadística, por ejemplo R, que es de libre acceso y cuenta con paquetes para determinar el desempeño del modelo (p. e. biblioteca ROCR).

Árboles de clasificación (CART)

Los árboles de clasificación o regresión (CART por su nombre en inglés) son un método flexible, no paramétrico para distinguir diferencias entre grupos (Franklin 2009). Esta técnica permite trabajar con relaciones no lineales, interacciones jerárquicas y valores faltantes (De'ath y Fabricius 2000). Por esta razón son ideales para trabajar con datos ecológicos. El método consiste en separar los datos reiterativamente en grupos lo más homogéneos posibles, utilizando combinaciones de las variables independientes (De'ath y Fabricius 2000). La variable respuesta corresponde nuevamente a la presencia o ausencia de la especie en los lugares muestreados y las variables independientes a los valores de las variables ambientales en dichos lugares. Las variables independientes pueden ser variables continuas o categóricas. El resultado es un árbol de decisión binario que permite la clasificación de nuevas muestras (localidades) (Vayssiéres *et al.* 2000). El árbol debe representar idealmente las diferencias de orden mayor entre los grupos y evitar pequeñas idiosincrasias, por lo que debe ser "podado" para retener un número adecuado de ramificaciones (Franklin 2009). Las predicciones se realizan simplemente clasificando las muestras de acuerdo a las ramificaciones del árbol. Al comparar las predicciones con los valores reales de las muestras utilizadas es posible obtener una tabla de contingencia y evaluar el desempeño del modelo al igual que para la regresión logística. La figura 3 muestra un ejemplo en el que la presencia o ausencia de individuos de *Mesoclemmys dahli* en las localidades de muestreo es clasificada de acuerdo con las características de los cuerpos de agua. El árbol permite definir que combinación de las variables independientes corresponde a lugares habitados. Estos resultados pueden ser utilizados para predecir la presencia de la especie en lugares no muestreados de acuerdo con las variables independientes. Si se conocen los valores de dichas variables a lo largo de un área determinada, es posible entonces implementar el modelo en un SIG y modelar la distribución.

Modelos con sólo presencias

Debido a que los registros geográficos de quelonios generalmente provienen de museos y colecciones biológicas y que para cada especie no se cuenta con información de ocurrencia en lugares distintos a las localidades de colecta, los datos más comunes consisten en solo presencias. Este hecho, sumado a la creciente disponibilidad de bases de datos sobre las localidades con registros de especies, ha generado un gran interés y aumento en la aplicación de los modelos de solo presencia. Aunque existen diversos modelos de este tipo, comúnmente conocidos como "modelos de nicho" o "modelos de espacio climático",

F. Nieto

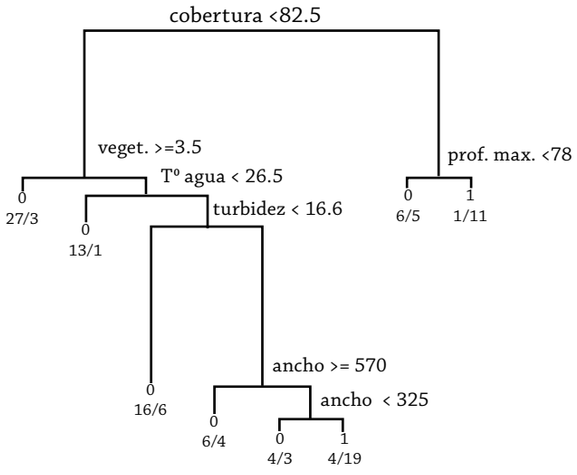


Figura 3. Árbol de clasificación del hábitat de *Mesoclemmys dahli* en arroyos de una localidad en el Cesar. Las ramificaciones indican las variables importantes para clasificar los datos. 1= presencia; 0=ausencia. En este caso la presencia de la especie está asociada principalmente a coberturas del dosel mayores a 82,5% y profundidades del agua mayores a 78 cm. Este método puede ser usado con variables del paisaje e implementado en un SIG para modelar la distribución geográfica.

únicamente se describirá aquí el método de máxima entropía (Maxent), por ser el más común y ser de aplicación relativamente sencilla (Phillips *et al.* 2006).

Maxent

En el método de máxima entropía conocido como Maxent (Phillips *et al.* 2006), la distribución real de una especie es representada como una distribución de probabilidad a lo largo del área de estudio (Phillips y Dudík 2008) (Figura 2). Esta distribución de probabilidad está sujeta a una serie de restricciones derivadas de los datos de ocurrencia. La restricción para cada variable ambiental es que su media aritmética debe ser cercana al promedio empírico a lo largo de las localidades de presencia (Phillips y Dudík 2008). Luego, entre todas las distribuciones que satisfacen las restricciones se escoge la que presenta la máxima entropía, es decir, la más cercana a una distribución uniforme (Phillips *et al.* 2006). De esta forma, el modelo utiliza la información de las variables ambientales en las localidades de ocurrencia para generar dichas distribuciones. Los resultados contienen, además de la distribución de probabilidad a lo largo del área de estudio, varias medidas de la importancia de las variables predictivas y algunas herramientas para afinar el modelo y seleccionar los valores de corte (Phillips *et al.* 2006). El modelo es aplicado a través de un software (Maxent) de libre acceso y fácil implementación (Phillips *et al.* 2006, Phillips y Dudík 2008). Tanto el software como el tutorial detallado sobre su uso pueden ser descargados de la web (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/). Este método ha demostrado ser más efectivo que otros métodos de solo presencia y presenta un buen desempeño analizando datos con un número bajo de localidades (Elith *et al.* 2006). Ha sido utilizado en diversas especies de quelonios y en la evaluación de posibles efectos del cambio climático sobre este grupo, que por ser exotérmico y presentar muchas especies con determinación sexual por temperatura, es particularmente vulnerable a este fenómeno (Bombi *et al.* 2009, Rödder *et al.* 2009).

Modelos determinísticos

Una alternativa a los modelos correlativos mencionados hasta ahora son aquellos modelos que incorporan de manera explícita los vínculos mecánicos entre los rasgos funcionales de un organismo y su entorno (Kearney y Porter 2009). Es decir, aquellos modelos que consideran las características y limitaciones fisiológicas, morfológicas y comportamentales de cada especie para modelar su distribución. En otras palabras, estos modelos se basan en las tolerancias de cada especie a diferentes variables ambientales (p. e. temperatura), por lo cual se acercan más al nicho fundamental de Hutchinson y permiten modelar una "distribución potencial". Generalmente, requieren de información más detallada proveniente de experimentos en los que se determinan las tolerancias fisiológicas de los organismos (p.e. tolerancia térmica). Como este tipo de información es escasa para la mayoría de especies, estos modelos son menos utilizados. Sin embargo, para especies exotérmicas como los quelonios, que además presentan en muchos casos determinación sexual por temperatura, estos modelos pueden ser de gran utilidad.

Implementación de los diferentes métodos

No existen normas o fórmulas para seleccionar un modelo adecuado entre la gran diversidad que existe. Sin embargo, es importante tener en cuenta algunas consideraciones. La principal es que el modelo debe buscar ajustar la ecología con la estadística y debe cumplir el objetivo del modelamiento. Como se mencionó al principio, hay muchas aplicaciones de los modelos y el objetivo debe ser definido antes de seleccionar el método. Otra consideración importante consiste en determinar el tipo de datos que se van a emplear, si son presencia-ausencia o solo presencia, si provienen de lugares en donde la especie se reproduce o de museos y cuántos registros por especie existen (Tabla 1). Las particularidades de la especie deben ser consideradas, si es acuática o terrestre y las variables ambientales que pueden ser más importantes de acuerdo al conocimiento que existe de la misma. Todas estas consideraciones permiten también establecer las limitaciones del modelo. De la misma forma, es importante definir la escala de estudio y determinar la resolución de las variables de acuerdo a dicha escala. Para escalas espaciales menores, la resolución del análisis (y las variables) debe ser alta, mientras que análisis en escalas espaciales mayores permiten resoluciones menores. Algunos autores sugieren que ya que existe una jerarquía en los factores que determinan la distribución de una especie se debe realizar un abordaje jerárquico, modelando primero la distribución

F. Nieto

mediante la utilización de variables climáticas en una escala espacial amplia y posteriormente refinar los resultados de estos modelos con información de mayor resolución del micro hábitat (Anadón *et al.* 2007, Franklin 2009).

Tabla 1. Comparación de algunos métodos comunes de representación y modelamiento de la distribución geográfica de quelonios continentales.

Método[1]	Datos[2]	Resultado[3]	Implementación[4]
Extensión de ocurrencia/ Área de ocupación	P	Polígono/ cuadrícula	SIG
Cuencas hidrográficas	P	Polígono	SIG
Modelos			
Regresión logística	P/A o P/PA	+/0, P	Software estadístico (p. e. R)
CART	P/A o P/PA	+/0, ramificaciones	Software estadístico (p. e. R, biblioteca *rpart*)
Maxent	P	+/0, P	Software Maxent (libre acceso)

1 Los métodos incluyen dos tipos de representación de la distribución geográfica y tres modelos de distribución de especies comúnmente utilizados en quelonios. Los tres modelos aceptan variables continuas o categóricas.

2 El tipo de datos utilizado. P = solo presencia; P/A= presencia y ausencia; P/PA = presencia y pseudo-ausencia.

3 Algunos modelos producen una predicción binaria (+/0), o una probabilidad de ocurrencia (P).

4 Las métodos de representación de la distribución requieren solamente de un sistema de información geográfico (SIG), los modelos requieren un software estadístico y pueden ser incorporados posteriormente en un SIG.

Líneas y prioridades de investigación en Colombia

Los modelos de distribución de especies tienen aplicaciones en las disciplinas de ecología, biogeografía, biología evolutiva y biología de la conservación, entre otras (Franklin 2009). En el caso particular de los quelonios continentales colombianos, el potencial de aplicación es bastante amplio. Estos modelos pueden ser de gran utilidad para mejorar el conocimiento de las distribuciones geográficas de las especies colombianas. Para la mayoría de estas especies sólo se cuenta con representaciones de su área derivadas de localidades de muestreo o cuencas hidrográficas. Sin embargo, ya que existen diversas áreas del país en donde no se han realizado inventarios extensos, es evidente que el conocimiento de la distribución de los quelonios es incompleto. El modelamiento de la distribución de las especies colombianas puede permitir también hacer inferencias importantes, como la posible presencia en el país de especies que ocurren en las fronteras, como el caso de *Mesoclemmys zuliae* que ocurre en el estado Zulia (cuenca del Lago de Maracaibo) en Venezuela. Los resultados de los modelos deben ser verificados con muestreos en campo. Dichos modelos también permitirían inferir la presencia de algunas especies en áreas protegidas e identificar las especies que se encuentran desprotegidas por el sistema. Otra utilidad sería determinar el efecto de actividades como minería en áreas de ocurrencia de las especies. Además de estas aplicaciones de conservación, los modelos permiten responder otras preguntas ecológicas importantes, como: ¿qué hábitats son adecuados pero no están ocupados? (¿por límites de dispersión?); o por el contrario, ¿qué poblaciones ocurren en lugares teóricamente no adecuados? (¿posibles poblaciones sumidero subsidiadas por inmigración?). Las aplicaciones de los modelos son diversas y apenas comienzan a ser exploradas.

Bibliografía

- Anadón, J. D., A. Giménez, M. Martínez, J. A. Palazón y M. A. Esteve. 2007. Assessing changes in habitat quality due to land use changes in the spur-thighed tortoise *Testudo graeca* using hierarchical predictive habitat models. *Diversity and Distributions* 13: 324-331.
- Anderson, R. P., A. T. Peterson y M. Gómez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3–16.
- Baskaran, L. M., V. H. Dale, R. A. Efroymson y W. Birkhead. 2006. Habitat modeling within a regional context: An example using gopher tortoise. *American Midland Naturalist* 155: 335-351.
- Bombi, P., M. D'Amen, J. Gerlach y L. Luiselli. 2009. Will climate change affect terrapin (Pelusios subniger paritalis and *P. castanoides intergularis*) conservation in Seychelles?. *Phelsuma* 17A: 1-12.
- Brown, J. H., G. C. Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Buhlmann, K. A., T. S. B. Akre, J. B. Iverson, D. Karapatakis, R. A. Mittermeier, A. Georges, A. G. J. Rhodin, P. P. van Dijk y J. W. Gibbons. 2009. A global analysis of tortoise and freshwater turtle distributions with identification of priority conservation areas. *Chelonian Conservation and Biology* 8: 116-149.
- De'ath, G. y K. E. Fabricius. 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- Drew, A. C., Y. F. Wiersma y F. Huettmann (Eds.). 2011. Predictive species and habitat modeling in landscape ecology: Concepts and applications. Springer, New York. 314 pp.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, G. L. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. M. Overton, A. Townsend Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-P., R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: Where to from here? *Systematic Biology* 51: 331-363.

F. Nieto

- Ficetola, G. F., W. Thuiller y E. Padoa-Schioppa. 2009. From introduction to the establishment of alien species: Bioclimatic differences between presence and reproduction localities in the slider turtle. *Diversity and Distributions* 15: 108-116.
- Forero-M., G., G. Cárdenas-A. y O. V. Castaño-M. 2012. Habitat distribution of Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli)* in Colombia. *Herpetological Conservation and Biology*. (en prensa).
- Franklin, J. 2009. Mapping species distribution: Spatial inference and prediction. Cambridge University Press, New York. 338 pp.
- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford, UK. 266 pp.
- Guisan, A., T. C. Edwards y T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: Setting the scene. *Ecological Modelling* 157: 89-100.
- Guisan, A. y J. P. Theurillat. 2000. Equilibrium modeling of alpine plant distribution: How far can we go?. *Phytocoenologia* 30: 353-384.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. ii + 30 pp.
- Iverson, J. B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Privately printed, Richmond, Indiana. 393 pp.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: What are we modelling?. *Oikos* 115: 186-191.
- Kearney, M. y W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334-350.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam, Holanda. 853 pp.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.
- Medem, F. 1966. Contribución al conocimiento sobre la ecología y distribución geográfica de *Phrynops* (*Batrachemys*) *dahli* (Testudinata: Pleurodira, Chelidae). *Caldasia* 9: 467-489.
- Mittermeier, R. A., A. G. J. Rhodin, F. Medem, P. Soini, M. S. Hoogmoedy N. C. D. Espinoza. 1978. Distribution of the South American chelid turtle *Phrynops gibbus*, with observations on habitat and reproduction. *Herpetologica* 34: 94-100.
- Moll, D. y E. O. Moll (Eds.). 2004. The ecology, exploitation and conservation of river turtles. Oxford University Press, Oxford, UK. 393 pp.
- Pearce, J. L. y M. S. Boyce. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 405-412.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips, S. J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Rhodin, A. G. J., R. A. Mittermeier y R. d. R. E. Silva. 1982. Distribution and taxonomic status of *Phrynops hogei*, a rare chelid turtle from southeastern Brazil. *Copeia* 1982: 179-181.
- Rhodin, A. G. J., P. C. H. Pritchard, P. P. van Dijk, R. A. Saumure, K. A. Buhlmann, J. B. Iverson y R. A. Mittermeier (Eds.). 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.
- Rödder, D., A. Kwet y S. Lötters. 2009. Translating natural history into geographic space: A macroecological perspective on the North American slider, *Trachemys scripta* (Reptilia, Cryptodira, Emydidae). *Journal of Natural History* 43: 2525-2536.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, M. F. Alan Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-H, A. T. Peterson, O. L. Phillips y S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10: 2020-2027.
- USGS -United States Geological Survey. HYDRO1K. Drainage Basin Boundaries. Disponible en http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30/hydro/samerica
- Vayssiéres, M. P., R. E. Plant y B. H. Allen-D. 2000. Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science* 11: 679-694.
- Yee, T. W. y N. D. Mitchell. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* 2: 587-602.

Cuarta parte:

CATÁLOGO DE ESPECIES

Foto: F. Trujillo

17. Clave para las familias y especies de tortugas continentales de Colombia

Vivian P. Páez y Adriana Restrepo

Fuente: fichas de especies en este volumen, Castaño-M. (2002), Ernst y Barbour (1989), Pritchard y Trebbau (1984), Rueda-A. *et al.* (2007), Vitt y Caldwell (2009) y Vogt (2008).

En los siguientes esquemas se indica la terminología de los escudos córneos del caparazón y el plastrón, al igual que de los escudos córneos de la cabeza, los cuales son términos que se usarán a lo largo de esta sección del libro (Figura 1 y 2).

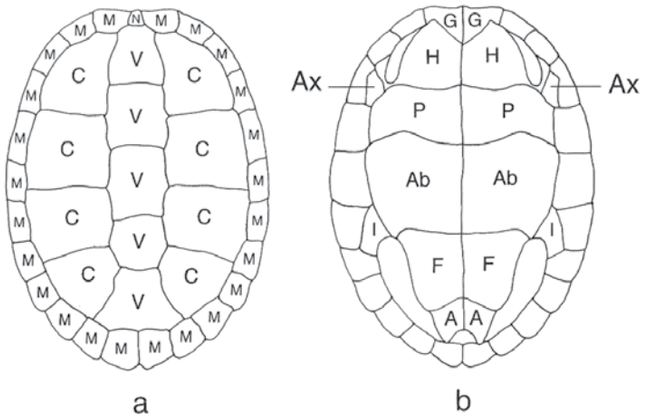


Figura 1. Terminología de los escudos córneos del caparazón y el plastrón en tortugas. (a) Escudos del caparazón: N: nucal, M: marginal, V: vertebral, C: costal. (b) Escudos del plastrón: G: gular, H: humeral, P: pectoral, AB: abdominal, F: femoral, A: anal, Ax: axilar, I: inguinal. Algunos pleurodiros tienen una escama intergular entre las escamas gulares. Tomado de Savage (2002).

A. Echeverry

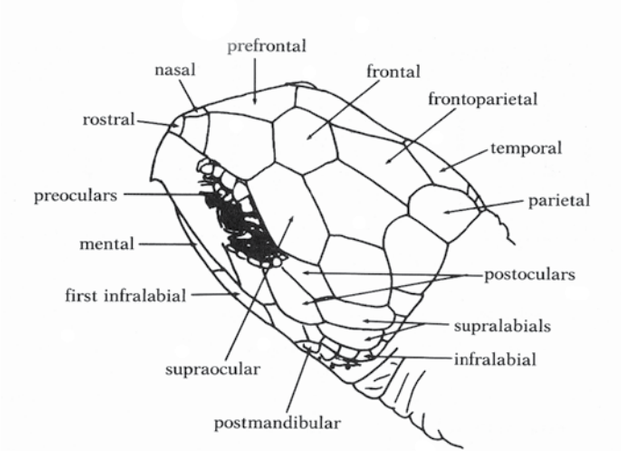


Figura 2. Escamas de la cabeza. Tomado de Ernst y Barbour (1989).

1a. Extremidades no modificadas en forma de remo; dedos bien formados y provistos de 4-5 uñas (tortugas terrestres y de agua dulce)..... **2**

1b. Extremidades en forma de remo; sin dedos visibles y con un número reducido de uñas (tortugas marinas, no incluidas en esta clave).

2a. Escudos pectorales ampliamente separados de los escudos marginales; plastrón con 9-11 escudos **3**

2b. Escudos pectorales en contacto con los escudos marginales; plastrón con 12 a 13 escudos **6**

3a. Plastrón en forma de cruz muy reducido, sin lóbulos movedizos, revestido por cuatro pares de escudos; cola casi tan larga como el caparazón ....**Chelydridae (*Chelydra acutirostris*)**

3b. Plastrón ancho con dos lóbulos articulados y movedizos, revestido por cinco pares de escudos y un escudo impar; cola más corta que el caparazón .... **Kinosternidae** (en parte) **(4)**

4a. Plastrón escotado, al cerrarse no cubre por completo las aberturas donde se esconden la cabeza, la cola y las extremidades ..... **Kinosternidae** (en parte) **(5)**

4b. Plastrón poco escotado, al cerrarse cubre por completo la cabeza, las extremidades y la cola; caparazón liso o con una quilla vertebral poco notoria en los adultos; cabeza parda oscura y amarillenta sobre el lado ventral, algunos individuos poseen una banda postorbital amarilla a cada lado de la cabeza y cuello; dos pares de barbillas .... ***Kinosternon leucostomum***

5a. Plastrón con el lobulo posterior muy reducido, que al cerrarse deja visibles las patas posteriores y la cola, con muesca anal; caparazón liso o unicarinado de color marrón oscuro uniforme; cabeza clara ventralmente y jaspeada lateralmente, sin bandas distintivas; parches de escamas rugosas en el interior de los muslos en machos .... ***Kinosternon dunni***

5b. Plastrón con el lóbulo posterior no muy reducido, que al cerrarse deja apenas visibles las patas posteriores, muesca anal poco evidente; caparazón muy alto con tres quillas dorsales longitudinales (tricarinado, poco notorio en adultos); cabeza café oscuro, gris u oliva con puntos amarillos, gris pálido o café pálido; maxilar fuertemente ganchudo; tres o cuatro pares de barbillas .....***Kinosternon scorpioides***

6a. Cabeza y cuello se retraen hacia atrás en un plano vertical (Cryptodira); escudo intergular y barbillas mentonianas ausentes **7**

6b. Cabeza y cuello se doblan hacia un lado de la concha, en un plano horizontal (Pleurodira); escudo intergular y barbillas mentonianos presentes **14**

7a. Escudo nucal ausente, extremidades cilíndricas de forma "elefantoide"**,** sin palmeaduras en pies y manos; caparazón en forma de cúpula y un solo escudo supracaudal..... **Testudinidae (8)**

7b. Escudo nucal presente, extremidades comprimidas y casi siempre palmeadas; caparazón aplanado con 12 pares de escudos marginales **9**

8a. Caparazón café oscuro o negro, escudos vertebrales y costales con una zona central de color amarillo, naranja o rojiza, frecuentemente con una fuerte constricción media, especialmente en machos grandes; longitud de la costura entre los escudos femorales igual o mayor que la costura entre los humerales; escudo frontal de la cabeza usualmente entero .... ***Chelonoidis carbonaria***

8b. Caparazón marrón, generalmente más oscuro en la zona periférica de cada escudo y la parte central de los escudos vertebrales y costales de color amarilla o naranja, sin fuerte constricción media; longitud de la costura entre los escudos femorales más pequeña que la costura entre los humerales; escudo frontal de la cabeza usualmente subdividido .... ***Chelonoidis denticulata***

9a. Cabeza relativamente ancha, adornada con ocelos o líneas verdes o amarillas en la ranfoteca inferior, y una banda roja, amarilla o naranja posterior al ojo; escudos inguinales y

A. Echeverry

axilares relativamente grandes, escudos pectorales y abdominales del plastrón en contacto principalmente con los escudos marginales cinco y seis sobre el puente ..... **Emydidae (10)**

9b. Cabeza relativamente pequeña y angosta, sin ocelos o líneas verdes o amarillas en la ranfoteca inferior; escudos inguinales y axilares pequeños (los escudos inguinales pueden desaparecer en las hembras adultas); escudos pectorales y abdominales del plastrón en contacto con los marginales cuatro a siete (al menos) sobre el puente ..... **Geoemydidae (11)**

10a. Banda postorbital en la cabeza roja o naranja, que inicia de uno a dos centímetros después del ojo; ocelos amarillos bordeados de oscuro en las ramfotecas y en la parte ventral de la cabeza hasta la región gular..... ***Trachemys callirostris***

10b. Banda postorbital en la cabeza amarilla o naranja, que inicia en contacto con el ojo; bandas amarillas longitudinales en las ramfotecas y en la parte ventral de la cabeza hasta la región gular..... ***Trachemys venusta***

11a. Palmeaduras pediales reducidas o ausentes; caparazón relativamente alto, abombado de apariencia cuadrangular en su contorno dorsal; superficie lateral de la cabeza con líneas blancas pálidas o amarillas claras ..... ***Rhinoclemmys annulata***

11b. Palmeaduras pediales bien desarrolladas; caparazón deprimido o poco alto; dorso de la cabeza con bandas conspicuas coloreadas **12**

12a. Cabeza negra con una banda temporal blanca o amarilla opaca que llega hasta el orbital o menos, región occipital sin manchas claras; hocico puntiagudo; mentón y mandíbula inferior con puntos claros..... ***Rhinoclemmys nasuta***

12b. Cabeza parda oscura o negra con una banda temporal de color amarillo, naranja o rojizo vivo, región occipital con o sin manchas claras; plastron predominantemente negro **13**

13a. Aspecto dorsal de la cabeza con una figura blanca y amarilla clara en forma de "V" gruesa o herradura (con la punta hacia la frente y los extremos hacia atrás); banda amarilla que bordea posteriormente al ojo y una mancha alargada del mismo color delante de la órbita..... ***Rhinoclemmys diademata***

13b. Bandas supratemporales de la cabeza naranjas, amarillas o rojas que se extienden dorsolateralmente sin llegar al cuello; iris verde a blanco; miembros anteriores con membranas interdigitales pronunciadas..... ***Rhinoclemmys melanosterna***

14a. Escudo nucal presente; dorso de la cabeza cubierto por pequeñas escamas o piel suave; primer escudo vertebral de gran tamaño..... **Chelidae (15)**

14b. Escudo nucal ausente; dorso de la cabeza cubierto por grandes escamas; escudos vertebrales de tamaño similar..... **Podocnemididae (22)**

15a. Escudo intergular no separa por completo los escudos gulares, los cuales se juntan posteriormente; cabeza muy ancha y aplanada; hocico en forma de tubo alargado; cuello casi tan largo como el caparazón ..... ***Chelus fimbriatus***

15b. Escudo intergular separa por completo los escudos gulares; cabeza no aplanada; hocico no en forma de tubo alargado; cuello más corto que el caparazón..... **16**

16a. Caparazón muy aplanado con surco medial muy marcado ..... ***Platemys platycephala***

16b. Caparazón no aplanado ni con surco medial..... **17**

17a. El ancho de la cabeza entre los tímpanos es >20% de la longitud recta del caparazón; dorso de la cabeza redondeado; barbillas cortas..... **18**

17b. El ancho de la cabeza entre los tímpanos es <20% de la longitud recta del caparazón; dorso de la cabeza plano; barbillas cortas o largas **20**

18a. Plastrón de color pardo-amarillento; cabeza café-olivácea, con una línea dorsolateral negra; escamas de la región distal de la tibia no muy agrandadas; intergular ancho y cordiforme; barra negra transversal en el iris ..... ***Mesoclemmys dahli***

18b. Plastrón predominantemente negro; cabeza negruzca, con o sin una línea dorsolateral clara; escamas de la región distal de la tibia grandes y redondeadas; sin barra negra transversal en el iris **19**

19a. Intergular igual o un poco más ancho que los gulares; marginales 11 y 12 de igual ancho; cabeza uniformemente negra ..... ***Mesoclemmys raniceps***

19b. Intergular más angosto que los gulares; marginal 11 más ancho que marginal 12; cabeza negra con una banda amarilla o naranja..... ***Mesoclemmys heliostemma***

20a. Longitud de las barbillas mentonianos igual al diámetro del ojo; intergular más angosto que los gulares ..... ***Phrynops geoffroanus***

20b. Longitud de las barbillas mentonianas menor al diámetro del ojo; intergular más ancho que los gulares..... **21**

21a. Cabeza, cuello y extremidades de color rojo brillante; banda lateral negra que se extiende desde las narinas hasta el borde anterior del cuello ..... ***Rhinemys rufipes***

21b. Sin coloración roja en la cabeza, cuello y extremidades; la mayor parte del plastrón manchado de negro..... ***Mesoclemmys gibba***

A. Echeverry

22a. Surco longitudinal en medio de las órbitas de los ojos, ojos dispuestos dorsalmente sobre el cráneo; maxilar sin forma de gancho, cabeza pequeña. **23**

22b. Sin surco longitudinal en medio de las órbitas de los ojos, ojos dispuestos lateralmente sobre el cráneo; maxilar en forma de gancho, cabeza grande ..... ***Peltocephalus dumerilianus***

23a. Caparazón relativamente plano **24**

23b. Caparazón un poco arqueado **26**

24a. Mandíbula superior con hendidura; suboculares largos; costura interfemoral más larga que la costura interpectoral ..... ***Podocnemis vogli***

24b. Mandíbula superior sin hendidura, cuadrada o redondeada; suboculares, si están presentes, no alargados; costura interpectoral más larga que la costura interfemoral **25**

25a. Segundo escudo vertebral más largo que ancho; mandíbula superior cuadrada; interparietal largo; suboculares ausentes ..... ***Podocnemis expansa***

25b. Segundo escudo vertebral más ancho que largo; mandíbula superior redondeada; interparietal corto y en forma de corazón; suboculares presentes ..... ***Podocnemis lewyana***

26a. Interparietal separa completamente los parietales; sin manchas rojas o amarillas en la cabeza; un tubérculo elevado en cada escudo pectoral ..... ***Podocnemis sextuberculata***

26b. Interparietal no separa completamente los parietales; manchas rojas o amarillas en la cabeza (por lo menos en los machos); sin tubérculos elevados en los escudos pectorales **27**

27a. El sitio más ancho del caparazón es el centro; cabeza con manchas amarillas, difusas o cafés; por lo general sólo una barbicella en el mentón ..... ***Podocnemis unifilis***

27b. El sitio del caparazón más ancho es posterior al centro; si presenta manchas en la cabeza, éstas son rojas, rojas anaranjadas o de un amarillo blancuzco; dos barbillas en el mentón ..... ***Podocnemis erythrocephala***

Bibliografía

- Castaño-M., O. V. (Ed.). 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá, Colombia. 160 pp.
- Ernst, C. y R. Barbour. 1989. Turtles of the world. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 313 pp.
- Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio. 414 pp.
- 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-V., J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 538 pp.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 934 pp.
- Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2009. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. Third Edition. Academic Press, San Diego, California. 697 pp.
- Vogt, R. C. 2008. Amazon turtles. Wust Editions,Grafica Biblos. Lima, Perú. 104 pp.
- Wyneken, J. 2001. The anatomy of sea turtles. U. S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470, 1-172 pp.

Podocnemis lewyana. Foto: A. Ortega-Lara

18. Familias y especies de tortugas dulceacuícolas y terrestres de Colombia

Río Ariporo a su paso por la Reserva La Aurora (Casanare). Foto: A. Castro

Foto: M. Morales-B.

APROXIMACIÓN METODOLÓGICA

Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Para la elaboración de estas fichs se partió de una revisión exhaustiva de la literatura publicada en revistas científicas, libros, boletines, resoluciones, estadísticas, así como literatura gris (informes técnicos, tesis, etc.), disponibles hasta la fecha. Esto constituyó el punto de partida para cumplir con los diferentes apartados considerados.

Los ítems o apartados en los cuales se basó la elaboración de las fichas, se dividieron en dos grupos: a) historia natural de la especie (distribución, talla y peso, hábitat, alimentación y reproducción) y b) aspectos sobre su conservación (amenazas, perspectivas para la investigación y conservación). En el caso de que no hubiera información para alguno de los ítems consignados, simplemente no se incluyó este apartado en la ficha de la especie. En la medida de lo posible la información fue discriminada por cuencas hidrográficas, ya que para tener un buen manejo y conservación de las especies, es indispensable conocer su historia natural, uso y conservación en función de la región donde se distribuyen, dadas las diferencias y particularidades de las condiciones ambientales.

Contenido de las fichas

1. Especie, autor y año. Descriptor y fecha de la descripción original de la especie. La validez taxonómica está basada en el Turtle Taxonomy Working Group (TTWG 2011).

2. Nombre común. Se emplean los nombres vernáculos de uso en cada zona, incluidos los indígenas y de países vecinos que comparten el recurso.

3. Fotografía. Ilustración de la especie.

4. Otros nombres usados y/o sinonimias. Se incluyen las principales sinonimias u otros nombres científicos usados en la literatura con el fin de poder relacionar la especie con la bibliografía histórica.

5. Subespecies. Se incluye las subespecies cuando sea el caso y se discute su validez.

6. Estatus. Para establecer las categorías de amenaza de las especies se incluyó la categoría nacional de acuerdo al Libro rojo de reptiles de Colombia (Castaño-M. 2002), la categoría global según el listado de la UICN (versión 2011.2) (www. uicnredlist.org), la categoría propuesta por el

Proyecto Facuam

Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group-TFTSG (TTWG 2011) y la inclusión en las listas de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres-CITES (2003).

7. Taxonomía y filogenia. Breve descripción de la historia taxonómica y filogenética de las especies basada en la revisión de literatura más reciente.

8. Descripción. Reseña de los caracteres morfológicos, merísticos, morfométricos y de coloración, que permiten identificar la especie. Se trató en la medida de lo posible, de incluir los caracteres diagnósticos.

9. Talla y peso. Corresponde a registros bibliográficos de la talla y peso máximo alcanzado por los adultos (ambos sexos cuando se disponía de la información) y en algunos casos de los neonatos.

10. Edad y crecimiento. Indica de acuerdo a la disponibilidad, la edad, el tipo y los parámetros básicos de crecimiento de la especie.

11. Longevidad. Indica el tiempo de vida de la especie.

12. Distribución geográfica

a. **Países.** Países donde se distribuye la especie, basada en TTWG (2011).
b. **Departamentos.** Se incluye la información de distribución por departamentos en Colombia.
c. **Cuencas hidrográficas.** Se discrimina la distribución de las especies por cuencas: Amazonas, Caribe, Magdalena-Cauca, Orinoco y Pacífico según Ideam (2004).
d. **Subcuencas.** Se incluyó la información por subcuencas y/o ríos de orden menor de acuerdo a las cuencas hidrográficas a las que pertenecen. Las especies netamente terrestres no se incluyen en este apartado.
e. **Mapas.** Para la construcción del mapa base de Colombia se manejaron diferentes fuentes: Instituto Geográfico Agustín Codazzi-IGAC (2007) a escala 1:100.000 para lo relacionado a las bases cartográficas de los ríos de Colombia; el Departamento Nacional de Estadística-DANE (1985) a escala 1:25.000 para los límites políticos y las ciudades principales; ESRI para los ríos de Suramérica y los países limítrofes de Colombia (2009) a escala 1:500.000.

La fuente de información corresponde a la presencia de registros puntuales (georreferenciados), obtenidos de las colecciones biológicas y complementada con datos de los investigadores (publicados o no). Las colecciones consultadas fueron: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Valle, Museo de Herpetología de la Universidad de Antioquia e Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional. Igualmente se utilizó la base de datos de Conservación Internacional Ara Colombia (Sistema de Información Geográfica para el Análisis de la Gestión Institucional Estatal (Módulo OtusColombia) y la Afectación a la Biodiversidad Sensible y al Patrimonio Cultural (Módulo Tremarctos-Colombia) (Rodríguez-M. *et al*. 2010) y el GEOSiB (Visor de información geográfica del SIB-Colombia). Toda esta información fue digitalizada en el IAvH con el programa ArcGis 9.3.

13. Hábitat. Se anota la ocupación espacio-temporal de la especie en los diferentes cuerpos de agua y/o ambientes terrestres, así como datos ecológicos de los mismos. Toda la información proviene de bibliografía u observaciones personales de los autores de las fichas.

14. Ámbito doméstico (home range). Hace referencia al área de movimiento de los individuos en su área de distribución, información obtenida de la bibliografía.

15. Alimentación. Incluye la información de los hábitos e ítems alimenticios de las especies según la literatura.

16. Reproducción. De acuerdo a la disponibilidad de información, se incluyen los siguientes aspectos: época de reproducción, talla mínima de madurez sexual, anidación, huevos, tamaño de la nidada, fecundidad, incubación y determinación sexual. Cuando fue posible se discriminó por cuencas.

17. Depredación natural. Incluye la información de las especies que consumen tortugas en sus diferentes estadios de desarrollo.

18. Comportamiento. Se menciona los ritmos de actividad y comportamiento de las especies.

19. Población. Hace referencia a la abundancia de la especie en una zona determinada.

20. Genética. Se incluye la información a nivel de genes de las poblaciones de tortugas.

21. Observaciones adicionales. En este apartado se incluye aquella información adicional de interés, como comentarios taxonómicos adicionales, estatus, relación y diferencias con otras especies próximas, fundamentalmente.

22. Amenazas. Se incluye los factores que amenazan en Colombia la supervivencia de la especie como lo son el uso no sostenible (consumo, comercio) y la degradación ambiental.

23. Perspectivas para la investigación y conservación. De acuerdo con la información recogida en la ficha, se recomienda cuales deben ser las acciones prioritarias para lograr la conservación de la especie.

Chelus fimbriatus. Foto: F. Trujillo

Foto: M. Morales-B.

FAMILIA CHELIDAE

Tortugas australoamericanas de cuello escondido

Distribución y diversidad

Esta familia se encuentra en Suramérica, Australia, Nueva Guinea y en la isla de Roti en Indonesia. El registro fósil de la familia es exclusivo del Hemisferio Sur (Seddon *et al.* 1997). La familia está compuesta por 54 especies incluídas en 14 géneros. No hay subfamilias reconocidas (TTWG 2011). Esta es la familia más numerosa de las tortugas continentales en Colombia, representada por cinco géneros y ocho especies (*Chelus fimbriatus*, *Mesoclemmys dahli*, *M. gibba*, *M. heliostemma*, *M. raniceps*, *Phrynops geoffroanus*, *Platemys platycephala* y *Rhinemys rufipes*).

Sistemática

La familia Chelidae pertenece al suborden Pleurodira, que comprende tres familias de tortugas vivientes. Según Thomson y Shaffer (2010) Chelidae es el grupo hermano del clado compuesto por Podocnemididae y Pelomedusidae. Las relaciones al interior de la familia se consideran tentativas (Iverson *et al.* 2007). Sin embargo, existe consenso en que la familia contiene tres grupos monofiléticos, las tortugas australianas de cuello largo (género *Chelodina*), las tortugas australianas de cuello corto y las especies Suramericanas (Iverson *et al.* 2007).

Descripción y biología

Como todos los pleurodiros, esta familia se caracteriza por plegar el cuello en un plano horizontal, pero a diferencia de Podocnemididae, la otra familia de este suborden presente en Colombia, los quélidos tienen el cuello muy largo, el cráneo aplanado y la cabeza ensanchada (Pritchard y Trebbau 1984). Además, la cabeza no está cubierta por escamas grandes y simétricas, sino por piel o por piel y pequeñas escamas (Ernst y Barbour 1989). El cuello se pliega lateralmente en forma de "S" y queda expuesto cuando el animal trata de esconder la cabeza. Hay tendencia a la disminución de los huesos neurales y a la emarginación lateral del cráneo (Pritchard y Trebbau 1984). Dados los hábitos principalmente acuáticos de las especies de esta familia, las extremidades son bien palmeadas y los caparazones son aplanados, especialmente en los adultos y pueden tener quillas y surcos longitudinales o hileras longitudinales de promontorios (Pritchard y Trebbau 1984). El tamaño varía entre 12–14 cm de longitud recta del caparazón (*Pseudemydura umbrina*) y los 48 cm en *Chelodina expansa;* sin embargo la mayoría de las especies presentan tamaños entre los 20 y 35 cm de longitud del caparazón (Vitt y Caldwell 2009).

Algunos quélidos son estrictamente acuáticos, como *Chelus fimbriatus;* que solo sale del agua para depositar sus huevos. Otros como *P. platycephala* son semi-acuáticos, forrajeando en el tierra en búsqueda de alimento. Especies como *M. dahli* pueden estivar en la temporada de sequía, enterrándose en pantanos (Medem 1966, Ruíz-Pinto *et al*. 2006). La mayoría de las especies son omnívoras oportunistas, y consumen desde algas hasta pequeños vertebrados. Otras como *C. fimbriatus* son estrictamente carnívoras. Presentan posturas de uno a 35 huevos, por lo general esféricos y de cáscara quebradiza. El período de incubación es muy variable, por ejemplo en *Chelodina rugosa* puede durar hasta diez meses (Vitt y Caldwell 2009).

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Foto: F. Trujillo

Chelus fimbriatus
(Schneider 1783)

Nombre común y/o indígena
Matamata, caripatúa, mata-mata, tortuga fea, icotea, bachala, hedionda, hicotea tahame.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Testudo terrestris Fermin 1765, *Testudo fimbriatus* Schneider 1783, *Testudo fimbria* Gmelin 1789, *Testudo matamata* Bruguière 1792, *Chelys boulengerii* Baur 1890.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Casi Amenazado (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): Preocupación Menor (LC); categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC). CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Chelus fimbriatus fue descrita de Cayena, Guayana Francesa, por Barrere en 1741 (antes de Linneo), cuando aún no se hacía obligatorio el uso de la nomenclatura binomial, así su nombre fue: *Testudo terrestris major putamine echinato et striato sive raparapa*. Fermin (1775), llevó este nombre a una estructura binomial: *Testudo terrestris*. Este nombre fue invalidado por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica al mismo tiempo que se validó el nombre *Testudo fimbriatus* para la especie. Baur (1890) basado en un dibujo de *Chelys fimbriatus* de Boulenger (1889) describió una nueva especie de *Chelus* con el nombre de *Chelys boulengerii*. Según Mertens (1969) son la misma especie, por lo tanto los dos nombres son sinónimos. Durante un tiempo existió confusión en cuanto a los nombres genéricos *Chelys* y *Chelus* que fueron usados indistintamente para el mismo taxón, hasta que Zug en 1977, demostró que el nombre correcto era *Chelus*. Prictchard (2008), menciona que las poblaciones del Orinoco y Amazonas son morfológicamente distintas unas de otras y que podrían llegar a constituir subespecies diferentes.

Descripción
Caparazón ancho y plano con tres quillas tuberculadas las cuales alcanzan la parte más alta en la parte central (areola) de cada escudo vertebral y costal; el punto más alto de la quilla central se presenta a la altura de la cuarta escama vertebral. Margen del caparazón aserrado y los escudos marginales son de la misma altura. Apertura anterior del caparazón y plastrón amplias, el puente es angosto, cruciforme y con muesca posterior. La primera escama vertebral es la más ancha y las siguientes se van reduciendo en tamaño

hasta llegar a la quinta que es la más pequeña. Escama nucal ancha y con forma de reloj de arena. Cuello grueso y lleno de protuberancias; cabeza extremadamente ancha, plana y triangular, con una nariz larga, puntiaguda y en forma de dos cilindros. Ojos muy pequeños y anteriores; con una carnosidad de piel atrás de los ojos y sobre los tímpanos. Boca extremadamente ancha. Dos papilas planas en la mandíbula inferior bajo las órbitas y una serie de cuatro colgajos de piel transversales a través de la garganta que se extienden hasta los tímpanos. Miembros cortos y débiles, con dedos ligeramente palmeados; cinco uñas en los miembros anteriores y cuatro en los posteriores. Los miembros y la cola están cubiertos por escamas puntiagudas separadas por piel papilosa. No presenta huesos nasales y tiene una sola premaxila. El aparato hioides es muy grande. Cabeza de color café, más oscura sobre los huesos parietales; una línea más clara desde la órbita hasta el maxilar; por debajo el cuello es rosado brillante con bandas o manchas oscuras hasta totalmente oscuro (Pritchard 2008). La coloración del plastrón en los neonatos es roja (Figura 1).

Presentan una variación en la coloración según la cuenca donde se distribuye, así en el Amazonas presentan un diseño en la parte ventral del cuello con un par de líneas negras sobre un fondo rosado brillante, mientras que en las poblaciones del Orinoco no hay líneas o sólo se observan pequeños puntos oscuros; la coloración del plastrón en los adultos de los ejemplares del Amazonas es oscura o con marcas radiadas, las cuales están ausentes en las poblaciones del Orinoco (Barrio-A. y Narbaiza 2008).

El dimorfismo sexual no es muy marcado, aunque los machos parecen un poco más pequeños que las hembras, con plastrones más cóncavos, colas más largas y las cloacas más distales (Pritchard 2008).

Talla y peso

Es la especie de la familia Chelidae de mayor tamaño en Suramérica. En Colombia la mayor longitud registrada corresponde a una hembra del río Guaviare con 47,4 cm longitud recta del caparazón (LRC) (Castaño-M. 2002). En Venezuela se reportó una hembra con 52,6 cm LRC y una longitud curva de 83 cm y 17,7 kg (Barrio-A. y Manriqué 2006). Los neonatos tienen aproximadamente 4,9 cm de LRC y un peso de 15-19 g (Pritchard 2008).

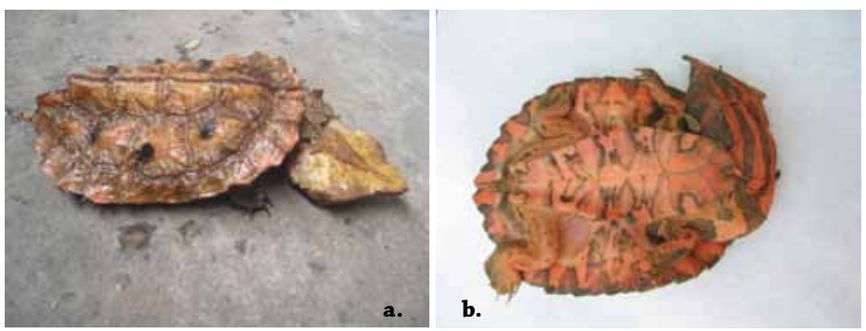


Figura 1. Neonato de *C. fimbriatus:* a) Vista dorsal y b) vista ventral. Foto: F. Trujillo.

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Guayana Francesa, Perú, Surinam, Trinidad y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis, alto Caquetá, Caguán, Guainía, Putumayo, Vaupés, Yarí); Orinoco (Arauca, Atabapo, Casanare, Guaviare, Inírida, Meta, Tomo, Vichada) (Ceballos 2000, Renjifo *et al.* 2009).

Hábitat y ecología

Hábitat. Para Colombia, Medem (1971) la describe como principalmente de aguas quietas como lagos, lagunas de fondo lodoso y/o con hojarasca y bosque inundado. Los juveniles se encuentran en zonas poco profundas con substratos arenosos y con material vegetal. También se ha encontrado en charcos temporales de rebalse (Castaño-M. com. pers.). En general es una especie estrictamente acuática de hábitos bentónicos. En Venezuela se encuentra en bosques inundados, ríos de sabanas, caños, madreviejas, lagos, pozos y remansos de ríos, tanto de aguas blancas como de aguas negras (Barrio-A. y Narbaiza 2008, Pritchard 2008).

Alimentación. No hay información para Colombia. En los llanos de Venezuela se ha observado que su alimento básico son los peces que atrapa cuando los animales se le acercan atraidos por las protuberancias del cuello (Barrio-A. y Narbaiza 2008). Puede abrir la boca a una gran velocidad y provoca una fuerte succión sobre la presa ya que tiene un hioides enorme y puede extender la faringe y la primera parte del esófago, produciendo una corriente unidireccional (Pritchard 2008). Las protuberancias de la zona cefálica están muy inervadas, permitiéndoles detectar cualquier movimiento cerca de ellas sin importar la transparencia del agua (Hartline 1967 en Pritchard 2008).

Registros de ***Chelus fimbriatus***

Reproducción. En Colombia la temporada de anidación es en octubre en el Amazonas y en noviembre y diciembre, en el Putumayo y en el alto Vaupés. En la

región entre los ríos Guayabero-Guaviare, Vichada y Meta, las posturas ocurren entre agosto y octubre, principalmente en septiembre (Medem 1971), con nidadas entre 12 y 28 huevos (Medem 1960). Los sitios de anidación preferidos son playas de arena, el bosque y barrancos o taludes a la orilla de los ríos donde habitan. Medem (1971) encontró nidos casi horizontales excavados en fuertes pendientes a una distancia hasta de siete metros de altura desde la superficie del agua.

Mondolfi (1955) menciona que en Venezuela desova en barrancos gredosos con un promedio de 20 huevos por nidada, de forma redonda y cáscara dura y lisa. Según Barrio-A. y Narbaiza (2008) en la Orinoquia venezolana las hembras dejan el agua cuando esta empieza a descender (entre agosto y noviembre), excavan el nido y ponen entre 12 a 28 huevos; estos eclosionan entre abril y mayo al inicio de la temporada lluviosa. En los llanos venezolanos de Apure se observó en septiembre un nido construido en el barranco (talud) del río, siete centímetros por encima del nivel del agua, dentro de huecos hechos por peces loricáridos (*Hypostomus spp*, *Liposarcus multirradiatus* y *Gliptoperichthys gibbiceps*). En el mismo se colectaron diez huevos con un diámetro entre 37,8 a 39,4 mm (media 34,9). Este reporte que corresponde a aguas altas, es el más temprano registrado en la literatura hasta el momento, pues los registros previos indican puestas sólo en la bajada de aguas y estación seca (Antelo *et al*. 2007).

Comportamiento. Más activas durante noches sin luna, aunque en menor medida también pueden tener actividad diurna (Medem 1971). Pueden liberar un fuerte olor hediondo cuando son capturadas (Lasso obs. pers.).

Conservación

Amenazas. En Puerto Inírida y en Caño Cabuyaro se colectan grandes números de matamata para llevar a acuarios comerciales (Castaño-M. 2002). Según las inspecciones realizadas por el Incoder en Puerto Inírida es una práctica frecuente transportar juveniles de matamata como contrabando debajo de las bolsas plásticas donde transportan los peces ornamentales para exportación (L. G. Rojas com. pers.). En el Casanare se tienen registros de grandes decomisos de crías de esta especie con fines comerciales (Alfaro *et al.* 2011). Su extracción es entonces fundamentalmente ornamental, aunque también es consumida por las comunidades indígenas.

Perspectivas para la investigación y conservación. Prioritario determinar su distribución, el tamaño y la estructura de sus poblaciones. Es indispensable conocer los aspectos básicos de la historia de vida, al igual que el uso e intensidad al que está sometida.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Foto: G. Forero-M.

Mesoclemmys dahli
(Zangerl y Medem 1958)

Nombre común y/o indígena
Carranchina, tortuga montañera, cabeza al lado.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Phrynops (Batrachemys) dahli Zangerl y Medem 1958, *Batrachemys dahli* McCord *et al.* 2001.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro (EN B1 + 2bc); categoría global (versión 2011.2): En Peligro Crítico (CR B1 + 2c); categoría propuesta por TFTSG (2011): En Peligro; CITES: no listada.

Taxonomía y filogenia
La especie fue descrita como *Phrynops* (subgénero *Batrachemys*) *dahli* por Zangerl y Medem en 1958, a partir de cuatro ejemplares colectados por George Dahl y entregados posteriormente a Federico Medem (Zangerl y Medem 1958). Los especímenes provenían de una localidad en las "inmediaciones" de Sincelejo, Sucre, Colombia. El nombre de la especie fue dado en honor al ictiólogo profesor George Dahl del Liceo Bolívar de Sincelejo. Medem (1966) posteriormente publicó datos ecológicos, comportamentales e indicaciones sobre la distribución geográfica, y colectó un número adicional de individuos, depositados en su mayoría en el Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia.

McCord *et al.* (2001) realizaron un estudio del género *Phrynops* y propusieron rescatar el género *Batrachemys*, denominando a la especie *Batrachemys dahli*. Sus análisis sin embargo no fueron aceptados por algunos autores (Joyce *et al.* 2004), principalmente porque las relaciones filogenéticas de los quélidos de Suramérica no se encuentran bien resueltas. Actualmente el grupo de taxonomía de tortugas reconoce la especie como *Mesoclemmys dahli* (TTWG 2011). Vargas-R. *et al.* (2012) usaron información de secuencias del gen mitocondrial citocromo b e identificaron la estructura genética entre individuos de Córdoba y Cesar, lo cual sugiriere que su distribución en fragmentos de bosque seco (su hábitat característico), favorece en algún grado el aislamiento de sus poblaciones.

Descripción
Se caracteriza por presentar una cabeza proporcionalmente grande, el ancho entre los tímpanos equivale al 23-26% de la longitud recta del caparazón (Rueda-A. *et al.*

2007). Caparazón bajo, algunas veces con una quilla medial longitudinal apenas visible, principalmente en juveniles (Figura 2a). En adultos existe una depresión longitudinal dorsal que abarca las vertebrales 2, 3 y 4. El plastrón es fuerte y largo pero un poco angosto, especialmente en los machos (Medem 1966) y tiene una muesca posterior bien marcada. Cabeza grande, aplanada y muy ensanchada en la región temporal, a causa del engrosamiento de los músculos del cuello que penetran por la emarginación lateral del cráneo (Figura 2b). Carece de escudos córneos simétricos en la cabeza. La cabeza es gris dorsalmente; lateralmente, desde las narinas hasta la membrana timpánica es amarillo claro o crema. Una banda angosta gris oscura va desde la narina hasta el cuello, atravesando el ojo. Hay otras dos líneas oscuras difusas que bordean la zona palpebral, pasan sobre los ojos y terminan en la región temporal. Ventralmente la cabeza y las extremidades son amarillas como el plastrón, a veces con un tinte rojo naranja. Presenta dimorfismo sexual marcado. Los machos, que son más pequeños que las hembras, poseen colas más largas y notablemente gruesas en el sector anterior y el plastrón es más escotado a nivel de los escudos anales (Figura 2c). También la cabeza es más angosta y la coloración rojiza de la garganta, cuello y las escamas de los miembros anteriores, es más intensa (Medem 1966).

Talla y peso

Mesoclemmys dahli es una tortuga acuática de tamaño pequeño. La longitud máxima registrada es de 28 cm (Rueda-A. *et al.* 2007), aunque los autores no aclaran si la medida fue tomada en línea recta o curva. Rueda-A. *et al.* (2004), encontraron que la longitud recta promedio del caparazón de los neonatos de una nidada (n=9) fue de

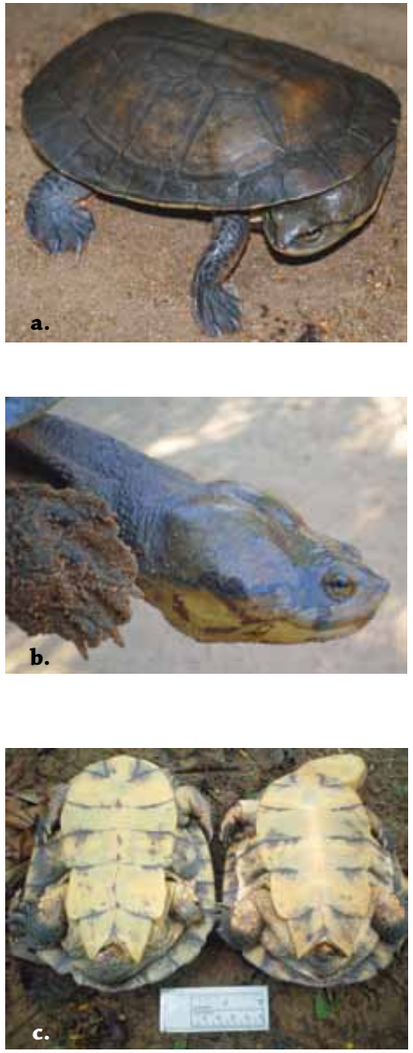


Figura 2. *Mesoclemmys dahli.* a) Juvenil; b) acercamiento de la cabeza de un macho adulto; c) vista ventral de adultos, macho (izquierda) y hembra (derecha). Chimichagua, Cesar. Fotos: G. Forero-M.

44,4 mm, el ancho recto (ARC) de 35,6 mm y el peso de 13,6 g. Medem (1966) considera juveniles a las tortugas con una longitud recta del caparazón menor a 13 cm.

Crecimiento. En cautiverio Rueda-A. *et al.* (2004) registraron para cuatro neonatos en 154 días, un crecimiento promedio de 15,2 mm (con un máximo de 20,6 y un mínimo de 7,2 mm) y una tasa de crecimiento diario entre 0,04 y 0,14 mm/día.

Distribución

Países: Colombia.
Departamentos: Atlántico, Bolívar Cesar, Córdoba, Magdalena y Sucre.
Cuenca: Caribe.
Subcuencas: bajo Sinú.

Hábitat y ecología

Hábitat. Pequeños pozos, quebradas y arroyos temporales o permanentes, de corrientes lentas con vegetación de ribera en la formación de bosque seco, especialmente en paisaje de lomerío. Sin embargo, también se han registrado individuos en pantanos y jagüeyes (pequeñas lagunas hechas para retener agua para el ganado durante la estación seca) con abundante vegetación acuática y pequeños pozos poco profundos en potreros que se forman por las lluvias (Medem 1966, Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2007, Forero-M. *et al.* 2011). Un estudio reciente realizado en la población de Cesar, indicó que la especie está asociada a arroyos con corriente menor a 0,22 m/s y que presentan agua turbia con menos de 32 cm de transparencia (Forero-M. *et al.* en prensa). Los arroyos en los que se encontró la especie también fueron más anchos (1-10 m) y presentaron pozos más profundos que aquellos en los que no se detectó. Dentro de los arroyos

Registros de ***Mesoclemmys dahli***

en los que la especie fue registrada, la presencia de individuos estuvo asociada con una alta cobertura del dosel (más del 82%) por parte de la vegetación de ribera y con pozos profundos (más de 78 cm). Además se encontró una correlación positiva entre la profundidad del agua y la longitud del caparazón de los individuos capturados, lo que indica que los juveniles tienden a habitar áreas menos profundas de los arroyos. No sobrepasa los 150 m s.n.m.

Puede o no estivar, cuando va a terreno seco permanece entre la hojarasca, oquedades o raíces de los árboles, matas de lata (*Bactrix minor*) y raíces de matorrales espinosos (Rueda-A. *et al.* 2004, Forero-M. *et al.* 2011). Para evitar la deshidratación

durante el estiaje, la tortuga retiene en la vejiga grandes cantidades de agua (Rueda-A. *et al.* 2004). Los autores han encontrado ejemplares estivando cerca al borde o a más de un kilómetro de un cuerpo de agua, incluso entre vegetación, basura y hojarasca en patios de casas. Se han observado varias tortugas estivando muy cercanas entre si (0,5 y 1 m de distancia entre ellas), aunque aparentemente no todas habían iniciado el proceso simultáneamente: al final de la época seca había ejemplares aletargados, unos muy delgados, completamente seco el caparazón, con el estómago vacío, junto a ejemplares con buen peso, algas acuáticas en el caparazón y alimento en el estómago (Castaño-M. *et al.* 2005). Esto plantea una interrogante: ¿estivan cerca las tortugas de un mismo cuerpo de agua?; ¿o hay sitios con condiciones especiales que buscarían tortugas de diferentes sitios? Cuando no estivan, pueden permanecer en el mismo cuerpo de agua si es permanente o desplazarse a otros. Muy avanzada la época seca se han encontrado ejemplares en cuerpos de agua recalentados, superficiales, aparentemente muy eutroficados y en muchos casos sin vegetación de ribera (Castaño-M. *et al.* 2005). Ocasionalmente esta tortuga se encuentra deambulando en tierra firme incluso en zonas pobladas, por efecto de las fuertes corrientes que se forman con las lluvias y que arrastran individuos (Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2004).

Ámbito doméstico (home range). Rueda-A. *et al.* (2004) encontraron que la carranchina en una noche y a través de tierra firme se puede desplazar hasta 1,5 km, con un rango de acción diferente entre épocas climáticas y entre sexos. En el verano, las hembras (n = 5) presentaron movimientos entre 0,94 y 12 ha y en invierno entre 0,12 y 10 ha; en la época más lluviosa, los machos recorrieron en total un área de 30,4 ha y las hembras un área de 120,67 ha. Cuando hay lluvias fuertes se generan grandes corrientes en los arroyos que arrastran las tortugas, con lo cual se presentan grandes desplazamientos. Según los resultados que obtuvieron Forero-M. *et al.* (2011), el área de vida anual estimada varia entre 1,6 y 30,8 ha si se estima con el método del mínimo polígono convexo y entre 9,2 y 22,5 ha usando el estimador Kernel (Capítulo 16). Aunque no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de las magnitudes de los movimientos entre época seca y época lluviosa, los mayores movimientos se registraron durante la transición del periodo lluvioso al seco o durante el periodo seco.

Alimentación. Omnívora, se alimenta en el agua durante la noche de caracoles (*Pomacea spp*), crustáceos (cangrejos: *Botiella medemi* y camarones: *Macrobrachium acanthurus*), insectos acuáticos, renacuajos, ranas, alevinos y pequeños peces, carroña y ocasionalmente material vegetal (Medem 1966, Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2004, 2007). En dos animales que estaban estivando (Castaño-M. *et al.* 2005), encontraron hormigas en el contenido estomacal, lo que podía indicar alimentación en tierra.

Reproducción. Medem (1966) observó en individuos en cautiverio que la época de celo abarcaba los meses de junio-julio, aparentemente la cantidad de huevos de una sola postura no es mayor de seis, con la posibilidad de varias posturas durante el año, como lo indicaban los óvulos en varios estadios de desarrollo que encontró en varias hembras en diferentes épocas del año. De esta forma registra una temporada reproductiva principal entre septiembre a octubre y otras aisladas en diciembre y febrero. Las dimensiones de los huevos variaron de 28 x 24 mm hasta 36 x 29 mm. Rueda-A. *et al.* (2004) encontraron en Córdoba una nidada aproximadamente a 1 km del arroyo más cercano con 12 huevos de forma ovoide, el eje mayor en promedio midió 34,3 mm, el eje menor 28,8 mm y el peso promedio fue de 16,3 g. Rueda-A. *et al.* (2007) registraron la época de apareamiento en el periodo de máximas lluvias y la postura de los huevos durante el verano con un tamaño de nidada entre 5 y 12 huevos, unas dimensiones promedio del huevo de cáscara dura de 32 x 25 mm, un periodo de incubación de cuatro meses y un éxito de eclosión del 92%.

Depredación natural. Castaño-M. *et al.* (2005), Ruiz-P. *et al.* (2006), registran como depredadores naturales a la babilla (*Caiman crocodilus*), el carricarri (*Caracara plancus*), el caracolero (*Rostrhamus sociabilis*), el aguila hicotera (*Buteogallus urubitinga*) y el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*). Rueda-A. *et al.* (2004) distinguen como depredadores de huevos a la zorra manglera (*Procyon cancrivorus*) y al lobo pollero (*Tupinambis teguixin*); de neonatos y juveniles a las aves acuáticas, en especial garzas (*Casmerodius albus, Tigrisoma spp*), cigüeñas (*Dichromanassa rufescens*) y aves de presa como gavilanes y águilas (*Pandion haliaetus, Buteo spp*, *Spizaetus ornatus*, etc.) y de adultos a la babilla (*Caiman crocodilus*) y a pequeños carnívoros (*Felis spp*).

Comportamiento. Es de hábitos principalmente nocturnos (Medem 1966), aunque cae con anzuelo durante el día, lo que indica algún tipo de actividad diurna. En días soleados puede salir a asolearse a los bordes del cuerpo de agua o sobre troncos caídos o acumulaciones de restos vegetales o "empalizadas" en el agua. En la noche además de alimentarse y desplazarse por el cuerpo de agua que ocupa, puede salir y deambular en tierra en busca de otros cuerpos de agua o de refugio dentro del bosque (Rueda-A. *et al.* 2004, Forero-M. *et al.* 2011).

Población. Estudios realizados en Córdoba indican que la especie es abundante localmente en esa porción de su distribución (Rueda-A. *et al.* 2004). Los autores registraron entre ocho a 18 tortugas capturadas por kilometro de arroyo muestreado, con densidades de 20 a 60 tortugas capturadas/ha. En algunos casos en jagüeyes estos valores fueron de hasta 500 individuos capturados/ha. En Cesar, las densidades expresadas como número de individuos capturados por distancia muestreada, no superaron las 10 tortugas/ha (Forero-M. *et al.* 2011). Los tamaños poblacionales estimados por medio de marca-recaptura en dos arroyos durante un año variaron entre 16 (95% CI, 7–30) y 175 (95% CI, 32–298) individuos (Forero-M. *et al.* 2011). Las densidades, basadas en el número estimado de individuos en la población, mencionada en Cesar, fluctuaron entre 16 tortugas/ha en abril y 170 tortugas/ha en junio. Estos valores son menores que los registrados para otras poblaciones de *M. dahli* en Colombia y otros quélidos suramericanos. Aparentemente la especie es más abundante en Córdoba que en Cesar, posiblemente debido a que la última localidad se encuentra en la periferia de la distribución geográfica.

Observaciones adicionales. Por largo tiempo después de su descripción, la especie se conocía únicamente de la localidad tipo, departamento de Sucre, pero con base en información de los lugareños se sabía que estaba presente en otras localidades que actualmente pertenecen a los departamentos de Córdoba y Bolívar (Medem 1966). Posteriormente fue registrada

en los departamentos de Atlántico, Magdalena, Bolívar y Cesar (Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2007, Medina-R. y Forero-M. 2008). De esta manera, se confirmó que su distribución geográfica es más amplia de lo que se pensaba inicialmente, por esta razón fue retirada de la lista de las 25 especies más amenazadas del planeta. Es decir, la especie no cumple con el subcriterio de tener una extensión de presencia < 100 km^2, por el que fue categorizada inicialmente como CR (TTC 2011). Modelos de distribución realizados recientemente estiman que la especie podría estar presente también en el departamento de Antioquia y ocuparía un área aproximada de 32.000 km^2 (Forero-M. *et al.* en prensa).

Conservación

Amenazas. La especie se encuentra amenazada debido a su distribución geográfica pequeña y al alto grado de transformación de su hábitat por actividades humanas, pérdida de la cobertura vegetal, quemas, contaminación química de las aguas, urbanización, agricultura y ganadería (Medem 1966, De La Ossa 1998, Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2007). El bioma de bosque seco tropical del Caribe, su hábitat típico, ha estado sujeto a una continua deforestación y fragmentación causada por actividades como la ganadería (Ideam *et al.* 2007). Este bioma es uno de los más transformados y al mismo tiempo menos protegidos por el sistema de áreas protegidas del país (Forero-M. y Joppa 2010). Rangel-Ch. (*com. pers.*) calcula que la parte plana del norte del Caribe, donde se encuentra *M. dahli*, puede haber perdido más del 80% de su cobertura original. La vegetación de ribera de los cuerpos de agua que habita sufre una intensa deforestación o ha sido arrasada totalmente (Rueda-A. *et al.* 2004, Forero-M. *et al.* 2011), lo que causa sobrecalentamiento y desecación de los pozos que antes perduraban la mayor parte de la época seca, además de la desaparición de sitios para estivar, con consecuencias desconocidas para la especie.

La especie fue hallada originalmente en pantanos situados en lo que hoy es la ciudad de Sincelejo (Sucre) y que actualmente están completamente urbanizados, aunque subsiste en el campo. En todos los lugares donde se han detectado poblaciones, su hábitat está deteriorado y es sometido a quemas regulares que provocan una alta mortalidad en individuos adultos y nidadas (Rueda-A. *et al.* 2004, 2007). Rueda-A. *et al.* (2004) encontraron que una cuarta parte de los individuos hallados en su investigación presentaban lesiones por quemaduras. Adicionalmente, en algunos sitios de Córdoba los individuos capturados incidentalmente en las jornadas de pesca son sacrificados por los pescadores (Rueda-A. *et al.* 2004), en otras los indígenas las buscan activamente o los colonos retienen las que se encuentran para cambiarlas a los indígenas por productos de pancoger, especialmente yuca (*Manihot esculenta*) (Castaño-M. *et al.* 2005). Unos pocos pobladores la sacrifican inmediatamente si la encuentran cerca a sus viviendas con el argumento de que se comen los paticos, aves domésticas comunes en la región Caribe (Rueda-A. *et al.* 2004).

Se ha sugerido también que la introducción de animales domésticos (gatos, perros, cerdos) y el movimiento de otras especies de tortugas por parte de los humanos, puede afectar negativamente a la especie a través de la depredación de los huevos e introducción de patógenos (Rueda-A. *et al.* 2004), sin embargo no hay estudios que soporten esta hipótesis. No se sabe si las poblaciones conocidas son viables a largo plazo y no se conoce ninguna población dentro de un área protegida.

Perspectivas para la investigación y conservación. Estudios recientes realizados principalmente en Córdoba y Cesar han permitido mejorar el conocimiento de la distribución geográfica, historia natural y amenazas de la especie (Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2004, Castaño-M. *et al.* 2005, Rueda-A. *et al.* 2007, Forero-M. *et al.* 2011, en prensa). Si bien estos estudios han contribuido al conocimiento de aspectos básicos de la ecología de la especie, se requieren aun estudios detallados sobre su ecología reproductiva, los efectos de las actividades humanas sobre sus poblaciones y la viabilidad de estas a largo plazo. Debe explorarse el impacto que puede estar teniendo en su fisiología reproductiva, el sobrecalentamiento de algunos reservorios de agua donde se encuentran estas tortugas. Teniendo en cuenta lo poco que se conoce en el medio natural sobre la biología reproductiva de la tortuga, se deben estimular estudios que permitan ampliar el conocimiento sobre los sitios de postura, tamaños de nidada, duración de los periodos de incubación y selección sexual, entre otros. Adicionalmente, las poblaciones deben ser monitoreadas continuamente. Vargas-R. *et al.* (2012) encontraron una baja divergencia genética entre *M. dahli* y *M. zuliae*, por lo que se deben realizar más estudios genéticos para profundizar el tema y definir su relación con otras especies de quélidos suramericanos.

En el departamento de Córdoba, Conservación Internacional desarrolló un importante programa de conservación involucrando activamente a la comunidad (Rueda-A. *et al.* 2007). Dichos programas deben ser continuados y extendidos a otras áreas donde habita la especie.

Se requiere urgentemente realizar actividades de restauración ecológica en las distintas localidades donde se conocen poblaciones, con el fin de mejorar la calidad del hábitat. La recuperación de la vegetación de ribera es indispensable para proporcionar abrigo y protección a los individuos y para mejorar la calidad del agua. De la misma forma se deben proteger áreas contiguas a los cuerpos de agua ya que dichas áreas son utilizadas continuamente por la especie y hacen parte de su área de vida (Rueda-A. *et al.* 2004, Forero-M. *et al.* 2011). Es necesario desarrollar mecanismos para evitar que los individuos mueran durante las quemas de origen antrópico realizadas periódicamente. Finalmente, se recomienda designar un área protegida para la conservación de la especie ya que es endémica de Colombia.

Autores
Germán Forero-Medina, Olga V. Castaño-Mora, Gladys Cárdenas-Arévalo y Guido F. Medina-Rangel

Foto: R. Bernhard

Mesoclemmys gibba
(Schweigger 1812)

Nombre común y/o indígena
Hedionda, galápago hediondo, curiza.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys gibba Schweigger 1812, *Phrynpos gibbus* Diesing 1850, *Phrynpos (Mesoclemmys) gibbus* Fretey 1975.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no listada; categoría global UICN (versión 2011.2): Preocupación Menor (LC); categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC). CITES (2003): no listada.

Descripción
Cabeza angosta en comparación con otras especies del género, el ancho máximo no supera la quinta parte de la longitud del caparazón; dorso de la cabeza revestido de pequeños gránulos; mentón con dos barbillas cortas cuya longitud no excede la longitud del ojo. Caparazón ancho y aplanado, de color café oscuro o negruzco y con una carena vertebral de apariencia aserrada, que tiende a desaparecer en los ejemplares adultos. La longitud de la cabeza y el cuello no supera la del caparazón; las ranfotecas y lados de la cabeza son de color amarillo con barras o vermiculaciones negras y el plastrón café oscuro con el puente y la superficie interior de los marginales de color amarillo. Patas completamente palmeadas y con cinco uñas en las extremidades anteriores y sólo cuatro en las posteriores (Rueda-A. *et al.* 2007). El dimorfismo sexual no es acentuado en el tamaño corporal, aún cuando los machos tienden a poseer colas más largas y el plastrón más escotado a nivel de los escudos anales (Mètrailler 1995).

Talla y peso
Tortuga pequeña. Según Mètrailler (1995) alcanza de 15 a 18 cm y las hembras de 18 cm pesan 780 g. En Venezuela se han registrado individuos de hasta 23 cm; los neonatos tienen un largo del caparazón de 4,3-4,8 cm (Pritchard y Trebbau 1984).

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Guayana Francesa, Perú, Surinam, Trinidad y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.

Subcuencas: Amazonas (Apaporis, Caguán, Caquetá, Guainía, Putumayo, Vaupés, Yarí); Orinoco (Arauca, Casanare, Meta, Guaviare, Inírida, Tomo, Vichada) (Ceballos 2000).

Hábitat y ecología

Hábitat. Para Colombia no existe información. En Venezuela se encuentra en pequeños arroyos en el interior de la selva (Barrio-A. y Narbaiza 2008), también se ha observado en caños de aguas lentas, pozas dentro del bosque y morichales (Rojas-R. *et al.* 2011). Vogt (2008) reportó que la especie habita en pozos y lagos con morichales (*Mauritia flexuosa*) palma de la cual se alimenta.

Alimentación. Para Colombia no hay información y en el resto de su área de distribución es muy escasa. En Venezuela, Barrio-A. y Narbaiza (2008) observaron ejemplares jóvenes comiendo pastos como *Pennisetum purpureum* y *Sacharum sinensis*. También come e fruto del moriche (*M. Flexuosa*) (Vogt 2008). En cautiverio los adultos prefieren dietas principalmente carnívoras, mientras que los juveniles tienden a tener hábitos omnívoros (Rojas-R. *et al.* 2011). En un neonato recién capturado, sus primeras defecaciones estaba compuestas básicamente de algún tipo de microalga verde filamentosa (Rojas-R. com. pers.)

Reproducción. En Colombia en el río Vaupés se observó una hembra que puso tres huevos a 2 cm de profundidad, los cuales se encontraban debajo de hojas de banano podrido (Pritchard y Trebbau 1984). En Venezuela se ha observado que la postura tiene lugar en bases de troncos y termiteros, en los cuales desovan de dos a cuatro huevos que tardan alrededor de 200 días en eclosionar (Barrio-A. y Narbaiza 2008). Mètrailler (1995) observó en cautiverio una postura de tres huevos, los cuales fueron depositados en horas de la noche. Dicho autor señala también que en el medio natural se aparean en la época de lluvias, depositan los huevos a principio de la estación seca y luego de cinco a seis meses de incubación, eclosionan al principio del periodo de lluvias. Los huevos son elipsoides, de cáscara dura y presentan unas dimensiones entre 4,1-4,5 cm de largo y 3-3,2 cm de ancho con un peso de 25 g (Pritchard y Trebbau 1984).

Registros de ***Mesoclemmys gibba***

Comportamiento. Al parecer es una especie nocturna (Vogt 2008). El nom-

bre vernacular de esta especie, hedionda, proviene del fuerte olor que libera al ser atrapada a través de las glándulas hedónicas ubicadas en la región del puente (Pritchard y Trebbau 1984).

Conservación

Amenazas. Después de realizar una exhaustiva consulta bibliográfica se podría decir que la principal amenaza de esta especie es la falta de conocimiento que permita dar pautas para su uso y conservación. En Colombia sólo existe un artículo que aporta datos sobre la distribución de la especie. No hay información sobre la biología y uso de la especie. Por otra parte, se puede intuir que la perdida de hábitat pueda estar afectando la especie en la actualidad.

Perspectivas para la investigación y conservación. Como se mencionó anteriormente, en Colombia se carece de información básica de la especie, por lo que es prioritario determinar la distribución dentro del territorio nacional y evaluar las estructuras poblacionales. Es indispensable iniciar investigaciones sobre aspectos de la biología y ecología, como uso diferencial de hábitat entre clases de tamaño o sexos, desplazamientos y posibles migraciones, tamaño o edad de madurez sexual, tiempo generacional, tasas de crecimiento o tasas de sobrevivencia, genética de poblaciones y patrones de utilización.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Mesoclemmys heliostemma
(Mccord, Joseph-Ouni y Lamar 2001)

Liberum Donum Studios

Nombre común y/o indígena
Huele feo, charapa.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Batrachemys helistemma Mccord, Joseph-Ouni y Lamar (2001).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no listada; categoría global UICN (versión 2011.2): no listada; categoría propuesta por TFTSG (2011): Datos Deficientes (DD).

Descripción
Los escudos del plastrón y el puente son negruzcos en las regiones centrales y amarillentos en la periferia, la coloración de la superficie interior de los escudos marginales es amarilla. El ancho de la cabeza equivale a un 25% de la longitud del caparazón, las barbillas son pequeñas y el escudo intergular usualmente es más angosto que los escudos gulares. Caparazón bastante aplanado, sin una quilla medial en los adultos, pero con un surco muy poco profundo, con el marginal 11 igual o un poco más ancho que el 12. Bordes laterales del caparazón moderadamente volteados hacia arriba. Los juveniles son muy fáciles de reconocer por su cabeza negra con dos bandas faciales brillantes de color amarillo-anaranjado, las cuales se oscurecen a medida que el individuo envejece (ocasionalmente aparecen individuos melánicos); el tímpano es invariablemente de color negro. Sin dimorfismo sexual aparente en la talla promedio de los dos sexos que alcanzan los 25 centímetros de longitud del caparazón, con una variabilidad de 20-31 cm (Rueda-A. *et al.* 2007).

Talla y peso
Tortuga de tamaño mediano. Alcanza los 31 cm, con machos y hembras de tamaños similares (McCord *et al.* 2001).

Distribución

Países: Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Caquetá, Guainía, Putumayo y Vaupés.
Cuenca: Amazonas.

Habitat y ecología

Habitat. No hay información específica para Colombia. En el resto de la Amazonia vive en caños selváticos y aguas lénticas de tierra firme en áreas no inundables, también cerca de cuerpos de agua permanentes como lagos y madreviejas. Prefieren las aguas claras sobre las blancas o turbias y

Mesoclemmys heliostemma: sin información georreferenciada. Se muestra el área de distribución según Rueda *et al.* (2007).

cuerpos de agua más bien profundos (Mc-Cord *et al.* 2001).

Alimentación. No existe información para Colombia. Según la compilación de Rueda-A. *et al.* (2007) se alimenta de peces pequeños y animales de cuerpo blando.

Reproducción. No existe información para Colombia. El dimorfismo sexual es muy poco pronunciado; los machos poseen colas más largas, gruesas y con las aperturas de las cloacas más distales que en las hembras (Rueda-A. *et al.* 2007).

Observaciones adicionales. Hasta el momento no se conocen ejemplares depositados en museos nacionales procedentes del territorio colombiano, donde se sospecha que existe esta especie. Además no es muy claro si esta es una especie diferente de *Mesoclemmys raniceps* con la cual está en simpatría. Se cree que *M. heliostemma* puede representar una variante de color de *M. raniceps* (posiblemente relacionado con la altura), poniendo en duda su validez como especie (Rueda-A. *et al.* 2007). Sin embargo, los estudios de Mc-Cord *et al.* (2001) determinan que las dos especies si son válidas y que son simpátricas en la región alta del Amazonas de Perú y los países adyacentes (Brasil, Ecuador, Venezuela y Colombia).

Conservación

Amenazas. Es evidente la falta de información de la distribución, biología y ecología para esta especie en Colombia.

Perspectivas para la investigación y conservación. Es prioritario determinar la distribución dentro del territorio nacional, al igual que evaluar la estructura de las poblaciones. No hay información sobre la historia natural de la especie específicamente para Colombia, por lo que se requieren estudios a la brevedad posible.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Foto: R. Bernhard

Mesoclemmys raniceps
(Gray 1856)

Nombre común y/o indígena
Tortuga cabeza de sapo, cabezón.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Hydrapsis raniceps Gray 1856, *Phrynops wermuthi* Mertens 1969.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no evaluado; categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluado; categoría propuesta por TFTSG (2011): Datos Deficientes (DD). CITES (2003): no listado.

Descripción
Cabeza muy grande y extendida lateralmente, su ancho equivale al 23-27% de la longitud del caparazón. Caparazón de tonalidad negruzca, relativamente lisa y aplanada y al igual que la carranchina, posee la cabeza bicoloreada: pardo oscuro sobre el dorso y amarillenta en los flancos y superficies inferiores, sin diseño linear sobre el pescuezo. Alrededor del cuello pueden aparecer algunos tubérculos carnosos puntiagudos. Plastrón de color amarillo con o sin áreas pigmentadas de café oscuro y es mucho más ancho que el de *Mesoclemmys dahli,* su lóbulo posterior mide cerca del 45% de la longitud plastral. Dimorfismo sexual en la talla corporal no muy acentuado, con las hembras un poco más grandes que los machos y éstos con las colas más largas y gruesas, plastrón ligeramente cóncavo y más escotado a nivel de los escudos anales y con las cabezas más angostas (Rueda-A. *et al.* 2007).

Talla y peso
Tortuga de tamaño mediano. En Colombia para cuatro ejemplares colectados en Leticia, se reporta una longitud de línea recta de 27,4 cm (hembra) y 23,3 cm (macho) (Castaño-M. 2002). Según Rojas-R. *et al.* (2011) llega a medir 33 cm en la Orinoquia venezolana.

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Caquetá, Guainía, Putumayo y Vaupés.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis); Orinoco (Guaviare) (Castaño-M. 2002). Ha sido colectada recientemente en el río Vaupés por el Instituto Sinchi (Acosta com. pers. identificación confirmada por F. Rojas-Runjaic).

Registros de ***Mesoclemmys raniceps***

Hábitat y ecología

Hábitat. No existe información para Colombia. En Venezuela se considera totalmente acuática y de actividad nocturna. Habita en caños, pozas y lagos poco profundos bordeados de bosque primario y durante la época de aguas altas penetra a los bosques de rebalse (Rojas-R. *et al.* 2011).

Alimentación. No existe información específica para Colombia. Se ha reportado peces, ranas, renacuajos, lombrices y pequeños insectos en su dieta (Rueda-A. *et al.* 2007).

Reproducción. No existe información para Colombia. Los nidos suelen estar ubicados sobre los terraplenes de los arroyos y cursos de agua. El tamaño promedio de la nidada es de 4 a 6 huevos esféricos con cáscara quebradiza, cuyo diámetro varía entre 30 y 40 mm; pone varias veces al año (Rueda-A. *et al.* 2007). No hay informaciones sobre el mecanismo de determinación sexual en esta especie, aunque se asume que todas las especies de esta familia el sexo es determinado genéticamente (Capítulo 8).

Conservación

Amenazas. Es evidente la falta de información de la biología y ecología para esta especie y sobre todo en Colombia, lo que constituiría su mayor amenaza.

Perspectivas para la investigación y conservación. Es prioritario determinar la distribución real dentro del territorio nacional, al igual que evaluar la estructura de las poblaciones. No hay información sobre la historia natural de la especie específicamente para Colombia, por lo que se requieren estudios a la brevedad posible.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Platemys platycephala
(Schneider 1792)

Foto: R. Bernhard

Nombre común y/o indígena
Charapa, charapita, matamata.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Testudo martinella Daudin 1803, *Emys discolor* Schweigger 1812, *Emys canaliculata* Spix 1824, *Hydraspis constricta* Gray 1831, *Platemys martinella* Duméril y Bibron 1835.

Subespecies
Actualmente se reconocen dos subespecies: *Platemys platycephala platycephala,* distribuida en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela y *Platemys platycephala melanonota,* la cual se encuentra en Ecuador y Perú. Las dos especies solo coexisten en Ecuador y Perú.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no evaluada; categoría global UICN (versión 2011.2): Preocupación Menor (LC); categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
El género *Platemys* es monotípico. Su epíteto, *platycephala* proviene del griego platys (plano) y kephale (cabeza), lo que significa literalmente cabeza plana (Ernst 1987, Ernst y Barbour 1989).

Descripción
Caparazón elíptico, aplanado y atravesado por un profundo surco longitudinal que se extiende a todo lo largo de los escudos vertebrales, flanqueado a lado y lado por dos quillas prominentes (Figura 3a, b). El caparazón es más estrecho anteriormente y más amplio a nivel del séptimo y octavo escudo marginal (Duellman 1978, Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Lovich 1986). En los juveniles usualmente los vertebrales son más anchos que largos, pero en los adultos el tercero es generalmente más largo que ancho y el cuarto y quinto son más pequeños; escudos marginales posteriores ligeramente dentados en los juveniles. Caparazón de color café-achocolatado. En el surco y en las porciones anterior y posterior del carapazón, presenta una ancha banda negruzca que se inicia a cada lado del surco medial y se extiende hasta las marginales, abarcando generalmente las escamas dorsales tercera y cuarta; posee otras bandas que se inician en la parte anterior lateral del surco y terminan a cada lado en las escamas marginales

segunda y tercera (Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989).

El plastrón se distingue porque anteriormente es ligeramente curvado hacia arriba y es un poco más largo y ancho posteriormente; el lóbulo posterior presenta muesca anal y el escudo intergular está presente. Es de color marrón oscuro a negro con un borde amarillo, que se extiende a los escudos marginales (Figura 3b). El puente es amarillo con una barra transversal oscura. La formula plastral usualmente es: Interg>Abd>Fem>>An>Gul>Hum><Pec t (Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989).

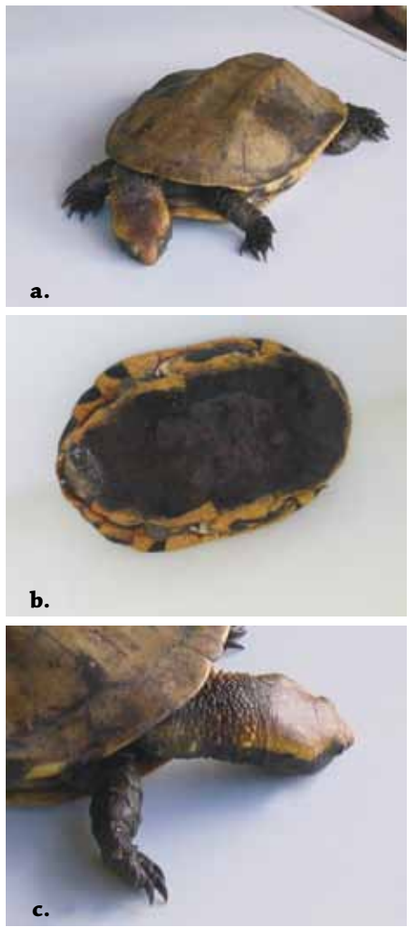


Figura 3. *Platemys platycephala* a) Caparazón; b) plastrón; c) detalle cabeza, cuello y extremidades. Río Amazonas, Colombia. Foto: J. De La Ossa.

Cabeza de color café-naranja, aplanada dorsalmente y con un hocico corto y ligeramente prominente; tiene una gran escama al centro, más de cuatro escamas post-orbitales y menos de cuatro escamas entre la órbita y el tímpano. Cuello negro y bordeado a lado y lado por una lista amarilla ancha. Cabeza de piel lisa, cuello cubierto por numerosos tubérculos cónicos (Figura 3c); sobre el mentón se observan dos bárbulas pequeñas. Iris marrón. Las mandíbulas no tienen muescas y son de color marrón oscuro (Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989). Las extremidades anteriores son de menor tamaño que las posteriores; las manos con cinco uñas, patas con cuatro uñas, en ambos casos escasamente palmeadas. Cara anterior del muslo cubierta por escamas grandes, mientras que la superficie posterior exhibe tubérculos pequeños y filosos. Cola corta (Pritchard y Trebbau 1984, Rueda-A. *et al.* 2007).

El dimorfismo sexual es ligeramente revertido, machos más grandes que las hembras y estas tienen el extremo posterior del plastrón doblado hacia arriba. El plastrón es cóncavo y la cola de mayor longitud en los machos (Ernst y Barbour 1989).

Talla y peso

Especie de pequeño a mediano tamaño, alcanza hasta 18 cm de longitud total en los machos adultos y 16,5 cm en las hembras maduras (Medem 1983, Pritchard y Trebbau 1984). Para los neonatos se registra de 40 a 60 mm de longitud total de caparazón en línea recta y un peso de 20 g (Bonin *et al.* 2006).

Crecimiento. En cautiverio hay un dato de un solo individuo que vivió 22 años y presentó un crecimiento entre 0,3 y 0,4 cm/año (Medem 1983).

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Guayana Francesa, Perú, Surinam y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuenca: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Atacuarí, Apaporis, alto Caquetá, Caguán, Orteguaza, Putumayo, Vaupés, Yarí) (Medem 1983); Orinoco (bajo Guaviare, Guainía, Inírida, Tomo, Vichada) (Ceballos 2000, en parte).

Hábitat y ecología

Hábitat. En toda su área de distribución se le reconoce como habitante de charcas y pozas selváticas poco profundas formadas por agua lluvia, se le puede localizar en caños internos de la selva, morichales y en pantanos; en la temporada lluviosa suele deambular por el piso de la selva (Medem 1983, Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989, Rueda-A. *et al.* 2007, Rojas-R. *et al.* 2011). En Venezuela se documenta la presencia de juveniles en charcas de la selva, posiblemente compartiendo este hábitat con adultos (Barrio-A. y Narbaiza 2008).

Registros de ***Platemys platycephala***

Ámbito doméstico (home range). Su ámbito doméstico es desconocido, aunque por ocupar hábitats restringidos se infiere que es comparativamente reducido.

Alimentación. Se alimenta de renacuajos, peces, cangrejos, camarones y otros invertebrados acuáticos que captura cerca de la superficie del agua (Medem 1983, Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989, Rueda-A. *et al.* 2007); se la considera igualmente insectívora (Fretey 1977, Pritchard 1984). Por ser poco ágil, tiene dificultad en cazar presas de movimiento rápido, aspecto que es compensado por su largo pescuezo, normalmente retraído y que puede ser extendido rápidamente en dirección de las presas (Pritchard 1984,

Molina 1998, Souza 2004). En cautiverio acepta una gran variedad de carnes y peces (Freiberg 1945).

Reproducción. El cortejo y apareamiento pueden ocurrir en tierra o dentro del agua, durante la temporada de lluvias y la ovoposición se da al inicio de la época de sequía (agosto a febrero) (Medem 1983, Pritchard y Trebbau 1984). Durante el cortejo el macho persigue a la hembra y la monta desde atrás curvando su cabeza sobre la de ella y toca sus bárbulas con la parte alta de su cabeza, moviéndola de lado a lado (Ernst y Barbour 1989). La nidada consta de un solo huevo muy grande, oblongo y de cáscara calcárea que puede llegar a ser 1/3 de la longitud de la hembra y medir entre 51-61 y 26-29 mm (Medem 1983, Pritchard y Trebbau 1984). La ovoposición se produce directamente sobre el piso con hojarasca, allí mismo se incuba, algunas veces rueda y puede cubrirse de arena y residuos (Medem 1983). Se reporta una sola postura al año, aunque existe duda y se cree que pueden darse dos al año (Bonin *et al*. 2006). La incubación tarda de 110 a 198 días (Medem 1983, Métrailler 2001).

La madurez sexual de las hembras se encuentra entre los 14 y 15,5 cm de longitud total (Medem 1983). No se tiene información sobre la determinación sexual, aunque a la fecha todas las especies de la familia Chelidae estudiadas, con una excepción, presentan determinación sexual genética (Capítulo 8). *Platemys platycephala* posee mosaicos celulares diploides y triploides (Bickham *et al*. 1985). Recientemente se estableció que la especie en Surinam posee una diversidad poliploide importante, incluye mosaicos diploides, diploides-triploides, triploides y triploides-tetraploides. Igualmente, se plantea que la triploidía se asocia con machos e hipotéticamente con la determinación sexual en esta especie (Bickham y Hanks 2009).

Depredación natural. Algunos depredadores son *Felis* (*Panthera*) *onca* (Salera-J. *et al*. 2009) y en las Guayanas Fretey (1977) reporta a gatos, mapaches y algunos cocodrílidos como depredadores.

Comportamiento. Es una especie solitaria de actividad crepuscular y nocturna, agresiva y voraz (Ernst y Barbour 1989, Rueda-A. *et al*. 2007). A pesar de ser abundantes en su medio, es poco conocido su comportamiento. Su coloración y su forma corporal le permiten camuflarse bien ya que se confunde fácilmente con la hojarasca. Estivan bajo la hojarasca hasta las lluvias de diciembre (Medem 1983). El mayor ritmo de actividad está asociado con la época de reproducción (Souza 2004).

Genética. El cariotipo de *P. platycephala* es de 2N =64, 5:5:14:0 (Barros *et al*. 1976, McBee *et al*. 1985).

Conservación

Amenazas. Para Colombia no se tiene información en tal sentido. En los lugares de mayor poblamiento humano la deforestación es una amenaza creciente para esta especie (Maack 1981). No existe una cacería orientada de manera específica para *P. platycephala*. Sin embargo, se registra captura ocasional y consumo de subsistencia (Rebêlo 1991, Oversluijs-V. 2003). En Venezuela no hay registros de consumo por parte de las comunidades indígenas o criollas y las poblaciones de esta especie no están sometidas a extracción con fines comerciales (Rojas-R. *et al*. 2011).

Perspectivas para la investigación y conservación. En Colombia se carece de investigaciones sobre aspectos de la ecología, demografía o comportamiento, para determinar si la especie requiere programas de conservación. Se debería investigar sobre tamaños y tendencias poblacionales, ámbito doméstico, alimentación, uso diferencial de hábitat entre clases de tamaño o sexos, tamaño o edad de madurez sexual, tiempo generacional, tasas de crecimiento y tasas de sobrevivencia, incubación, distribución real dentro del territorio nacional, manejo en cautiverio y patrones de utilización.

Autores
Jaime De La Ossa V., Rafael Bernhard y Alejandro De La Ossa-Lacayo.

Platemys platycephala en el bajo río Putumayo. Foto: S. Hernández

Foto: C. Galvis

Phrynops geoffroanus
(Schweigger 1812)

Nombre común y/o indígena
Teparo, matamata, charapa, bachala, cama-col, tortuga de arroyo misionera.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys depressa Merrem 1820, *Emys viridis* Spix 1824, *Platemys waglerii* Duméril y Bibron 1835, *Platemys neuwiedii* Duméril y Bibron 1835, *Hydraspis boulengeri* Bohls 1895, *Hydraspis lutzi* Ihering en Luederwaldt 1926.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no listada; categoría global UICN (versión 2011.2): no listada; categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC). CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Las propuestas filogenéticas de la familia Chelidae y en particular de los géneros suramericanos dentro de la misma han sido inestables (Schaffer *et al.* 1997). Seddon *et al.* (1997) y Georges *et al.* (1998) reestablecen nuevamente a nivel de género a *Batrachemys* y *Mesoclemmys*, los cuales habían sido previamente sinonimizados con el género *Phrynops* (Bour 1973). En estos trabajos, se propone a *Mesoclemmys* como el taxón hermano de *Batrachemys*, y a *Phrynops* más cercanamente relacionado con el género *Chelus*. Según McCord *et al.* (2001), el género *Phynops* está representado por cuatro especies: *P. geoffroanus*, *P. hilarii*, *P. tuberosus* y *P. williamsi*. Anteriormente se reconocían dos subespecies: *P. geoffroanus geoffroanus* (centro y sur de Brasil, Paraguay, Argentina, Uruguay) y P. *geoffroanus tuberosus* (Guyana, este de Brasil y Colombia), las cuales ya no tienen validez o han sido sinonimizadas con otras especies (p. e. *P. tuberosus*). Schneider *et al.* (2011) proponen que *P. geoffroanus* es un complejo de al menos ocho especies.

Descripción
Caparazón oval y plano, con una quilla central poco acentuada (Ernst y Barbour 1989). La primera escama vertebral es más ancha que larga, en adultos las escamas vertebrales 2-4 son más largas que anchas y la quinta es otra vez más ancha que larga. La escama cervical es larga y angosta (Ernst y Barbour 1989). El plastrón es extenso, presenta una muesca anal y su formula es: femoral >< intergular > anal >< abdominal > pectoral >< gular >< humeral. La escama intergular separa completamente las gulares. Esta especie en proporción al cuerpo, tiene una cabeza pequeña y angosta. La vistosa coloración roja con marcas negras sobre la garganta, el puente, el lado inferior de las marginales y el plastrón permite la rápida identificación de los individuos inmaduros; en los adultos estas marcas se desvanecen y el plastrón aparece de color amarillo ocre o café-amarillento. Sin embargo, la especie puede diferenciarse por las cintas blancas o verduzcas en los lados laterales de la cabeza. Según Rueda-A. *et al.* (2007), la coloración del caparazón es café oscuro o negruzco, el dorso cefálico gris oliváceo y a los lados de la cabeza y cuello tiene rayas alternadas blancas y negras. Los machos presentan colas más largas y gruesas y un plastrón ligeramente cóncavo.

Talla y peso
Es uno de los quélidos de mayor tamaño, las hembras adultas pueden llegar a medir 39 cm (Vogt 2008) y tener un peso de 2,5 kg (Rueda-A. *et al.* 2007). Los neonatos presentan un largo recto del caparazón entre 40-45 mm (Ernst y Barbour 1989).

Distribución

Países: Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Paraguay y Perú.
Departamentos: Amazonas, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis, Caquetá, Vaupés); Orinoco (Inírida, Vichada) (Ceballos 2000).

Hábitat y ecología

Hábitat. No existe información para Colombia. En otros países se ha reportado que es una especie principalmente acuática que vive en ríos, arroyos, cochas, caños y lagos con bosque de galería y dosel cerrado en sus márgenes y abundante vegetación (Cisneros-H. 2006). Parece ser común encontrarla en aguas bien aireadas con abundantes invertebrados acuáticos (Vogt 2008). Sin embargo, se adapta bastante bien a vivir en ríos contaminados con desechos orgánicos en la periferia de las ciudades (Rueda-A. *et al.* 2007).

Alimentación. No existe información para Colombia. Se la reconoce como carnívora, de forrajeo activo, que se alimenta de peces, insectos, artrópodos y moluscos; durante las lluvias, cuando escasean los invertebrados, llega a consumir frutos (Rueda-A. *et al.* 2007).

Registros de ***Phrynops geoffroanus***

Reproducción. Se reproduce durante o al inicio de la estación seca cuando desciende el nivel del río y afloran las playas de arena. En Colombia, la anidación ocurre entre noviembre y febrero (Medem 1960). El apareamiento ocurre dentro del agua, a cualquier hora del día, bien sea en la mañana o en la tarde. Sale a desovar al anochecer y excava en la arena o en suelos franco-arcillosos muy cerca del agua, un nido poco profundo, donde deposita entre 7-20 huevos esféricos con cáscara quebradiza, con un largo promedio entre 29-35 mm, un diámetro cercano a los 30 mm y un peso aproximado de 17 g (Schneider *et. al* 2011). Posturas incubadas a temperaturas medias de 27-30 °C, tardan alrededor de 115-186 días en eclosionar (Rueda-A. *et al.* 2007). Lisboa *et al.* (2004) encontraron en un estudio *ex situ* que al igual que para cualquier otra especie de tortuga, el tiempo de incubación de los huevos varía dependiendo de la temperatura, presentando una correlación negativa entre estas dos variables. Según Medem (1960) las nidadas suelen estar ubicadas en bancos de arena, sin embargo en Brasil también se han reportando en áreas cubiertas de vegetación arbustiva y en suelos gredosos (Schneider *et. al* 2011). En este último estudio se asocian las altas tasas de depredación por el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*) con el hecho de que la especie anida al inicio de la estación de sequía, momento en donde la disponibilidad de otras presas para el lagarto es escasa.

Comportamiento. Como en la mayoría de las tortugas, en el Ecuador se ha observado individuos tomando el sol en troncos parcialmente sumergidos, así como individuos parcialmente sumergidos en zonas pantanosas. Lanzan un almizcle de fuerte olor al ser capturados (Cisneros-H. 2006).

Conservación

Amenazas. Es evidente la falta de información de la biología y ecología para esta especie y sobre todo en Colombia, lo que constituiría su mayor amenaza. En Brasil, es una de las pocas especies que no es consumida por los humanos porque su carne puede producir una reacción alérgica a causa de su dieta rica en alimentos tóxicos (Vogt 2008). En Bolivia si es explotada para consumo de carne y huevos. Según Rueda-A. *et al.* (2007) suele ser atrapada con anzuelos cebados con pescado, pero no se especifica dónde. Vogt (2008) señala que esta especie enfrenta amenazas a causa de la pérdida o alteración del hábitat, las hidroeléctricas y el aumento en la depredación de huevos por el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*).

Perspectivas para la investigación y conservación. Es prioritario determinar la distribución dentro del territorio nacional, al igual que evaluar la estructura de las poblaciones. No hay información sobre la historia natural de la especie específicamente para Colombia, por lo que se requieren estudios a la brevedad posible.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso y Vivian P. Páez

Foto: R. M. Lima Da Silva

Rhinemys rufipes
(Spix 1824)

Nombre común y/o indígena
Tortuga roja, tortuga achiote, uwi-oui (indígenas Karapana).

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys rufipes Spix 1824.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Vulnerable (VU D2); categoría global UICN (versión 2011.2): Casi Amenazada (NT); categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC). CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
McCord *et al.* (2001), reestablecen y redefinen el género monotípico *Rhinemys*, el cual previamente se consideró un sinónimo de *Phrynops* (Gray 1844). *Rhinemys* fue descrito por Wagler (1830) y Fitzinger (1843), designó a *Rhinemys* (*Emys*) *rufipes* como el género tipo, aparentemente por poseer la nariz más prominente dentro del taxón. No se reconocen subespecies. Análisis serológicos realizados por Frair (1982) proponen a *P. geoffroanus* y a *P. hilari* como las especies más cercanamente emparentadas con *R. rufipes*.

Descripción
Caparazón pardo oscuro uniforme, oval, con una quilla medial; el borde posterior levemente aserrado (Ernst y Barbour 1989). La escama cervical es larga y angosta; las vertebrales más anchas que largas, la primera vertebral está levemente expandida anteriormente y la quinta expandida posteriormente. Los escudos marginales posteriores y laterales son levantados. Plastrón ancho; cubriendo casi por completo las aberturas de la concha para las extremidades. Color del plastrón, el puente y la parte inferior de los marginales crema o amarillento. Cabeza aplanada y ancha, con un hocico extendido y ramfoteca superior sin muesca. La coloración roja intensa de la cabeza, cuello y extremidades permite reconocer fácilmente a esta tortuga. Posee además una cinta lateral delgada de color negro, entre el extremo del hocico y el borde anterior del cuello, la cual atraviesa el ojo y el tímpano; otra lista sagital negra corre entre las órbitas. Sobre el mentón se observan dos barbillas muy cortas. Patas bien palmeadas, con cinco uñas largas y puntiagudas sobre los miembros anteriores y por lo general, tres sobre los posteriores. Los machos son más pequeños que las hembras, tienen colas más largas y gruesas, plastrón levemente cóncavo con una muesca anal más profunda y triangular (Lamar y Medem 1982, Vogt

2008). La coloración roja intensa puede ser reemplazada por café en las hembras grandes. Los neonatos y juveniles son de color marrón claro, el caparazón presenta una quilla vertebral conspicua, marginales aserradas y anillos de crecimiento en las escamas del caparazón (Ernst y Barbour 1989, Vogt 2008).

Talla y peso

Es una tortuga pequeña que no sobrepasa los 27 cm de longitud (Vogt 2008).

Distribución

Países: Brasil, Colombia, Perú (por confirmar), Venezuela (por confirmar).
Departamentos: Amazonas, Guainía y Vaupés.
Cuencas: Amazonas.
Subcuencas: Apaporis, Pirá-Paraná, Papurí (Castaño-M. 2002), Vaupés (Ceballos 2000).

Hábitat y ecología

Hábitat. En Colombia se ha encontrado en aguas corrientes de caños, riachuelos y ríos pequeños, dentro de la selva densa (Magnusson *et al.* 1997). Vive en pequeños ríos de aguas negras (2-4 m de ancho), muy sombreados y de aguas corrientes pero poco profundas. Ernst y Barbour (1989) mencionan que se ha encontrado a esta especie en riachuelos tanto de aguas negras como de aguas blancas y que rara vez es vista ya que prefiere pasar el tiempo en el fondo o escondida dentro de hojarasca sumergida; no acostumbra asolearse. Tampoco utiliza grandes río o lagunas (Vogt 2008).

Ámbito doméstico (home range). Esta especie posee pequeños hábitos de

Registros de ***Rhinemys rufipes***

acción fijos y lineales que no sobrepasan 1 ó 2 km de longitud (0,4 - 0,8 ha), donde permanece la mayor parte de su vida (Vogt 2008).

Alimentación. Ernst y Barbour (1989) la consideran omnívora, consume tanto animales pequeños (peces, camarones, cangrejos, lagartijas, insectos acuáticos, etc.), como frutos de palmas (*Euterpe* y *Socratea*) y semillas que caen a las corrientes de agua. Lima *et al.* (1997) la tratan como especialista dada su predilección por los frutos maduros de palma.

Reproducción. Las posturas ocurren entre diciembre-febrero y entre junio-agosto (Lamar y Medem 1982). Pone entre 3 y 12 huevos esféricos con 41-42 mm de largo y 37-38 mm de ancho, de cáscara quebradiza; la mayor parte de los nacimientos ocurren en los meses de agosto y septiembre al inicio de la estación seca. Aunque no hay estudios publicados sobre su mecanismo de determinación sexual, seguramente es igual que en el resto de las especies de la familia, éste es genético (Capítulo 8). En Brasil, las hembras alcanzan la madurez sexual a los 6-10 años de edad cuando tienen un tamaño de 20,4 cm; las hembras son de mayor tamaño que los machos (Magnusson *et al.* 1997, Vogt 2008).

Comportamiento. Es principalmente nocturna (Vogt 2008).

Población. No hay información para Colombia. En Manaus se han reportado densidades de hasta 17-18 ind./km (Vogt 2008).

Conservación

Amenazas. Tiene una distribución muy restringida y está asociada a selvas muy bien conservadas, esto significa que puede afectarse seriamente por perturbación del hábitat (Castaño-M. 2002). En el Caño La Tonina de La Pedrera (Amazonia colombiana), los indígenas la pescan con anzuelos pequeños cebados con peces carácidos vivos (Magnusson *et al.* 1997).

Perspectivas para la investigación y conservación. En el Libro rojo de reptiles de Colombia se propuso que era prioritario crear un área protegida donde esté involucrará su distribución, igualmente menciona que es necesario efectuar exploraciones para ampliar el conocimiento sobre su biología, ecología y tamaño de sus poblaciones (Castaño-M. 2002). De acuerdo a esta ficha se pude observar que no se ha realizado ninguna de las acciones anteriormente mencionadas por lo que se vuelve a llamar la atención en ejecutar dichas medidas.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso y Vivian P. Páez

Chelydra acutirostris, río San Cipriano, Buenaventura. Foto: X. Moreno

Foto: A. Regalado

FAMILIA CHELYDRIDAE

Tortugas mordedoras, mordelonas

Distribución y diversidad

Los quelídridos se distribuyen desde el sureste de Canadá pasando por Centroamérica hasta el noroeste de Suramérica. No hay subfamilias reconocidas y actualmente la familia está representada por dos géneros y cuatro especies. *Macrochelys* es un género monotípico, cuya única especie viviente es *Macrochelys temminckii*, que se encuentra exclusivamente en los Estados Unidos. El género *Chelydra* incluye tres especies: *Chelydra acutirostris*, que se encuentra en Centro y Suramérica; *Chelydra rossignonii* distribuida en Centroamérica y *Chelydra serpentina* en Norteamérica (TTWG 2011). En Colombia solo se encuentra la especie *Chelydra acutirostris*.

Sistemática

La familia Chelydridae hace parte del suborden Cryptodira y se considera un grupo monofilético (Thomson y Shaffer 2010). Su registro fósil se extiende desde el Cretáceo tardío. La posición de este grupo dentro de la filogenia de las tortugas aun no ha sido resuelta. Shaffer *et al.* (1997) utilizaron datos morfológicos, paleontológicos y de ADN mitocondrial y establecieron a Platysternidae como su grupo hermano, pero esta hipótesis fue refutada por estudios posteriores que sugieren que esta relación es producto de las convergencias morfológicas entre ambos grupos y de un problema de atracción de ramas largas (Krenz *et al.* 2005, Parham *et al.* 2006, Shaffer *et al.* 2008). Otras propuestas filogenéticas, utilizando exclusivamente datos moleculares, han sugerido a Chelonioidea (tortugas marinas; Krenz *et al.* 2005) o a Kinosternoidea (Parham *et al.* 2006), como grupo hermano de Chelydridae. En otros estudios más recientes no fue posible resolver la politomía resultante entre Chelydridae y las superfamilias Kinosternoidea y Chelonioidea, a pesar de utilizar una gran cantidad de datos moleculares, lo cual puede deberse a que estos clados divergieron uno de otro relativamente rápido (Chandler y Janzen 2009, Thomson y Shaffer 2010). Las relaciones al interior de la familia están bien resueltas (Iverson *et al.* 2007, Shaffer *et al.* 2008).

Descripción y biología

Las especies de esta familia son unas de las más grandes tortugas de agua dulce. La gigante *Macrochelys temminckii* puede alcanzar hasta 80 cm de largo recto del caparazón (LRC) y las quélidras (*Chelydra*) promedian entre 40-47 cm LRC (Ernst y Barbour 1989). Presentan una poderosa mandíbula y una cola larga, la más larga

de todas las tortugas vivientes. Se caracterizan por tener cabezas grandes y voluminosas y extremidades cortas y anchas, que no pueden ser retraídas por completo dentro del caparazón. El caparazón es aplanado y casi rectangular, presenta tres quillas longitudinales y un margen aserrado característico en las escamas marginales posteriores. El plastrón es reducido, de apariencia cruciforme y está unido al caparazón por ligamentos (Vitt y Caldwell 2009).

Estas tortugas pueden encontrarse en sistemas acuáticos dulces y salobres, en pantanos, aguas quietas o ríos pequeños. Los individuos de esta familia son de hábitos diurnos y nocturnos, permanecen la mayor parte del tiempo ocultas bajo el lodo y la vegetación en espera de sus presas. La dieta es omnívora, consumen material vegetal, invertebrados y pequeños vertebrados. Se alimentan, aparean e hibernan en el agua. Las nidadas pueden contener entre 20 y 50 huevos. El sexo de los embriones es determinado por la temperatura de incubación de los huevos. Son tortugas agresivas, si se molestan tienden a defenderse parándose con las extremidades extendidas, la boca abierta y dando pequeños saltos hacia el atacante mientras dejan salir el aire fuertemente y pueden morder, por lo que se les conoce con el nombre común de tortugas mordedoras (Pritchard 1979).

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Foto: Á. Botero-B y A. Regalado

Chelydra acutirostris
(Peters 1862)

Nombre común y/o indígena
Tortuga pímpano, bachará, ba-sch, ba-chi, bache, guáchara (ro), guachí, icotea caimana, icotea guáchara, mordedora, tortugaña, tortugana.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Chelydra serpentina acutirostris Peters 1862.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M 2002): Datos Deficientes (DD); categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluada.; categoría TFTSG (2011): Casi Amenazada (NT); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Originalmente *Chelydra acutirostris* fue descrita por Peters (1862) como una variante de *C. serpentina* a partir del holotipo (ZMB 4500), colectado en las cercanías de Guayaquil, Ecuador. Según Medem (1977) este indviduo correspondió a un neonato y su descripción no fue adecuada. Müller (1939) elevó a *C. var. acutirostris* a la categoría de subespecie y Phillips *et al.* (1996) propusieron que fuera reconocida como una especie verdadera, a partir de la evidencia obtenida utilizando isoenzimas y fragmentos de restricción de mtADN. Sites y Crandall (1997) cuestionaron los resultados de Phillips *et al.* (1996), ya que según ellos no se utilizó un criterio explícito para delimitar las especies. Sin embargo, Shaffer *et al.* (2008) a partir de datos de secuencias de la región control, obtuvieron los mismos resultados que Phillips *et al.* (1996), por lo que sugirieron explícitamente que *C. acutirostris* fuera reconocida como una especie independiente cuyo grupo hermano sería *C. rossignoni*.

Descripción
Caparazón ovalado, con 24 placas marginales, cinco vertebrales y ocho costales. Las placas marginales 1-10 son de borde liso y más o menos cuadradas en juveniles pequeños, pero más largas que anchas en los subadultos y adultos. Por el contrario, las marginales 11 y las supra-caudales son generalmente más anchas que largas y de borde aserrado. Las placas vertebrales y costales son pronunciadas y granuladas en los juveniles, pero se tornan lisas a medida que maduran los individuos (Medem 1977). Presenta una placa nucal pequeña, alargada y entera en los adultos, pero dividida en los juveniles por la sutura mediodorsal. El caparazón se hace mas ancho entre las placas marginales 8-9 y en los juveniles presenta una coloración negruzca, tornándose pardo en las elevaciones de las placas vertebrales y costales. En los adultos el caparazón es pardo oscuro con

las elevaciones de las placas vertebrales y costales mas oscuras (Medem 1977).

Plastrón de color amarillento y no osificado completamente, con forma de cruz y muy reducido, por lo que una gran porción de las partes blandas del animal se encuentran expuestas (Figura 4a). La cabeza es larga y ancha y el hocico es relativamente angosto y muy puntiagudo. Presenta entre uno o tres pares de bárbillas submandibulares (Figura 4b), las cuales le sirven para detectar el movimiento de las presas (Moll y Moll 2004). Ojos ubicados dorso-lateralmente, por lo que son visibles desde arriba (Medem 1977). Cola larga y su parte dorsal presenta tres hileras de escamas grandes y quilladas, mientras la parte ventral está cubierta por escamas pequeñas y lisas (Medem 1977). Extremidades son grandes y robustas y están provistas de membranas y largas uñas. Piel cubierta por pequeñas protuberancias epidérmicas.

No existen registros de la talla mínima reproductiva para la especie, pero se ha observado que los machos alcanzan un mayor tamaño que las hembras (Medem 1977). El aspecto externo es igual en los machos que en las hembras, pero se ha propuesto que la longitud precloacal es mayor en los machos que en las hembras del mismo tamaño.

Talla y peso

Es una especie relativamente grande, puede superar los 12 kg. En la revisión realizada por Medem (1977) de 16 individuos de museo, se reportó un largo del caparazón máximo de 31,9 cm en individuos provenientes de Colombia. Múnera-I. y Regalado-T. (2009) registraron una longitud máxima de 34,5 cm de LC en 14 individuos provenientes del Quindío. La talla máxima registrada para la especie es de 41 cm (Carr 1952), para un individuo de Ecuador. Sin embargo Medem (1977), considera que esta medición corresponde a un largo curvo y no a un largo recto. En los neonatos, a partir de cinco individuos, se reportó un largo del caparazón promedio de 3 cm (Carr 1952).

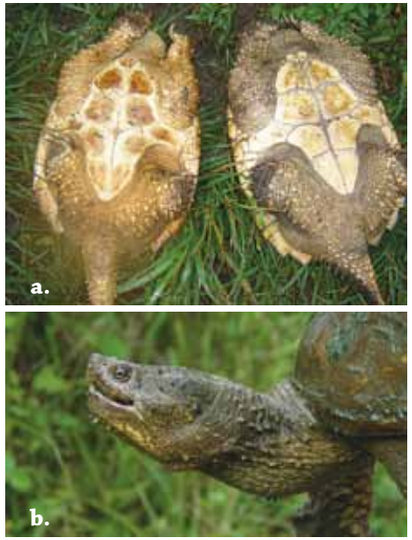


Figura 4. *Chelydra acutirostris*. a) Macho (izquierda) y hembra (derecha), río Espejo; b) acercamiento de la cabeza de una hembra adulta, quebrada Cristales (departamento del Quindío). Fotos: C. Múnera y A. Regalado, Á. Botero-B y A. Regalado, respectivamente.

Distribución

Países: Colombia, Costa Rica, Ecuador, Honduras, Nicaragua y Panamá.

Registros de ***Chelydra acutirostris***

Departamentos: Antioquia, Caldas, Cauca, Chocó, Córdoba, Nariño, Quindío y Valle del Cauca.
Cuencas: Caribe, Magdalena y Pacífico.
Subcuencas: Caribe (Amparadó, Atrato, Chigorodó, Pavarandó, Sinú, Tanela); Magdalena (Cauca, Espejo, La Vieja, Manso, Negro, Roble); Pacífico (Baudó, Bebedó, Condoto, Curay, Dipurdú, Docordó, El Valle, Guapi, Mira, Mataje, Pepé, Rosario, San Juan, Saundé) (Medem 1977).

Hábitat y ecología

Hábitat. Ríos, lagunas, pozos, remansos, pantanos, cabeceras de los caños, sistemas de riegos, zanjas de desagüe, estanques piscícolas y arroyos pequeños. En Colombia se ha observado que prefiere sustratos arenosos, fangosos o de hojarasca, donde puede permanecer enterrada por largas temporadas (Medem 1977, Múnera-I. y Regalado-T. 2009). Múnera-I. y Regalado-T. (2009) encontraron que preferían las aguas mansas, de alta turbidez, que presentaran troncos caídos en el cauce.

Ámbito doméstico (home range). Medem (1977) observó que los machos de esta especie pueden ocupar un territorio fijo, describiendo algunos comportamiento de territorialdidad. Por el contrario, Ortega-G. (2005) en un estudio sobre el área de actividad y uso de hábitat en una población de *C. acutirostris* en el Valle del Cauca, observó que las áreas de actividad de los individuos se solapaban, por lo que concluyó que no existía territorialidad ni jerarquías entre hembras y machos o entre juveniles y adultos.

Alimentación. Omnívora, consume invertebrados, pequeños vertebrados, carroña y vegetación acuática (Medem 1977).

Reproducción. La cópula se lleva a cabo dentro del agua (Rueda-A. *et al.* 2007). Múnera-I. y Regalado-T. (2009) observaron en agosto una pareja de *C. acutirostris* copulando en el río Espejo en el Quindío. Medem (1977) indica que la anidación en el bajo Atrato se da en febrero y Rueda-A. *et al.* (2007) indican que las posturas ocurren a principios del año. Las hembras excavan nidos a una distancia de hasta 50 m del cuerpo de agua (Medem 1977). La nidada contiene en promedio 27 huevos redondos, de aproximadamente 37 mm de diámetro (Medem 1977, Rueda-A. *et al.* 2007). El período de incubación se extiende alrededor de tres meses (Rueda-A. *et al.* 2007). Múnera-I. y Regalado-T. (2009) reportan la presencia de un neonato en

agosto y otro en octubre. Se desconoce el número de posturas durante la época de anidación (Medem 1977). La determinación del sexo de los neonatos en *C. serpentina* depende de la temperatura de incubación de los huevos (Yntema 1979) y presenta un patrón del tipo II (Ewert *et al.* 1994), donde las hembras se producen a temperaturas extremas y los machos se producen a temperaturas intermedias. En el trabajo de Medem (1977) se cita una talla mínima reproductiva de 20 cm a partir de la información obtenida de Mosiman y Bider (1965) para una población de *C. serpentina* en Quebec.

Depredación natural. Como depredadores naturales solo se reporta a la "babilla" *Caiman crocodilus* (Medem 1977).

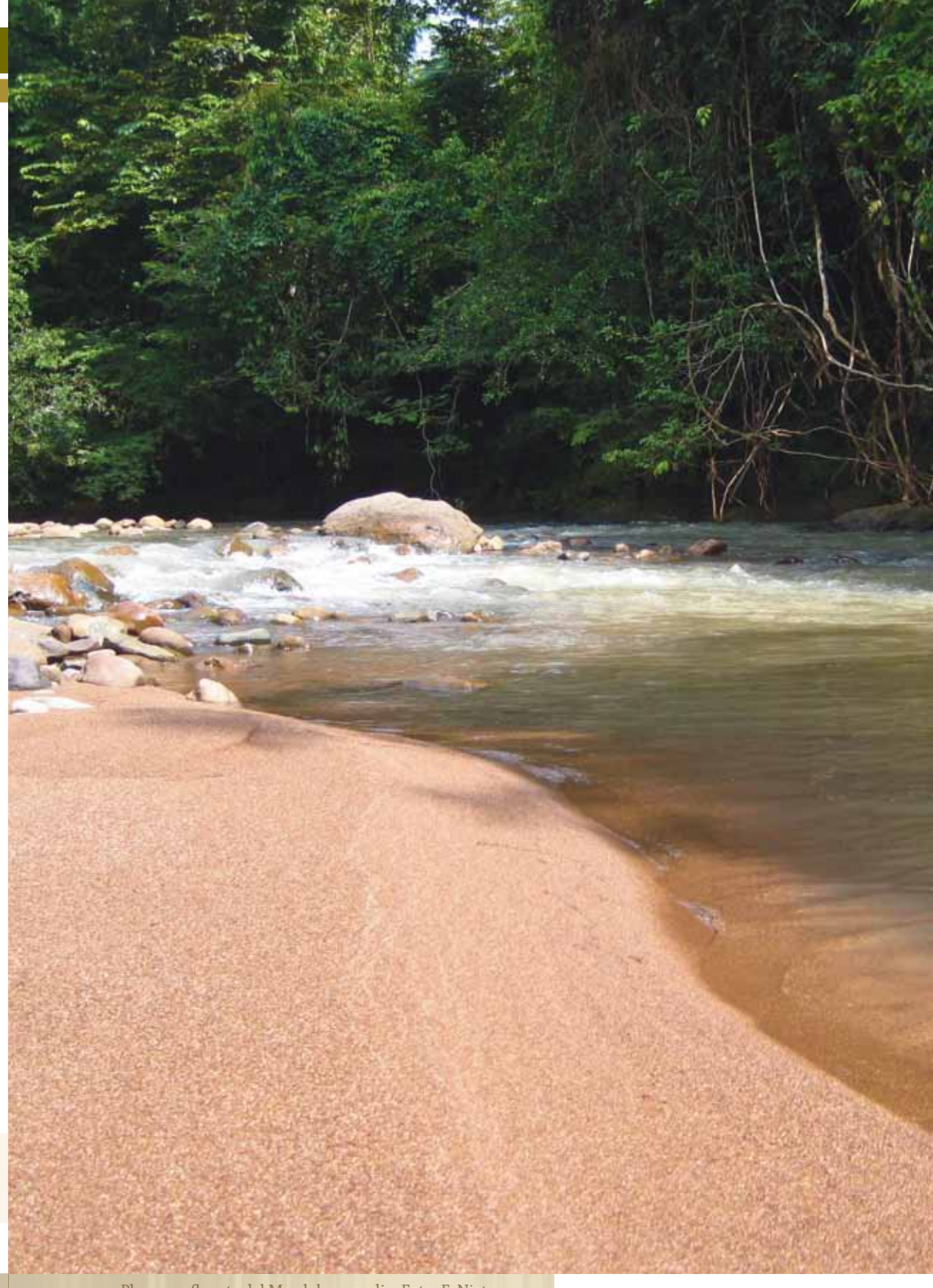
Comportamiento. Presenta hábitos diurnos y nocturnos (Medem 1977, Rueda-A. *et al.* 2007). Por su comportamiento agresivo es mejor conocida como tortuga mordedora. Cuando esta fuera del agua y se siente amenazada se enfrenta a sus potenciales atacantes dando pequeños saltos con la boca abierta, mientras deja escapar el aire fuertemente (Medem 1977).

Conservación

Amenazas. Esta tortuga que ocasionalmente se consumía en el Pacífico y el Caribe, ahora está siendo aprovechada en los departamentos del Quindío y Valle del Cauca, donde la población ha aumentado durante los últimos años y las condiciones económicas de los campesinos la hacen un recurso alimenticio valioso (Castaño-M. 2002). Adicionalmente, en las madreviejas del centro del Valle del Cauca una de las principales causas de disminución de las poblaciones es la destrucción del hábitat, ya que las madreviejas soportan grandes presiones antrópicas (actividades productivas) (Henao y Ruíz-P. 1996). La cacería por motivos de alimentación, comercio, mascotas, ornamento y creencias mágico religiosas amenaza igualmente las poblaciones en los departamentos del Chocó y Antioquia (Cuesta-R. *et al.* 2007).

Perspectivas para la investigación y conservación. Los datos mas detallados sobre la distribución de *C. acutirostris* en el país corresponden a los obtenidos por Medem en los setenta, por lo que sería de gran utilidad establecer la distribución actual de la especie, ya que es probable que se hayan detectado nuevas poblaciones. Es necesario realizar estudios poblacionales a largo plazo que permitan recopilar información ecológica y datos cuantitativos para evaluar el efecto de las diferentes amenazas detectadas. Además, es necesario identificar las poblaciones que presentan las mayores amenazas con el fin de establecer medidas de conservación adecuadas, así como poblaciones abundantes que garanticen la presencia de la especie en el país. Finalmente, sería importante realizar trabajos antropológicos que evalúen la relación hombre-tortuga y campañas de educación ambiental que disminuyan las presiones de cacería en las poblaciones cosechadas.

Autores
Adriana Caterine Regalado Tabares, Álvaro Botero-Botero, Catalina Múnera-Isaza, Andrés Fernando Ortega-Guio y Adriana Restrepo Isaza



Playa en afluente del Magdalena medio. Foto: F. Nieto

Hicoteas (*Trachemys callirostris*). Foto: F. Trujillo

Foto: F. Trujillo

FAMILIA EMYDIDAE

Tortugas de caja, tortugas de pozo, hicoteas

Distribución y diversidad

Se distribuye en Europa, Asia, África, Norte, Centro y Suramérica hasta Brasil, así como en un gran número de islas. Es una familia numerosa y diversificada que incluye dos subfamilias (Emydinae y Deirochelyinae), 10 géneros y 51 especies vivientes reconocidas (TTWG 2011). Todos los géneros, con la excepción de *Emys* se distribuyen en el nuevo mundo. El género *Trachemys* es el más diverso, con 16 especies descritas, que se distribuyen desde el norte de Estados Unidos hasta Argentina, y presentan en Estados Unidos su mayor diversidad (TTWG 2011). En Colombia se encuentran dos especies: *T. venusta* y *T. callirostris*.

Sistemática

La familia monofilética Emydidae hace parte del suborden Cryptodira. Su registro fósil se extiende desde el Cretáceo Superior y Paleoceno. Junto con las familias Geoemydidae y Testudinidae conforman el clado Testudinoidea. Se considera a los taxones Platysternidae o Testudinoidea como posibles grupos hermanos de esta familia, sin embargo, la posición de la familia Platysternidae (cuyo único representante viviente es la especie *Platysternon megacephalum*) es aun controversial (Iverson *et al*. 2007). Cervelli *et al.* (2003) y Krenz *et al.* (2005) ubican a Platysternidae dentro de una politomía junto con los demás integrantes de Testudinoidea. Por el contrario, Parham *et al.* (2006) y Thomson y Shaffer (2010) ubican a Platysternidae como grupo hermano de Emydidae. A pesar de utilizar una gran cantidad de datos moleculares, las relaciones al interior de la familia, particularmente la posición del género *Trachemys*, aun no han sido resueltas, debido posiblemente a la rápida y resiente radiación del grupo (Thomson y Shaffer 2010).

Descripción y biología

Esta familia incluye especies con una gran variedad de tamaños y formas. Algunas especies son tan pequeñas como *Clemmys muhlenbergii* que sólo alcanza 11 cm de largo recto del caparazón (LRC) y otras como *Pseudemys concinna,* pueden alcanzar los 40 cm de LRC (Vitt y Caldwell 2009). Los emídidos se caracterizan por tener la cabeza completamente lisa con pequeñas escamas divididas sobre la nuca y por poseer las escamas de los miembros anteriores planas y yuxtapuestas. Su caparazón es usualmente bajo y arqueado y el plastrón

es grande y bien desarrollado. Todas las especies tienen tres falanges en el segundo y tercer dedo manual excepto en el género *Terrapene*, donde hay solamente dos falanges como en las verdaderas tortugas terrestres de la familia Testudinidae. Algunas especies presentan quinesis en el plastrón (bisagras).

Este es uno de los grupos de tortugas con hábitos más diversos, incluyen especies semiacuáticas, acuáticas y terrestres, que pueden encontrarse desde aguas salobres (*Malaclemys terrapin*), ríos, lagos, caños y pantanos, hasta regiones áridas como los desiertos del suroeste de los Estados Unidos (*Terrapene*) (Vitt y Caldwell 2009). Sus hábitos alimenticios son muy variables, pero en muchas de las especies los neonatos son principalmente carnívoros. El dimorfismo sexual es muy acentuado, con las hembras más grandes que los machos. El tamaño de sus posturas es variable pero no muy numeroso (2 a 15 huevos) y está claramente relacionado con el tamaño de las hembras.

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Foto: L. Echeverri

Trachemys callirostris
(Gray 1856)

Nombre común y/o indígena
Jicotea, hicotea, icotea, galápago, morrocoy de agua, Colombian slider.

Nota importante
La información disponible sobre *T. c. callirostris* fue revisada recientemente por Bock *et al.* (2010).

Otros nombres usados y/o sinonimias
Pseudemys scripta callirostris (Williams 1956), *Trachemys scripta callirostris* (Iverson 1985), *Trachemys ornata callirostris* (Vanzolini 1995), *Trachemys dorbigni callirostris* (Wermuth y Mertens 1996).

Subespecies
Actualmente se reconocen dos subespecies (*sensu* Seidel 2002): *Trachemys callirostris callirostris* (hicotea colombiana) y *Trachemys callirostris chichiriviche* (hicotea venezolana) (sinonimia: *Pseudemys scripta chichiriviche* Pritchard y Trebbau 1984, *Trachemys scripta chichiriviche*, *Trachemys ornata chichiriviche*).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Casi Amenazada (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluada; categoría propuesta por el TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Gray (1856) nombró la especie *Emys callirostris*, con la localidad tipo "América" y Müller (1940) restringió la localidad tipo al "río Magdalena, Colombia". Boulenger (1889) la asignó como una subespecie dentro de la especie *Chrysemys ornata* y posterior a esto tuvo varios cambios de nomenclatura. Pritchard y Trebbau (1984) emplearon el nombre *Pseudemys scripta callirostris* para la hicotea colombiana y describieron una segunda subespecie (*P. s. chichiriviche*). Seidel (2002) elevó el taxón al nivel de especie (*Trachemys callirostris*) y reconoció ambas subespecies. Jackson *et al.* (2008) analizaron datos mitocondriales y concluyeron que su filogenia soporta la taxonomía propuesta por Seidel (2002), pero la relación entre *T. venusta, T. c. callirostris* y *T.c. chichiriviche* no quedó resuelta. Recientemente, Fritz *et al.* (2012) expandieron los datos moleculares con genes nucleares y sinonimizaron la hicotea colombiana y venezolana al nivel de subespecies (*Trachemys ornata callirostris* y *T. o. chichiriviche*, respectivamente). El cambio propuesto por Fritz *et al.* (2012) implicaría que Colombia posee dos subespecies de *Trachemys ornata* (*T. o. venusta* y *T. o. callirostris*). A la fecha, este cambio nomencla-

tural es considerado como provisional por el grupo de trabajo sobre la taxonomía de tortugas de la UICN (TTWG 2011), y por consiguiente se utilitizará a la propuesta taxonómica de Seidel (2002) en el presente volumen, hasta que se alcance un consenso sobre el estado nomenclatural de las poblaciones colombianas. Cabe anotar que Medem (1962) ya había reconocido las dos subespecies para Colombia con los nombres de *Trachemys scripta callirostris* y *Trachemys scripta ornata* y en ese trabajo suministró las características morfológicas y la distribución de cada una.

Descripción

Caparazón más ancho al nivel de las escamas marginales VII y VIII y más alto al nivel de la escama vertebral III, con cinco escamas vertebrales, cuatro escamas pareadas costales y 12 escamas pareadas marginales (Figura 5a). Plastrón ancho y plano con una muesca posterior (Figura 5b). El puente que unifica el plastrón con el caparazón puede extenderse hasta 40% de la longitud total del caparazón. Cabeza grande, dorsalmente plana o cóncava, con un hocico cónico (Figura 5d). La especie presenta dimorfismo sexual

Figura 5. *Trachemys callirostris calllirostris*. a) Adulto vista dorsal; b) adulto vista ventral; c) neonato; d) detalle de la cabeza. Fotos: V. P. Páez (a, b), A. Restrepo (c), F. Trujillo (d) .

(Medem 1975, Sampedro-M. *et al.* 2003), las hembras exhiben tamaños corporales más grandes que los machos, con cabezas más anchas, caparazones más altos, y colas más delgadas y cortas. En algunas poblaciones, las hembras también son más melánicas que los machos (Sampedro-M. *et al.* 2003).

Los caparazones son verde brillante con una mancha negra pronunciada en cada escama marginal. La mancha negra en las escamas vertebrales está acompañada por dos rayas anchas curvi-lineares. Plastrón con un patrón complejo y generalmente simétrico de manchas negras que varía entre individuos, a medida que los individuos crecen, se van perdiendo las marcas del caparazón y el plastrón, con la excepción de las machas negras y líneas amarillas de las escamas marginales (Figura 5d). Al alcanzar el tamaño adulto, el caparazón normalmente es de color uniforme, aunque algunos individuos mantienen marcas circulares alrededor de las fisuras intermarginales. El plastrón de los adultos normalmente también pierde su patrón complejo.

Trachemys c. callirostris se distingue de *T. c. chichiriviche* en términos de la forma del segundo hueso neural (hexagonal *vs.* octagonal o heptagonal, respectivamente) y varios aspectos de su coloración (Pritchard y Trebbau 1984). La proporción longitud plastrón/longitud caparazón es mayor de 0,89 en *T. c. callirostris*, pero no en *T. c. chichiriviche*, mientras el tamaño máximo reportado para hembras es mayor que 35 cm LRC en *T. c. chichiriviche*, pero no en *T. c. callirostris* (Seidel 2002). Pritchard y Trebbau (1984) también mencionaron que los individuos de *T. c. chichiriviche* alcanzan tamaños corporales mayores (28-33 cm LRC *vs.* 19-25 cm LRC en *T. c. callirostris*), pero esta generalización estuvo basada en una comparación con relativamente pocos individuos. Recientemente, se ha documentado individuos de *T. c. callirostris* con tamaños corporales dentro del intervalo que se reportó para *T. c. chichiriviche* (tamaño máximo para hembras = 31,5 cm LRC, para machos = 29,9 cm LRC). Igualmente, se ha documentado que la distribución de los tamaños corporales de las hicoteas varía entre poblaciones que experimentan condiciones ambientales o niveles de cosecha diferentes (Bernal *et al.* 2004, Daza 2004, Daza y Páez 2007), lo que pone en duda la validez de las comparaciones de tamaños corporales promedios o máximos como características taxonómicas. *T. callirostris callirostris* se distingue de *Trachemys venusta* (ver ficha en este volumen) porque la segunda presenta bandas amarillas longitudinales en las tomias (superficie queratinizada de la boca), principalmente en la inferior y parte ventral de la cabeza hasta la región gular, en lugar de los ocelos amarillos bordeados de oscuro que se observan en *T. c. callirostris*. También en *T. c. callirostris* la banda post-orbital de la cabeza es roja en vez de amarilla, rojiza o anaranjada e inicia de uno o dos centímetros después del ojo en vez de estar en contacto con éste. También hay diferencias sutiles en la forma de la escama cervical, escama vertebral I, hueso escuasmosal y el cráneo. Seidel (2002) menciona que otra diferencia entre estas dos especies es que en *T. venusta* sobre la superficie gular se observa una figura amarilla en forma de "Y", sin embargo, McCord *et al.* (2010) no están de acuerdo con que este carácter se pueda usar para diferenciar estas dos especies.

Talla y peso

Las longitudes máximas registradas para *T. callirostris* son de la localidad de Puerto Badel (Bolivar) con hembras de 35 cm de

longitud recta del caparazón (LRC) y 7 kg en peso corporal (Bonilla com. pers.). El promedio del tamaño de los recién nacidos incubados naturalmente en varias localidades del Magdalena medio fue de aproximadamente 30 mm LRC y 6,5 g (Correa-H. 2006, Restrepo *et al.* 2007). El promedio para los neonatos medidos en en la mina del Cerrejón (La Guajira) fue de 34,8 mm y peso 10 g (Legizamo 2012).

Longevidad

Aunque es difícil extrapolar para especies longevas con estudios demográficos cortos, Cortés-D. (2009b) no encontró evidencia de diferencias en la sobrevivencia de machos y hembras durante los cuatro meses de su estudio.

Distribución

Países: Colombia y Venezuela.
Departamentos: Antioquia, Atlántico, Bolívar, Cesar, Córdoba, Cundinamarca, La Guajira, Magdalena, Santander y Sucre.
Cuencas: Caribe y Magdalena.
Subcuencas: Caribe (bajo río Sinú) (Castaño-M. 2002); Magdalena (bajo Cauca, San Jorge).

Hábitat y ecología

Hábitat. La hicotea colombiana es generalista en términos de hábitat, ocupando una variedad de cuerpos permanentes de aguas lóticas de poca corriente o lénticas en zonas abiertas de elevaciones bajas. En Rueda-A. *et al.* (2007) se menciona que los "adultos gustan de las zonas fluviales con corrientes", pero en ninguno de los trabajos revisados se ha encontrado soporte para esta afirmación, y de hecho se ha observado que los adultos normalmente no se encuentran en los ríos con

Registros de ***Trachemys callirostris***

corriente fuerte. Su área de distribución posiblemente es más amplia hoy dia, como consecuencia de los trasplantes (caso del embalse de Hidroprado), y por la deforestación en el norte de Colombia y Venezuela, ya que las hicoteas tropicales no proliferan en hábitats rodeados por bosque continuo, presumiblemente debido a la falta de áreas abiertas para la anidación (Moll y Legler 1971).

Alimentación. Sólo hay datos de hembras adultas que mostrarón una dieta omnívora (Lenis 2009).

Reproducción. En el bajo río Sinú y en la Depresión Momposina la anidación ocurre en el verano, desde diciembre a mayo

y también durante el veranillo, desde julio a agosto (Medem 1975, Bernal *et al.* 2004, Galvis 2005, Correa-H. 2006, Restrepo *et al.* 2006, 2007, Páez datos sin publicar). Las hembras normalmente anidan cerca de la orilla, aunque también se han documentado nidos ubicados a más de 50 m del cuerpo de agua (Medem 1975, Bernal *et al.* 2004, Correa-H. 2006, Restrepo *et al.* 2006). Las hembras prefieren anidar en suelos húmedos y con vegetación herbácea (Medem 1975, Bernal *et al.* 2004, Correa-H. 2006, Restrepo *et al.* 2006). En 1966, Medem (1975) encontró ocho nidos de la ciénaga de Totumo en el departamento de Atlántico que contenían desde 11 hasta 23 huevos, y mencionó reportes de personas locales cosechando nidos de hasta 30 huevos. Correa-H. (2006) documentó un intervalo de 5 a 21 huevos en 45 nidos de Isla Pava en la ciénaga La Rinconada, comparables al intervalo de 1 a 22 huevos en 61 nidos en Isla León en el complejo Pijiño (Bernal *et al.* 2004, Restrepo *et al.* 2007), ambos en el departamento de Magdalena, con un tamaño promedio en ambos sitios de aproximadamente 11 huevos por nido. Cortés-D. (2009b) encontró nidadas de 4 hasta 17 huevos (promedio de 9,5 huevos, n = 45) en la ciénaga de El Congo en el departamento de Cesar. En el bajó río Sinú con una muestra de 454 nidos también se obtuvo un promedio de 11 huevos por nido con un intervalo de 3 a 25 huevos (Galvis 2005). Dado que el tamaño del nido está correlacionado con el tamaño corporal de la hembra (Daza 2004, Correa-H. 2006) y el promedio del tamaño de las hembras en poblaciones con mayor depredación humana es menor (Bernal *et al.* 2004, Daza 2004, Daza y Páez 2007), estos resultados son consistentes con la hipótesis de que las hicoteas en el norte de Colombia hoy en día son más pequeñas que en años anteriores debido a las tasas elevadas de explotación a que han sido sometidas. Los huevos presentan una variación de 3-4,5 mm largo, 1,8-2,6 mm de ancho y un peso promedio de 11-12 g (Bernal *et al.* 2004, Daza 2004, Galvis 2005, Correa-H. 2006, Restrepo *et al.* 2007).

Medem (1975) reportó un intervalo de periodos de incubación de 69 a 93 días en un nido trasladado y tres nidos naturales de *T. c. callirostris*. En Isla Pava, 56 nidos tuvieron un promedio de 56 días de incubación (Correa-H. 2006), mientras en Isla León, 22 nidos presentaron un promedio de 53 días de incubación (Restrepo *et al.* 2007). Medem (1975) midió temperaturas de incubación entre 30 a 33 °C en los tres nidos naturales. Restrepo *et al.* (2007), colocaron 'data-loggers' en 12 nidos naturales en Isla León, de los cuales uno fue depredado y cuatro no eclosionaron. El pisoteo de ganado es otra causa importante de pérdida de nidadas (Galvis 2005, Restrepo *et al.* 2007). Las temperaturas de incubación de los cuatro nidos que no eclosionaron fueron significativamente menores que las temperaturas de nidos que produjeron neonatos. Los neonatos fueron sexados y todos eran hembras (de nidos con promedios entre 31 a 32,6 °C), indicando que la especie presenta determinación sexual dependiente de la temperatura.

En una muestra de 54 hembras anidantes provenientes de cuatro localidades de la región Momposina, Daza (2004) encontró que el intervalo de LRC de las hembras reproductivas fue de 14,8-21,5 cm, con un valor promedio de 18,5 cm. En una muestra de 1.348 individuos en la ciénaga El Congo en el departamento de Cesar, Cortés-D. (2009b) documentó proporciones sexuales de 2,4 hembras:1 macho. Por medio de la inspección de las gónadas de un número no especificado de individuos que

fueron encontrados muertos en las mallas de los pescadores, Cortés-D. (2009b) estimó un tamaño mínimo de madurez sexual de 10 cm LRC para machos y 17 cm para hembras. Diferencias en las tasas de maduración sexual es un factor que podría explicar sesgos en las proporciones sexuales de adultos dentro de una población (Gibbons 1990). Otro posible factor es la diferencia en las tasas de sobrevivencia de los sexos.

Depredación natural. Se ha propuesto que las tasas de depredación natural de los nidos es menor en islas (Drummond 1983). Bernal *et al.* (2004) y Restrepo *et al.* (2007) reportaron tasas de pérdida de nidos durante dos años en Isla León de 23% y 47%, Correa-H. (2006) cuantificó pérdidas del 83% en Isla Pava, con la mayoría de estos nidos depredados por el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*). Galvis (2005) documentó que en el bajo río Sinú, el principal depredador también fue el lobo pollero. Medem (1975) también registró depredación de nidos de *T. c. callirostris* por parte de cusumbos (*Procyon* sp.), zorros (*Cerdocyon thous*), armadillos (*Dasypus novemcinctus*) y aves rapaces. Las tasas de eclosión de los nidos no depredados en el estudio en Isla León fueron de 13% y 56% (Bernal *et al.* 2004, Restrepo *et al.* 2007) versus 31% en Isla Pava (Correa-H. 2006). Algunos de los huevos que no eclosionaron fueron infestados por hormigas (géneros *Solenopsis*, *Crematogasater*, *Dorymyrmex*, *Camponotus*, *Paratrechinia*), hemípteros (familia Cydnidae), adultos y larvas coleópteros (familias Tenebrionidae y Carabidae) y dípteros (familia Sarcophagidae). Estos casos pueden ser simplemente infestaciones oportunas de huevos que murieron por otras razones. Igualmente, en Isla Pava, el 48% de los nidos fueron infestados por hongos (*Trichocladium* sp., *Scedosporium apiospermum*, *Fusarium* sp. *Penicilium* sp. y *Chrysonilia sitophila*) y en el bajo río Sinú el 20%.

Genética. Empleando electroforesis de alozimas, Martínez *et al.* (2007) caracterizaron genéticamente seis poblaciones de *T. c. callirostris* separadas por distancias de entre 20 a 57 km en la Depresión Momposina y encontraron bajos niveles de variación genética y ninguna evidencia de estructura genética. Análisis de individuos muestreados sobre una escala geográfica mayor (medio y bajo Magdalena y río San Jorge), lograron documentar diferencias genéticas entre estas poblaciones (Bock, datos sin publicar), pero no suficientes para designarlos como unidades de manejo o unidades evolutivamente significativas (Moritz 1994). La única evidencia de unidades evolutivamente significativas dentro de *T. callirostris* es la existencia de las dos subespecies (*T. callirostris callirostris y T. callirostris chichiriviche)*, aunque la población disyunta de *T. c. callirostris* en el Lago Maracaibo debería ser considerada como una unidad de manejo distinta a las otras poblaciones de la subespecie.

Observaciones adicionales. Actualmente, la serranía Abibe separa los rangos distribucionales de *T. callirostris* y *T. venusta* en el noroccidente de Colombia. Hay una disyunción en la distribución de *T. callirostris* en el oriente, con las poblaciones de los ríos que entran al margen occidental de Lago Maracaibo en Venezuela separadas de las poblaciones Colombianas de la Guajira (Pritchard y Trebbau 1984). La subespecie *T. c. chichiriviche* tiene una distribución restringida a ríos de la costa venezolana desde el río Tocuyo en el estado Falcón hasta Morón en el estado Carabobo (Pritchard y Trebbau 1984).

Supuestamente, antes también habitaba zonas costeras al occidente hasta La Ciénaga Marimonda del golfo de Urabá y al oriente hasta el río Ranchería (Medem com. pers. en Pritchard y Trebbau 1984), aunque estas poblaciones presumiblemente han sido extirpadas. Recientemente, ha sido trasplantada a la represa de Hidroprado en el Tolima, donde actualmente hay una población abundante que se reproduce bien (Castaño-M. com. pers.).

Una muestra de 264 hembras adultas mostraron una tasa de parasitismo de 56% de los individuos por parte de digeneos (Filo Platelmintos: Clase Trematoda) en sus pulmones e intestinos (Lenis 2009, Lenis y Vélez 2011), además de documentar la presencia de una nueva especie de monogéneo (Filo Platelmintos: Clase Monogenea) habitando en las cavidades bucales y cloacales de algunos individuos (Lenis y García-P. 2009).

Conservación

Amenazas. Sin duda, la amenaza más grande para la especie es la explotación por el hombre. Dentro de su área de distribución los adultos de ambos sexos son cosechados activamente todo el año empleando una variedad de técnicas (Fuentes *et al.* 2003, MAVDT-Unal 2009) y capturados incidentalmente en las mallas de pescadores. La cosecha aumenta durante la época de anidación, cuando las hembras adultas salen a poner. En algunos lugares los huevos también son cosechados activamente, en otros sitios solo se consumen los huevos encontrados dentro de las hembras. En el norte de Colombia, se estima que solo el 30% de los adultos cosechados son consumidos localmente y la mayoría de los individuos son trasportados a los mercados de las grandes ciudades (De La Ossa 2003). Por ejemplo, Castaño-M. *et al.* (2005) documentaron que hay tráfico de hicoteas desde Sucre hacia Córdoba. Las cifras sobre la tasa de cosecha humana son astronómicas. Se estima que más que 1'000.000 *T. c. callirostris* son cosechadas anualmente solamente en la región de La Mojana en el departamento de Sucre (Aguilera-G. y Neira-M. 1999, Corpoica 1999, Palacios *et al.* 1999, De La Ossa 2003). En otra zona rural del mismo departamento, han documentado que la mitad de todos los ciudadanos participan en actividades relacionadas con la cosecha. Si se generaliza esta proporción de cosecha a toda la población rural de La Mojana (con 75.000 residentes; Santos y Huertas-A. 2003), implicaría que un cazador típico de tortugas de la región es responsable de la extracción de en promedio 27 individuos adultos cada año. De los 90 cazadores y/o comercializadores de tortugas en el municipio de Caimito en Sucre, hay una capacidad de procesar 13.644 hicoteas en una estación reproductiva (De La Ossa *et al.* 2011), indicando una tasa de extracción de 150 tortugas por persona en solo cinco meses. Palacios *et al.* (1999) estimaron que la extracción de hicoteas en toda la costa Caribe de Colombia en un año se aproxima a 2'000.000 de individuos. En el corregimiento de San Nicolás (Bolivar), se encontró que de 570 habitantes el 50% de la población se dedica a la pesca y esta actividad incluye la caza ocasional de tortugas, especialmente durante la época de sequía, que corresponde a la época reproductiva de la especie. De esos habitantes 15 se dedican de manera exclusiva a la extracción de la hicotea durante todo el año. Al hacer el seguimiento de cinco de los 15 cazadores, en la época de lluvia extrajeron aproximadamente 173 hicoteas y en la época de sequia aproximadamente 352 (Bonilla com. pers.). También existe una cosecha

no cuantificada de juveniles cada año para el mercado ilegal de mascotas (Methner 1989). Esta magnitud de cosecha implica que las densidades de *T. c. callirostris* en estas zonas deben ser altas, como ha sido documentado para otras especies de hicoteas tropicales (Iverson 1982, Moll 1990), pero se carece de estimaciones rigurosas de tamaños o tendencias poblacionales de *T. c. callirostris* en Colombia. Sin embargo, los residentes de zonas donde la especie se distribuye informan que las densidades han disminuido recientemente debido a la sobre-cosecha (Fuentes *et al*. 2003). Por ejemplo, los cazadores en la ciénaga Cocotá en el bajo río Cauca recuerdan tasas de cosecha de hasta 300 individuos de *T. c. callirostris* cada mes, pero se quejan que la tasa ha disminuido a una décima parte de esta cifra (Aguilera 1998).

La contaminación ambiental y la alteración del hábitat también afectan la distribución y abundancia local de poblaciones de *T. callirostris*. Por ejemplo, los proyectos hidroeléctricos pueden alterar el ciclo hidrológico normal, reduciendo el volumen de agua disponible para las ciénagas ubicadas río abajo de los embalses e inundando los nidos al liberar el agua (Bernal 2003). Las quemas de los pastizales durante la época reproductiva matan a las hembras reproductivas y/o destruyen los nidos; igualmente muchos nidos se pierden a causa de las pisadas del ganado. Finalmente, las especies exóticas pueden representar otra amenaza potencial para la especie. Por ejemplo, en Venezuela, se han liberados juveniles de *T. scripta elegans* importados de los EE.UU. como mascotas (Pritchard y Trebbau 1984, Warwick 1986) y se ha establecido una población en el Lago Maracaibo (Barrios com. pers.), creando la posibilidad de competencia ecológica con las dos subespecies de *T. callirostris* presentes, o la posibilidad de hibridaciones y contaminación genética de las poblaciones nativas.

Perspectivas para la investigación y conservación. El gobierno colombiano publicó en el 2009 un plan de manejo para las hicoteas en Colombia (MAVDT-Unal 2009), y se han financiado algunos proyectos para la elaboración de protocolos de monitoreo de poblaciones, nidos y amenazas y capacitación a personal gubernamental encargado del manejo de los decomisos (Bonilla com. pers.). La Universidad de Antioquia actualmente está ejecutando dos proyectos con *T. callirostris*, uno sobre demografía empleando marca recaptura, y otro para evaluar la posibilidad de que las tortugas en zonas de influencia de actividad minera artesanal de oro estén bioacumulando concentraciones peligrosas de mercurio en sus tejidos. La legislación ambiental diseñada para regular la cosecha de la especie no es efectiva, pero tal vez el consumo pueda disminuir si se documenta que su ingestión representa un riesgo para la salud humana, por lo menos en algunas poblaciones dentro de su área de distribución.

En Colombia, las únicas áreas protegida dentro del área de distribución de *T. c. callirostris* son el Santuario de Fauna y Flora Ciénaga Grande de Santa Marta, un sitio Ramsar compuesto de un complejo de 20 ciénagas en la costa Caribe con niveles variables de salinidad. La porción del Santuario más al sur es inundada anualmente por las aguas dulces del río Magdalena, y probablemente es el mejor sitio para *T. c. callirostris* en la reserva. Al parecer el Santuario de Flora y Fauna "El Corchal del Mono Hernandez" también está en la zona de distribución de la especie.

Consideraciones finales. Si la propuesta taxonómica de Fritz *et al*. (2012) es aceptada, representaría la segunda vez en su historia taxonómica que "*callirostris*" es rebajada desde la categoría de especie hasta el nivel de subespecie. La inestabilidad taxonómica puede ser frustrante para algunos (Padial y de la Riva 2006), pero se debe esperar cambios taxonómicos en casos donde la ignorancia en la información es amplia, y se tiene la esperanza de eventualmente lograr una taxonomía estable que refleje la verdadera historia evolutiva de la biodiversidad. Los últimos diez años de publicaciones sobre la taxonomía de las tortugas continentales de la familia Emydidae son un buen ejemplo. Seidel (2002) publicó un cladograma de los taxones de *Trachemys* basado en 23 caracteres morfológicos, en donde *T. callirostris* se agrupó cerca de las especies de las islas del Caribe y no con su especie parapátrica en el continente *T. venusta*. Esta propuesta filogenética llevo a sugerir que *T. callirostris* llegó a Suramérica por dispersión transmarina desde las Antillas. Un año después, Stephens y Weins (2003) publicaron una hipótesis de las relaciones filogenéticas dentro de la familia Emydidae, con base en datos morfológicos y moleculares, en donde *T. callirostris* y *T. venusta* aparecieron como taxones hermanos, ambos relacionados con otras especies del Caribe, implicando que *T. venusta* tuvo un origen Suramericano y se dispersó posteriormente hacia América Central. Jackson *et al*. (2008) propusieron una filogenia molecular dirigida específicamente al género *Trachemys* y obtuvieron de nuevo que *T. callirostris* y *T. venusta* se encuentran más cercanamente relacionadas, pero esta vez con afinidades más fuertes a especies de América Central. El análisis de Fritz *et al*. (2012) básicamente corroboró este último estudio, con el aporte adicional de incluir un análisis que estimó la fecha de divergencia entre los diferentes taxones, donde concluyen que las hicoteas colonizaron el noroccidente de Suramérica desde América Central muy recientemente (entre 2,2 y 2,5 millones de años).

Se considera que el análisis de Fritz *et al*. (2012) es un aporte valioso para el entendimiento de las relaciones evolutivas y el origen de las especies colombianas, pero en este volumen, se decidió que es prematuro aceptar los cambios taxonómicos allí propuestos, hasta que la comunidad científica tenga tiempo de evaluarla y llegar a un consenso (TTWG 2011).

Autores
Brian C. Bock, Vivian P. Páez y Juan M. Daza

Foto: O. A. Castro

Trachemys venusta
(Gray 1856)

Nombre común y/o indígena
Hicotea, icotea, jicotea, pecho de carey, hicotea mesoaméricana.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Pseudemys scripta venusta Moll y Legler 1971, *Trachemys scripta venusta* Iverson 1985, *Trachemys venusta* Seidel 2002, *Trachemys ornata venusta* Fritz *et al.* 2012.

Subespecies
Actualmente hay cuatro subespecies reconocidas (McCord *et al.* 2010): *Trachemys venusta cataspila* (hicotea de Huasteca), *Trachemys venusta iversoni* (hicotea de Yucatán), *Trachemys venusta panamensis* (hicotea de Panamá) y *Trachemys venusta uhrigi* (hicotea de Uhrig). La última subespecie corresponde a la hicotea presente en el Chocó colombiano.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Vulnerable (VU D2); categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluada; categoría propuesta por TFTSG (2011): Datos Deficientes (DD); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Gray (1856) nombró a la especie *Emys venusta* y Smith y Smith (1980) restringieron su localidad tipo a "Honduras". Williams (1956) examinó un ejemplar de Urabá y concluyó que éste pertenecía a la subespecie *T. s. ornata* distribuida principalmente en América Central, y mencionó la particularidad del ejemplar colombiano de poseer un banda post-orbital muy ancha en relación con los ejemplares de otras poblaciones centroamericanas. Moll y Legler (1971) plantearon que las hicoteas del noroccidente de Colombia tienen mayor afinidad con las hicoteas de la costa Pacífica de Panamá, como es la subespecie *T. scripta venusta*. Pritchard y Trebbau (1984) emplearon el nombre *T. scripta ca. venusta*. Iverson (1985) cambió el nombre del género a *Trachemys*. Seidel (2002) devolvió el taxón al nivel de especie (*Trachemys venusta*) y reconoció tres subespecies; *T. v. venusta* (Colombia), *T. v. cataspila* y *T. v. grayi*. McCord *et al.* (2010) describieron tres nuevas subespecies de *T. venusta*, incluyendo *T. v. uhrigi* (costa Caribe de América Central desde Honduras hasta Colombia). Finalmente, Fritz *et al.* (2012) analizaron datos moleculares de varios de los taxones reconocidos por Seidel (2002) como especies y unificaron varias de estas especies bajo el nombre *Trachemys ornata*, con un área de distribución que va desde la costa Caribe de México por América Central hasta Colombia y Venezuela, con las subespecies *T. o. venusta* y *T. o. callirostris*, habitando el territorio colombiano. El cambio taxonómico propuesto por Fritz *et al.* (2012) es aún considerado como provisional por el grupo de trabajo sobre la taxonomía de tortugas de la UICN (TTWG 2011), y por eso se sigue empleando el sistema taxonómico de Seidel (2002) y McCord *et al.* (2010) en el presente volumen.

Descripción
Caparazón ovalado con el extremo posterior un poco más ancho que el anterior y ligeramente levantado, posee una quilla vertebral y en cada escama presenta un ocelo grande y completo de color negro o café oscuro bordeado de bandas verdes oscuras y naranjas, tanto la quilla como los ocelos se hacen imperceptibles o difusos en los adultos (Figura 6a). Plastrón grande, con los puentes anchos y de fondo amarillo con un diseño simétrico oscuro (Figura 6b). Cabeza con una banda ancha amarilla, rojiza o anaranjada que va desde el margen posterior del ojo hasta el cuello. Extremidades con un patrón de bandas oscuras y claras. La especie presenta dimorfismo sexual, tanto en términos del tamaño corporal (hembras más grandes) (Moll y Legler 1971), como en términos de su forma (los machos adultos exhiben un plastrón cóncavo, un hocico delgado y levantado) y una cola relativamente más larga que las hembras. Los recién nacidos miden aproximadamente 36 mm LRC (Moll y Legler 1971, Savage 2002) y en ellos los ocelos de los escudos del caparazón son amarillo o naranja brillante y presentan un patrón de líneas oscuras en el plastrón, las cuales desaparecen desde el centro hasta la periferia del plastrón durante el crecimiento corporal (Castaño-M. 2002).

Trachemys venusta se distingue de *T. callirostris callirostris* porque presenta en las tomias (superficie queratinizada de la boca) y parte ventral de la cabeza hasta la región gular, bandas amarillas longitudinales, en lugar de ocelos amarillos bordeados de oscuro; también porque la banda post-orbital de la cabeza es amarilla, rojiza o anaranjada en vez de roja e inicia en contacto con el ojo en vez de uno o dos centímetros después. También hay diferencias sutiles en la forma de la escama cervical, escama vertebral I, hueso escuasmosal y el cráneo. Seidel (2002) mencionó que otra diferencia entre estas dos especies es que en *T. venusta* se observa una figura amarilla en forma de "Y" sobre la superficie gular. Sin embargo, McCord *et al.* (2010) no estan de acuerdo con que este carácter se pueda usar para diferenciar estas dos especies.

Talla y peso
Puede llegar a medir hasta 48 cm de longitud recta del caparazón (LRC) y pesar hasta 5 kg. Sin embargo, para Colombia las longitudes máximas registradas son de 29,6 cm de LRC para hembras y 18 cm para machos (Castaño-M. 2002). Una generalización en la literatura es que las hicoteas tropicales alcanzan tamaños corporales mayores que las hicoteas de las zonas templadas (Moll y Legler 1971, Moll y Moll 1990, Moll 1994), presumiblemente como consecuencia de las diferencias entre estas zonas en el tamaño de los neonatos y las subsecuentes tasas de crecimiento anuales (Tucker *et al.* 1999).

Distribución

Países: Colombia, Costa Rica, Honduras, México, Nicaragua y Panamá.
Departamentos: Antioquia y Chocó.

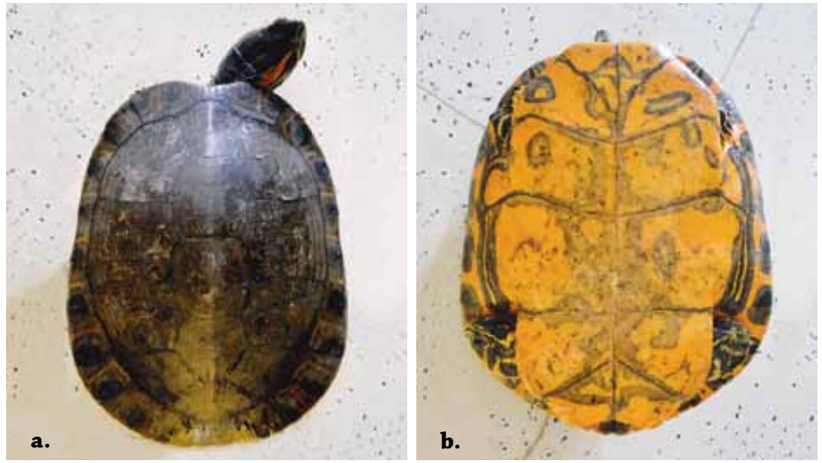


Figura 6. *Trachemys venusta*. a) Vista dorsal y b) vista ventral de un individuo en cautiverio en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco. Fotos: A. Castro.

Cuencas: cuenca baja del río Atrato y tributarios de la costa Caribe del golfo de Urabá hasta la serranía Abibe, que actualmente separa las áreas de distribución de *T. venusta uhrigi* y *T. callirostris callirostris*.

Hábitat y ecología

Hábitat. Es una especie diurna. Moll y Legler (1971) reportaron que los recién nacidos permanecen escondidos en la hojarasca en tierra hasta un mes después de salir del nido. Los juveniles eventualmente entran el agua, donde permanecen en la vegetación flotante en áreas lejanas al cauce principal del río, y se alimentan principalmente de insectos (Moll y Legler 1971, Moll 1990, Savage 2002). Mientras crecen, los subadultos entran a aguas más profundas y consumen más material vegetal. En Colombia, los adultos ocupan ciénagas, lagunas, remansos y jagüeyes en zonas abiertas y de poca corriente (Castaño-M. 2002).

Registros de ***Trachemys venusta***

Alimentación. No hay información para Colombia. En las otras áreas de distribución se ha observado que en los adultos más grandes, el 93% del volumen de la dieta es material vegetal, pero aun así, la mayoría de los adultos siguen consumiendo algún material animal (sobre todo los machos), por lo cual se ha considerado que la especie es omnívora (Moll y Legler 1971, Moll 1990, Savage 2002).

Reproducción. Las hembras anidan en áreas relativamente abiertas (Moll y Legler 1971), aunque a veces hay vegetación herbácea sobre el suelo donde ponen (Vogt 1990). En México y Panamá, hay una estacionalidad en la actividad reproductiva, que está restringida al verano (Moll y Legler 1971, Vogt 1990), aunque Savage (2002) mantiene que poblaciones de esta especie en Costa Rica tienen actividad reproductiva aún durante el invierno y por lo tanto las hembras anidan todo el año. Rueda-A. *et al.* (2007) reportaron que la temporada reproductiva de esta especie ocurre al inicio de la estación de lluvias en abril y mayo, pero no indican en cual región. Colonos de Lomas Aisladas y de Belen de Bajirá en los límites entre los departamentos de Antioquia y Chocó, reportan que *T. venusta* pone en enero (Castaño-M. obs. pers.) y Medem (1962) también recogió informes verbales de pobladores locales que indicaron que las poblaciones en el bajo Atrato pone desde diciembre.

Moll y Legler (1971) registraron nidos ubicados desde menos de un metro hasta 400 m distancia del río, mientras Savage (2002) reportó nidos ubicados hasta 1,6 km del cuerpo de agua más cercano. La relación entre el tamaño corporal de las hembras y el tamaño de la nidada (ver Capítulo 14) y las diferencias en las tasas de crecimiento corporal y tamaños para alcanzar la madurez sexual entre poblaciones de *T. venusta* (ver arriba), generan una variación en el tamaño promedio de los nidos, con poblaciones en México que exhiben intervalos entre 12-22 huevos por nido (Alvarez del Toro 1982, Vogt 1990), versus 8-35 huevos por nido en Costa Rica (Cabrera-P. y Rojas-M. 1995, Savage 2002), 9-25 huevos por nido en Panamá (Moll y Legler 1971) y 12-24 huevos por nido en Colombia (Medem 1962). Rueda-A *et al.* (2007) mencionaron que los huevos presentan dimensiones de 3,7 cm de largo y 2,4 cm de ancho, pero no reportaron la población o poblaciones de donde se obtuvo esta información. Ejemplares de *T. venusta* criados en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco en Villavicencio (Meta), ponen entre 5-24 huevos por postura, con huevos que miden desde 3,4 x 3,4 cm hasta 4,7 x 2,3 cm. El periodo de incubación de estas nidadas varió entre 59 hasta 83 días, produciendo neonatos que variaron entre 2,8 y 4,0 cm LRC y pesaron entre 7 y 11 g. Se han documentado diferencias en la frecuencia de anidación durante una estación reproductiva entre poblaciones naturales. En México se documentaron hembras que ponen hasta cuatro nidos por estación (Vogt 1990), versus hasta seis nidos por estación en Panamá (Moll y Legler 1971). Finalmente, algunas poblaciones son capaces de anidar en playas del mar (Moll 1994), algo completamente desconocido en otras especies del género (Moll y Moll 1990).

Moll y Lelger (1971) estimaron periodos de incubación en Panamá de aproximadamente 80 días para nidos naturales; Cabrera-P. y Rojas-M. (1995) reportaron un promedio de 77,4 días en nidos transferidos en Costa Rica y Vogt (1990) documentó periodos entre 42 a 72 días para huevos incubados en el laboratorio bajo tempera-

turas constantes entre 27,5 a 30,7 °C. Temperaturas constantes de 27,5 y 28,5 °C produjeron una mezcla de neonatos machos y hembras (1:1 y 1:4.2, respectivamente), mientras temperaturas constantes de 29,5 y 30,6 °C produjeron solamente hembras, confirmando la existencia de determinación sexual dependiendo de la temperatura para este especie (ver Capítulo 8).

En contraste con las especies de *Trachemys* de las zonas templadas, las hembras de *T. venusta* alcanzan el tamaño de madurez sexual a tallas más grandes. Por ejemplo, las hembras de *T. scripta elegans* en los EE.UU. comienzan a reproducirse cuando alcanzan 9 cm de longitud del plastrón (LP) (Gibbons y Greene 1990) versus 19 cm para *T. venusta* de México (Vogt 1990), 25 cm en Belice (Moll 1990), 24 cm en Costa Rica (Savage 2002) y 15 cm en Panamá (Moll y Legler 1971), aunque esta última cifra incluye datos del otro taxón de *Trachemys* (ver abajo).

El comportamiento de cortejo en *T. venusta* es típico de tortugas dulceacuícolas (Capítulo 10), con los machos persiguiendo a las hembras, pero sin realizar despliegues elaborados como si lo hacen los machos de algunas otras especies de *Trachemys* (Moll y Legler 1971, Acuña-M. 1998).

Depredación natural. Zenteno y Bouchot (2001) reportaron depredación tanto de hembras anidantes como de nidos por parte de mamíferos terrestres en México (*Didelphis marsupialis, Procyon lotor* y otras) y Drummond (1983) observó altas tasas de depredación de nidos por mamíferos terrestres en Panamá, y tasas menores en nidos puestos en islas pequeñas sin poblaciones residentes de estos depredadores.

Población. La estimación de densidades de *T. venusta* en una quebrada en Belice fue de 316 ind./ha y en Juan Mina, en Panamá de 190 ind./ha, con más representación de juveniles. En este último país, la población adulta tuvo proporciones sexuales de 1,9 machos:1 hembra (Moll y Lelger 1971), casi la misma proporción documentada para una población en México por Vogt (1990).

Observaciones adicionales. La única información disponible sobre *T. venusta* en Colombia son las observaciones anecdóticas de Medem (1962) sobre algunos pocos individuos en el Chocó e información sobre ejemplares criados en cautiverio en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco (ver arriba); pero la especie ha sido ampliamente estudiada en otras partes de su área de distribución. Por ejemplo, uno de los estudios más completos, no solamente de *T. venusta* sino de cualquier especie de tortuga neotropical, es la monografía de Moll y Legler (1971) sobre hicoteas en Panamá. Aun así, hay que ser cuidadosos con la interpretación de los resultados de ese estudio, ya que se mezclan datos provenientes de tres sitios diferentes que pueden presentar subespecies o hasta especies distintas. El principal sitio de estudio en la publicación de Moll y Legler (1971) fue en Juan Mina sobre el río Chagras (en el lado Atlántico del istmo); el segundo sitio, en donde se realizaron observaciones adicionales sobre la ecología de anidación, fue río abajo del mismo Chagras, en Gamboa (donde desemboca en el Lago Gatún del Canal de Panamá); y el tercer sitio fue sobre el río Pedro Miguel (en el lado Pacífico del istmo), allí tomaron datos complementarios sobre contenidos estomacales y ciclos gonadales. Legler (1990) propuso que estas hicoteas de la costa Pacífica de Panamá colonizaron desde la costa Atlántica y representan poblaciones disyuntas en el área de distribución de *T. venusta*, una propuesta que Seidel (2002) aceptó. Pero Fritz *et al.* (2012) presentaron datos moleculares que apoyan la hipótesis que estas poblaciones pertenecen a otra especie (*T. grayi panamensis*). Moll y Legler (1971, p. 67) reconocieron las diferencias morfológicas entre las hicoteas de sus tres sitios de estudio: los individuos del río Pedro Miguel típicos de la costa Pacífica, los de Juan Mina típicos de la costa Atlántica y los individuos de Gamboa en el canal los más variables, lo cual sugiere que este es un sitio de inter-gradación entre los dos tipos. Afortunadamente, la mayoría de los datos presentados por Moll y Legler (1971) sobre crecimiento, uso de hábitat, desplazamientos y comportamiento, provienen de Juan Mina, en donde muy probablemente habita *T. venusta* (de acuerdo tanto con el sistema taxonómico de Seidel 2002 como el de Fritz *et al.* 2012), y por eso se incluye esta información en la revisión.

Conservación

Amenazas. En su área de distribución, las poblaciones de *T. venusta* enfrentan diferentes tasas de sobre-explotación, degradación o pérdida de hábitat y posiblemente de interacciones con especies exóticas. Al igual que muchos otros taxones, el cambio climático puede implicar una amenaza más seria de lo que se ha dimensionado (ver Capítulo 20). En Colombia, hay comentarios por parte de los colonos en el bajo Atrato que la tala de bosques y quemas con miras a expandir la frontera ganadera favorece a *T. venusta*, la cual estaría ampliando su distribución en áreas donde antes *Rhinoclemmys melanosterna* era la tortuga dulceacuícola dominante. Por otro lado, los mismos colonos llevan con ellos la cultura de ser dedicados cazadores de hicoteas, desde la costa Caribe más al oriente. Entonces el mismo proceso de colonización que está abriendo hábitats boscosos que presumiblemente antes carecieron de sitios adecuados para la anidación para *T. venusta* (Moll y Legler 1971), está estableciendo una presión antrópica de caza de sustento y comercial en estos nuevos hábitats por parte de los nuevos habitantes.

Perspectivas para la investigación y conservación. El gobierno colombiano publicó en el 2009 un plan de manejo para las hicoteas en Colombia (MAVDT y Unal 2009), pero éste está enfocado principalmente en *T. callirostris*. Además de la investigación genética que adelantan Paul Bloor y Carlos del Valle en el Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia, no se conoce ningún proyecto que esté investigando sobre algún aspecto de la biología o el estado de conservación de las poblaciones de *T. venusta* en Colombia. La única área protegida dentro del área de distribución de *T. venusta* en Colombia es el Parque Nacional Natural Los Katios.

Autores
Brian C. Bock, Vivian P. Páez y Olga V. Castaño-Mora

Rhinoclemmys melanosterna. Foto: M. Merchán

Foto: A. Giraldo

FAMILIA GEOEMYDIDAE

Tortugas palmera, tortugas del viejo mundo

Distribución y diversidad

Incluye 69 especies vivientes distribuidas en 18 géneros (TTWG 2011).Ampliamente distribuidos en Europa, Norteamérica, India, China, Japón, Indonesia y Filipinas. El género *Rhinoclemmys* se encuentra en el Nuevo Mundo desde el oeste de México hasta Ecuador, Colombia, Venezuela y Brasil. En Colombia, están *R. annulata*, *R. diademata*, *R, nasuta* y *R. melanosterna*.

Sistemática

Las especies incluidas dentro de esta familia pertenecían anteriormente a la familia Emydidae, la cual fue dividida en dos subfamilias (Emydinae y Batagurinae) por McDowell (1964). Posteriormente, Batagurinae fue elevada a la categoría de familia y Bour y Dubois (1986). Se conoce su existencia desde el Eoceno y está cercanamente emparentada con la familia Testudinidae, dentro del suborden Cryptodira (Thomson y Shaffer 2010).

Descripción y biología

La forma del caparazón puede ser ovalada u oblonga y puede presentar forma de domo o ser aplanado. El plastrón es por lo general grande y algunas especies presentan quinesis en el plastrón (bisagras). Incluye especies pequeñas de unos 13 cm de longitud recta del caparazón (*Geoemyda spengleri* y *Heosemys silvatica*) hasta especies grandes de 80 cm de LRC como *Orlitia borneen* (Vitt y Caldwell 2009).

De hábitos predominantemente acuáticos y semiacuáticos, aunque existen especies terrestres como *Rhinoclemmys annulata*. Son herbívoras. La mayoría de las especies producen nidadas muy pequeñas, con huevos muy grandes y anidaciones múltiples en algunas especies. El período de incubación es muy variable y en algunas especies se puede presentar diapausa en la incubación (Vitt y Caldwell 2009).

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Foto: C. Galvis

Rhinoclemmys annulata

(Gray 1860)

Nombre común y/o indígena

Montañera, bambera, morrocoy, tortuga trueno.

Otros nombres usados y/o sinonimias

Geoclemmys annulata Gray 1860, *Clemmys annulata* Strauch 1862, *Chelopus gabbii* Cope 1875, *Geoemyda annulata* Siebenrock 1909, *Callopsis annulata* Ernst 1978.

Estatus

Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Datos Deficientes (DD); categoría global UICN (versión 2011.2): Casi Amenazada (NT); categoría propuesta por TFTSG (2011): Datos Deficientes (DD); CITES: no listada.

Taxonomía y filogenia

Esta especie fue descrita por Gray (1860) con base en tres individuos provenientes de la provincia de Esmeraldas en Ecuador. Cope (1875) posteriormente describe especímenes de la misma especie de Costa Rica como *Chelopus gabbii*. Aparte de una gran cantidad de combinaciones de nombres genéricos, el epíteto específico *annulata* ha mantenido relativa estabilidad en el uso de todas las poblaciones de esta especie en el último siglo (Ernst 1980a).

Estudios filogenéticos del género *Rhinoclemmys* generalmente no han sido concordantes sobre muchos aspectos de las relaciones a nivel de especies dentro del género, pero dos estudios moleculares han encontrado como grupos hermanos a *annulata* y *pulcherrima* (Spinks *et al.* 2004, Le y McCord 2008). El estudio de Carr (1991) encontró *annulata* en una posición cercana a la base del género, siendo un grupo hermano con la mayoría de las especies evaluadas.

Descripción

Caparazón alto y abombado de apariencia cuadrangular en su contorno dorsal. El caparazón varía en coloración de amarillo a casi totalmente negro, usualmente con una coloración amarilla distintiva en la quilla vertebral. Plastrón café oscuro a negro, excepto alrededor de la periferia, lugar en donde es amarillento (Figura 7). La coloración de la cabeza usualmente presenta una serie de líneas blanco pálido o amarillas claras, sobre la superficie lateral, con un color oliva opaca o marrón de fondo; algunos especímenes presentan una coloración rojiza sobre la cabeza. La mandíbula superior es levemente ganchuda. Las patas tienen un patrón irregular y variable de rayas amarillas y grises (Rueda-A. *et al.* 2007), poseen membranas muy reducidas en las extremidades anteriores y carecen de ella en las posteriores. No existe diferencia en tamaño corporal entre machos y hembras, sin embargo los machos presentan una cola notablemente más larga que las hembras, así como una concha más estrecha, adicionalmente los machos presentan el plastrón cóncavo (Mittermeier 1971, Ernst 1980a).

Figura 7. Hembra *Rhinoclemmys annulata*. a) Plastrón. Isla Palma, Valle del Cauca; b) Zoológico de Cali, Valle del Cauca. Foto: J. Carr y C. Galvís, respectivamente.

Esta especie se distingue de todas las otras especies del género *Rhinoclemmys* por la siguiente combinación de características de la concha: la porción ventral de los escudos marginales cuarto a octavo están en contacto con los escudos del plastrón a través del puente; el margen anterior del segundo escudo costal está en contacto con la parte posterior del quinto marginal; el margen anterior del cuarto costal está en contacto con la parte media o posterior del noveno marginal; el séptimo escudo marginal presenta cinco caras en la vista dorsal; y la costura interhumeral es más larga que la costura intergular.

Talla y peso

Es una especie de tamaño pequeño a mediano (hasta 226 mm de longitud de caparazón) (Rueda-A. *et al.* 2007).

Distribución

Países: Colombia, Costa Rica, Ecuador, Honduras, Nicaragua y Panamá.

Registros de ***Rhinoclemmys annulata***

Departamentos: Antioquia, Cauca, Chocó, Córdoba, Nariño y Valle del Cauca.
Cuencas: Caribe y Pacífico.

Hábitat y ecología

Hábitat. Es una especie exclusivamente terrestre (Medem 1962). Sin embargo, a menudo los individuos se posan sobre aguas superficiales y beben grandes cantidades de agua (Medem op. cit.). Pueden movilizarse en terreno irregular y con pendiente (Medem 1962, Acuña-M. 1993). En Colombia se considera que habita en selvas tropicales, bosques ribereños y bosques secos hasta 1.000 m s.n.m. (Rueda-A. *et al.* 2007). En la costa Pacífica del Valle del Cauca es registrada con mayor frecuencia cerca a fuentes de agua, adicionalmente en esta región también puede ser encontrada en drenajes de cultivos. Meyer y Wilson (1973) reportan la distribución ecológica de la especie en el este de Honduras, confinada a la formación húmeda tropical. En Costa Rica habita bosques de lluvia en zonas bajas y bosques de galería hasta 1.500 m s.n.m. (Acuña-M. 1993). La especie es conocida de áreas de bosque seco, lluvioso y húmedo tropical en el occidente del Ecuador hasta elevaciones menores a los 800 m s.n.m. (Carr y Almendáriz 1990, Almendáriz y Carr 1992).

Reproducción. No hay información para Colombia. Durante el cortejo un macho puede seguir una hembra por largas distancias (Pritchard 1979, Acuña-M. 1993). Cuando el macho monta la hembra, trata de morderla en la cabeza e insertar su cola bajo el caparazón (Pritchard 1979, Acuña-M. 1993). Después de varios minutos de intentos de copula, el macho produce espuma de su boca (Pritchard 1979) o saliva (Acuña-M. 1993), la cual cae sobre la cabeza de la hembra. Mittermeier (1971) mencionó que en individuos en cautividad en la isla de Barro Colorado es más común el cortejo y cópula durante lluvias fuertes. El tamaño de la postura puede variar entre uno o dos huevos que la hembra deposita en un pequeño nido excavado en el suelo o simplemente los deposita sobre la superficie y lo cubre con hojas (Pritchard 1979, Acuña-M. 1993). El tamaño promedio de los huevos es de 71 x 37 mm, con un promedio de longitud del caparazón en los neonatos de 63,0 mm, medidas establecidas a partir del análisis de nueve individuos por Ewert (1979). No existen estudios sobre determinacion sexual para la especie, sin embargo dos especies del mismo género, *R. areolata* y *R. pulcherrima,* presentan una condición tipo TSD-I (Ewert y Nelson 1991).

Alimentación. No hay información para Colombia. Esta especie es considerada estrictamente herbívora (Medem 1962). Mittermeier (1971) hace observaciones de alimentación con individuos libres en la isla de Barro Colorado, Panamá, y todas las especies identificadas fueron plántulas o plantas menores de 20 cm en altura. Entre las plantas identificadas se encuentran helechos, plántulas de arbustos y lianas, por lo tanto se considera una posible dispersora activa de semillas (Moll y Jansen 1995). También puede beneficiarse al comer frutos caídos en pequeñas plantaciones de banano, ayudando a controlar la proliferación de moscas y otros insectos (Acuña-M. 1993).

Depredación natural. Halcones y buitres son mencionados como predadores de crías y huevos de *R. annulata* (Acuña-M. 1993).

Comportamiento. Esta especie es diurna, con un pico de actividad en la mañana (Medem 1962, Mittermeier 1971). Mittermeier (1971) reportó un incremento de la actividad posterior a lluvias fuertes. Pilas de hojas y ovillos de lianas son utilizados por los individuos cuando se encuentra inactiva (Mittermeier op. cit.).

Observaciones adicionales. Ernst y Ernst (1977) reportó la garrapata *Amblyomma sabanerae* en especímenes de *R. annulata* provenientes de Panamá y Colombia. Medem (1956, 1962) reportó garrapatas encontradas principalmente cerca de los primeros dos escudos costales y se refiere a ellas como *A. crassum*. Mittermeier (1971) encontró a todos los especímenes de la Isla Barro Colorado parasitados por garrapatas en la concha, y algunas en las partes blandas de las extremidades. En el Pacífico del Valle del Cauca y Ecuador es común encontrar individuos parasitados con garrapatas. Dyer y Carr (1990a) reportaron dos especies de nemátodos ascarididos de *R. annulata* en Ecuador: *Falcaustra tikasinghi* y *Atractis caballeroi*. Ernst y Ernst (1977) menciona una sanguijuela del género *Placobdella* en un espécimen de *R. annulata* colectado en Panamá.

Conservación

Amenazas. En lugares específicos de toda su distribución la especie es utilizada como fuente de alimento y como mascota (Mittermeier 1971, Acuña-M. 1993, Corredor-L. *et al.* 2007, Carr y Almendáriz datos sin publicar). En algunas localidades de Costa Rica sus caparazones son utilizados para almacenar granos (Mittermeier 1971). Aunque es de las especies menos comunes en la costa Pacífica del Valle del Cauca, la especie es comercializada como mascota y es utilizada para elaborar artesanías y bebidas alcohólicas (Galvis-R. y Corredor-L. 2005, Corredor-L. *et al.* 2007). La baja abundancia y capacidad de reproducción de *R. annulata,* sumado al lento crecimiento característico de este grupo taxonómico puede llegar a incrementar peligrosamente el efecto negativo de la explotación de la especie para subsistencia o la perdida de hábitat por cambios en el uso de suelos (Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2007). En este sentido, los bosques lluviosos tropicales que cubren la mayoría del área de distribución geográfica de esta especie han sido drásticamente impactados por actividades humanas, especialmente en las últimas cuatro décadas. En Costa Rica y Ecuador los procesos de deforestación han sido particularmente intensos (ver Dodson y Gentry 1991), condición que también ha impactado fuertemente el andén Pacífico colombiano especialmente en el norte del departamento del Chocó y el sur del departamento de Nariño, así como la región Caribe de los departamentos del Chocó, Antioquia y Córdoba, lugares en donde grandes extensiones de bosque natural han sido transformados a monocultivos de palma africana, banano o pasturas (Ortiz y Massiris-C. 1993, Castaño-M. *et al.* 2005, Arboleda 2008), lo cual puede haber generado efectos negativos sobre las poblaciones de esta especie.

Perspectivas para la investigación y conservación. De acuerdo con el plan de manejo para las tortugas del Valle del Cauca, es necesario realizar de manera simultánea monitoreo de poblaciones, esfuerzos de manejo sostenible y acciones de educación ambiental, para asegurar la conservación de las especies de tortugas presentes en el andén Pacífico de Colombia, como *R. annulata* (Corredor-L. *et al.* 2006, Giraldo *et al.* 2011a). Sin embargo, la poca frecuencia de observación o captura de esta especie hace que la información disponible para estructurar acciones de conservación

particulares sea muy limitada. Por lo tanto, cualquier investigación sobre ecología poblacional, ecología reproductiva, historia natural o etnozoología son necesarias. Actualmente el Grupo de Ecología Animal de la Universidad del Valle desarrolla investigaciones en parcelas de tierra en algunas localidades del Pacífico colombiano que podrían permitir brindar datos de presencia y/o abundancia de la especie. En este esfuerzo de investigación se han registrado cinco individuos en la localidad de Isla Palma, región insular costera que hace parte del PNN Uramba-Bahía Málaga en la que se podría implementar acciones específicas de investigación dirigidas a responder preguntas sobre la biología y ecología de esta especie. De igual manera el Grupo de Ecología Animal, en conjunto con la Fundación Zoológica de Cali, está desarrollando esfuerzos conjuntos de investigación sobre aspectos etológicos de esta especie bajo condiciones de cautiverio. Considerando el área de distribución geográfica y ecológica de esta especie, es altamente probable que algunas poblaciones de *R. annulata* habiten en las áreas naturales protegidas nacionales o regionales como el PNN Paramillo, PNN Katios, PNN Utría, PNN Farallones, PNN Uramba-Bahía Málaga, PNN Munchíque, PNN Sanquianga, PNR La Sierpe, RFP Darién, RFP Río León, RFP Río Escalerete y San Cipriano, RFP Río Guabas y DMI La Plata. Por lo tanto, se hace necesario fortalecer las estrategias de trabajo en conjunto con las entidades que administran estas áreas para incluir a *R. annulata* entre las prioridades de investigación y conservación.

Autores
Alan Giraldo, John L. Carr y Mario F. Garcés Restrepo

Foto: O. Lasso-Alcalá

Rhinoclemmys diademata
(Mertens 1954)

Nombre común y/o indígena
Galapago negro, inguensa, palmera, chibigüi, bijaoguera, cabeza pintada, galápago de Maracaibo.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Geoemyda punctularia diademata Mertens 1954, *Rhiclemmys punctularia* McDowell 1964.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Vulnerable (VU D2); categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluada; categoría propuesta por el TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Esta especie fue descrita por Mertens en 1954 como *Geoemyda punctularia diademata* con la localidad tipo "Maracay", Venezuela (= Maracaibo, Pritchard y Trebbau 1984). Es endémica de la cuenca del Lago Maracaibo en Venezuela y Colombia (Rivas *et al.* 2007). En la filogenia molecular del género usando genes mitocondriales y nucleares, se propone a *R. diademata* como especie hermana de *R. punctularia* (Le y McCord 2008).

Descripción
Caparazón convexo, no muy alto y de color café oscuro a negro, con una quilla vertebral baja. Cabeza negra con un diseño grande y ancho dorsal de color amarillo, crema o naranja en forma de herradura o de "V" en posición medial justo detrás de las órbitas con el ápice en dirección anterior (Ernst y Barbour 1989), una cinta amarilla bordea posteriormente al ojo y una mancha alargada del mismo color que se ubica delante de la órbita. Cuello del mismo color que la cabeza, con reticulaciones y bandas longitudinales delgadas también amarillas o crema (Castaño-M. 2002). Plastrón predominantemente negro con los márgenes y las fisuras de los escudos amarillos. Extremidades relativamente largas, con cinco dígitos en las patas delanteras y cuatro en las traseras; los dígitos son poco palmeados (Pritchard y Trebbau 1984). Iris color café o bronce. De acuerdo con Pritchard y Trebbau (1984), las hembras presentan caparazones más grandes y angostos que los machos; los adultos machos tienen colas más largas y gruesas, cloaca más distal y un plastrón más cóncavo que las hembras. Los neonatos tienen el caparazón plano que se va abovedando al madurar.

Talla y peso
Tortuga de tamaño medio. En Colombia se ha registrado una longitud máxima de 22,3 cm (Castaño-M. 2002) y en Venezue-

la se ha registrado una hembra de 28,5 cm (Rivas *et al.* 2007). Sólo hay dimensiones para un neonato criado en cautiverio, el cual presentó un largo de 4,6 x 3,8 cm (Pritchard t Trebbau 1984).

Distribución

Países: Colombia y Venezuela.
Departamento: Norte de Santander.
Cuenca: Caribe.
Subcuencas: Catatumbo (Ceballos-F. 2000), Zulia, Sardinata, Tibú (Nicéforo-M. 1958 en Castaño-M. 2002).

Hábitat y ecología

Hábitat. Se conoce muy poco sobre los hábitos y requerimientos de esta especie. Según Castaño-M. (2002) su hábitat típico son las lagunas, remansos y corrientes de aguas no muy grandes. Pritchard y Trebbau (1984), señalaron su preferencia por pozos, embalses, remansos y caños de aguas mansas a los grandes ríos. Se la encuentra con cierta frecuencia caminando sobre tierra firme, lejos de los cuerpos de aguas y en pequeñas quebradas del piedemonte hasta unos 300 m s.n.m.

Alimentación. Carnívora según Castaño-M. 2002 y omnívora según Rueda-A. *et al.* (2007) es una especie omnívora de actividad diurna, que se alimenta principalmente de plantas acuáticas al igual que de insectos, caracoles, gusanos y otros pequeños invertebrados que atrapan en el agua o en tierra firme.

Reproducción. En Colombia sólo hay un registro muy antiguo que hizo el Hermano Nicéforo María (Ramírez-P. 2005), el cual observó en enero de 1958 en la cuenca del río Zulia (Catatumbo), a un ejemplar que

Registros de ***Rhinoclemmys diademata***

tenía dos huevos con cáscara dura y dos óvulos. Los pocos huevos que han sido medidos tienen un largo entre 5,2-7,1 cm y un ancho de 3 a 3,3 cm (Pritchard y Trebbau 1984). Según Rueda-A. *et al.* (2007) el cortejo y la cópula pueden darse tanto en el agua como en tierra firme. En condiciones de cautiverio un macho con una longitud recta del caparazón de 13,3 cm, presentó actividad de cortejo y apareamiento. Las posturas consisten de uno a tres huevos de cáscara quebradiza y gran tamaño, los cuales son puestos directamente sobre el suelo o semienterrados y cubiertos con material vegetal. La temporada reproductiva se extiende durante todo el año, aparentemente las puestas ocurren a intervalos de dos meses, pudiendo producir unos

6 a 18 huevos anuales. No se reproducen en temporada de escasez de alimentos o en años muy secos.

En condiciones artificiales en la Estación Biológica Tropical Roberto Franco en Villavicencio se ha podido observar que *R. diademata* y *R. melanosterna* hibridan, igualmente se pudo corroborar que es una especie de ciclo reproductivo continuo (Rivas *et al.* 2007).

Conservación

Amenazas. Es aprovechada sólo por la carne, a diferencia de la mayoría de tortugas en donde los huevos también son aprovechados. Otra amenaza es la pérdida de hábitat debido a los desarrollos agrícolas que conllevan una elevada deforestación. En la cuenca hay numerosos canales construidos para el riego que no se sabe si han perjudicado a la especie o si por el contrario la han beneficiado, al tener una mayor disponibilidad de hábitat (Lasso obs. pers.). Dentro de su área de distribución se realiza extracción de petróleo (Castaño-M. 2002, Rivas *et al.* 2007).

La falta de conocimiento de esta especie también se podría incluir en las amenazas, puesto que el desconocimiento de los aspectos básicos de historia de vida no permite tener una visión de su estado de conservación y mucho menos tener herramientas para su manejo.

Perspectivas para la investigación y conservación. En cuanto a la investigación se carece de información básica de la especie, por lo que es prioritario determinar el tamaño y la estructura de las poblaciones; es indispensable empezar a conocer los aspectos básicos de la historia de vida de estos individuos, situación que es similar para Venezuela.

Su distribución se encuentra amparada en el área protegida del PNN Catatumbo-Bari; por lo tanto, se hace necesario fortalecer las estrategias de trabajo en conjunto con este parque para incluir a *R. diademata* entre las prioridades de investigación y conservación o incluso como objeto valor de conservación. Castaño-M. (2002) en la publicación del Libro rojo de reptiles de Colombia, proponen crear un área protegida para su conservación, pero hasta la fecha no se ha llevado acabo.

En Venezuela también está categorizada como Vulnerable (A3cde); su distribución se traslapa con cinco Áreas Bajo Régimen de Administración Especial. Sin embargo, la administración de estas áreas es poco eficaz, no proporcionando la conservación de la especie (Rivas *et al.* 2008).

Al ser una especie endémica de una cuenca compartida es necesario llegar a acuerdos binacionales para la conservación de la especie.

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Foto: M. Garcés

Rhinoclemmys melanosterna

(Gray 1861)

Nombre común y/o indígena

Palmera, orito, patiamarilla, cabeza de cinta, galápago, inguensa, hicotea palmera, chibigui.

Otros nombres usados y/o sinonimias

Geoclemmys melanosterna Gray 1861, *Geoemyda punctularia melanosternum* Siebenrock 1909, *Rhinoclemmys punctularia melanosterna* Fretey *et al.* 1977.

Estatus

Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Casi Amenazada (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): no evaluada; categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC); CITES: no listada.

Taxonomía y filogenia

Rhinoclemmys melanosterna fue descrita como *Geoclemmys melanosterna* por Gray (1861). La localidad tipo de la especie fue reportada como "The Gulf of Darien: Cherunha" y la descripción fue realizada con base en un único espécimen. Dos años después, Gray (1863: 182) mencionó dos localidades para la especie en Colombia, "Gulf of Darien" y "New Granada, River Buonventura". Posteriormente, el mismo autor (1873) mencionó la localidad del espécimen como "Chirambira". Boulenger (1889: 124) se refirió a ambos especímenes como sintipos, y también especificó el lugar como "Chirambira" en vez de "Cherunha". Mertens y Wermuth (1955: 352) especificaron la localidad tipo como "Chirambira bei Buenaventura," Colombia. Medem (1958: 21) modificó la localidad como "Boca Charambirá en el delta del río San Juan." Autores posteriores han seguido lo propuesto por Boulenger (1889) al referirse a dos sintipos para la especie (Ernst 1981, Iverson 1992). En la revisión genérica de Ernst (1978) se consideró a *R. melanosterna* como una subespecie de *R. punctularia*. Pritchard (1979) elevó a *R. punctularia melanosterna* a especie con base en el aislamiento biogeográfico de la otra subespecie de *R. punctularia*. Justificaciones adicionales para reconocer *R. melanosterna* como especie fueron provistas por Pritchard y Trebbau (1984), y Carr y Bickham (1986). El estatus de *R. melanosterna* como especie ha sido aceptado desde ese tiempo (ver Ernst and Barbour 1989, Iverson 1986, 1992, Rueda-A. *et al.* 2007, Fritz y Havaš 2007, Turtle Taxonomy Working Group 2011).

Medem (1962) fue el primero en llamar la atención sobre el patrón de variación en la coloración de la banda en la cabeza entre poblaciones de *R. melanosterna* en Colombia. La forma nominal de la especie que corresponde con el tipo está confinada al Pacífico de Colombia y Ecuador (Carr 1991). Otras poblaciones en Panamá y el norte de Colombia difieren con respecto al patrón de coloración, particularmente de la cabeza y el cuello, y están sujetas a un estudio de variación geográfica (Carr y Vargas com. pers.). Esta variación geográfica dentro de la especie ya había dado lugar a la mención de la presencia de al menos una subespecie anónima dentro de su área de distribución (IUCN 1989, donde se hace referencia en una tabla como *Rhinoclemmys* sp.). Esta variación no reconocida en *R. melanosterna* llevó a Methner y Wicker (1982) a reportar un espécimen de *R. punctularia* del departamento de Bolívar en el río Magdalena y posteriormente a referirse a una subespecie inespecífica de *R. punctularia* (Methner 1989). Basados en la descripción del individuo y fotografías, se puede identificar el espécimen indudablemente como *R. melanosterna* (Castaño-M. 2002, Carr obs. pers.).

Los estudios filogenéticos del género *Rhinoclemmys* generalmente no coinciden con muchos aspectos de las relaciones a nivel de especies dentro del género, pero tres estudios han encontrado como grupos hermanos a *funerea* y *melanosterna* que a su vez conforman un grupo hermano del clado *diademata-punctularia* (Carr 1991, Spinks *et al.* 2004, Le y McCord 2008). Los autores previos sugieren una relación entre *R. funerea* y *R. melanosterna*, pero no en el contexto de una hipótesis filogenética explícita para el género. Dunn (1930: 32) indicó que *Geoemyda* (= *Rhinoclemmys*) *funerea* está "estrechamente relacionada con *R. melanosterna*, y podría ser la misma especie." Él también consideró a *G. funerea* como cercanamente relacionada, pero diferente de *G. punctularia*. Wettstein (1934) trata a *R. funerea* como sinónimo de *R. melanosterna*, como Dunn (1930) lo había sugerido.

Descripción

Presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras más grandes que los machos. El tamaño máximo de los machos corresponde a 260 mm de longitud recta de caparazón, los machos también se diferencian por poseer un perfil de concha menor que las hembras y algunos especímenes muestran plastrón cóncavo (Medem 1962, Ernst y Barbour 1989). La cola del macho es más larga que la de la hembra, con la cloaca posterior al margen del caparazón (Ernst 1981). El caparazón es ovoide y a menudo alargado, suele ser enteramente negro en adultos de tamaño pequeño. Otros especímenes son entre parduzcos a color oliva oscura, con aproximadamente tres cintas longitudinales negras discretas, una sobre la línea media y las otras dos a cada lado. Plastrón típicamente negro, a menudo rodeado de color amarillo a lo largo de las costuras. Patas de color amarillo con líneas y manchas negras (Figura 8 a, b).

Cabeza con una banda supratemporal naranja o amarilla que se extiende dorsolateralmente, iris verde claro, amarillo o blanco, con una lista oscura horizontal en algunos especímenes. Usualmente se presentan cintas verticales en las partes laterales a la cola. Esta especie puede distinguirse de las especies simpátricas *R. annulata* y *R. nasuta*, así como de las otras especies del género geográficamente cercanas (p. e. *R. funerea* y *R. diademata*), por el color único verde a blanco del iris y la presencia de una banda supratemporal clara (amarilla, verde-amarillenta, naranja o roja) que no se extiende de la cabeza a la nuca (Figura 9 a-c).

Figura 8. *Rhinoclemmys melanosterna.* a) Caparazón y b) plastrón de un individuo adulto (macho); se observa la coloración de las patas. Isla Palma. Foto: J. L. Carr.

A nivel de las características osteológicas, se distingue por presentar el entoplastrón en forma de campana, con el surco humero-pectoral cruzando sobre o muy cerca de la unión epiplastrón-hioplastrón.

Talla y peso

Tamaño mediano a grande. Llega hasta 290 mm de longitud recta de caparazón (Rueda-A. *et al.* 2007). Los neonatos criados bajo condiciones de cautiverio han presentado medidas entre 39 y 59 mm de largo de caparazón, y pesos entre 11 y 37 g (Castaño-M. y Medem 1983, Corredor-L. *et al.* 2007).

Crecimiento

Hay datos del tamaño de un macho en el Magdalena medio antioqueño que fue re-

Figura 9. *Rhinoclemmys melanosterna,* variantes de color de la banda supratemporal. a) Amarilla en hembra de Isla Palma; b) naranja en hembra y c) neonato del Magdalena medio. Fotos: A. Quintero (a), A. Giraldo (b), L. Hinestroza (c).

capturado después de dos años de haber sido marcado, que muestran un crecimiento de 0,25 cm de largo recto de caparazón y de 0,30 cm de largo del plastrón en este lapso de tiempo (Echeverri-G. en preparación).

Distribución

Países: Colombia, Ecuador y Panamá.
Departamentos: Antioquia, Atlántico, Bolívar, Caldas, Cauca, Chocó, Cesar, Córdoba, La Guajira, Magdalena, Nariño, Santander, Sucre y Valle del Cauca.
Cuencas: Caribe, Magdalena y Pacífico.
Subcuencas: Caribe (Atrato, Sinú); Magdalena (Cauca, San Jorge); Pacífico (Anchicayá, Baudó, Dagua, Mataje, Mira, Patía, San Juan).

Hábitat y ecología

Hábitat. En Colombia, el área de distribución incluye bosque pluvial, bosque húmedo tropical y zonas de bosque seco tropical en el norte del país. Habitan la zona de la planicie costera Pacífica en elevaciones menores de 175 m s.n.m. (Carr y Almendáriz 1990, Corredor-L. *et al.* 2007). La especie puede encontrarse en agua dulce y salobre, incluyendo ríos, quebradas y arroyos, estanques, pozas, terrenos pantanosos y lagunas cercana a playas marinas (Medem 1962, Castaño-M. *et al.* 2005, Corredor-L. *et al.* 2007). También, ha sido encontrada lejos de las orillas de cuerpos de agua, especialmente en zonas bajas y húmedas dominadas por una especie de *Heliconia*, las cuales son conocidas como "bijaoguales" (Medem 1962). Los individuos pueden refugiarse entre raíces y hojarasca (Castaño-M. *et al.* 2005) e ingresar a zonas de manglar con agua salada o salobre (Medem 1962), también se les ha encontrado en zonas cercanas a drenaje

Registros de ***Rhinoclemmys melanosterna***

de cultivos (Corredor-L. *et al.* 2007). En el Magdalena medio antioqueño se ha reportado la presencia de esta especie en orillas de ciénaga, en caños de conexión con el río principal y otros canales, en los que se han hallado individuos refugiándose en lechos blandos o bajo vegetación acuática acumulada. Los caños son relativamente angostos, de baja a mediana profundidad (de 0,5 m hasta 1,5 m) y presentan vegetación ribereña diversa, pero dominada por árboles grandes (Echeverri-G. *et al.* en preparación). Estas características son concordantes con lo reportado por Castaño-M. *et al.* (2005), quienes señalaron la presencia de la especie en quebradas angostas, poco profundas y con bosque ribereño. En el estudio desarrollado en el Magdalena me-

dio, se encontraron durante el verano en las orillas de un caño que se conecta con la ciénaga en época lluviosa, agregaciones de hasta 18 individuos en cuevas que se forman bajo las raíces de árboles grandes, tales como el higuerón (*Ficus* sp.) y el jobo (*Spondias mombin*); también se hallaron individuos agregados en una cueva a aproximadamente 1 m de profundidad y 3 m de la orilla del canal de agua, junto a algunos individuos de *Trachemys callirostris* (Echeverri-G. en preparación). En la costa del Pacífico colombiano y en Ecuador, es más común y abundante en terrenos pantanosos y lagunas detrás de playas marinas. En esta misma zona es común encontrarlas en zonas pantanosas con *Kinosternon leucostomum*, en quebradas con *R. nasuta*, *K. leucostomum* y en zonas cercanas a riachuelos con *R. annulata* (Garcés-R. datos sin publicar).

Ámbito doméstico (home range). Medem (1962) reportó que los individuos pueden encontrarse lejos de las orillas, en ocasiones en colinas. En el Magdalena medio se han recapturado cuatro hembras y tres machos en un mismo caño conectado a la ciénaga, en un área máxima de 200 m de distancia; seis recapturas se registraron en un lapso de tres meses, mientras que uno de los machos fue encontrado después de un lapso de dos años de haberlo marcado, lo que podría estar indicando una baja movilidad de los individuos (Echeverri-G. en preparación).

Alimentación. Medem (1962) reportó que los individuos frecuentemente abandonan los cuerpos de agua para buscar frutos silvestres, especialmente higos (*Ficus* sp.). Se alimenta de plantas acuáticas, pasto, semillas y frutos, lo que permite inferir que es una especie principalmente herbívora (Medem 1962).

Reproducción. Medem (1962) publicó las observaciones de los habitantes de los ríos Baudó y San Juan, según las cuales la reproducción de *R. melanosterna* puede darse a lo largo de todo el año; las observaciones indicaron además, que la postura consta de un solo huevo, el cual es depositado en el suelo del bosque y a veces es cubierto con hojas. En la cuenca del río Sinú, Dahl y Medem (1964) reportaron la época de postura entre diciembre y enero. Bajo condiciones de cautiverio en Villavicencio, Castaño-M. y Medem (1983) observaron postura de huevos en todos los meses del año, con picos de anidación en los meses de junio a agosto y en noviembre, mientras que en el Zoológico de Cali se han observado posturas entre los meses de septiembre y diciembre (Corredor-L. *et al*. 2007).

Medem (1962) reportó las medidas para un huevo hallado a una distancia de entre 3 y 5 m de la orilla de un cuerpo de agua en el Chocó. Al compararlas con las medidas reportadas por Dahl y Medem (1964), se obtiene un intervalo de tamaño para los huevos de *R. melanosterna* entre 30-39 mm de ancho y 70-71 mm de largo. Con los datos reunidos por Castaño-M. y Medem (1983) sobre la reproducción de esta especie en cautiverio, se registró un tamaño de nidada de uno a dos huevos, llegando ocasionalmente a tres. El tamaño de los huevos en este caso, estuvo entre los 28 x 48 mm y 38 x 71 mm, con pesos de 22,1 a 70 g. Moll y Moll (1990) reportaron una nidada de cinco huevos, con un peso total de 187 g (media = 37,4 g), con medidas promedio de 34 x 52 mm. En cautiverio se han registrado períodos de incubación entre 85 y 141 días, eclosionando el mayor número de neonatos entre septiembre y noviembre para el caso de Villavicencio (Castaño-M. y Medem 1983).

Comportamiento. Los reportes de Medem (1962) y Vargas-S. y Bolaños-L. (1999) indican que la especie es de hábitos diurnos. Durante el día es común observar a los adultos congregados saliendo a respirar en la superficie del agua, no se han observado asoleándose (Echeverri-G. en preparación).

Observaciones adicionales. Caballero *et al*. (1958) reportaron algunas especies de tremátodos de *R. melanosterna* en Panamá. Éstas incluyeron a *Helicotrema asymetrica*, *Nematophila grandis*, y *Telorchis medius*. Medem (1962) registró presencia de nemátodos en estómago e intestino, mientras que Dyer y Carr (1990a) reportaron específicamente el nemátodo carídido *Falcaustra tikasinghi* en *R. melanosterna* de Ecuador. Ectoparásitos como garrapatas y sanguijuelas fueron observados en Ecuador (Carr y Almendáriz datos sin publicar) y garrapatas en Valle de Cauca (Garcés-R. *et al*. en preparación).

Conservación

Amenazas. No existe mucha información acerca del estado de las poblaciones silvestres de *R. melanosterna* y de los factores que pueden amenazar su conservación. Se sabe que es una especie apreciada por las comunidades de la costa Pacífica y Valle del Magdalena para su consumo (Castaño-M. 2002, MMA 2002, Corredor-L. *et al.* 2007) y se tienen reportes acerca del uso que le dan las comunidades costeras del Valle del Cauca (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). En esa región, se encontró que los ejemplares adultos y juveniles son colectados para su uso como fuente de proteína. La obtención depende de los encuentros casuales de los animales por parte de los miembros de las comunidades o de la oferta por parte de cazadores dedicados a capturar tortugas (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). Por lo general, los ejemplares de mayor tamaño son sacrificados después de su captura, mientras que las tortugas jóvenes son conservadas en encierros y alimentadas hasta alcanzar una talla suficiente para ser consumidas; en ocasiones son mantenidos como mascotas por algún tiempo antes de ser consumidos (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). Muchos ejemplares son capturados para abastecer el comercio ilegal de mascotas, pero la información al respecto es escasa y se limita a las estadísticas de decomisos y recepciones por parte de las autoridades ambientales y de las instituciones dedicadas a la conservación *ex situ*, como zoológicos y centros de atención de fauna silvestre (Corredor-L. *et al.* 2006). Galvis-R. y Corredor-L. (2005) reportaron además la venta de adultos y subadultos en algunas plazas de mercado, y encontraron que *R. melanosterna* es, junto con la tortuga tapacula (*Kinosternon leucostomum*), una de las especies de quelonios más traficada en la costa Pacífica del Valle del Cauca, tal como lo muestran los inventarios de decomisos y donaciones hechos por parte de la Fundación Zoológica de Cali y la autoridad ambiental en la ciudad de Cali (Corredor-L. *et al.* 2006).

El caparazón es utilizado para la elaboración de artículos artesanales que consisten en adornos en forma de armadillos, tortugas inanimadas y lámparas, los cuales son vendidos en el muelle turístico de Buenaventura (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). Ejemplares de esta especie también son capturados con el fin de llevar a cabo prácticas tradicionales. Algunas comunidades afrocolombianas e indígenas creen que el corazón crudo de las tortugas les proporciona fuerza y coraje a los niños y que facilita el aprendizaje temprano de la natación; también se usan caparazones molidos como cicatrizante y en una comunidad indígena del sur de la costa Pacífica

del Valle del Cauca se cree que quemando el caparazón se detienen las tormentas (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). Esta especie es usada como fuente de proteína por los pobladores rurales afrodescendientes e indígenas en la cuenca del río Cayapas-Santiago en Esmeraldas, Ecuador (Carr y Almendáriz datos sin publicar). Allí las encuentran casualmente durante la caza u otras actividades en el monte y también utilizan trampas como la catanga tortuguera, al igual que en el Valle del Cauca (Corredor-L. *et al.* 2007, Carr y Almendáriz datos sin publicar). Aparentemente, la especie puede vivir en ambientes modificados como fincas (Vargas-S. y Bolaños-L. 1999), incluyendo zonas cercanas a parcelas de cultivos (Corredor-L. *et al.* 2007). En Ecuador se han observado sitios donde las tortugas pueden morir cuando los ganaderos queman los pastizales durante la estación seca (Carr y Almendáriz datos sin publicar). La destrucción y degradación del hábitat natural podría estar causando un efecto negativo en las poblaciones de *R. melanosterna*, sin embargo no existen a la fecha estudios que lo demuestren.

Perspectivas para la investigación y conservación. Actualmente se realizan algunos estudios que aportarán información valiosa para entender diferentes aspectos relacionados con la taxonomía y ecología de la especie. Uno de los estudios tiene como objetivo determinar la variación geográfica entre poblaciones de *R. melanosterna* en Panamá, Colombia y Ecuador (Carr y Vargas-R. com. pers.). Para ello se estudia la diferenciación morfológica y también la variación genética en mADN y ADN nuclear. En el Magdalena medio se encuentra en desarrollo un trabajo que permitirá obtener más datos acerca del uso de hábitat de la especie (Páez com. pers.). Aun así es necesaria la investigación en la mayoría de aspectos de la biología de la especie, pues solo se cuenta con información preliminar suministrada por pocos estudios, algunos de ellos realizados en condiciones de cautiverio. Es necesario direccionar esfuerzos de investigación para responder preguntas esenciales sobre la historia natural de esta especie, especialmente elementos relacionados con su tasa de crecimiento, edad de madurez, longevidad y ámbito doméstico. Además, se desconoce si existen diferencias ecológicas entre las formas existentes, así como el estado de sus poblaciones naturales y el impacto que pueden tener sobre ellas actividades antrópicas como la caza. Es de gran importancia evaluar si existen diferencias a nivel de preferencia de hábitat y de estrategias reproductivas, realizar estudios ecológicos poblacionales y determinar si hay diferencias en las amenazas en las diferentes áreas ocupadas.

Esta información, en conjunto con aquella que suministren investigaciones en otros aspectos, tales como las tasas de cosecha de la especie, caracterización y pérdida del hábitat, es necesaria para corroborar la categoría de amenaza de la especie según los criterios de la UICN y permitirá plantear propuestas para su manejo y conservación, de manera que las acciones se dirijan de una manera acertada.

Autores
Laura del Pilar Echeverri-García, John L. Carr, Mario F. Garcés-Restrepo, Carlos A. Galvis Rizo y Alan Giraldo

Foto: J. Carr

Rhinoclemmys nasuta
(Boulenger 1902)

Nombre común y/o indígena
Tortuga de río chocoana, sabaletera, tortuga blanca, hicotea blanca

Otros nombres usados y/o sinonimias
Nicoria nasuta Boulenger 1902, *Geoemyda nasuta* Siebenrock 1909, *Geoemyda punctularia nasuta* Mertens 1954, *Callopsis nasuta* Ernst 1978, *Rhinoclemmys punctularia nasuta* Fretey 1977.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Datos Deficientes (DD); categoría global UICN (versión 2011.2): Casi Amenazada (NT); categoría propuesta por TFTSG (2011): Casi Amenazada (NT); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Boulenger (1902) describe a *nasuta* como una especie de *Nicoria* con base en una pequeña serie de especímenes provenientes de la Provincia de Esmeraldas en Ecuador. Posteriormente trabajos taxonómicos consideraron este taxón como una especie de *Geoemyda* (Siebenrock 1909, Mertens *et al.* 1934, Wettstein 1934). Mertens (1954) propuso esta especie como una subespecie de *Geoemyda punctularia*. Aunque Medem (1962) la consideró como una especie, con base en su experiencia personal en campo, continuó sin embargo usando el nombre *Geoemyda punctularia nasuta* en sus textos. En la revisión del género *Callopsis*, Ernst (1978) formalmente elevó el taxón al estatus de especie y posteriormente ha sido universalmente reconocida como una especie perteneciente al género *Rhinoclemmys*, distinta de *R. punctularia* y las especies simpátridas congéneres (*R. annulata* y *R. melanosterna*). Aunque existen algunas variaciones geográficas en las proporciones de la concha, no existen subespecies descritas (Ernst 1978). Basado en gran parte en datos morfológicos y de aloenzimas, Carr (1991) propone a *R. nasuta* como la especie basal en el género. En la filogenia molecular del género usando genes mitocondriales y nucleares, dependiendo del tipo de análisis, la posición filogenética de *R. nasuta* no está resuelta o es pobremente soportada como especie hermana al clado de *Rhinoclemmys,* incluyendo *areolata* ((*diademata*, *punctularia*) (*funerea*, *melanosterna*)) (Le y McCord 2008).

Descripción
Concha ovalada y muy deprimida. Color de fondo de la cabeza café oscuro a negro, con listas postorbitales y supratemporales blanco pálido o amarillentas (Figura 10a).

Caparazón café oscuro a negro. Cada escudo plastral generalmente tiene una mancha negra, de extensión variable, con zonas de color claro entre manchas, aunque individuos muy grandes pueden carecer de estas manchas sobre todo en la zona abdominal (Figura 10b). Piel de las zonas posteriores y laterales de la cabeza, escamosas y no suaves. Piel gular con puntos claros. Ojos y dorso de los miembros de color negro y superficies ventrales de los mismos de color amarillo. Patas totalmente palmeadas (Rueda-A. *et al.* 2007) y en muchos especímenes aparece una coloración salmón en las patas. Cola con dos listas amarillentas (Medem 1962, Corredor-L. *et al.* 2007). Esta especie se distingue de todas las otras especies del género por la siguiente combinación de caracteres de la concha: falta de contacto entre los escudos humerales y axilares, hay contacto entre la porción lateral de la costura pectoral-abdominal y la porción ventral del escudo marginal cinco; el margen anterior del escudo costal dos contacta el cuarto escudo marginal o la costura marginal cuatro-cinco y el escudo marginal cinco, presenta cuatro caras en vista dorsal. Presenta dimorfismo sexual en las dimensiones de la concha, con las hembras más grandes (Medem 1962, Loaiza-N. *et al.* 2006, Garcés 2008) (Figura 11). El caparazón del macho es más estrecho, alargado y menos alto que el de la hembra, la mayoría de machos presentan una ligera concavidad en el plastrón (Medem 1962, Ernst 1978, 1980); también presentan una cola más larga que las hembras con una diferencia acentuada en la longitud pre-cloacal, abriéndose la cloaca posteriormente al margen del caparazón en los machos (Ernst 1978, 1980, Garcés 2008).

Figura 10. *Rhinoclemmys nasuta*. a) Detalle de la cabeza ; b) variación de la coloración del plastrón. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: A. Giraldo.

En los neonatos la coloración del plastrón es casi totalmente café oscura a negra sin las manchas distinguibles (Figura 10b), siendo 67,8 mm y 40 g el menor tamaño y peso registrado en la naturaleza para un espécimen (Giraldo *et al.* 2012). Sin embargo, recientemente Giraldo *et al.* (en prensa) reportan por primera vez el tamaño al momento de la eclosión de un espécimen de *R. nasuta* obtenido de Isla Palma, con registro de 58,4 mm de longitud de caparazón, 34,6 mm de ancho de caparazón, 30 mm de altura máxima de la concha y 33 g de peso (Figura 12).

Talla y peso

Especie de tamaño pequeño a mediano. En Isla Palma (Valle del Cauca) se registró un tamaño máximo de caparazón de 229 mm en hembras y 196 mm en machos (Loaiza-N. *et al.* 2006).

Crecimiento

Existen diferencias en las tasas de crecimientos entre los sexos y las clases de edades; para juveniles se estima un crecimien-

Figura 11. *Rhinoclemmys nasuta*. a) Macho (izquierda) y hembra (derecha); b) hembra en el río Rojo. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: A. Giraldo.

Figura 12. Neonato de *Rhinoclemmys nasuta* con 34 días de nacido. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: A. Giraldo.

to promedio de 5,8 mm/año, declinando a 0,9 mm/año para machos y -0,5 mm/año para grandes hembras (Giraldo *et al.* 2007, Carr y Giraldo 2009, Pérez *et al.* en prensa).

Longevidad

En cuanto a la longevidad, existe un dato de un individuo mantenido en cautiverio por 19 años (Carr y Giraldo 2009).

Distribución

Países: Colombia y Ecuador.
Departamentos: Cauca, Chocó, Nariño y Valle del Cauca.
Cuencas: Caribe y Pacífico.
Subcuencas: Caribe (Atrato); Pacífico (Baudó, Dagua, Guapi, Isquandé, Mataje, Mirá, Naya, Patía, San Juan).

Hábitat y ecología

Hábitat. Medem (1962) reporta que esta especie vive en pequeños ríos, arroyos y lagos o lagunas. Aparentemente también entra en agua salobre y es considerada la especie más acuática del género. Se encuentran individuos en corrientes de primer y segundo orden (Carr y Almendaríz 1990, Loaiza-N. 2006, Giraldo *et al.* 2007). Sin embargo, puede ser observada desplazándose en tierra y habitando en charcos temporales cercanos a fuentes de agua.

La especie habita en bosques muy húmedos tropicales en la planicie costera del Pacífico y el piedemonte de la vertiente occidental de la cordillera occidental hasta los 800 m de altitud (Castaño-M. *et al.* 2004) y hasta los 600 m de altitud en Ecuador (Carr y Almendaríz 1990). En el Pacífico colombiano es común encontrarlas en zonas pantanosas con *Kinosternon leucostomum*, en quebradas con *Rhinoclemmys*

Registros de ***Rhinoclemmys nasuta***

melanosterna y *K. leucostomum* y en zonas cercanas a riachuelos con *R. annulata* (Garcés *et al.* 2008, Giraldo *et al.* 2011b).

Ámbito doméstico (home range). Pérez (2007) reporta una fidelidad de sitio para los machos cercano al 80% para movimientos entre 0,5 y 17 m y para hembras del 70% para movimientos entre 0,5 y 3 m.

Alimentación. Principalmente herbívora (plantas acuáticas, hojas, semillas y frutas), aunque un individuo contenía un saltamonte (Medem 1962). Corredor-L. *et al.* (2007) encontraron en el estómago de un individuo capturado en el río Naya, hojas, semillas y flores. Basados en el análisis de 25 muestras fecales provenientes de Isla Palma, se estableció que esta especie consume principalmente semillas de Fabaceae y hojas de Cecropiaceae; adicionalmente la materia animal consistía principalmente de Hymenoptera y Odonata (Giraldo *et al.* 2007, Alegria *et al.* 2008). Existen algunos registros de especímenes comiendo carroña tanto en el agua como en la tierra, en ambos casos los cadáveres correspondían al marsupial acuático *Chironectes minimus* (Carr *et al.* 2010).

Reproducción. Con base en observaciones de pobladores del Pacífico colombiano, Medem (1962) reportó posturas de uno o dos huevos, puestas en cualquier época del año, pero principalmente entre enero y marzo. Sin embargo, durante disecciones encontró solamente un huevo por postura en los meses de noviembre, diciembre y abril.

Las posturas son expuestas, colocando los huevos en pequeñas depresiones no excavadas por las hembras que en algunas ocasiones son cubiertos con hojas (Medem 1962). Los huevos son alargados y de cascara dura (Medem 1962) (Figura 13). Tres huevos fueron medidos con longitudes entre 35 a 39 mm de ancho y 67 a 70 mm de longitud (Medem 1962). En el Pacífico (Valle del Cauca) la especie se reproduce durante todo el año, con dos picos de hembras con huevos palpables a simple tacto, uno entre los meses de mayo y junio y otro entre noviembre y enero (Giraldo *et al.* 2007). No existen estudios sobre determinacion sexual para la especie, sin embargo dos especies del mismo género, *R. areolata* y *R. pulcherrima*, presentan una condición tipo DST-I (Ewert y Nelson 1991).

Se estima que los machos de *R. nasuta* requieren 12 años para alcanzar el tamaño mínimo de madurez sexual (aproximadamente 140 mm de longitud de caparazón), mientras que las hembras requieren 14 años (aproximadamente 160 mm de longi-

Figura 13. Hembra adulta de *R. nasuta* con un huevo obtenido por inducción farmacológica. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: J. Carr.

Figura 14. Restos de un juvenil de *R. nasuta* depredado por un marsupial. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: M. F. Garcés-Restrepo.

tud de caparazón) (Giraldo *et al.* 2007, Carr y Giraldo 2009, Pérez *et al.* en prensa).

Depredación natural. Medem (1962) anota que *Crocodylus acutus* y *Caiman crocodilus* consumen esta especie. También reporta un pequeño espécimen en el estómago de una serpiente, *Drymachon corais melanurus*, de dos metros. En la costa Pacífica del Valle del Cauca se encontró un ejemplar de unos 120 mm muerto con mordeduras que concuerdan con *Caiman crocodilus*. En Isla Palma, Pacífico del Valle del Cauca, es común encontrar individuos con extremidades mutiladas. Debido a la ausencia de depredadores específicos de *R. nasuta* en Isla Palma, es posible pensar que algunas de las especies de marsupiales presentes en esta localidad como *Didelphis marsupialis*, *Philander opossum* o *Chironectes minimus* se alimenten de esta especie durante las primeras etapas de desarrollo (Figura 14).

Comportamiento. Es de hábitos principalmente nocturnos. Aunque es posible observarla activa durante el día, suele refugiarse entre raíces, bajo hojas y dentro de las cavidades en el interior de las quebradas (Carr y Giraldo 2009).

Población. Medem (1962) reporta que la especie era abundante en los ríos San Juan, Docampadó y Baudó en el departamento del Chocó. En la costa Pacífica del Valle del Cauca es tal vez la especie de tortuga más común y abundante después de *Kinosternon leucostomum*. En Isla Palma, Bahía Málaga, con poca perturbación humana y pocos depredadores, en cinco riachuelos la especie presentó un tamaño poblacional de 756 individuos (IC 95%= 656-856), presentando una densidad de 1560 ind./ha (Loaiza-N. *et al.* 2006, Giraldo *et al.* 2007, Garcés 2008, Garcés *et al.* 2008, Giraldo *et al.* 2011b, 2012). Sin embargo esta localidad presenta un caso excepcional de densidad de la especie debido la sinergia entre el efecto isla y la poca perturbación humana. En continente las densidades son mucho menores y varían de acuerdo al grado de perturbación humana de la zona (Giraldo *et al.* 2011a, Garcés-R. *et al.* datos sin publicar).

Observaciones adicionales. Varios tipos de parásitos han sido reportados para esta especie. Medem (1962) encontró trematodos en el estómago y nemátodos en el intestino de especímenes colectados en el Chocó, mientras que Dyer y Carr (1990b) menciona cuatro especies de trematodos digéneos *Octangioides tlacotalpensis* (Angiodictyidae), *Nematophila grandis*, *Pseudocleptodiscus margaritae* y *Pseudallassostoma heteroxenus* (Paramphistomidae) en dos especímenes de *R. nasuta* que fueron colectados en Esmeraldas, Ecuador. Además, Dyer y Carr (1990a) reportan dos especies de nemátodos para *R. nasuta* de esta misma localidad: *Falcaustra tikasinghi* (Ascarida) y *Hedruris* sp. (Spirurida). En el Pacífico del Valle del Cauca se registran individuos parasitados con garrapatas y sanguijuelas (Garcés *et al.* 2008) y también en el Ecuador (Carr y Almendáriz datos sin publicar).

Conservación

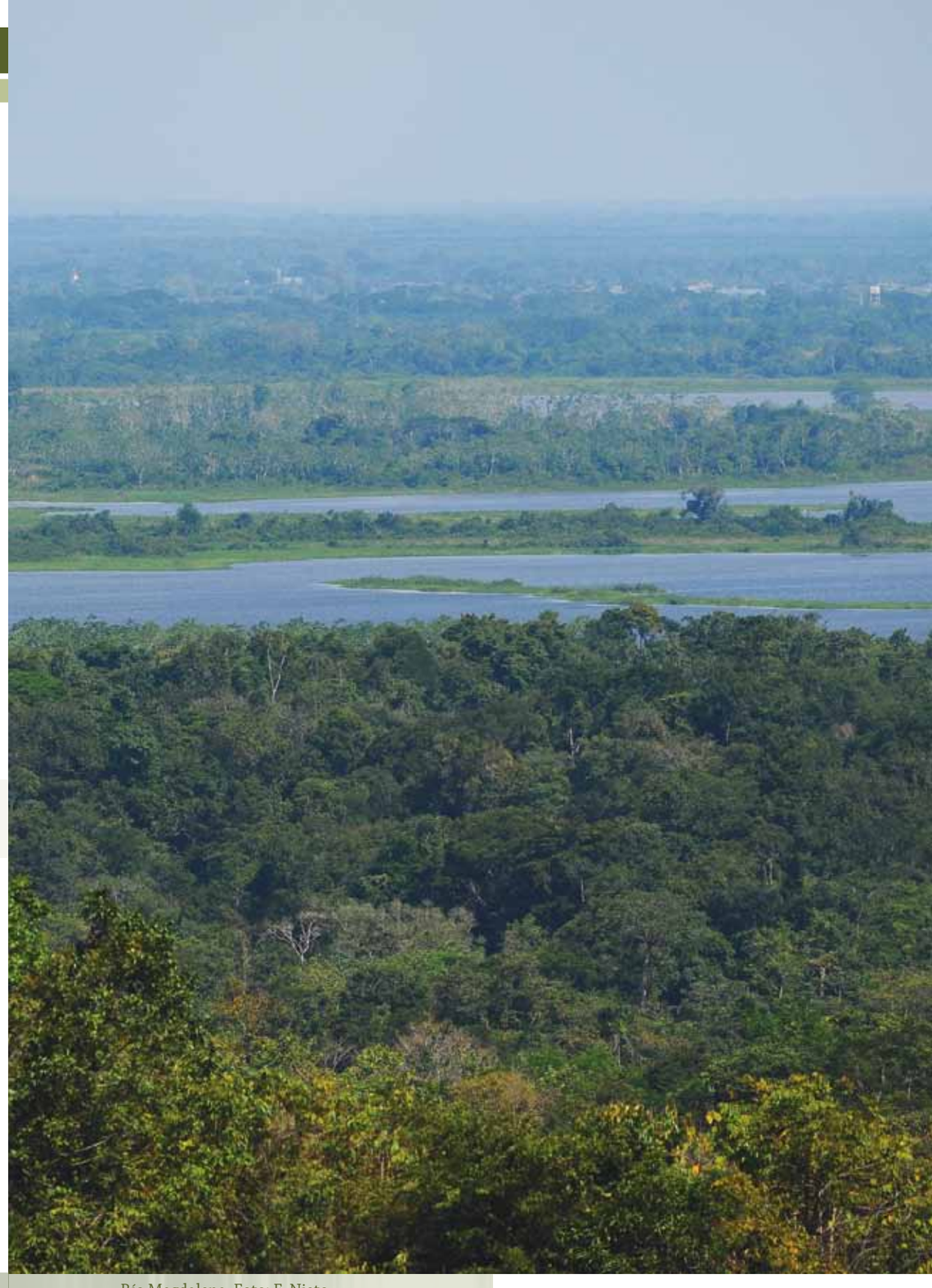
Amenazas. Explotación comercial y contrabando (consumo, mascotas, otros usos). En Colombia es consumida como fuente de proteína y se usa en prácticas medicinales tradicionales (Medem 1962, Castaño-M. 2002, Galvis-R. y Corredor-L. 2005, Garcés 2008). En Ecuador igualmente es utilizada por pobladores rurales afrodescendientes e indígenas, como fuente de proteína y medicina (Carr y Almendáriz datos sin publicar). También es frecuentemente mantenida como mascota en comunidades de la costa Pacífica (Galvis-R. y Corredor-L. 2005). De igual manera, las conchas son utilizadas para construcción de ornamentos y los falos se utilizan en la preparación de bebidas alcohólicas (Galvis-R. y Corredor-L. 2005, Loaiza-N. 2006, Corredor-L. *et al.* 2007, Garcés 2008, Giraldo *et al.* 2011a). Es una especie muy susceptible a la sobre-explotación como pieza de consumo. En localidades del río Naya donde ya ha sido explotada por comunidades indígenas durante un largo tiempo, el registro de esta especie es escaso y requiere largas jornadas de captura.

Los bosques lluviosos tropicales que cubren la mayoría del área de distribución de esta especie han sido drásticamente impactados por actividades humanas, particularmente en las últimas cuatro décadas y en particuplar en el andén Pacífico colombiano, especialmente en el norte del departamento del Chocó y el sur del departamento de Nariño (Ortiz y Massiris-C. 1992, Castaño-M. *et al.* 2004, Arboleda 2008). En la costa Pacífica del Valle del Cauca la deforestación para utilización de materiales en la construcción de infraestructura hotelera o casas para la población humana en aumento, han generado la pérdida de quebradas donde existían poblaciones de esta especie (Garcés 2008, Giraldo *et al.* 2011a).

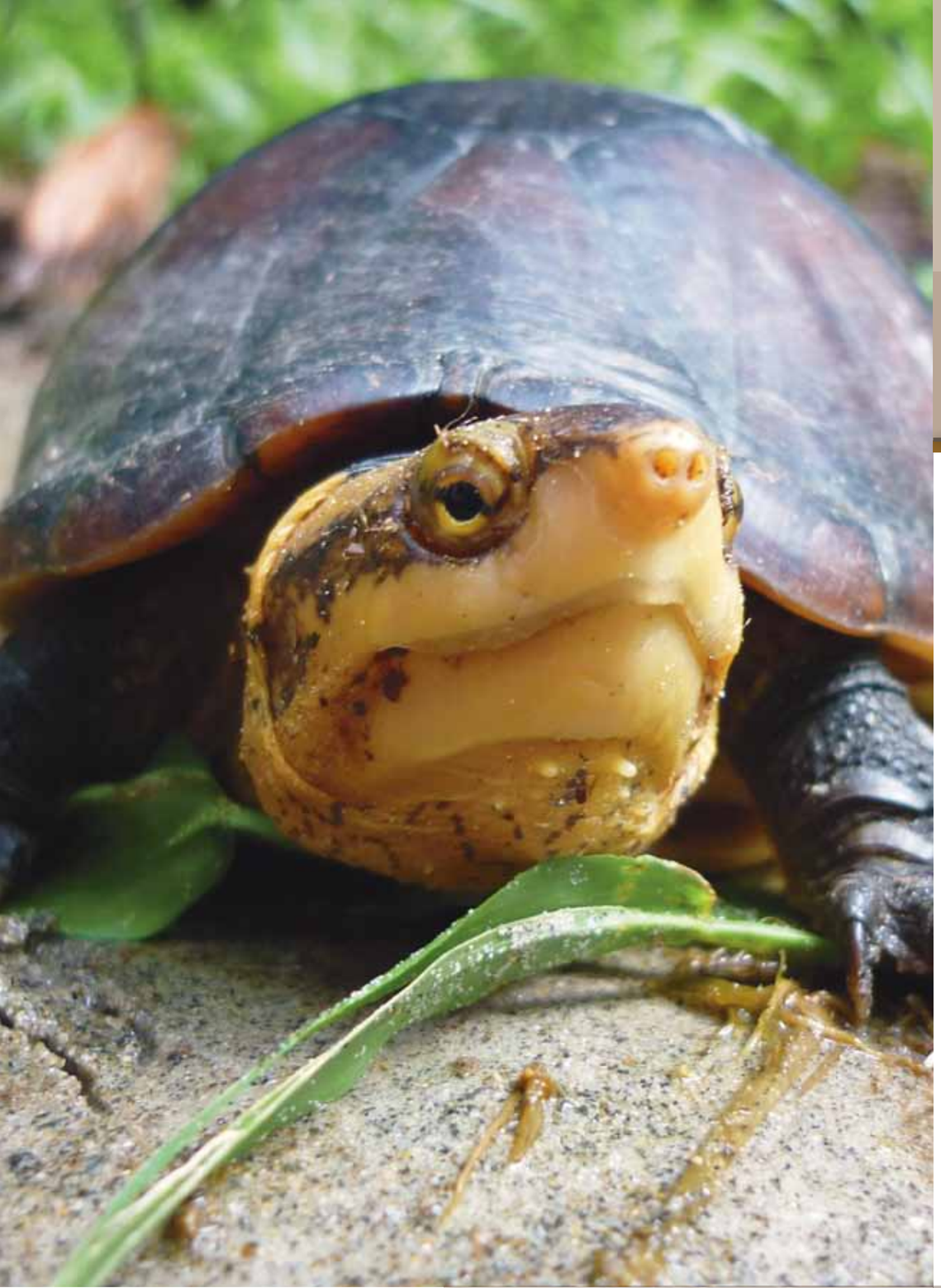
Perspectivas para la investigación y conservación. De acuerdo con el plan de manejo para las tortugas del Valle del Cauca, es necesario realizar de manera

simultánea, monitoreo de poblaciones, esfuerzos de manejo sostenible y acciones de educación ambiental (Corredor-L. *et al.* 2006, Giraldo *et al.* 2011a). En este contexto, desde el 2005, el Grupo de investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle en conjunto con el Departamento de Biología y Museo de Historia Natural de la Universidad de Louisiana en Monroe – USA, desarrollan un programa de investigación sobre esta especie en la región de Bahía Málaga. Con base en este esfuerzo se ha generado información novedosa sobre la historia natural de esta especie, con especial interés en los aspectos asociados al crecimiento, estructura de la población, ecología alimentaria, fidelidad de hábitat y análisis de ecología poblacional. Considerando el área de distribución geográfica y ecológica de esta especie, es altamente probable que algunas poblaciones de *R. nasuta* también habiten en las áreas naturales protegidas nacionales o regionales como PNN Utría, PNN Farallones, PNN Uramba-Bahía Málaga, PNN Sanquianga, PNR La Sierpe, RFP Río Escalerete y San Cipriano, RFP Río Guabas, y DMI La Plata. Por lo tanto, es fundamental fortalecer las estrategias de trabajo en conjunto con las entidades que administran estas áreas para incluir a *R. nasuta* entre las prioridades de investigación y conservación, o incluso como objeto valor de conservación, como sería la recomendación para el PNN Uramba-Bahía Málaga, zona protegida que alberga la única población insular reportada para esta especie en toda su área de distribución (Giraldo *et al.* 2012).

Autores
John L. Carr, Alan Giraldo y Mario Garcés-Restrepo



Río Magdalena. Foto: F. Nieto



Kinosternon scorpioides. Foto: M. Merchán

Foto: M. Garcés

FAMILIA KINOSTERNIDAE

Tortugas de lodo americanas, tortugas hediondas

Distribución y diversidad

Esta familia estrictamente americana se encuentra desde el sureste de Canadá hasta Argentina y ha sido dividida en dos subfamilias. Kinosterninae incluye dos géneros y 23 especies y Staurotypinae incluye dos géneros y tres especies (TTWG 2011). El género *Kinosternon*, con 18 especies, es el más diverso de la familia y a él pertenecen las tres especies y una subespecie de esta familia presentes en Colombia (*Kinosternon dunni*, *K. leucostomum*, *K. scorpioides* y *K. scorpioides albogulare*).

Sistemática

Esta familia pertenece al suborden Cryptodira, su grupo hermano es la familia Dermatemydidae y ambas conforman la superfamilia Kinosternoidea, cuya posición aun no ha sido resuelta dentro de la filogenia de las tortugas, ya que los análisis, a pesar de utilizar una gran cantidad de datos moleculares, dan como resultado una politomía entre Chelydridae, Kinosternoidea y Chelonioidea (Chandler y Janzen 2009, Thomson y Shaffer 2010).

Descripción y biología

Las tortugas de esta familia son de tamaño pequeño a moderado, siendo las especies de la sufamilia Staurotypinae generalmente de mayor tamaño que las de la subfamilia Kinosterninae (Vitt y Caldwell 2009). La longitud del caparazón varía entre los 8 cm (*Sternotherus depressus*) a 38 cm (*Staurotypus triporcatus*), pero la longitud recta del caparazón en la mayoría de las especies de la subfamilia Kinosterninae es menor a 18 cm. El caparazón es angosto y presenta forma de domo en la mayoría de las especies, puede estar atravesado por una o tres quillas longitudinales dorsales o bien ser completamente liso; su coloración varía de amarilla, café, oliva y negro. El plastrón presenta 11 o menos escamas epidermales, es amarillento o café y posee una o dos bisagras transversales que le permiten al animal encerrar completamente la cabeza, cola y extremidades dentro de su concha. El hocico está ligeramente proyectado hacia adelante y las extremidades son palmeadas. La cabeza es grande y los machos presentan colas más largas que terminan en una escama en forma de "uña".

La mayoría de las especies de la familia son estrictamente acuáticas, sin embargo pueden hibernar o estivar en tierra y algunas especies tropicales pueden alimentarse fuera del agua durante el verano. No

son muy buenas nadadoras y sus extremidades se encuentran adaptadas para caminar en el fondo de los lechos de los cuerpos de agua (Vitt y Caldwell 2009). Pueden encontrarse en cuerpos de agua temporales, lagos, pantanos y grandes ríos. Su dieta es principalmente carnívora. Tienen tanto hábitos diurnos como nocturnos y una dieta omnívora, ya que se alimenta de algas, semillas y plantas acuáticas, caracoles, crustáceos, insectos y otros invertebrados, además de anfibios, peces e incluso pequeños mamíferos y otras tortugas. El tamaño de la nidada varía mucho, pueden poner entre 1 y 16 huevos sobre el suelo o la vegetación, bajo troncos caídos o en nidos excavados. Las tortugas de esta familia liberan una sustancia con olor a almizcle por las glándulas axilares e inguinales cuando son molestadas. Por otra parte, debido al hábito de permanecer en el lecho de los cuerpos de agua y frecuentemente enterradas, se les conoce como tortugas del lodo.

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Foto: G. Forero-M.

Kinosternon dunni
(Schmidt 1947)

Nombre común y/o indígena
Cabeza de trozo, dunn's mud turtle.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Vulnerable (VU D2); categoría global (versión 2011.2): Vulnerable (VU B1+2c); categoría propuesta por TFTSG (2011): Vulnerable; CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
Kinosternon dunni fue descrita por Karl Schmidt en 1947 con base en dos hembras provenientes de "Pizarro, Chocó, Colombia". Pizarro era anteriormente el nombre del casco urbano del municipio Bajo Baudó, en la desembocadura del río Baudó. En 1965, Legler describió *K. angustipons* de Centroamérica e incluyó una discusión de la similitud evidente entre esta especie y *K. dunni*.

Kinosternon dunni está relacionada de manera más cercana con *K. angustipons* de Centroamérica (Iverson 1991) y comparte un número de caracteres con *K. leucostomum*, con la que es simpátrida. Un análisis subsecuente combinando caracteres morfológicos y moleculares (Iverson 1998), confirmó la relación cercana entre *K. leucostomum* y *K. dunni*. Un estudio filogenético reciente de variación genética mitocondrial y nuclear (Iverson *et al.* en preparación), recuperó un grupo "*leucostomum*", que incluye las especies *acutum*, *angustipons*, *creaseri*, *dunni*, *herrerai*, y *leucostomum*, como hermanas de todas las otras especies de kinostérnidos de los géneros *Kinosternon* y *Sternotherus*. Iverson (1981) localizó los tres únicos ejemplares que existen en museos fuera de Colombia. El único macho fue localizado en la colección de la Academia de Ciencias de California. Además de esto, Iverson (1981) identificó como *K. dunni* a dos hembras adicionales que se encontraban entre una serie de especímenes catalogados como *K. leucostomum* en la colección del American Museum of Natural History. Esta es la especie de la familia Kinosternidae de la cual se conocen menos especímenes. A pesar de su área de distribución restringida, puede existir una variación geográfica significativa entre cuencas hidrográficas.

Descripción
Caparazón de los adultos de color café oscuro o claro y en los escudos córneos costales, principalmente las suturas de las placas óseas pleurales se pueden transparentar como bandas difusas más claras. Porción inferior de los escudos costales y

el centro de los escudos marginales más claros que el dorso del caparazón. En ejemplares jóvenes se notan tres quillas longitudinales dorsales en el caparazón, con la medial más sobresaliente. En los ejemplares adultos el tope del caparazón es ligeramente cóncavo con una quilla central poco acentuada en los escudos vertebrales 4 y 5. Plastrón pequeño relativo al caparazón (ancho del lóbulo anterior del plastrón menos del 40% y ancho del lóbulo posterior del plastrón menos del 35% de la longitud máxima del caparazón) (Figura 15a). Plastrón con una muesca medial posterior y dos bisagras transversales distintivas que bordean la porción central fija del plastrón, que está cubierta por los escudos abdominales. Esta porción del plastrón está conectada al caparazón por un puente óseo que está cubierto por escudos axilares e inguinales individuales y contiguos; la longitud del puente promedia 24% de la longitud del caparazón. Plastrón y puente usualmente amarillos con suturas oscuras, algunas veces con manchas marrones. Cabeza dorsalmente café oscuro a negro en los ejemplares oscuros o puede ser café con reticulaciones amarillas en los ejemplares más claros, pero siempre es más clara ventralmente y jaspeada lateralmente. Parte rostral, desde las aberturas nasales hacia la región ventral amarillo cuerno o amarillo oscuro. Región timpánica más clara que el dorso de la cabeza. Escama nasal cubre la mayor parte del dorso del cráneo pero nunca es bifurcada posteriormente. Hocico bulboso en machos adultos grandes (el nombre común "cabeza de trozo" aparentemente se refiere a esta característica) (Figura 15b). Los machos tienen un mayor tamaño que las hembras. Las hembras adultas presentan una cola más corta y un plastrón relativamente mayor que los machos, los cuales tienen un parche de escamas rugosas en la superficie interna de los muslos y las pantorrillas de cada pierna.

Se diferencia de las otras especies de la familia por la siguiente combinación de caracteres: tamaño relativamente grande; plastrón pequeño, con muesca posterior y que no alcanza a tapar la totalidad de las partes blandas del animal cuando este intenta protegerse retrayéndose dentro de su caparazón, al contrario de lo que sucede con los otros kinostérnidos colombianos; caparazón sin quillas o unicarinado; parches de escamas rugosas en el interior de los muslos; ausencia de bandas distintivas

Figura 15. *Kinosternon dunni*. a) Vista ventral, macho (derecha) y hembra (izquierda) adultos; b) cabeza de un macho adulto donde se observa la nariz bulbosa. Chocó. Foto: G. Forero-M.

en la cabeza; primer escudo vertebral ancho y sutura interfemoral corta.

Talla y peso

Alcanza al menos 180 mm de longitud del caparazón (Forero-M. y Rentería-M. no publicado). El peso máximo registrado para machos es 800 g (180 mm LC) y para hembras 595 g (166 mm LC) (Forero-M. y Rentería-M. datos no publicados).

Distribución

País: Colombia.
Departamento: Chocó.
Cuenca: Caribe y Pacífico.
Subcuencas: Caribe (Atrato) (Rentería-M. y Forero-M. en prensa); Pacífico (Baudó, Docampadó, San Juan) (Medem 1961, 1962, Iverson 1992, Castaño-M. 1997a, Ceballos 2000, Castaño-M. *et al.* 2004).

Hábitat y ecología

Hábitat. Las comunidades que habitan el bosque en el departamento del Chocó le informaron a Medem (1961) que este quelonio prefiere arroyos pequeños, especialmente sus cabeceras y también áreas pantanosas. En un estudio reciente, la mayoría de los individuos fueron capturados en un área pantanosa, dominada por palmas del género *Euterpe* (Forero-M. y Rentería-M. datos no publicados). Los individuos estaban activos durante la noche y fueron todos capturados en el agua (< 1,5 m profundidad) (Forero-M. y Rentería-M. datos no publicados). Un individuo fue colectado en un pequeño arroyo (3-5 m ancho) con una profundidad que varió más de 1,5 m durante un evento de lluvias. Los ejemplares colectados por Castaño-M. (2002) se encontraron dentro de pequeñas corrientes de agua o caminando por la orilla de estas después de lluvias fuertes que habían ocasionado el desbordamiento de sus aguas.

Registros de ***Kinosternon dunni***

Alimentación. No se han realizado observaciones en campo sobre su dieta. En cautiverio, Medem (1961, 1962) observó dos individuos que se alimentaban de carne, restos de peces y moluscos.

Reproducción. Lugareños de las localidades visitadas por Medem (1961, 1962), indicaron que esta especie se reproduce durante todo el año. La única hembra que colectaron murió en cautiverio, y al realizar la disección se encontró que contenía dos huevos ya calcificados (45 x 25 mm y 44 x 25 mm) y un folículo maduro de 15 mm de diámetro. Esto sugiere que la es-

pecie realiza múltiples posturas, pero que el tamaño de la postura es relativamente pequeño. La proporción sexual de las capturas en el área del Atrato fue 7 machos: 9 hembras: 1 juvenil (Rentería-M. y Forero-M. en prensa).

Comportamiento. En cautiverio Medem (1961, 1962) encontró que tanto el macho como la hembra son bastante agresivos y prefieren descansar en aguas poco profundas que no cubren su caparazón. Aparentemente estivan de forma terrestre por periodos de dos a cuatro semanas, pero no se sabe con seguridad si este es un comportamiento normal en estado silvestre.

Población. No se conoce casi nada sobre el estatus poblacional de esta especie. Los pobladores locales, quienes son los que están más familiarizados con ella pues la consumen como alimento, le dijeron a Medem (1961) que es mucho más rara que *K. leucostomum*, afirmación soportada por el bajo número relativo de ejemplares depositados en museos provenientes de esta región. Durante un trabajo de campo realizado durante 12 días por Castaño-M. (1997a) en la región del bajo río Baudó y el bajo río San Juan, solo se hallaron cuatro *K. dunni*, mientras que se encontraron 32 *K. leucostomum*. Sin embargo, en la población descubierta recientemente en el Atrato, fueron recolectados 17 individuos en dos noches de muestreo. En esta localidad la especie es simpátrica con *K. leucostomum*, la cual fue más abundante.

Observaciones adicionales. La especie era conocida únicamente de la localidad tipo hasta que Medem (1961,1962) publicó los resultados de su trabajo de campo en la misma región, donde obtuvo solamente tres especímenes adicionales (un macho, una hembra y un caparazón). Medem extendió así el área de distribución conocida al incluir a dos afluentes del río Baudó, a Noanamá en el río San Juan y al río Docampadó y con base en información recopilada sugirió que podría encontrarse en el río Andágueda afluente del alto Atrato y en el bajo río Calima, todas estas localidades en el departamento del Chocó. Castaño-M. (1997a) colectó cuatro individuos en quebradas afluentes del bajo río Baudó y de nuevo en Noanamá río San Juan.

En muestreos recientes se ha registrado la especie en dos localidades en la cuenca del río Atrato (Rentería-M. y Forero-M. en prensa), que desemboca en el mar Caribe en el golfo de Urabá. Estos registros extienden el rango de la especie a una nueva cuenca hidrográfica e indican que probablemente puede estar distribuida en más localidades en la región del Atrato, como fue sugerido por Medem (1961). Medem (1961) y Corredor-L. *et al.* (2006, 2007) suponen que la distribución de la especie probablemente se extienda hacia el sur hasta el norte del departamento del Valle del Cauca, incluyendo una porción del bajo río San Juan.

Recientemente (2003-2009), tres individuos fueron mantenidos en el Zoológico de Cali. Los ejemplares fueron recluidos en un encierro externo con una piscina de concreto y acceso a tierra siguiendo un protocolo similar al usado para *K. leucostomum* en el zoológico. Sin embargo, *K. dunni* se mostró menos adaptable a las condiciones de cautiverio que *K. leucostomum*, y el individuo que más duró, permaneció por cuatro años.

Conservación

Amenazas. Esta especie es vulnerable a la extinción no sólo por su área de distribución restringida, sino porque también es consumida por los pobladores locales (Medem 1961, Castaño-M. 1997a). La deforestación, el uso de los ríos y quebradas para extraer madera y la intensa actividad minera en la región pueden destruir o contaminar significativamente sus hábitats (Castaño-M. 2002). No existen registros de explotación comercial de la especie, probablemente por su rareza. Sin embargo, un individuo fue encontrado en una calle de la ciudad de Cali y entregado al Zoológico de Cali en el 2008. Este individuo seguramente provenía de tráfico ilegal de fauna dentro de Colombia.

Perspectivas para la investigación y conservación. No se encuentra listada en ningún Apéndice CITES y tampoco recibió una clasificación en el Plan de Acción IUCN (1989). Rueda-A. (1999) propuso que la especie fuera considerada En peligro (EN); sin embargo está listada como Vulnerable (B1+2c; IUCN 2009) en la Lista roja de la IUCN, y en el Libro rojo de reptiles de Colombia (Castaño-M. 2002). La especie no se ha registrado en ningún área protegida dentro de su área de distribución conocida (Rueda-A. 1999).

Se requiere urgentemente continuar con muestreos de campo para determinar su distribución y estatus poblacional. Se debe profundizar en las aparentes diferencias en densidad entre la población recién descubierta en el alto río Atrato y la población del sur del departamento del Chocó. Corredor-L. *et al.* (2006), propusieron a *K. dunni* como un buen candidato para programas de propagación *ex situ*, por ser una especie endémica y presentar una distribución restringida y sujeta a destrucción de hábitat.

Actualmente se están realizando estudios de campo en el departamento del Chocó con el objetivo de evaluar la distribución actual de la especie y recopilar información básica sobre su historia natural, la cual se requiere urgentemente para establecer su nivel de amenaza. En un futuro próximo se requiere continuar con estudios demográficos de la especie y determinar el efecto de las perturbaciones humanas como la deforestación y contaminación del agua por minería.

Autores
Germán Forero-Medina, John B. Iverson, John L. Carr, Olga V. Castaño-Mora, Carlos A. Galvis-Rizo y Luis E. Rentería-Moreno

Foto: A. Giraldo

Kinosternon leucostomum
(Duméril y Bibron)

Nombre común y/o indígena
Tapaculo, tapacula, culitapa, morrocoy, tacán.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Cinosternon leucostomum Duméril y Bibron en Duméril y Duméril 1851, *Swanka maculata* Gray 1869, *Cinosternum brevigulare* Cope 1885, *Cinosternum postinguinale* Cope 1887, *Cinosternum spurrelli* Boulenger 1913, *Kinosternon spurrelli* Schmidt 1946, *Kinosternon leucostomum postinguinale* Berry 1978.

Subespecies
Kinosternon leucostomum tiene dos subespecies descritas: *K. leucostomum leucostomum* (Duméril y Bibron 1851 en Duméril y Duméril 1851) distribuida por la costa Atlántica desde el suroriente de México (Veracruz) pasando por Belice, Guatemala, Honduras y Nicaragua, y *K. leucostomum postinguinale* (Cope 1887), distribuida desde los límites de Nicaragua y Costa Rica sobre la costa Atlántica pasando por Colombia y hasta el sur de la costa Pacífica del Ecuador (Berry 1978, Ernst y Barbour 1989, Carr y Almendaríz 1990, Iverson 1992, Berry y Iverson 2001).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): no listada; categoría global UICN (versión 2011.2): Preocupación Menor (LC); categoría propuesta por TFTSG (2011): Preocupación Menor (LC); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia
La especie *Cinosternon leucostomum* fue descrita con base en una serie de sintipos, dentro de los cuales se incluyen algunos especímenes que pertenecen al valle del Magdalena y a Santa Fe de Bogotá, Nueva Granada (Duméril y Bibron en Duméril y Duméril 1851). Posteriormente fueron colectados individuos en tierra caliente al este de Costa Rica, que fueron denominados como *Cinosternum brevigulare* (Cope 1885). Después Cope (1887), sustituye el nombre *C. postinguinale* por *C. brevigulare;* Boulenger (1913) describe individuos colectados en Peña Lisa, Condoto (Chocó, Colombia) como *C. spurrelli* y Schmidt (1941), define el río Usumacinta en Guatemala como la localidad tipo para *K. leucostomum*. Posteriormente, varios autores han considerado el taxón en Colombia como la especie *K. leucostomum, K. postinguinale* o *K. spurrelli* (Schmidt 1947, Mertens y Wermuth 1955, Wermuth y Mertens 1961, Medem 1962). Berry (1978) consideró que *K. postinguinale* era una subespecie de *K. leucostomum*, y determinó que *K. spurrelli* era un sinónimo de *K. l. postinguinale*, lo cual había sido comentado por Schmidt (1946) y Legler (1965). La única subespecie presente en Colombia es *K. l. postinguinale* (Cope 1887). Un análisis filogenético incluyendo datos moleculares y morfológicos encontró que *K. leucostomum* y *K. dunni* se encuentran en un mismo grupo filogenético dentro del género *Kinosternon* (Iverson 1998, Iverson *et al.* 2007).

Descripción
Adultos con un caparazón liso, abombado y de forma oblonga, con una coloración generalmente café oscuro (Berry 1978, Berry y Iverson 2001, Rueda-A. *et al.* 2007), pero puede variar entre localidades presentando una variación entre café-amarillenta (Castaño-M. *et al.* 2005) (Figura 16). Plastrón no escotado entre los escudos anales, aunque puede llegar a estar levemente escotado. Presenta una coloración café-amarillento con las costuras oscuras, es relativamente ancho y cubre por completo las aberturas de la concha (Rueda-A. *et al.* 2007), ya que los lóbulos anterior y posterior son móviles (Berry 1978) (Figura 17). Longitud del escudo gular mucho menor que la mitad de la longitud del lóbulo anterior del plastrón, en la mayoría de los especímenes los escudos axilares e inguinales no se tocan (Berry 1978, Acuña-M. 1993, Berry y Iverson 2001). Cabeza parda oscura sobre el dorso y amarillenta sobre el lado ventral, incluidas las mandíbulas que son de color crema (Figura 18). Listón ancho postorbital amarillo a cada lado del cuello, el cual tiende a perderse en los individuos adultos, en donde es remplazado por una mezcla de punteaduras amarillas y cafés (Medem 1962, Berry 1978, Berry y Iverson 2001, Rueda-A. *et al.* 2007); en las hembras adultas las bandas pueden mantenerse. Dos pares de barbillas mentonianas, el par anterior más largo que el posterior. Patas con palmeaduras bien desarrolladas (Rueda-A. *et al.* 2007). Los machos tienen la cola más larga, con una uña córnea en su extremo posterior (Figura 19). También, tiene un parche de tubérculos y escamas espinosas bien desarrolladas en la parte interna del muslo y pantorrilla; plastrón levemente cóncavo y la mandíbula superior fuertemente arqueada (Berry 1978, Berry y Iverson 2001). Medem (1962) menciona que en los machos la concha es más alargada y menos ancha que en

Figura 16. Variación en la coloración en *Kinosternon leucostomum postinguinale*. Río Cajambre, Valle del Cauca. Foto: M. Garcés-R.

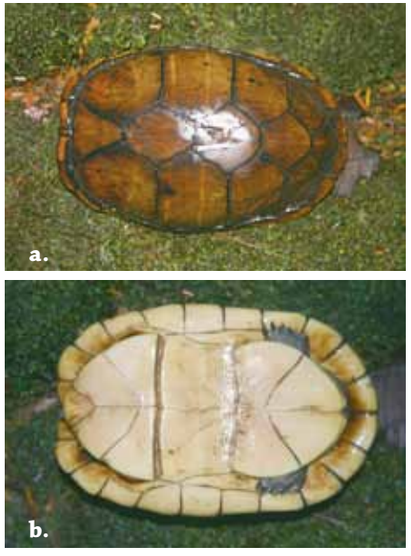


Figura 17. *Kinosternon leucostomum postinguinale.* a) Caparazón y b) plastrón. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: A. Giraldo.

las hembras. En las hembras la mandíbula superior está levemente arqueada y el plastrón es levemente convexo o plano. La concha de los machos es ligeramente más grande que el de las hembras (Acuña-M. 1993, Berry y Iverson 2001, Rueda-A. *et al.* 2007, Corredor-L. *et al.* 2007). Sin embargo, Garcés-R. *et al.* (2008) con base en 60 individuos medidos en varias localidades de la costa Pacífica del Valle del Cauca, encontraron que el tamaño de la concha en las hembras es mayor que en los machos.

Kinosternon leucostomum puede distinguirse de otras especies del género por la combinación de las siguientes características: caparazón de ancho y alto intermedio; caparazón generalmente sin o con una quilla central poco notoria; escudo vertebral uno usualmente en contacto con marginal dos; marginal 11 usualmente más alto que marginal 10; escudos inguinal y axilar generalmente separados o en leve contacto; plastrón amplio, puede cerrar casi completamente las aberturas de la concha; lóbulo posterior del plastrón redondeado, muesca anal casi ausente; escudo gular menor a la mitad de la longitud del lóbulo anterior del plastrón; escudo abdominal corto; machos adultos con órganos de agarre sobre el muslo y la pierna, el cual está ausente en las hembras (Berry 1978). Las crías y juveniles pueden tener una quilla central longitudinal en el caparazón muy poco notoria, que se pierde con el crecimiento (Acuña-M. 1993, Castaño-M. *et al.* 2005, Rueda-A. *et al.* 2007). Las dimensiones para neonatos reportados en Panamá son de 32,7 mm de caparazón en promedio (Moll y Legler 1971) (Figura 20).

Figura 18. Detalle de la cabeza de *Kinosternon leucostomum postinguinale.* Ensenada de Utría, Chocó. Foto: A. Giraldo.

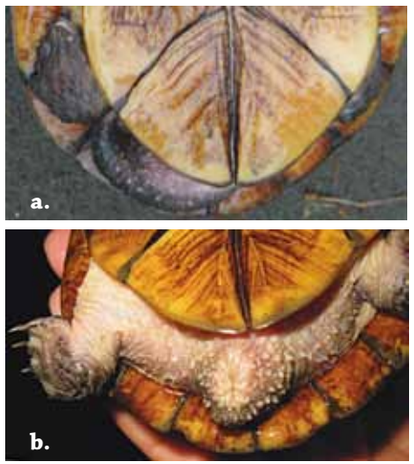


Figura 19. *Kinosternon leucostomum postinguinale,* detalle zona posterior del plastrón: a) macho y b) hembra. Ensenada de Utría, Chocó. Foto: A. Giraldo.

Talla y peso

Tortuga pequeña, alcanza un tamaño máximo de 17 cm. La subespecie *K. l. postinguinale* es más pequeña, siendo el mayor tamaño reportado de 16 cm (Castaño-M. 1992, Castaño-M. *et al.* 2005).

Figura 20. Adulto y juvenil de *Kinosternon leucostomum postinguinale*. Isla Palma, Valle del Cauca. Foto: A. Giraldo.

Distribución

Países: Belice, Costa Rica, Colombia, Ecuador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua y Panamá.
Departamentos: Antioquia, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cauca, Cesár, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Magdalena, Nariño, Santander, Sucre, Tolima y Valle del Cauca.
Cuencas: Caribe, Magdalena y Pacífico.
Subcuencas: Caribe (Sinú, Atrato); Magdalena (Cauca); Pacífico (Baudó, Dagua, Guapi, Juradó, Isquandé, Mataje, Naya, Patía, San Juan).

Hábitat y ecología

Hábitat. Esta especie es de hábitos semiacuáticos, prefiere los pozos y pantanos de aguas mansas y turbias con abundante vegetación acuática y marginal, menos frecuente en quebradas pequeñas, puede penetrar en agua salada y estuarios (Rueda-A. *et al.* 2007). Es la especie de tortuga que ostenta la distribución altitudinal más amplia en la región, ya que puede habitar desde el nivel del mar hasta unos 1.700 m s.n.m. (Rueda-A. *et al.* 2007).

Su hábitat preferido aparentemente son los bordes fangosos de los cuerpos de agua (Álvarez del Toro 1982, Lee 1996, Campbell 1998). Cuando habita en ríos grandes, se encuentra entre los 2-3 m del borde y a profundidades entre 0,5 a 3 m (Morales-V. y Vogt 1997). Puede vivir indistintamente en hábitats acuáticos de carácter permanente, semipermanente o efímeros. Con regularidad se pueden encontrar indi-

Registros de ***Kinosternon leucostomum***

viduos deambulando en tierra firme muy lejos del agua, algunos ejemplares pueden estivar en los bosques ribereños o enterarse entre el fango y las raíces del pasto (Rueda-A. *et al.* 2007, Carr y Almendáriz datos sin publicar). En el Caribe comparte hábitat con *K. scorpioides*, *Trachemys callirostris callirostris*, *Rhinoclemmys melanosterna* y *Mesoclemmys dahli*; en el Valle del río Magdalena con *Podocnemis lewyana* en las ciénagas (Castaño-M. *et al.* 2005); en el Valle del río Cauca con *Chelydra acutirostris* y en la llanura del Pacífico con *K. dunni*, *R. melanosterna*, *R. nasuta*, *R annulata* y *Chelydra acutirostris* (Grupo de investigación de ecología animal de la Universidad del Valle-GIEA datos sin publicar, Forero com. pers.).

Ámbito doméstico (home range). Varía de acuerdo al tamaño del cuerpo de agua y el nivel de precipitación. En Los Tuxtlas, Veracruz, reportaron en una charca temporal, que el ámbito hogareño de *K. leucostomun* tiene forma lineal, con una longitud entre 50 a los 200 m, con promedio de 105 m (Morales-V. y Vogt 1997). Sin embargo, presentaron movimientos de más de 600 m para ir a las áreas de estivación o anidación.

Alimentación. Omnívora, se alimenta en aguas someras; incluye dentro de sus ítems alimenticios una gran variedad de invertebrados (moluscos e insectos), pequeños vertebrados (peces y renacuajos), partes de plantas (hojas, raíces y frutos) e incluso carroña (Medem 1962, Moll y Legler 1971, Vogt y Guzmán 1988, Acuña-M. 1993, Lee 1996, Morales-V. y Vogt 1997, Campbell 1998, Castaño-M. *et al.* 2005, Corredor-L. *et al.* 2007, Rueda-A. *et al.* 2007). Hay un caso reportado de ingestión de una serpiente de agua (*Tetranorhinus nigroluteus*) (Acuña-M. 1993).

Reproducción. En el río Manso (Córdoba) ponen entre diciembre y enero (Castaño-M. *et al.* 2005). Castaño-M. (1992) con tortugas en cautividad en la Estación Biológica Tropical Roberto Franco en Villavicencio reportó posturas durante todo el año. En el valle medio del Magdalena la temporada de postura se efectúa de julio a septiembre (Rueda-A. *et al.* 2007). La actividad reproductiva se realiza en las tardes, en aguas poco profundas y el cortejo lo inicia de manera agresiva la hembra, quien monta al macho por periodos cortos de tiempo, hasta que este se aparea con ella. La cópula dura alrededor de 20 minutos (Rueda-A. *et al.* 2007). En Colombia se reportaron posturas entre dos y seis huevos en río Manso y de uno a cinco huevos

en el río Uré, departamento de Córdoba (Castaño-M. *et al.* 2005). En condiciones de cautiverio, Castaño-M. (1992) reporta posturas entre uno a seis huevos en la Estación Biológica Tropical Roberto Franco (Villavicencio), mientras que Corredor-L. *et al.* (2007) reportaron posturas de uno a dos huevos en el Zoológico de Cali. Las posturas se realizan en pequeñas depresiones del suelo, a veces tapadas ligeramente con hojarasca, y prefiere para el desove las orillas de las pocetas o cuerpos de agua cubiertos por abundantes troncos y palizadas (Acuña-M. 1993, Corredor-L. *et al.* 2007, Rueda-A. *et al.* 2007). El periodo de incubación varía entre 60 y 265 días (Moll y Legler 1971, Castaño-M. 1992, Acuña-M. 1993, Morales-V. y Vogt 1997, Corredor-L. *et al.* 2007). Los huevos son de cascara dura y elipsoides, miden entre 30 y 41 mm de longitud, 17 y 22 mm de diámetro y tienen un peso medio de 9 g (Medem 1962, Moll y Legler 1971, Castaño-M. 1992, Corredor-L. *et al.* 2007, Rueda-A. *et al.* 2007). En México, la especie ha mostrado periodos de diapausa embrionaria y estivación embrionaria (Horne 2007). En México, las temperaturas superiores a 27 ºC producen sólo hembras, pero para las poblaciones de Suramérica no se conocen las temperaturas pivotales (Vogt y Flores-V. 1992, Rueda-A. *et al.* 2007). La determinación del sexo depende de la temperatura de incubación de los huevos. Para la subespecie *K. l. postinguinale* en Panamá, las hembras alcanzan la madurez sexual cuando tienen 80 mm de longitud del carapax, en tanto que los machos maduran a los 100 mm de longitud del carapax (Moll y Legler 1971).

Depredación natural. Acuña-M. (1993) reportó felinos, cánidos y *Caiman crocodilus* como sus depredadores. En Colombia en el departamento de Córdoba se menciona que los depredadores naturales son águilas, halcones, babilla (*Caiman crocodilus*) y lobo pollero (*Tupinambis teguixin*) (Castaño-M. *et al.* 2005).

Comportamiento. Los adultos de ambos sexos dejan el agua y vagan en la tierra (Moll y Legler 1971). Es una especie principalmente nocturna, aun cuando le gusta deambular activamente sobre tierra firme después de lluvias torrenciales, pasa el día escondida debajo de ramas caídas en el agua y en huecos de las riberas (Medem 1962, Lee 1996, Rueda-A. *et al.* 2007). En las áreas con estación seca y húmeda bien definidas, se entierra en la época seca y se reactiva hasta las primeras lluvias. En las regiones sin estacionalidad, se la encuentra activa todo el año (Acuña-M. 1993).

Población. Existen variaciones de la densidad poblacional a nivel espacial y temporal. Según Morales-V. y Vogt (1997), la densidad de las poblaciones de esta especie es variable y se encuentra ligada a la disponibilidad de alimento y la presencia de depredadores. En el Pacífico colombiano sus poblaciones varían entre localidades, presentándose grandes densidades en aquellos lugares donde existen pantanos de aguas bajas o quebradas colmatadas, en corrientes de agua dulce su densidad es muy baja (Garcés *et al.* 2008).

Observaciones adicionales. En la vejiga e intestinos de esta especie han sido encontrado varias especies de trematodos digeneos (*Heronimus mollis*, *Hapalorhynchus albertoi*, *H. reelfooti*, *Telorchis caballeroi*, *T. corti*), monogéneos (*Neopolystoma orbiculare*, *N. fentoni*, *Polystomoidella oblonga*) (Zerecero 1948, Lamothe 1978, Platt 2000, Paredes-L. *et al.* 2008). Igualmente han sido encontrados nematodos del

orden Ascaridida (*Atractis caballeroi*) en individuos colectados en Ecuador (Dyer y Carr 1990a). En poblaciones del Pacífico del Valle del Cauca se han identificado cinco especies de enterobacterias en la zona cloacal (*Salmonella typhimurium, S. enteritidis, Citrobacter freundii, Proteus vulgaris, Escherichia coli*) y hemoparásitos del género *Haemogregarina* (Higuita 2008, Higuita *et al.* 2008). Algunos ejemplares presentan ectoparásitos como sanguijuelas (*Placobdella* sp.) y garrapatas (*Amblyomma crassum, A. dissimile*) (Medem 1962, Acuña-M. 1993, Paredes-L. *et al.* 2008, López-J. y Oceguera-F. 2009). De igual manera es común encontrar sanguijuelas adosadas en las zonas blandas de su cuerpo.

Conservación

Amenazas. A lo largo de su distribución (México, Costa Rica, Colombia y Ecuador), la especie es comerciada como mascota y a pesar de su pequeño tamaño, es utilizada para el consumo (Acuña-M. 1993, Corredor-L. *et al.* 2007, Castaño-M. *et al.* 2005, Rueda-A. *et al.* 2007). Aunque es una de las especies más comunes de quelonios en algunos departamentos como Córdoba, puede considerarse amenazada debido a que su hábitat natural está casi destruido por la fragmentación de los bosques, desecación de humedales y contaminación de las aguas (Castaño-M. *et al.* 2005). En el suroccidente colombiano se puede considerar como la especie de vertebrado más traficada debido al amplio uso como mascota (Galvis-R. y Corredor-L. 2005, Corredor-L. *et al.* 2006, 2007). De igual manera en esta zona las conchas de esta especie son utilizadas para construcción de ornamentos y los falos se utilizan en la preparación de bebidas alcohólicas (Galvis-R. y Corredor-L. 2005, Corredor-L. *et al.* 2007, Giraldo *et al.* 2011a). Debido a los numerosos decomisos de esta especie, se han generado liberaciones indiscriminadas lo cual podría tener consecuencias sobre la salud y la identidad genética de las poblaciones (Castaño-M. *et al.* 2005, Corredor-L. *et al.* 2007).

Los bosques lluviosos tropicales que cubren la mayoría del área de distribución de *K. leucostomum* han sido drásticamente impactados por actividades humanas, particularmente en las últimas cuatro décadas. En Ecuador los procesos de deforestación han sido particularmente intensos (ver Dodson y Gentry 1991), condición que también ha impactado fuertemente el andén Pacífico colombiano especialmente en el sur del departamento de Nariño y norte del departamento del Chocó, lugares en donde grandes extensiones de bosque natural han sido transformados a monocultivos de palma africana o están sometidos a la explotación maderera (Ortiz y Massiris-C. 1992, Arboleda 2008). El cambio de uso de suelo debido a las actividades humanas también han afectado las poblaciones de *K. leucostomum* presentes en los valles interandinos (valle del río Cauca y valle del río Magdalena) y la cuenca del río Sinú en el departamento de Córdoba, en donde los bosques originales han sido transformados para pasturas, cultivos agrícolas y cañaduzales, y los reservorios de agua se encuentran altamente impactados por acumulación de residuos industriales y agrícolas (Castaño-M. *et al.* 2005, GIEA datos sin publicar).

Perspectivas para la investigación y conservación. La mayoría del conocimiento a nivel de ecología poblacional y reproductiva se basa en datos de la subespecie *K. l. leucostomum*. Para la subespecie *K. l. postinguinale* existe un desconocimiento casi total. Desde el 2007, el GIEA de la Universidad del Valle en conjunto con el Departamento de Biología y Museo de Historia Natural de la Universidad de Louisiana en Monroe–USA, están desarrollando de manera sistemática el registro de información sobre aspectos ecológicos de *K. l. postinguinale* relacionados con preferencia de hábitat, morfometría, ectoparásitos y estructura poblacional en la región de Bahía Málaga, Pacífico colombiano. Con el desarrollo de este esfuerzo de investigación, se ha identificado como tema prioritario para fortalecer los procesos de conservación local de *K. l. postinguinale*, evaluar y cuantificar el impacto de la transformación del hábitat, al igual que el uso de esta especie como fuente alternativa de alimento por los pobladores humanos, en términos de su efecto sobre la tasa de mortalidad poblacional (Giraldo *et al.* 2011a). Además, al ser una de las especies de tortugas de mayor tráfico urbano en el suroccidente Colombiano, es prioritario definir e implementar protocolos de manejo de ejemplares decomisados para no generar perturbaciones sobre las poblaciones silvestres.

Esta especie probablemente se encuentre en todas las áreas naturales protegidas del orden nacional o regional presentes en su área de distribución, como el VIP Isla de Salamanca, SFF Ciénaga Grande de Santa Marta, SFF El Mono Hernández, PNN Katíos, PNN Paramillo, PNN Las Orquídeas, PNN Tatamá, PNN Utría, PNN Farallones, PNN Uramba-Bahía Málaga, PNN Sanquianga, RFP Serrania de Coraza y Montes de Maria, RFP Darién, RFP Río León, RFP Frontino, AMECR Alto Amurrupá, RFP Cuencas de los Ríos Riofrío, Piedras y Pescador, RN Laguna de Sonso, RFP Municipio de Jamundí-Río Guachinté, RN Nechí-Bajo Cauca, REP Bosque El Aguíl, PNR Serranía de las Quinchas, RFP Cuchilla el Minero, DMI Cuchilla de San Antonio, RFP Quebradas el Peñón y San Juan, PNR La Sierpe, RFP Río Escalerete y San Cipriano, RFP Río Guabas y DMI La Plata. Aunque es una especie con preocupación menor para su conservación, es recomendable delinear estrategias de trabajo en conjunto con las entidades que administran estas áreas para realizar monitoreos permanentes de las poblaciones presentes, de tal manera que se pueda tener registros históricos en caso de requerir una valoración de la viabilidad poblacional a escala local, regional o nacional.

Autores
Alan Giraldo, Mario F. Garcés-Restrepo y John L. Carr

Foto: C. Bernal

Kinosternon scorpioides

(Linnaeus 1766)

Nombre común y/o indígena

Tapaculo, chibiri, galápago mión.

Nota importante

La información disponible sobre *Kinosternon scorpioides* y *Kinosternon scorpioides albogulare* fue revisada recientemente por Berry y Iverson (2011) y Forero-M. y Castaño-M. (2011), respectivamente.

Otros nombres usados y/o sinonimias

Testudo scorpioides Linnaeus 1766, *Testudo tricarinata* Retzius en Schoepf 1792, *Kinosternon brevicaudatum* Spix 1824, *Cinosternon brevicaudatum*, *Kinosternon shavianum* Bell 1825, *Monoclida retziana* Rafinesque 1832, *Kinosternon scorpioides seriei* Freiberg 1936, *Kinosternon panamensis* Schmidt 1946, *Kinosternon scorpioides carajasensis* da Cunha 1970.

Subespecies

Actualmente se reconocen cuatro subespecies: 1) *Kinosternon scorpioides scorpioides*, distribuida del este de Panamá al norte de Suramérica y de la cuenca del Amazonas al norte de Argentina; 2) *Kinosternon scorpioides abaxillare*, distribuida en Chiapas central, México; 3) *Kinosternon scorpioides albogulare*, distribuida en Honduras y El Salvador, Nicaragua y Costa Rica hasta el oeste de Panamá e isla de San Andrés en Colombia; y 4) *Kinosternon scorpioides cruentatum*, distribuida en Tamaulipas, México, hasta el sur de Guatemala.

Estatus

Categoría Nacional UICN (Castaño-M. 2002): Subespecie *K. s. albogulare*: Vulnerable (VU D2)/ Subespecie *K. s. scorpioides*: no evaluada; categoría global (versión 2011.2): no listada; categoría propuesta por el TFTSG (diciembre 2011): Preocupación Menor (LC); CITES (2003): no listada.

Taxonomía y filogenia

Esta especie fue descrita inicialmente por Linneo en 1766 como *Testudo scorpioides*, pero tiene una lista extensa de sinonimias (ver algunas arriba). Gray (1831) fue el primero en utilizar la combinación *Kinosternon scorpiodes* actualmente reconocida. Las relaciones filogenéticas de *K. scorpioides* con otros kinostérnidos han sido estudiadas por medio de análisis de cariotipos (Sites *et al.* 1979), análisis bioquímicos de serum (Crenshaw 1962, Frair 1972) y otras proteínas de tejidos (Seidel *et al.* 1986), análisis cladísticos de huesos neurales (Iverson 1988) y otros caracteres (Iverson 1991), también por medio de morfología general (Berry 1978, Iverson y Berry 1979, Smith y Smith 1979, Berry e Iverson 1980, Berry y Legler 1980). El análisis más reciente y comprensivo de la variación geográfica dentro de la especie *K. scorpioides* fue realizado por Berry (1978), quien reconoció seis subespecies basándose en análisis fenéticos de características morfológicas externas: *K. s. scorpioides*, *K. s. abaxillare*, *K. s. albogulare* , *K. s. carajasensis*, *K. s. cruentatum* y *K. s. serei*. Esta clasificación fue seguida subsecuentemente por Ernst y Barbour (1989) y por Iverson (1986, 1991, 1992), entre otros. Sin embargo, Cabrera y Colantonio (1997) recomendaron que *K. s. carajasensis* y *K. s. serei* fueran colocados como sinonimia de *K. s. scorpioides* basándose en la sobreposición de características claves. La clasificación actual con cuatro subespecies fue seguida por Berry y Iverson (2001), entre otros.

De acuerdo con los análisis filogenéticos de Iverson (1991) sobre las relaciones dentro del género *Kinosternon* basados en morfología, *K. scorpioides* es un miembro de un grupo cercanamente relacionado de especies mexicanas y centroamericanas que incluye a *K. integrum*, *K. alamosae*, *K. oaxacae*, *K. acutum*, *K. creaseri*, y tal vez, *K. leucostomum*. Varios otros autores han notado previamente la estrecha relación de *K. scorpioides* con *K. integrum*, *K. alamosae*, y *K. oaxacae* basados en características morfológicas y en la distribución geográfica (p. e. Berry 1978, Iverson y Berry 1979, Berry y Iverson 1980, Berry y Legler 1980). Iverson (1998) combinó datos morfológicos y ADN mitocondrial en sus análisis y sugirió que el género *Kinosternon* incluye por lo menos tres clados: un grupo *flavescens-subrubrum*, un grupo *leucostomum-dunni*, y un grupo *scorpioides-integrum-hirtipes*. Estos clados han sido confirmados también por Reid *et al.* (2011).

Descripción

Existe una variación geográfica considerable en el tamaño del cuerpo, en algunas poblaciones de tamaños corporales pequeños las hembras son ligeramente más grandes que los machos, mientras que en otras poblaciones con tamaños corporales mayores los machos son ligeramente más grandes que las hembras (Acuña-M. *et al.* 1993, Acuña-M. y Arturo 1994, Iverson 2010, entre otros). Los machos se caracterizan por tener una cola considerablemente más larga y prensil, que en la punta tiene una espina terminal mucho más grande que la de las hembras (Pritchard y Trebbau 1984). Las hembras tienden a presentar un plastrón algo más grande y un caparazón más elevado que los machos (Berry 1978, Berry y Shine 1980, Pritchard y Trebbau 1984). Parte posterior de las patas de los machos sin los órganos de aprensión rugosos encontrados en otros miembros del género (Iverson y Berry 1979). Caparazón generalmente con tres quillas longitudinales prominentes, aunque los individuos viejos con el caparazón gastado pueden tener las quillas reducidas o ausentes. Escudos vertebrales con una muesca posterior distintiva en todos los individuos, excepto en los más grandes y viejos. Primer escudo vertebral más ancho que largo. Décimos escudos marginales más elevados que el noveno y usualmente (73%) más elevados que el onceavo. Caparazón oval, las márgenes son distintivamente expandidas hacia afuera en algunas poblaciones (p. e. *K. s. scorpioides*), pero solo levemente expandidas o no expandidas en otras poblaciones (p. e. *K. s. cruentatum* y *albogulare*). Coloración de la concha muy variable, tanto dentro como entre poblaciones, con un color que varía de café claro u oliva, o café, hasta negro. Las conchas de individuos más claros pueden tener manchas oscuras o suturas interlaminares. En

neonatos el color varia de café claro a café oscuro, generalmente con suturas interlaminares oscuras.

Plastrón con dos bisagras bien desarrolladas, a pesar de que la bisagra anterior (entre los huesos del hipoplastron y el epiplastron, ver sección sobre generalidades del orden en este volumen), puede ser algo más móvil que la posterior (hipoplastron/xifiplastron). Adultos de algunas poblaciones semi-terrestres con una sutura longitudinal entre los xifiplastra que permite movilidad en la línea media del lóbulo posterior del plastrón, creando un cierre excepcionalmente ajustado, probablemente para protección frente a los depredadores (Iverson 1991). El plastrón casi nunca presenta una muesca posterior (excepto en Suramérica), y cuando la presenta ésta es más profunda en machos adultos que en las hembras. Sutura interanal larga, con promedio 30% de la longitud del caparazón (19-39%) y la sutura interpectoral es corta o está ausente ocasionalmente (27%). Plastrón usualmente de un color más claro que el caparazón, variando de amarillo a café, en los adultos. Los neonatos pueden presentar un plastrón crema, naranja o hasta rojo (May 2009). El color de la piel varía de gris a café hasta casi negro, a menudo con reticulaciones en la cabeza y cuello. El nombre *albogulare* (que significa "de garganta blanca") se refiere a la barbilla pálida de algunos individuos. El nombre *scorpioides* ("como un escorpión") presumiblemente se refiere a la cola larga, prensil, y con espina terminal de los machos grandes.

Las subespecies presentes en Colombia pueden ser identificadas por medio de los siguientes caracteres. *Kinosternon s. scorpioides* tiene un caparazón moderadamente o fuertemente tricarinado que es ligeramente deprimido (altura de la concha es 35% de LRC en machos, 39% en hembras) (Figura 21). Las marcas de la cabeza consisten en puntos amarillos, gris pálido, o café pálido o reticulaciones sobre un fondo café oscuro, gris, u oliva. El plastrón es intermedio a pequeño en tamaño y no cierra completamente las aberturas ventrales de la concha (ancho de lóbulo posterior del plastrón promedia 38% de LRC en machos, 41% en hembras; la longitud del puente promedia 24% de LRC en machos, 27% en hembras; y la longitud de la sutura interabdominal promedia 26% de LRC en machos, 29% en hembras). Los escudos axilares están en contacto con los escudos inguinales. El lóbulo posterior del plastrón presenta una muesca poco profunda que es más acentuada en machos que en hembras.

Figura 21. a) *Kinosternon s. scorpioides*; b) *Kinosternon s. albogulare*. Foto: G. Forero-M.

Figura 22. Plastrón de *Kinosternon s. albogulare*: macho (izquierda) y hembra (derecha). Foto: G. Forero-M.

Kinosternon s. albogulare tiene un caparazón moderada a fuertemente tricarinado, con una concha relativamente alta (altura de la concha es 41% de la LC en machos, 46% en hembras) (Figura 22). Las marcas de la cabeza consisten en puntos o reticulaciones amarillas, rosadas o anaranjadas, sobre un fondo café o gris. El plastrón es extensivo y usualmente cierra por completo las aberturas ventrales de la concha (ancho del lóbulo posterior del plastrón promedia 47% de LRC en machos, 50% en hembras; la longitud del puente promedia 25% de LRC en machos, 28% en hembras; y la sutura interabdominal promedia 28% de LRC en machos, 30% en hembras). Los escudos axilares e inguinales están usualmente en contacto (86%). El lóbulo posterior del plastrón presenta solamente una muesca posterior muy pequeña o ninguna (Figura 22).

Talla y peso

Tortuga de tamaño mediano a grande. Los machos adultos de algunas poblaciones regularmente exceden los 200 mm de longitud del caparazón (LRC). El registro máximo de LRC (en mm) para machos y hembras de *K. s. albogulare* es 179 y 166 y para *K. s. scorpioides* 205 y 175 (Iverson 2010, Iverson no publicado). Los neonatos tienen 23–37 mm de LRC (Goode 1994, Iverson 2010).

Crecimiento. Basados en anillos del plastrón, Pritchard y Trebbau (1984) reportaron cinco individuos de *K. s. scorpioides* de Venezuela con LC 102-135 mm que estimaron tener solo 5 a 6,5 años de edad. En cautiverio, Goode (1991, 1994), crió hembras de *K. s. albogulare* desde la eclosión hasta la madurez con 122-132 mm de LC en 4-5 años.

Distribución

Países: Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana, Guayana Francesa, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Surinam, Trinidad y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Caldas, Caquetá, Casanare, Cesar, Córdoba, Guainía, Magdalena, Meta, Nariño, Norte de Santander, Putumayo, archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Sucre, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas, Caribe, Magdalena y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis, Caguán, alto Caquetá, Putumayo, Yarí); Caribe (Isla de San Andrés, Sinú); Magdalena (Cauca); Orinoco (Arauca, Casanare, Guaviare, Guainía, Inírida, Meta, Tomo, Vaupés, Vichada) (Ceballos 2000).

Hábitat y ecología

Hábitat. Ampliamente distribuida en una gran variedad de ambientes acuáticos

Registros de ***Kinosternon sacorpioides***

permanentes, semi-permanentes y temporales. Usualmente prefiere aguas oscuras y pozos aislados de los cauces principales de los grandes ríos. Medem (1958, 1960) describió el hábitat de *K. scorpioides* en Suramérica (principalmente Colombia) como arroyos, pequeños pozos, lagos, pantanos y humedales. La especie está principalmente restringida a agua dulce, aunque se ha registrado en condiciones ligeramente salinas en Costa Rica (Acuña-M. *et al.* 1983). Forero-M. *et al.* (2007) reportaron *K. s. albogulare* en pozos de agua dulce y manglares de aguas salobres en la isla de San Andrés, Colombia. Muchas poblaciones presentan una propensión a la terrestrialidad, particularmente cuando los hábitats acuáticos comienzan a secarse. Stuart (1935) reportó movimientos de *K. scorpioides* en frente de fuegos superficiales que aparentemente amenazaban sus refugios terrestres.

Ámbito doméstico (home range). En la isla de San Andrés, Forero-M. y Castaño-M. (2011) encontraron un movimiento promedio durante dos días de 68 m (máximo 380 m), y un desplazamiento neto promedio de 35 m (máximo 300m).

Alimentación. Principalmente carnívora y carroñera en la naturaleza (Pritchard y Trebbau 1984) que se alimenta de insectos y sus larvas, arañas, gasterópodos, lombrices, cangrejos, camarones, peces, huevos de anfibios, renacuajos, anfibios adultos, escamas de serpientes, cascaras de huevos de aves, y partes de mamíferos, los últimos probablemente provenientes de carroña (Fretey 1977, Vanzolini *et al.* 1980, Castillo-C. 1986, Monge-N. y Moreva-B. 1987, Moll 1990, Lee 1996, Acuña-M. 1998, Cabrera 1998, Lee 2000, Savage 2002, dos Santos y Freire 2006, Forero-M. y Castaño-M. 2006, Rueda-A. *et al.* 2007, Vogt 2008, Carvalho *et al.* 2008). Sin embargo, también consume material vegetal, incluyendo algas, frutas, semilla, flores y plantas acuáticas como *Paspalum* y *Elodea* (Vanzolini *et al.* 1980, Himmelstein 1981, Alvarez del Toro 1982, Metrailler y Le Gratiet 1996, Buskirk 2007, Carvalho *et al.* 2008). En cautiverio es principalmente carnívora, aunque algunas veces acepta material vegetal, y puede atacar a otros miembros de su especie (Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989). La especie aparentemente puede alimentarse tanto en el agua como en la tierra (Forero-M. y Castaño-M. 2006).

Reproducción. No hay información específica para Colombia. De acuerdo con una revisión reciente de Iverson (2010), la temporada de anidación de *K. scorpioides* se extiende hasta diez meses por año. Para *K. s. cruentatum* y *K. s. albogulare* la oviposición puede comenzar desde agosto y extenderse hasta mayo o junio del año siguiente, seguida por recrudescencia del ovario durante junio a agosto. Aunque la anidación es posible durante este periodo prolongado, puede no ser continua si es interrumpida por temperaturas bajas o sequias en el hábitat acuático. La temporada de anidación de *K. s. scorpioides* es menos conocida porque la mayoría de la información disponible proviene de individuos en cautiverio. Los registros de anidación en cautiverio se extienden de enero a por lo menos septiembre (Sexton 1960, Costa *et al.* 2009, Iverson 2010), lo que sugiere que los tiempos de anidación son fundamentalmente diferentes en Suramérica en comparación con áreas más al norte. La extensa temporada de anidación de esta especie facilita la producción de múltiples nidadas, tanto en cautiverio como en estado silvestre. Los intervalos inter-anidación en cautiverio son generalmente de dos meses (revisión en Iverson 2010), aunque Hofer (1999) reportó una hembra que puso dos nidadas de cuatro huevos cada una con tan solo 16 días de intervalo entre ellas. La máxima frecuencia anual de anidación de hembras cautivas es por lo menos cuatro, basado en un promedio anual de 3,25 en algunos años (Goode 1994). La producción de cinco (o más) nidadas por año en el campo es posible de acuerdo con disecciones (Iverson 2010). La frecuencia de anidación anual aparentemente aumenta con el tamaño del cuerpo y la edad (Goode 1994). Al anidar, *K. scorpioides* construye un hoyo poco profundo en el que deposita los huevos (ver Rudloff 1990 y May 2009). La profundidad media hasta la parte superior del huevo es 4,6 cm (intervalo 2 -7 cm), aunque algunas veces son depositados en la superficie (Castillo-C. 1986). Cei (1993) y Norman (1994) sugirieron que a veces son simplemente depositados bajo la hojarasca. Castillo C. (1986, ver también Savage 2002), reportó que los nidos son usualmente construidos entre raíces en las bases de montículos de pasto, pero ocasionalmente en la base de los arboles. Los nidos se han encontrado desde 5 hasta 191 m de distancia del agua (promedio, 62 m) y típicamente ubicados al norte del cuerpo de agua más cercano (Castillo-C. 1986). El tamaño de la nidada varia de 1 a 8 huevos (Iverson 2010), con un máximo de 8 y 6 huevos para *K. s. albogulare* y *K. s. scorpioides*, respectivamente. El tamaño de la nidada tiende a aumentar con el tamaño corporal de la hembra (Goode 1994, Iverson 2010). Los huevos tienen en promedio 34 mm de longitud (intervalo 23–41), 18 mm de ancho (intervalo 14–26), y 6,7 g (intervalo 2,5–11,8), y tienden a aumentar en tamaño promedio de norte al sur (Iverson 2010). Los huevos observados en México y el norte de Centroamérica tienen típicamente 5–6 g, mientras que los de Suramérica tienen típicamente 8 – 10 g. La masa relativa de los huevos ([masa del huevo x 100]/[masa corporal de la hembra grávida–masa de la nidada]) promedia tan solo cerca de 1,9 (Iverson 2010), comparado con valores típicos de 2,4–3,1 para otras especies de kinostérnidos (Iverson 1999). La masa relativa de la nidada para otros kinostérnidos promedia 6 (Iverson 1999). Para resumir, en comparación con otras especies congéneres, *K. scorpioides* produce muy pocos huevos, relativamente pequeños, con baja inversión por nidada, pero esto es contrarrestado con la producción de más nidadas por año que la mayoría de otras especies (Iverson 1999).

Kinosternon scorpioides también exhibe diapausa embrionaria (Ewert 1985, 1991), donde el desarrollo temprano es posterga-

do hasta que la diapausa es terminada por una señal ambiental (p. e. temperaturas altas luego de un periodo frio). También exhibe estivación embrionaria (Ewert 1985, 1991). Sincronizando la eclosión con el inicio de la temporada de lluvias en verano, inclusive cuando los huevos fueron puestos hasta nueve meses antes (Castillo-C. 1986, Iverson 2010). Como resultado de esto, el periodo total de incubación no está relacionado con la temperatura de incubación (Ewert 1985), y se ha reportado que dura desde 78 días (presumiblemente cuando no se presenta diapausa y estivación; Ewert 1985) hasta 266 días (Rocha y de Barros-M. 1990, ver la revisión de los registros en Iverson 2010). Esta especie exhibe determinación sexual por temperatura (DST), con algunas poblaciones aparentemente exhibiendo el patrón DST II (temperaturas bajas hembras, temperatura medias macho y temperaturas altas hembras, Ewert y Nelson 1991) y otras aparentemente exhibiendo el patrón Ia (temperaturas medias principalmente machos, temperaturas altas hembras; Ewert *et al.* 2004). Esta inusual variación claramente merece estudios posteriores.

El comportamiento copulatorio de *K. scorpioides* en cautiverio es típico de la familia Kinosternidae y ha sido descrito por Sexton (1960), Fretey (1976), Pritchard y Trebbau (1984), Ernst y Barbour (1989), Savage (2002), Vogt (2008), May (2009) y Nickl (2011). Berry y Shine (1980) caracterizaron a *K. scorpioides* como una especie "caminadora en el fondo" que regularmente utiliza "inseminación forzada" como una estrategia de cortejo. Mertens (1972) reportó la reproducción exitosa en cautiverio de una *K. s. scorpioides* de Panamá (como "*panamensis*") con una de Colombia.

La única población adecuadamente muestreada de *K. s. albogulare*, la de la isla de San Andrés (Forero-M. *et al.* 2007), presentó un desproporción sexual, con casi el doble de hembras que de machos. No se conoce una desviación de la proporción sexual 1:1 en *K. s. scorpioides* (revisión en Iverson 2010), aunque algunas poblaciones parecen ser dominadas por machos (Oliviera *et al.* 2005).

La madurez de las hembras de *K. s. abaxillare* ocurre entre los 120 y 130 mm de LC, y para *K. s. albogulare* aparentemente entre 122 y 132 mm LC (Goode 1994).

Depredación natural. Los adultos pueden ser depredados por coyotes, jaguares y otros grandes felinos (Acuña-M. y Arturo 1994, Acuña-M. 1998, Savage 2002), aves rapaces (Pritchard y Trebbau 1984),y lechuzas (Pereira *et al.* 2007). Los juveniles son consumidos por coyotes, gatos, rapaces y gallinazos e iguanas (Acuña-M. 1998) y los coyotes se comen sus huevos (Acuña-M. 1998, Savage 2002). Moll (1990) reportó que *K. scorpioides* es también consumida por un kinostérnido mayor del género, *Staurotypus* (probablemente *S. triporcatus*).

Comportamiento. En Argentina el periodo de actividad de *K. scorpioides* es probablemente crepuscular (Cabrera 1998). Sin embargo, Forero-M. y Castaño-M. (2006) reportaron que la especie es principalmente nocturna en pozos de agua dulce en la isla de San Andrés, aunque frecuentemente es diurna en los manglares. Igualmente, Pritchard y Trebbau (1984) notaron que puede estar activa durante la noche en Trinidad (Kearney 1972) y durante el día en la Guayana Francesa (Fretey 1977). Larrea (1948), Duellman y Salas (1991) y Kohler *et al.* (2006) reportaron que es nocturna en Venezuela, Perú, y El Salvador, respectivamente. Sin embargo, Vogt (2008) reportó que puede estar activa a cualquier hora en Brasil, aunque el periodo de mayor actividad es el atardecer. Stafford y Meyer (2000) indicaron que es principalmente nocturna en Belice, pero que puede ser encontrada en tierra durante el día en la temporada de lluvias. Durante épocas de sequía o durante la estación seca los individuos se entierran bajo el barro o la hojarasca, en donde pueden permanecer en una condición de semidormancia (Ernst y Barbour 1989).

Población. La especie es aun bastante común en muchas áreas a lo largo de su área de distribución. Forero-M. *et al.* (2007) estimaron densidades poblacionales de 77 a 254 ind./ha en la isla de San Andrés (Colombia) donde puede haber sido introducida (Dunn y Saxe 1950). Iverson (1982) reportó una densidad de 272,4 ind./ha (59,2 kg/ha) en el valle central de Chiapas, México, y en Costa Rica, Guinn y Leger (2011) encontraron hasta 316,5 ind./ha, mientras que Márquez (1995) estimo 361 ind./ha.

Genética. El cariotipo (2N = 56) incluye 11-13 pares de macro cromosomas, y 15–17 pares de micro cromosomas (Barros *et al.* 1976, Killebrew 1975, Bickman y Baker 1976, Sites *et al.* 1979).

Observaciones adicionales. Dunn y Saxe (1950) y Pritchard y Trebbau (1984) propusieron que la población de San Andrés podría ser resultado de introducciones humanas con base en la falta de diferenciación con las poblaciones continentales, lo que también fue demostrado morfométricamente por Berry (1978).

Debido a su extensa actividad terrestre, *K. scorpioides* es comúnmente parasitada por garrapatas (Acuña-M. 1998, Guerra *et al.* 2000, Burridge y Simmons 2003, Buskirk 2007, Pereira *et al.* 2007, Dantas-T. *et al.* 2010). Otros parásitos incluyen hemogregarinas (Plimmer 1913), nemátodos (Alho 1965, Bursey y Brooks 2011), protozoos (Lainson y Shawn 1971), y tremátodos (Hughes *et al.* 1941, 1942, Zerecero 1948, Caballero y Zerecero 1954, Caballero *et al.* 1957, Caballero y Brenes 1958, Yamaguti 1958, Caballero *et al.* 1959, Mane-G. y Holcman-S. 1968, Salizar 2004).

Conservación

Amenazas. Destrucción y la degradación del hábitat. A lo largo de su área de distribución, actividades antrópicas que resultan en la degradación, pérdida, o alteración de los hábitats dulceacuícolas. Esta especie es consumida localmente en el sur de México y Centroamérica (Carr 1952, Pritchard y Trebbau 1984, McCranie *et al.* 2006, Marineros 2007) y en Centroamérica no era rara en mercados donde se vendía como alimento (Mittermeier 1970). Las poblaciones de Suramérica son explotadas de forma similar. Hace más de tres décadas Smith y Smith (1979) reportaron que la especie ya había declinado substancialmente debido a la sobrexplotación como recurso alimenticio en la cuenca del Amazonas. Fiasson (1945) encontró que es un manjar en Venezuela, donde se cree que tiene poderes curativos. También es consumida en Perú (Dixon y Soini 1977) y Colombia (Cuesta-R. *et al.* 2007, Gallego-G. y Castaño-M. 2002). En Brasil, Freiberg (1954), Alho (1985), Rocha y de Barros-M. (1990), Vogt (2008) y Carvalho *et al.* (2010), reportaron que esta tortuga es vendida en playas, mercados y en restaurantes, a pesar de que la legislación que prohíbe la actividad. Nobrega-A. *et al.* (2008) reportaron sobre su supuesto po-

der medicinal. *Kinosternon scorpioides* también es común en el mercado de mascotas (p. e. Shiau *et al.* 2006), aunque no involucra los altos precios y demanda intensa que existe por otras especies (p. e. ver May 2009). Pritchard y Trebbau (1984) notaron un número creciente de especímenes bolivianos llegando a Miami, Florida, y especímenes de "Honduras" han estado disponibles en el mercado desde hace por lo menos 20 años (Iverson 2010, Iverson datos no publicados). Los autores también han observado especímenes del mercado de mascotas en la última década que han sido determinados como procedentes del sur de México, Nicaragua e isla Coiba en Panamá. En la isla de San Andrés, la especie está amenazada por el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*), lagarto introducido (Castaño-M. 2002, Forero-M. *et al.* 2007, Forero-M. y Castaño-M. 2011).

Perspectivas para la investigación y conservación. El TTWG (2011) reportó que de acuerdo a la UICN, *K. scorpioides* fue considerada una especie de preocupación menor (LC) cuando evaluada en 1996. De la misma forma, bajo el borrador del TFTSG (2010) tiene el estatus provisional de preocupación menor (LC), regional Suramérica (TTWG 2011). La especie ha sido registrada en el área protegida, Reserva de la Biosphera Seaflower en Colombia (Forero-M. y Castaño-M. 2011). El único programa de educación para la conservación de la especie conocido es el realizado por Forero-M. y Machecha (2006) en la isla de San Andrés, Colombia. Una limitación importante para la conservación de *K. scorpioides* es la falta de información sobre la historia de vida de la especie a lo largo de su distribución. Hay un estudio filogenético en curso (Le y Iverson no publicado). Este último es necesario para probar la hipótesis de que *K. scorpioides*, la especie de tortuga mas ampliamente distribuida en el nuevo mundo, puede representar un complejo de especies.

Autores
James F. Berry, John B. Iverson y Germán Forero-Medina

Reserva Natural Palmarito (Casanare). Foto: A. Castro

Juveniles de tortugas *Podocnemis vogli* nadando. Foto: F. Trujillo

Foto: V. P. Páez

FAMILIA PODOCNEMIDIDAE

Tortugas cabezonas de Madagascar y tortugas americanas de río, tortugas de cuello escondido

Distribución y diversidad

Esta familia cuenta con ocho especies vivientes, distribuidas en tres géneros, dos de los cuales (*Erymnochelys* y *Peltocephalus*) son monotípicos. *Podocnemis* es el género más diverso de la familia, con seis especies vivientes (*P. expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. erythrocephala*, *P. vogli* y *P. lewyana*) (TTWG 2011). No hay subfamilias reconocidas. Todas las especies del género *Podocnemis* y *Peltocephalus dumerilianus* se distribuyen en la parte norte de Suramérica, específicamente en la región Amazónica, los Llanos Orientales y los valles del Magdalena y el Sinú en Colombia. Todas las especies de la familia se encuentran en Colombia, con la excepción de *Erymnochelys magadascariensis* que se distribuye exclusivamente en la isla de Madagascar.

Sistemática

Este grupo de tortugas del suborden Pleurodira ha tenido una larga historia evolutiva, ya que se conoce su existencia desde el período Cretáceo, hace 140 millones de años (Gaffney *et al.* 2011). Anteriormente, la familia Podocnemididae se considerada como una subfamilia de la familia Pelomedusidae (grupo de tortugas pleurodiras que se distribuye en África, Madagascar y las islas Seychelles), pero trabajos posteriores, basados en evidencias moleculares, morfológicas y paleontológicas, establecieron su categoría de familia, y ambos clados son considerados grupos hermanos (Georges *et al.* 1998). Al interior de la familia, se ha propuesto que *Peltocephalus* es el grupo hermano de *Podocnemis* + *Erymnochelys* (Vargas-R. *et al.* 2008), sin embargo según el trabajo de Thomson y Shaffer (2010) estas relaciones permanecen sin resolver.

Descripción y biología

Los podocnemídidos se caracterizan por retraer el cuello en forma lateral debajo del caparazón, por no presentar un escudo nucal y por tener el dorso de la cabeza cubierto de escamas grandes y yuxtapuestas. Son de tamaño grande (*Podocnemis expansa* puede alcanzar más de 90 cm de largo recto del caparazón) a moderado (*Podocnemis vogli*, la especie más pequeña de la familia, puede alcanzar los 23 cm de largo recto del caparazón) y están perfectamente adaptadas a la vida acuática, con un caparazón aplanado e hidrodinámico, los ojos y las narinas dispuestos dorsalmente sobre el cráneo y los miembros anteriores y posteriores totalmente palmeados (Vitt y Cadwell 2009).

FAMILIA PODOCNEMIDIDAE

Estas tortugas son excelentes nadadoras y habitan preferentemente en los cauces principales de los ríos. Son esencialmente herbívoras, aunque pueden capturar de manera oportunista pequeñas presas. Algunas especies también se alimentan por neustofagia (Rhodin *et al*. 1981). Por lo general, anidan en las playas de arena que se forman en las orillas de los ríos durante la época de verano. *P. expansa* anida de manera gregaria, pero las demás especies anidan principalmente solitarias. El tamaño de la nidada y el período de incubación es altamente variable entre las especies. El intervalo del tamaño de la nidada varia entre los 20 y 120 huevos, y a nivel intraespecífico está positivamente afectado por el tamaño de la hembra. Todas las especies evaluadas presentan determinación sexual por temperatura, con producción de hembras a altas temperaturas.

Autores
Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

FAMILIA PODOCNEMIDIDAE

Foto: J. De La Ossa

Peltocephalus dumerilianus
(Schweigger 1812)

Nombre común y/o indígena
Cabezudo, cabezón, cabezona.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys dumeriliana Schweigger 1812, *Emys macrocephala* Spix 1824, *Emys tracaxa* Spix 1824, *Podocnemis tracaxa* Boulenger 1889.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Casi Amenazada (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1acd); categoría propuesta TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES: Apéndice II.

Taxonomía y filogenia
El género *Peltocephalus* se considera monotípico. De acuerdo con los estudios de filogenia molecular de la familia Podocnemididae, se propone que *P. dumerilianus* constituye el taxón hermano de *Erymnochelys* + *Podocnemis* (Vargas-R. *et al*. 2008). Esta propuesta no concuerda con las propuestas filogenéticas basadas en análisis morfológicos. Por ejemplo la resolución propuesta para la familia Podocnemididae por Gaffney *et al*. (2011) elaborada con base en características de la morfología craneal, plantea la topología (*Podocnemis* (*Erymnochelys*, *Peltocephalus*); esta propuesta coincide con los trabajos de Williams (1954), Gallo de França y Cardosa-L. (2006), Meylan *et al*. (2009) y Cadena *et al*. (2010).

Descripción
Tamaño grande, sexualmente dimórfica, los machos más grandes que las hembras (Ernst y Barbour 1989). Cabeza y mandíbulas de los machos de mayor tamaño que las de las hembras (Ernst y Barbour 1989) (Figura 23). Los machos poseen colas más largas que las hembras (Pritchard y Trebbau 1984), registrandose una longitud máxima de cola de 9,2 cm para los machos y 4,5 cm para las hembras (De La Ossa 2007).

Según Rueda-A. *et al*. (2007), *P. dumerilianus*, a diferencia de todos los podocnemídidos, carece de la ornamentación facial sobre la interparietal y las ranfotecas y posee la frente lisa, sin un surco a lo largo del hocico en medio de las órbitas. Ojos dispuestos lateralmente sobre el cráneo. El tímpano es tan grande o más grande que la órbita (Figura 23a, b). Una sola bárbilla sobre el mentón. Color de la piel gular crema a rosado en ambos sexos, excepto

en neonatos y juveniles en donde tiende a ser parduzca (De La Ossa 2007) (Figura 23c, d). Caparazón de color verde oliva a negruzco, de contorno oval y en forma de domo, ligeramente expandido posteriormente. Ostenta los escudos marginales

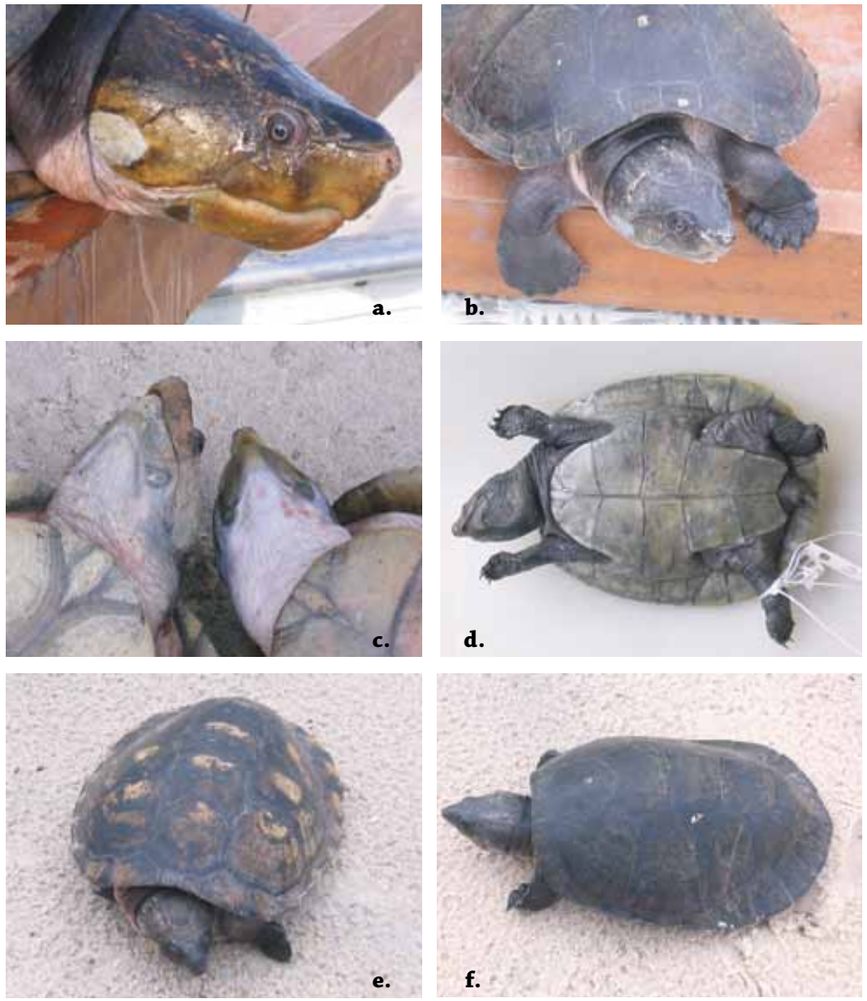


Figura 23. *Peltocephalus dumerilianus*. a) Cabeza macho adulto; b) cabeza hembra adulta; c) coloración gular, adultos; d) neonato (ejemplar preservado); e) anillos de crecimiento, hembra joven y f) hembra vieja. Río Negro, Amazonas, Brasil, 2006. Foto: J. De La Ossa.

posteriores levantados y revertidos, con trazas de una quilla sobre los escudos vertebrales cuarto y quinto. Plastrón y puente de color amarillento a marrón. Los miembros, escasamente palmeados, tienen cinco uñas en las extremidades anteriores y cuatro en las posteriores. Escudos del caparazón en los adultos jóvenes con anillos de crecimiento y apariencia estriada que se tornan indiferenciables en los adultos viejos (Rueda-A. *et al.* 2007) (Figura 23e, f).

Plastrón alargado pero sin alcanzar a cubrir toda la extensión del caparazón, el puente tiende a ser igualmente ancho en la parte anterior y en la parte posterior, los escudos intergulares son mayores que los gulares. La fórmula del plastrón es: Fem>Abd>Interg>An>Pect<>Hum>Gul (Ernst y Barbour 1989). No se registran variaciones fenotípicas, salvo una leve tendencia a diferencias morfológicas halladas entre las poblaciones de la parte este de la Guayana Francesa y en Brasil con las poblaciones de Colombia y Venezuela (Pritchard y Trebbau 1984). Los neonatos tienen un caparazón de color marrón más claro que el de los juveniles (De La Ossa 2007) (Figura 24).

Figura 24. *Peltocephalus dumerilianus*, neonatos (ejemplares preservados). Laboratorio de Quelonios del INPA, Manaus, Amazonas, Brasil, 2006. Foto: J. De La Ossa.

Talla y peso

La longitud máxima recta del caparazón de los machos puede llegar hasta 52 cm, mientras que en las hembras puede alcanzar hasta 47 cm, con 11 y 8 kg, respectivamente (Medem 1983, Iverson y Vogt 2002). No obstante, según Ernst y Barbour (1989), los machos pueden llegar hasta 68 cm. En una muestra de 85 individuos colectada por De La Ossa (2007), los machos presentaron una longitud máxima recta del caparazón de 38 cm y las hembras de 26 cm, con registro de peso de equivalente a 9,4 ± 1,5 kg y 2,7 ±1,6 kg en cada caso (De La Ossa y Vogt 2011a). Los neonatos poseen una longitud total de caparazón en línea recta que está entre 38 y 45 mm, y peso entre 25 y 30 g (De La Ossa 2007).

Distribución

Países: Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Perú y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Caquetá, bajo Putumayo); Orinoco (Inírida, Guainía, Guaviare, Vichada, Tomo y Tuparro).

Hábitat y ecología

Hábitat. Habita preferencialmente ríos, lagunas e igapós (bosques inundables) de aguas negras. Informaciones de comportamiento en cautiverio y la presencia de membranas interdigitales poco desarro-

Registros de ***Peltocephalus dumerilianus***

lladas, indican que esta especie está más asociada al sustrato, en áreas con poca o ninguna corriente (Medem 1960, 1983). Ocasionalmente también puede ser encontrada en menor número en ríos de aguas blancas y claras. Son abundantes en el Rio Negro de Brasil y sus afluentes de aguas negras (Pritchard y Trebbau 1984). En la Orinoquia venezolana y en el Río Negro es común en caños, madreviejas, lagunas y remansos de ríos de aguas negras, en zonas profundas con fondos empalizados (Rojas-R. *et al*. 2011).

Ámbito doméstico (home range). No muestra diferencias significativas entre los machos y las hembras, con una media de 970,18 ha y de 830,80 ha, respectivamente. La distancia máxima de desplazamiento es significativamente mayor en las hembras (7,42 km) que en los machos (5,72 km) (De La Ossa y Vogt 2011a).

Alimentación. No hay información para Colombia. Según Pérez-E. y Paolillo (1997), en la Orinoquia venezolana es una especie omnívora que consume 36% en volumen de frutos y semillas y 51,6% de peces, lo que la cataloga como uno de los podocnemídidos que registra mayor ingestión de peces. No obstante, De La Ossa *et al*. (2011a) en un trabajo de mayor duración temporal en la Amazonia, coinciden en que se trata de una especie omnívora y la clasifican como oportunista y generalista, que puede presentar oofagia canibalística (De La Ossa *et al*. 2009a). Muestran también, de manera significativa, un consumo mayor de material vegetal diverso con tendencia a la folivoría, en donde los peces representan en la dieta total un porcentaje relativamente bajo (2,4 %) (De La Ossa *et al*. 2009a).

Reproducción. Hay una diferencia estacional de la nidificación cercana a los 50 días que se inicia, al sur de su área de distribución en septiembre, y se extiende gradualmente hasta diciembre en dirección norte (Medem 1983, De La Ossa 2007). La forma de los nidos es elíptica y medianamente inclinada (Medem 1983), con diámetro de entrada de 785-821 mm, diámetro de la base 124-129 mm, profundidad 172- 186 mm, profundidad al primer huevo 488-911 mm, profundidad al último huevo 168-179 mm (Vogt *et al*. 1994, Félix-S. 2004, De La Ossa 2007). En Brasil, los nidos generalmente se ubican en hábitat de igapó caracterizado por la presencia de las denominadas "tronqueiras" (Félix-S. 2004) que hacen relación a zonas en donde la masa arbórea ha caído o ha sido quemada. También se registran como lugares de anidación, playas de arena, suelos arcillosos y lugares cercanos al agua con abundante hojarasca (Medem 1983). En la Orinoquia venezolana (estado Amazonas) nidifica en las zonas de sabana durante la estación de aguas altas (Gorzula y Señaris 1999).

El tamaño de la nidada en Colombia está entre siete y 13 huevos/nido (Medem 1983). Para Brasil, según Félix-S. (2004), se ubica entre 10 y 15 huevos/hembra. No obstante, también para Brasil, Vogt *et al*. (1994) registraron un intervalo de tres a 25 huevos/nido. El tamaño de los huevos se ubica en un largo de 50 a 63 mm y un ancho de 33 a 43 mm. En cuanto a la masa de los huevos posee un intervalo de 36-54 g (Medem 1983, Vogt *et al*. 1994, Félix-S. 2004, De La Ossa 2007). El periodo de incubación en el medio natural está entre 74 y 97 días (Vogt *et al*. 1994, Vogt 2001, Félix-S. 2004). En un ensayo con 8 nidos se registró determinación sexual por temperatura de incubación, con una temperatura media de 29,73 ºC (28,93-30,83 °C), dentro de la cual se producen significativamente mayor número de machos, temperaturas bajas de incubación favorecen la mayor proporción de hembras (Vogt 2001, De La Ossa 2007). En Brasil, la tasa de eclosión para medio natural puede variar de 50 a 95% (Vogt *et al*. 1994, Félix-S. 2004), dependiendo de las condiciones ambientales de incubación puede ser nula (Medem 1983). Se registra la existencia de una jerarquía ovario-folicular que se manifiesta por la presencia ovárica de folículos en todos los estados de maduración, incluyendo los folículos no vitelogénicos. Se puede asumir la jerarquía como una estrategia reproductiva que permite mantener disponibles el mayor número posible de folículos, reduciendo las probables pérdidas por excesiva y efectiva ovulación, y posibilitando así, la rápida recuperación ovárica que garantizaría una reproducción máxima de las hembras en cada estación con menor inversión energética. Tales características pueden incrementarse en función del tamaño de la hembra; existe relación significativa entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la nidada (De La Ossa y Vogt 2011b).

Depredación natural. Como depredadores naturales de nidos se tienen registros de *Tupinambis teguixin* y *Crocodylurus amazonicus* (Pezzuti 2003). No hay evidencia de depredadores de individuos adultos, pero si se registra la presencia de mutilaciones en caparazones y extremidades, posiblemente causadas por pirañas (De La Ossa 2007).

Comportamiento. Esta especie posee actividad mayoritariamente nocturna. No se registra gregarismo y solo se asume la presencia de grupos reproductivos en época de apareamiento, la anidación es individual (Vogt *et al*. 1994). Los machos muestran comportamiento típicamente territorial, caracterizado por una mayor movilidad y sobreposición territorial en las hembras (De La Ossa y Vogt 2011a). Pruebas en laboratorio demuestran la existencia de un comportamiento agonístico marcado y fuerte que puede llevar al canibalismo entre neonatos y juveniles (De La Ossa 2007, De La Ossa *et al*. 2009b).

Genética. Su cariotipo está representado por 2N = 26 cromosomas, de los cuales ocho son grandes a medianos, metacéntricos y submetacéntricos; 18 son pequeños a

muy pequeños, metacéntricos y submetacéntricos (Ayres *et al.* 1969, Rhodin *et al.* 1978).

Conservación

Amenazas. La mayor amenaza a esta especie está circunscrita a factores antrópicos de consumo de carne (Rebêlo y Pezzuti 2000). Por su parte De La Ossa (2007), indica que existe un efecto de substitución que se relaciona con el agotamiento local de las poblaciones de quelonios tradicionalmente de mayor interés comercial, el cual hace que especies como *P. dumerilianus* antaño no preferida, se torne de gran importancia en las capturas y comercialización como está sucediendo en el Río Negro (Amazonas, Brasil), en donde esta especie ocupa hoy el primer lugar comparativamente en volúmenes ilegales de extracción y sustituye a *Podocnemis expansa* y *P. unifilis*. En la Orinoquia venezolana, especialmente en la región de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, así como en todo el estado Amazonas (cuenca Orinoco) y a lo largo de toda la zona fronteriza con Colombia (Estrella Fluvial de Inírida), constituye la especie de tortuga sometida a la mayor extracción. Hay una tasa extractiva realmente impresionante, que ha ido decreciendo con el tiempo por la sobreexplotación de las poblaciones. Según datos de Gorzula (1995) y Gorzula y Señaris (1999), de acuerdo a entrevistas a pobladores locales, la extracción anual rondaba alrededor de los 200.000 a 400.000 individuos. Hay comunidades especializadas en la captura de esta especie, como Pueblo Viejo en Venezuela, que llegaron a cazar mensualmente más de 100 individuos, con un ingreso de $ US 4.500 (una tortuga cabezona costaba entre 2 y 3,5 US $ ó más, datos de 1993). Con la llegada de las minas ilegales a la región fronteriza (Colombia-Venezuela) desde hace varios años, la situación ha empeorado, y en las minas una tortuga podía elevar su precio hasta 30 $US. Existe un tráfico y comercio ilegal en la región donde se han interceptado cargamentos de más de 300 individuos en el Caño Casiquiare y Minas de Maraya (Gorzula y Señaris 1999). Este comercio se mantiene en la actualidad en la frontera y entra a Colombia vía Puerto Inírida de manera ilegal junto con peces ornamentales (Lasso obs. pers.). Se capturaba tradicionalmente con anzuelo y pescado como carnada, pero ya hay pescadores profesionales que usan redes de cerco o chinchorros y "cacures" o trampas de empalizada, además distribuyen a los indígenas gafas o máscaras de buceo para su captura a mano (León-M. *et al.* 2006, Lasso obs. pers.).

Afortunadamente, las comunidades indígenas han tomado conciencia de la situación dramática de la especie y tienen ya sus propias medidas de manejo. Ya Gorzula y Señaris (1999) señalaban como las comunidades Piaroa de la región de los ríos Cuao/Sipapo en la frontera colombo-venezolana, regulaban su aprovechamiento sólo para consumo interno: 4 a 5 tortugas/familia; 15 tortugas/fiestas escolares y 200 tortugas en la semana de Pascua (una semana después de Semana Santa). La especie ha sido reconocida también de importancia alimentaria para otras comunidades indígenas Curripaco de la Orinoquia y Río Negro en Colombia y Venezuela (Lasso 2011).

Perspectivas para la investigación y conservación. En toda el área de distribución de esta especie no hay planes de manejo y conservación. En Colombia se carece de investigaciones sobre aspectos de la ecología, demografía y especialmente de comportamiento, sobre los cuales fundamentar programas de conservación. Se debería investigar sobre tamaños y tendencias poblacionales, uso diferencial de hábitat entre clases de tamaño o sexos, desplazamientos y posibles migraciones, tamaño o edad de madurez sexual, tiempo generacional, tasas de crecimiento o tasas de sobrevivencia, distribución real dentro del territorio nacional, manejo en cautiverio, genética de poblaciones, patrones de utilización y etnozoología.

Se requiere de un esfuerzo binacional (Colombia-Venezuela) para el control de todo el comercio y tráfico ilegal de la especie en la región fronteriza, en particular en la zona de la Estrella Fluvial de Inírida y el Río Negro.

Autores
Jaime De La Ossa V., Richard C. Vogt , Alejandro De La Ossa-Lacayo y Carlos A. Lasso

Captura de *P. dumerilianus*. Foto: O. Herrera

Foto: J. C. Señaris

Podocnemis erythrocephala
(Spix 1824)

Nombre común y/o indígena
Chipiro, chipire, chimpire, chimpiro.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys erythrocephala Spix 1824, *Podocnemis agassizi* Coutinho 1868, *Podocnemis coutinhii* Goeldi 1886, *Podocnemis dumeriliana* Goeldi 1904.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Vulnerable (VU A1acd+2cd); categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1bd); categoría propuesta por TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES (2003): Apéndice II.

Taxonomía y filogenia
Durante mucho tiempo *Podocnemis erythrocephala* fue confundida con *Emys cayennensis* Schweigger 1812, hasta que Mittermeier y Wilson (1974) redescribieron la especie y demostraron que *P. erythrocephala* es el primer nombre válido para esta especie (Castaño-M. 1997b). En una filogenia molecular de la familia Podocnemididae, se propone que *P. erythrocephala* sea una de las especies que conforman el clado terminal del género: *P. unifilis* + (*P. erythrocephala* + *P. lewyana*) (Vargas-R. *et al.* 2008). Esta propuesta no concuerda con la resolución propuesta para el género por Gaffney *et al.* (2011) elaborada con base en características de la morfología craneal: *P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P.erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*).

Descripción
El diseño cromático típico en machos y crías consiste de una cabeza con fondo café y coloración naranja o habano-naranja en las narinas, una banda longitudinal medial del mismo color en la mandíbula y otra banda que va de tímpano a tímpano, pasando por la región parietal. Las hembras adultas muestran una banda longitudinal medial en las narinas y mandíbula inferior y una banda cefálica de color habano claro sin límite en la parte posterior; el plastrón es crema y las membranas interdigitales claras (Castaño-M. 1997b). En ningún ejemplar observado en Colombia se ha encontrado la tonalidad rojiza como se ha registrado para Venezuela, donde los machos tienen manchas rojo bermellón en la cabeza (Barrio-A. y Narbaiza 2008) y para Brasil donde los juveniles tienen manchas rojas en el caparazón (IBAMA 1989). Parte de su diferenciación cromática parece estar asociada al tipo de aguas, donde los individuos observados en aguas negras (p. e. río Atabapo e Inírida) muestran tonalidades más rojizas (Lasso obs. pers.).

Las hembras son más grandes que los machos (Figuras 25 a, b). Caparazón convexo, extendido posteriormente en individuos mayores a diez centímetros. Quilla vertebral está presente, más prominente entre las vertebrales dos y tres (Mittermeier y Wilson 1974). La cola de los machos es más gruesa y larga que la de las hembras. Este dimorfismo no es evidente en neonatos y se hace notorio cuando los individuos alcanzan aproximadamente 130 mm de longitud máxima de caparazón en línea recta (Bernhard 2010). La abertura anal del plastrón es mayor y semicircular en los machos, al contrario de las hembras, donde es menor y triangular (Mittermeier y Wilson 1974) (Figura 25 c, d). El color del plastrón varía de un café amarillento en la superficie medial con tonalidades ceniza hasta el costado (Figura 25 c, d). El escudo intergular siempre es mayor que los gulares (Mittermeier y Wilson 1974). La fórmula del plastrón es: Abd>Pect>Fem>Intergul>An>Gul><Hum (Ernst y Barbour 1989).

Talla y peso
Es la especie más pequeña del género. No sobrepasa los 320 mm (Barrio-A. y Narbaiza 2008). El registro máximo para Colombia ha sido en el departamento de Guainía donde se observó una hembra de 245 mm de longitud (Castaño-M. 1997b). Puede alcanzar un peso cercano a los 2 kg (Gorzula 1995, Gorzula y Señaris 1998). En Brasil la mayor longitud rectilínea de caparazón conocida para una hembra es de 322 mm y de 244 mm para los machos (Bernhard 2010). En una serie de 2.342 hembras adultas y de 1.077 machos adultos capturados en el medio Río Negro, la longitud máxima de caparazón en línea recta fue 257,6 ± 18,1 mm y 207,3 ± 15,5 mm, respectivamente. El peso medio fue de 1,49 ± 0,32 kg para las hembras y de 0,79 ± 0,15 kg para los machos (Bernhard 2010). Los neonatos (Figura 26) miden de 29,5 a 47,4 mm (n=60) de longitud máxima de caparazón en línea recta, 24,8 a 37,1 mm (n=60) de ancho máximo de caparazón en línea recta y pesan entre 7,9 e 15,3g (n=59) (Castaño-M. *et al.* 2003, Novelle 2006).

Crecimiento. La tasa de crecimiento del caparazón es de 44,11 ± 6,04 mm/año

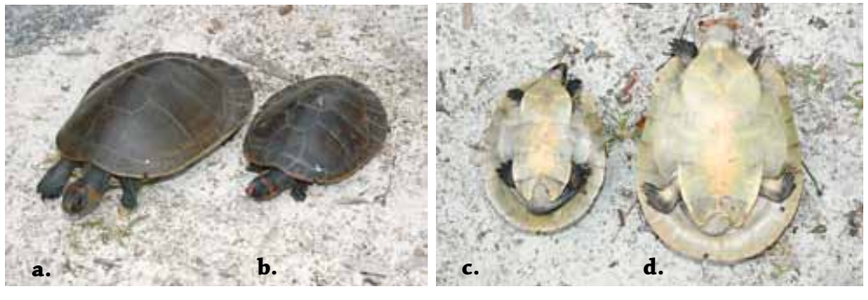


Figura 25. Adultos de *P. erythrocephala*, vista dorsal. a) Hembra y b) macho; vista ventral; c) macho y d) hembra. Río Negro, Amazonas, Brasil. Foto: R. Bernhard.

(n=11) para individuos inmaduros; 1,47 ± 1,33 mm/año (n=53) para los machos adultos y de 2,57 ± 3,52 mm/año (n=138) para las hembras adultas (Bernhard 2010).

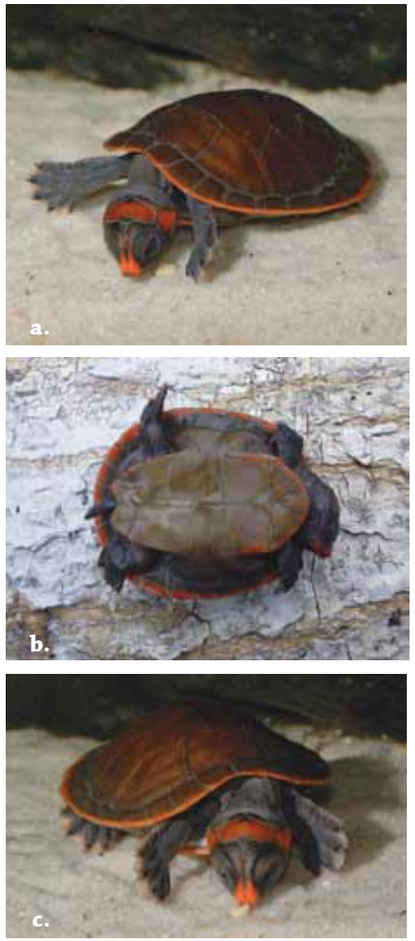


Figura 26. a) Vista dorsal, b) ventral y c) anterior de un neonato de *P. erythrocephala*. Río Ayuanã, medio Río Negro, Amazonas, Brasil. Foto: R. Bernhard.

Distribución

Países: Brasil, Colombia y Venezuela.
Departamentos: Guainía, Guaviare y Vaupés. Probablemente presente también en Vichada, aunque este registro no ha sido confirmado.
Cuencas: Amazonas (Río Negro) y Orinoco.
Subcuencas: Orinoco (Atabapo, bajo Guaviare, Guainía, Inírida) (Ceballos 2000, Renjifo *et al.* 2009).

Hábitat y ecología

Hábitat. Remansos de los ríos pequeños y caños (Castaño-M. 1997b); también en ríos y lagunas de aguas negras (Barrio-A.

Registros de ***Podocnemis erythrocephala***

y Narbaiza 2008). En la Estrella Fluvial de Inírida es abundante en el cauce principal del río Inírida y Atabapo (aguas negras), rara en el bajo Guaviare (aguas blancas). Su presencia en aguas blancas y/o claras es ocasional (Castaño-M. 1997b, 2002, Lasso obs. pers.). En Brasil habita principalmente ríos grandes de aguas negras y sus tributarios, aunque también existen registros en ríos de aguas claras como el Trombetas y el Tapajós y de aguas blancas como el río Branco, en el estado de Roraima (Rueda-A. *et al.* 2007, Vogt 2008).

Ámbito doméstico (home range). Aún no está establecido. El único estudio de su patrón de movimiento realizado en el río Ayuanã, medio Río Negro (Amazonia brasileña), se basa en la distancia linear entre las recapturas (Bernhard 2010). La distancia media recorrida por las hembras fue de 1.268 ± 2.948 m (n = 346), mientras que los machos se desplazaron 1.102 ± 3.997 m (n = 166). Se observaron movimientos mayores a 3.000 m lineales tanto en la época de creciente como bajante en el río Ayuanã. Un macho capturado en el rio Ayuanã se recapturó en el río vecino (Jurubaxi), distante 18.255 m lineales o 40.225 m a lo largo de los cauces del Ayuanã, Negro e Jurubaxi. Siete hembras también se desplazaron desde la entrada del río Ayuanã hasta una isla en el medio Río Negro, distante 6.500 m, y dos más hicieron el camino inverso (Bernhard 2010). Estos resultados corroboran los hallazgos reportados en un estudio realizado por Santos (2008) que sugiere a través del análisis de un marcador genético de linaje materno (mitocondrial), que existe un elevado flujo génetico a lo largo del Río Negro, que abriga una gran población panmítica de esta especie. Poblaciones genéticamente distintas fueron encontradas apenas en ríos aislados por barreras naturales, como cascadas, chorreras y ríos de aguas blancas (Santos 2008).

Alimentación. Sin datos en Colombia. En Brasil muestra una dieta diferente entre el período seco y de lluvias. Durante el primero se alimenta fundamentalmente de algas filamentosas, mientras que en las lluvias cambia a un alimentación de frutos y semillas (principalmente Fabaceae, Sapotaceae, Rubiaceae, Loranthaceae y Poaceae) (Vogt 2001, Santos-J. 2009, Bernhard, obs. pers.). Los restos animales corresponden a menos del 2% de su dieta (Vogt 2008, Santos-J. 2009). Thomé-S. (2005) constató a través de un análisis de isótopos estables de carbono, que el 71% del carbono asimilado provenía del igapó y el 29% provenía de las algas, las cuales son ingeridas directamente o a través de peces que forman parte de la dieta de la tortuga.

Reproducción. Muestra un sistema de apareamiento poliándrico. La paternidad múltiple ha sido observada en crías en Brasil (Fantin *et al.* 2010). El desove ocurre en campiñas, áreas abiertas en claros de bosques inundables y en playas de ríos (Mittermeier y Wilson 1974, Vanzolini 1977, Vogt 2001, Castaño-M. *et al.* 2003). La época reproductiva varía entre llas cuencas. En Brasil va de noviembre a enero en el río Tapajós (Carvalho *et al.* 2011); de final de agosto hasta diciembre en el Río Negro (Mittermeier y Wilson 1974, Batistella y Vogt 2008) y en Venezuela (estado Amazonas), el desove ocurre de octubre a noviembre (Barrio-A. y Narbaiza 2008). Finalmente en Colombia este tiene lugar de noviembre a enero (Castaño-M. 1997b, Castaño-M. *et al.* 2003).

Las hembras desovan solitariamente pero es posible encontrarlas en pequeños grupos durante el pico de la estación de pos-

tura (Castaño-M. *et al.* 2003, Rueda-A. *et al.* 2007). Se estima, a través de análisis de folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos, que una hembra puede realizar hasta cuatro desoves en una estación reproductiva (Vogt 2001). Los huevos son alargados y de cáscara rígida o un poco flexible (Mittermeier y Wilson 1974). El largo de los huevos varía de 30 a 49,9 mm (n = 1.084), su ancho entre 19 y 33,2 mm (n = 1.084) y el peso de 9 a 23,3 g (n = 1.034) (Vogt 2001, Castaño-M. *et al.* 2003, Batistella y Vogt 2008). El número de huevos varia de 4 a 8 en Venezuela (Barrio-A. y Narbaiza 2008), de 5 a 12 en Colombia (Castaño-M. *et al.* 2003) y de 2 a 18 en Brasil (Vogt 2001, Novelle 2006, Batistella y Vogt 2008, Carvalho *et al.* 2011). Los nidos son excavados en substrato arenoso (Mittermeier y Wilson 1974) y ocasionalmente en substrato de tierra negra (Bernhard obs. pers.). Los nidos consisten de una cavidad elíptica en forma de jarra con una de las paredes más cóncava que las otras. La abertura es circular y menor que la cámara de los huevos (Batistella y Vogt 2008). La profundidad hasta el primer huevo varía de 3 a 100 mm y la profundidad hasta el fondo del nido varia de 70 a 225 mm (n = 119) (Batistella y Vogt 2008). La temperatura media diaria de tres nidos monitoreados en el bajo río Inírida, en Colombia, varió entre 24,6-33,1 °C en la parte superior del nido y entre 25,9-31,2 °C en la porción inferior, oscilando entre 18,1 y 45,2 °C (Castaño-M. *et al.* 2003). En el Río Negro, Brasil, en dos nidos monitoreados, la temperatura media fue de 29,5 y 30,4°C con amplitud de 20,1 a 41,1 °C (Vogt 2001). La relación sexual obtenida en laboratorio de 100% machos, se logró a una temperatura media de incubación de 27,5±0,61 °C, lo que indica que el sexo en esta especie es determinado por la temperatura de incubación (Vogt 2001). El período medio de incubación es de 76,1 días variando de 65 a 87 días (n= 19) en el medio Río Negro, Brasil (Novelle 2006). En el río Inírida, Colombia, el período de emergencia es de 90 días promedio, variando de 81 a 102 días (n = 24) (Castaño-M. *et al.* 2003). Es importante resaltar que el período de incubación es el número de días transcurridos entre el día de desove y la eclosión del primer neonato dentro del nido y el período de emergencia hace referencia al número de días transcurridos entre el desove y la salida total de los neonatos del nido. La diferencia entre el período de incubación y el período de emergencia observados por Novelle (2006) y Castaño-M. *et al.* (2003), se deben a los días que los neonatos permanecen dentro del nido después de eclosionar.

Las hembras alcanzan la madurez sexual más o menos a los 221,8 mm de longitud máxima de caparazón en línea recta y los machos alrededor de los 161 mm. Se estima que los machos y las hembras llegan a la madurez sexual más menos a los nueve años de edad (Bernhard 2010).

El comportamiento de cortejo incluye tres fases: búsqueda (reconocimiento del sexo opuesto y aceptación del macho por la hembra, realizado a través de movimientos alrededor de la hembra, toques, mordidas y exhibición de la cabeza); precópula (serie de patrones conductuales caracterizados por movimientos que pueden llevar a la cópula) y cópula (después de demostración de receptividad por la hembra hacia el macho, ambos colocan sus cloacas en contacto y ocurre la inserción del pene en la cloaca de la hembra) (Ferrara 2007, Ferrara *et al.* 2009). La cópula dura en promedio 12,1 minutos, variando de diez a 20 minutos (Ferrara *et al.* 2009). Una hembra adulta de 274 mm de longitud máxima de caparazón en línea recta fue capturada junto con un macho adulto a las 15:30 del día 22 de noviembre de 2004 en el río Ayuanã, tenía la cloaca revertida, probablemente por estar copulando (Bernhard, obs. pers.). El comportamiento de cortejo y cópula puede ser observado en cautiverio durante varios meses al año, como lo manifiesta Ferrara (com. pers.), quien lo observó desde febrero hasta octubre.

Depredación natural. Los depredadores naturales de huevos y crías son: hormigas rojas (*Solenopsis* sp.), termitas (*Nasutitermes* sp.), moscas (Sarcophagidae), zorro de monte (*Cerdocyon thous*), ocelote (*Leopardus* sp.), taira o hurón mayor (*Eira barbara*), mono cariblanco (*Cebus albifrons*), paca (*Agouti paca*), ñeque (*Dasyprocta agouti*), zorra chucha (*Didelphis marsupialis*), gavilán (*Daptrius ater*), caracara (*Polyborus plancus*), lobito (*Ameiva ameiva*), lagarto cocodrilo (*Crocodilurus lacertinus*), lobo pollero (*Tupinambis teguixin*) (Castaño-M. *et al.* 2003, Novelle 2006, Vogt 2008, Batistella y Vogt 2008).

Comportamiento. Especie predominantemente diurna, tal como lo muestra la información de Bernhard en el río Ayuanã, estado de Amazonas, Brasil, en el 2003 (datos no publicados). Su comportamiento en cautiverio fue descrito a partir de la observación de cuatro individuos. Se registraron 37 patrones de comportamiento divididos en cinco categorías: manutención (11), locomoción (6), alimentación (3), agonístico (9) y reproductivo (8) (Schneider *et al.* 2010).

Genética. El cariotipo está representado por 2N = 28 cromosomas, de los cuales seis son grandes a medios, metacéntricos y submetacéntricos mayores que el 50% del cromosoma mayor; cuatro son grandes a medios subtelocéntricos; 16 son pequeños a muy pequeños metacéntricos y submetacéntricos; dos son pequeños acrocéntricos y subtelocéntricos (Rhodin *et al* 1978).

Conservación

Amenazas. La principal amenaza es el consumo de huevos e individuos adultos por el hombre. En la región del bajo río Inírida y en el bajo Atabapo en Colombia, es aprovechada masivamente para el consumo y para el comercio ilegal. Además del consumo de huevos y adultos, las crías son también capturadas y mantenidos en cautiverio hasta que alcanzan un tamaño apropiado para su sacrificio. En ceremonias colectivas realizadas por indígenas, hasta mil quelonios, que incluyen *Peltocephalus dumerilianus y P. erythrocephala,* son consumidos por reunión, cifra que ha disminuido debido a que ya no se consigue tan fácilmente el recurso. Esta situación se agravó con llegada de la minería ilegal del oro (garimpeiros), quienes aumentaron la demanda por carne de monte, comercializada masivamente dado los buenos precios alcanzados (Castaño-M. 1997b, 2002, Lasso obs. pers.).

En la frontera colombo-venezolana (Estrella Fluvial de Inírida), el chipiro también está sometido a una fuerte extracción, especialmente de abril a noviembre, siendo la segunda especie de tortuga más importante después de la cabezona (*P. dumerilianus*) (León-M. *et al.* 2006). La especie es capturada mediante el buceo y el uso del cacure y su principal destino son las minas ilegales en el Parque Nacional Yapacana (confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari) y la ciudad de Inírida (Colombia), donde entran de manera ilegal. También se vende como mascota en la capital del país, Caracas (Lasso obs. pers.).

En Brasil en el bajo Río Negro es una de las tres especies de tortugas más consumida (Pezzuti *et al.* 2004, De La Ossa 2007). Una hembra adulta puede ser vendida entre $US 1,50 y $US 3,00 en el puerto de Novo Airão, bajo río Negro (Pezzuti 2003) y por $US 3,00 en la localidad de Santa Isabel del Río Negro (dato de los años 2003-2006) (Bernhard obs. pers.). Según relatan los moradores de la región en un pasado no muy distante, era posible capturar decenas de individuos de esta especie a través de buceo en apnea durante la estación seca en los tributarios del medio Río Negro. Con la pérdida de eficiencia de este método, la pesca con anzuelos (camuri o espinel como lo denominan localmente) y las redes de arrastre, pasaron a ser utilizadas preferencialmente (Bernhard obs. pers.).

Perspectivas para la investigación y conservación. A pesar de su importancia social y económica, no existen programas de conservación y manejo. No existen datos históricos sobre el nivel de explotación de huevos y adultos. Por lo tanto, se hace necesario el monitoreo de sus poblaciones naturales en toda su área de distribución.

Proyectos de manejo y uso de esta especie precisan estar fundamentados sobre tamaños y tendencias poblacionales, patrones de movimientos, tiempo generacional, tasas de sobrevivencia (huevos, crías y adultos), distribución geográfica acertada y comprobada, manejo en cautiverio, genética de poblaciones, y patones de utilización. En el Libro rojo de reptiles de Colombia se sugiere iniciar con las comunidades indígenas programas de protección y manejo para este recurso. Sin embargo, diez años después no se ha avanzado nada al respecto. Esta especie está catalogada como Vulnerable tanto a nivel nacional, regional y global, por lo que es indispensable generar estrategias de conservación a nivel trinacional (Brasil, Colombia y Venezuela).

Autores
Rafael Bernhard, Jaime De La Ossa V., Richard C. Vogt, Mónica A. Morales-Betancourt y Carlos A. Lasso

Foto: C. Ceballos

Podocnemis expansa
(Schweigger 1812)

Nombre común y/o indígena
Charapa, tortuga, jipú, arrau, tartaruga, bawe (Ticuna).

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys expansa Schweigger 1812, *Emys amazonica* Spix 1824, *Hydraspis bitentaculata* Gray 1831, *Testudo arrau* Humboldt *en* Gray 1831.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro Crítico (CR A1acd, 2cd) en el Orinoco y En Peligro (EN A1acd, 2cd) en el Amazonas; categoría global UICN (versión 2011.2): Riesgo Bajo/Dependiente de la Conservación (LR/cd 2.3); categoría propuesta por TFTSG (2011): En Peligro Crítico (CR); CITES (2003): Apéndice II.

Taxonomía y filogenia
En 1812 Schweigger describió *Emys expansa* con base en tres especímenes sintipo provenientes de Cayena (Guayana Francesa), los cuales están depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) en París. Sin embargo, fue Gray (1831) quien en 1829 visitó el Museo y suministró detalles sobre los especímenes originalmente usados por Schweigger y además propuso la nomenclatura de *Hydraspis*. En 1835 otros autores (Duméril y Bibron 1835) no reconocieron los especímenes de Schweigger, identificaron los especímenes como *Podocnemis expansa* y además interpretaron erróneamente la descripción de *Emys dumerilianus* (hoy *Peltocephalus dumerillianus* Schweigger 1812), lo que generó muchas confusiones posteriores (ver sinonimia arriba). El espécimen MNHN 7997 se reconoce como el lectotipo de *Emys expansa,* tercer sintipo de Schweigger 1812 y además descrito por Duméril y Bibron (1835) (Bour 2006). En una filogenia molecular de la familia Podocnemididae, se propone que *P. lewyana* sea una de las especies que conforman el clado terminal del género: *P. unifilis* + (*P. erythrocephala* + *P. lewyana*) (Vargas-R. *et al.* 2008). Esta propuesta no concuerda con la resolución propuesta para el género por Gaffney *et al.* (2011) elaborada con base en características de la morfología craneal: *P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P.erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*)))).

Descripción
Caparazón aplanado y su color varía entre gris oscuro, café y verde oliva (Ernst *et al.* 2007). Posee cinco escamas vertebrales, la segunda más larga que ancha, la cuarta la más pequeña y la quinta expandida pos-

teriormente. Escamas marginales ensanchadas posteriormente (Ernst *et al*. 2007). Plastrón con un escudo intergular que separa los escudos gulares completamente. Cabeza ancha, con escudo interparietal grande, hocico puntiagudo y surco interorbital presente (Figura 27a). Dos barbillas inframandibulares y una membrana timpánica grande (Ernst *et al*. 2007). Las crías y juveniles poseen también manchas amarillas en la cabeza y pecas negras, aunque esta coloración desaparece con la edad. Machos adultos con el caparazón en forma circular, la muesca anal del plastrón es muy pronunciada o en forma de "U" y la cola es más larga. Hembras con el caparazón ovalado, más amplio en su región pélvica, y una muesca anal del plastrón menos pronunciada y en forma de "V" (Figura 27b, c) (Pritchard y Trebbau 1984, von Hildebrand *et al*. 1997, Ernst *et al*. 2007). De acuerdo con Ceballos-F. (2010) y Valenzuela *et al*. (2004), en los tortuguillos recién nacidos también es posible detectar dimorfismo sexual en la forma, tanto en el caparazón como en el plastrón, utilizando morfometría geométrica. Esto es, el caparazón de los tortuguillos machos es más ancho en la región central (con forma de confite), mientras que el de las hembras es relativamente más angosto (forma de reloj de arena). El plastrón de los tortuguillos hembras es más ancho en su región pectoral y más angular en su región pélvica en relación con el de los machos.

Figura 27. *Podocnemis expansa*. a) Detalle de la cabeza de una hembra adulta en el río Orinoco; b-c) dimorfismo sexual en el plastrón de dos adultos, (b) macho y (c) hembra. Estación Experimental de FUDECI, Puerto Ayacucho, (Venezuela). Foto: C. Ceballos.

Talla y peso

La tortuga charapa es la especie de agua dulce de caparazón duro más grande del Neotrópico, con un largo de caparazón que puede llegar a los 89 cm (Soini 1997). Los machos adultos son más pequeños que las hembras, con un largo de caparazón entre 40 y 50 cm (Ojasti 1971, Soini 1997), mientras que en las hembras varía entre 50 y 89 cm con un peso entre 15 y 60 kg (Alho y Padua 1982a, von Hildebrand 1985, Roze 1964a, Roze 1964b, Soini 1997). En Colombia se reporta para el río Caquetá un tamaño promedio de hembras de 67 cm de largo recto de caparazón (LRC) y 28,7 kg de peso (n=99) (von Hildebrand *et al*. 1997). El tamaño de los neonatos reportado en la literatura es igualmente variable. En el río Caquetá las crías nacen con LRC de 52,96 mm y un largo de plastrón (LP) de 47,77 mm (n=790 tortuguillos provenientes de 20 nidos) (von Hildebrand *et al*. 1997), en el río Trombetas tienen un LRC=55,1 mm, PL=46 mm, peso=21,7 g (n=240) (Alho y Padua 1982b) y en el río Orinoco, un LRC=53,22 mm, LP=47,50 mm, y peso=30,22 g (n=334) (Ceballos-F. datos sin publicar).

Crecimiento. Esta especie ha sido criada en cautiverio exitosamente (Alho y Padua 1982a, Hernández *et al*. 1998), donde se han estimado tasas de crecimiento, aunque también hay algunos estudios en condiciones silvestres. Según Ojasti (1971), hembras adultas marcadas en el Orinoco venezolano reportaron un crecimiento anual promedio de 5 mm de longitud del caparazón, observándose crecimientos de hasta 15 mm por año en animales pequeños. Desde 1994, la fundación Fudeci viene adelantando un programa de *headstarting* de *P. expansa*, el cual consiste en capturar neonatos en las playas del río Orinoco medio, criarlos en cautiverio en la Estación Experimental Amazonas, en Puerto Ayacucho (Venezuela) y posteriormente marcarlos y liberarlos al año de edad (Espín 1997, Hernández *et al*. 1998, Mogollones *et al*. 2010). Basados en datos de recapturas, los autores reportan que unos tortuguillos (n=5) de un año de edad recapturados dos años después habían aumentado en promedio 9,14 cm en vida silvestre (Hernández *et al*. 1998). En otro estudio poblacional el Ministerio de Ambiente de Venezuela (Minamb) y Fudeci realizaron recapturas de animales silvestres hechas entre 1990 y 2003 en el río Orinoco medio. Basados en estos datos se estimaron tallas para cada estadio de vida. Así, los juveniles menores de un año miden entre 5-14 cm de largo curvo de caparazón; los juveniles de 1-10 años, 14,1-45 cm; los adultos de 11-28 años, 45,1-60 cm; los adultos de 29-53 años, 60,1-70 cm y los adultos >53 años, por encima de 70 cm (Tabla 1 en Mogollones *et al*. 2010). Por otro lado, individuos provenientes del río Trombetas (Brasil) han sido criados en cautiverio con carne, pescado, lechuga, arroz y mañoco (harina producida a partir de la yuca) (Alho y Padua 1982a). Los autores reportan las tallas de caparazón, plastrón y peso cada seis meses hasta los dos años de edad, cuando alcanzaron un largo de caparazón promedio de 9,6 cm, un

largo promedio de plastrón de 7,4 cm, y un peso de 114,7 g.

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Caquetá, Putumayo) (Medem 1969, Corpoamazonia *et al.* 2009, von Hildebrand *et al.* 1997); Orinoco (Arauca, Bita, Guainía, Inírida, Meta, Vichada) (Medem 1958, Medem 1969, Valenzuela 2001b, Martínez-S. *et al.* 2004, Echeverry 2008, Peñalosa 2010).

Hábitat y ecología

Hábitat. Ríos grandes como el Orinoco y Amazonas y sus tributarios principales (Pearse *et al.* 2006a), aunque también habita bosques inundables (von Hildebrand *et al.* 1997, Pearse *et al.* 2006a). Se asocia a ríos de porte grande y mediano, de aguas blancas y claras o mixtas, lagunas y madreviejas (Trujillo *et al.* 2008, Bermúdez-R. *et al.* 2010). Utiliza el hábitat de acuerdo al ciclo hidrológico, así en temporada de lluvias o aguas altas se encuentran en las lagunas y llanos inundados, donde consigue gran cantidad de alimento; en las épocas secas se encuentra en playas e islas de arena donde desova (Ojasti 1971, Licata 1992).

Alimentación. Las crías y juveniles son omnívoras, consumen tallos, hojas e invertebrados y los adultos son principalmente herbívoros, consumen frutos y semillas de origen alóctono (von Hildebrand *et al.* 1997, Licata 1992, Malvasio *et al.* 2003, Ojasti 1971).

Registros de ***Podocnemis expansa***

En la cuenca del río Amazonas, en particular las charapas se alimentan en época de aguas ascendentes de semillas de flor de cargueja, guama, higuerón, caimillo, reventillo, guayabino, caimo, canangucho, chontadurillo y asahí. También de hojas de yarumo (aunque prefiere cogollos) y ortiga; ocasionalmente se ha observado comiendo pescado podrido e individuos de *Prochilodus nigricans* (von Hildebrand *et al.* 1977). También consumen crustáceos, moluscos y pequeños peces (IBAMA 1989). Igualmente se ha observado en la cuenca del Orinoco que consume frutos y semillas caídos de los árboles en las orillas de los ríos. Entre los frutos de arepito, cacho, chiga, coco de mono, guamo, caraotillo, guatero y cubarro, también esponjas de agua dulce, tallos y hojas, invertebrados acuáticos y terrestres y restos óseos de peces y otros animales (Ojasti 1971, Licata 1992). La capacidad del estómago de adultos es de aproximadamente cuatro litros (Ojasti 1971).

Los estómagos de *P. expansa* adultas examinados en la temporada de reproducción, por Ojasti (1971) en el Orinoco (Venezuela) y Pádua y Alho (1984) en el Trombetas (Brasil), estaban vacíos o contenían sólo fragmentos de madera descompuesta, limo y arena, por lo que es evidente que *P. expansa* experimenta un largo ayuno durante el estiaje. El estómago de una hembra que murió en el desove en el río Trombetas contenía cáscaras vacías de huevos de la misma especie (Pádua 1981).

Reproducción. Anida solitaria y también en grandes densidades de hasta 500 hembras en forma simultánea (Alho y Padua 1982b, von Hildebrand *et al.* 1997, Soini 1996). Los análisis de ovarios indican que esta especie anida una sola vez por año (Thorbjarnarson *et al.* 1993). La época de anidación en la cuenca del río Caquetá va desde octubre hasta febrero (von Hildebrand *et al.* 1997), particularmente cuando las aguas de los ríos bajan y las playas afloran. En el Trapecio Amazonico la temporada reproductiva va de agosto a octubre (García *et al.* 2008). Durante este tiempo es posible observar las tortugas agregadas en el agua frente a las playas de anidación y el desove ocurre en la noche (Alho y Padua 1982b). El tipo de playa preferida son las playas arenosas y elevadas, y evitan las playas arcillosas, muy mojadas o con vegetación (von Hildebrand *et al.* 1997, Soini 1996). Los nidos tienen forma de botella y alcanzan una profundidad hasta de 80 cm (Alho y Padua 1982b). El tiempo de incubación varía con la temperatura de incubación, con un promedio de 61,4 días en el río Caquetá en condiciones naturales (n=12), sin contar los días que los tortuguillos permanecen en el nido luego de la eclosión (von Hildebrand *et al.* 1997). El tamaño de la nidada fue analizado por Vanzolini (2003), quien resumió la información por región y reportó un promedio de 75 huevos en cuatro playas del río Orinoco (Venezuela), 100 en el río Trombetas y Branco (Brasil) y 122 en el río Juruá (Brasil). En el río Caquetá (Colombia) se reportan 104,9 huevos por nido en promedio (n=43) (von Hildebrand *et al.* 1997). Los tamaños del nido más altos reportados son 150 huevos en el río Orinoco, Venezuela (Roze 1964a) y hasta 172 huevos en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Perú (Soini 1996). Para el río Meta se reportó un promedio de 84,3 huevos por nido (n=19) (Proyecto ATSAPANI 2012).

Los huevos son casi esféricos, relativamente resistentes, de color blanco y cáscara apergaminada (Alho y Padua 1982b, von Hildebrand *et al.* 1997). El tamaño promedio de los huevos reportado es variable. Por ejemplo: 40,99 g y 40,2 mm x 43,2 mm (n=600, río Caquetá, Colombia; von Hildebrand *et al.* 1997); 32,6 g (n=161, río Trombetas, Brasil; Alho y Padua 1982b); 41,6 g (n=334, río Orinoco, Venezuela, Ceballos-F. datos sin publicar) y 53,82 g (n=1620) para el río Meta (Proyecto ATSAPANI 2012). Varios estudios sugieren la existencia de paternidad múltiple en esta especie (Valenzuela 2000, Pearse *et al.* 2006b).

La especie exhibe un mecanismo de determinación sexual por temperatura de incubación tipo Ia (Ewert y Nelson 1991), en el cual se espera 100% machos a 30,5 °C, 100% hembras a 34,5 °C, y una temperatura pivotal de producción de sexos 50:50 de 32,6 °C (Lance *et al.* 1992, Valen-

zuela 2001a). Sin embargo, se ha sugerido también que *P. expansa* sigue un patrón de determinación sexual TSD II en condiciones naturales, es decir, con producción de hembras a temperaturas extremas y de machos a una temperatura intermedia (Valenzuela 2001a, Bonach *et al*. 2011). La temperatura de incubación menor viable conocida es de 28 °C, mientras que los embriones parecen soportar temperaturas de 40 °C por cortos períodos de tiempo (Valenzuela 2001a). El período termosensitivo durante el cual se determinó el sexo de los embriones está alrededor de los estadíos de desarrollo embrionario 17-24 (Valenzuela 2001a).

Mogollones *et al.* (2010) estimaron la supervivencia anual de *P. expansa* para diferentes estadios de vida, como sigue: huevos y neonatos (0,584), juveniles (0,44) y adultos I, II y II (entre 0,91-0,86).

No hay un consenso en la literatura sobre la edad de madurez sexual de esta especie: 5-6 años basados en estudio de esqueletocronología (Chinsamy y Valenzuela 2008), 4-5 años (Ramírez 1956), 7-10 años (Peñaloza 2010) u 11 años en el río Orinoco (Mogollones *et al*. 2010). Por su parte, von Hildebrand *et al.* (1997) reportaron que de 110 hembras capturadas desovando entre 1983 y 1988 en el río Caquetá, la más pequeña tenía un largo recto de caparazón de 52 cm. En el río Trombetas, Brasil, se ha estimado que las hembras anidantes tienen 66 cm de largo recto de caparazón (Alho y Padua 1982b) y en el río Orinoco (Venezuela), entre 46,5 – 75,5 cm (Peñaloza 2010). Otros autores reportan también para la Orinoquia venezolana, 55 cm de largo recto de caparazón como la talla mínima de hembras adultas (Ojasti 1971, Paolillo 1982).

Depredación natural. Los huevos son depredados por grillos (Grylloidea) (Rojas-R. y Marin 2005), hormigas y aves (*Caracara plancus*), mientras que los tortuguillos recién nacidos son depredados principalmente por aves como buitres, gallinazos, garzas, garzón soldado, peces (bagres y cíclidos) y caimanes (Blohm y Fernández-Y. 1948, Alho y Padua 1982b, Licata 1992). Las tortugas adultas son depredadas por jaguares, nutrias gigantes y caimanes (Blohm y Fernández-Y. 1948, Licata 1992).

Genética. A pesar de que esta especie es altamente migratoria, llegando a desplazarse hasta 420 km entre sitios de anidación y alimentación (von Hildebrand *et al*. 1997), varios autores han encontrado diferenciación genética en playas de anidación cercanas, sugiriendo una alta filopatría o fragmentación poblacional a nivel continental (Sites *et al*. 1999, Bock *et al*. 2001, Valenzuela 2001b, Pearse *et al*. 2006a). Tiene 28 (2N) cromosomas en los cuales no se distingue ninguno sexual (Ayres *et al*. 1969).

Conservación

Amenazas. La tortuga charapa ha sido usada a gran escala por los seres humanos desde hace más de cuatro siglos. Inicialmente con un aprovechamiento masivo de huevos para proveer aceite para iluminar las calles de las principales ciudades de Europa, y de ejemplares adultos para consumo en viajes trasatlánticos (Smith 1979). Posteriormente en 1670, por una bula papal se incluyeron a las tortugas y los peces dentro de las especies que se pueden consumir durante la Semana Santa, lo que fomentó un aprovechamiento sistemático de la especie. Hacia los años 70 se reportó incluso el comercio ilegal de tortuguillos exportados a Estados Unidos (Soini 1996, von Hildebrand *et al*. 1997, Ojasti y Dallmeier 2000, Hernández y Espín 2003, Conway-G. 2004). Este uso ha sido masivo e indiscriminado reduciendo drásticamente sus poblaciones. Por ejemplo, en el río Orinoco (Venezuela) se ha estimado que en el año 1800 habían 330.000 hembras adultas, cifra que ha venido disminuyendo a 36.000 en 1950, 17.000 en 1964, 1.066 en 1997 y 804 en 2010 (Ramírez 1956, Espín 1997, Hernández *et al*. 1998, Fudeci 2002, Minamb 2011). Peñaloza (2010) sugiere que a pesar de los esfuerzos de conservación del gobierno venezolano, esta población no esta creciendo debido a una extracción de 2.200 tortugas anualmente con fines de subsistencia y comerciales.

La explotación de esta tortuga ha sido igualmente intensa desde la época de la colonia en la Amazonia colombiana. En el medio río Caquetá, se hizo un estimado de extracción de una población promedio anual de 2.387 hembras ponedoras en 1997 (von Hildebrand *et al*. 1997). En esta misma área, en el PNN Cahunarí para el periodo de junio de 2008 a agosto de 2009, se registró un consumo de 213 charapas (Mendoza 2009). A pesar de ser una especie focal de conservación en su área de distribución y que su uso se encuentra restringido, actualmente se cazan adultos, neonatos y se recolectan huevos los cuales son utilizados para el autoconsumo o para el comercio en zonas urbanas y de fronteras como Leticia, Tarapacá y La Pedrera (Bermúdez-R. *et al*. 2010). Esto se ve reflejado en las estadísticas de los decomisos de las corporaciones donde la charapa se encuentra entre las cinco primeras especies más capturadas a nivel nacional (Capitulo 19). Dicho recurso constituye un elemento clave en la economía local, como lo muestra el pago por los individuos y sus productos. Por ejemplo en el Trapecio Amazonico una docena de huevos es pagada entre $8.000 y $12.000 y un individuo llega a costar $500.000 (García 2005, Morales-B. obs. pers.). En el bajo Putumayo un individuo, según su tamaño, se consigue entre los $100.000 y $300.000 (Morales-B. obs. pers.). En el bajo Caquetá una docena de huevos tiene un valor entre los $12.000 y $24.000 según la temporada (La Pedrera) y una tortuga cuesta entre $25.000 y $50.000 en la comunidad indígena Curare y entre $60.000 y $80.000 en el corregimiento de La Pedrera, mientras que puesta en Brasil (a solo unos minutos en lancha), su precio aumenta entre $500.000 y $700.000 (Figueroa 2010). Los precios en el Orinoco colombiano varían entre los $10.000 y $15.000 por docena de huevos y entre $15.000 y $50.000 por un individuo (Trujillo *et al*. 2011).

Perspectivas para la investigación y conservación. En la Amazonia colombiana se destacan los esfuerzos de conservación de la Corporación Araracuara y la Fundación Puerto Rastrojo en la década de los años 80 en el río Caquetá (von Hildebrand *et al*. 1997), así como la posterior implementación del "Plan charapa" junto con la Fundación Natura y el Parque Nacional Natural Cahuinarí, el cual abarcó tres zonas (Trapecio Amazónico, medio Caquetá y medio Putumayo). Más recientemente, se inició la primera fase del "Proyecto Facuam", liderado por Corpoamazonia, Instituto Sinchi, Fundación Omacha, Fundación Natura y el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, el cual buscaba proponer y adelantar acciones para el uso y la conservación de la fauna acuática amenazada de la Amazonia colombiana (Trapecio Amazónico, medio Caquetá, alto y bajo Putumayo), incluyendo a *P. expansa* (Bermudez-R. *et al*. 2010).

En este trabajo se identificó la charapa como especie prioritaria, tanto por las comunidades locales, como por las instituciones ambientales de la región. Esto es debido a que por un lado en los cuatro sectores se reconoció la disminución de las poblaciones, y por otro, se reconoce la importancia de estos animales como recurso alimenticio y tradicional para las comunidades locales, por lo que se sugirió realizar acciones de manejo y conservación.

En el Orinoco está catalogada como especie focal en el plan de acción en biodiversidad en la cuenca del Orinoco 2005-2015 (Correa *et al.* 2006) y el plan de manejo de la reserva el Tuparro (Portocarrero 2008). Igualmente, ha sido objeto de estudio en el departamento de Casanare (Corporinoquia 2005, Fundación Terrapleta y WWF-Colombia 2009), donde se tienen identificadas las principales playas de anidación para establecer acciones de conservación. Recientemente, se inició un programa de investigación y manejo de esta especie a lo largo de los ríos Meta, Bita y Orinoco, liderada por Fundación Omacha y Palmarito y con el apoyo de Ecopetrol y el IAvH. De manera preliminar se han identificado las principales playas de desove y se ha iniciado el manejo de los huevos y tortuguillos.

Es también especie focal para generar propuestas de trabajo a nivel binacional (Colombia-Venezuela), ya que su conservación depende de este trabajo conjunto (Hernández *et al.* 2011).

Para hacer un manejo con fines de conservación es necesario conocer todas las áreas de anidación, alimentación y hábitats utilizados por los diferentes estadios de vida. Así mismo, es necesario adelantar estudios demográficos sistemáticos que permitan establecer índices de abundancia y tendencias poblacionales, lo que es de suma importancia para establecer el estatus de la especie, así como también permite evaluar la efectividad de las acciones establecidas hasta el momento. Las crecientes repentinas de los ríos pueden causar una pérdida importante de nidos, por lo que estudios ambientales y de cambio climático son deseables. La cría en cautiverio de neonatos, con su posterior liberación y monitoreo sistemático, es una estrategia de reforzamiento poblacional que puede ser usada en áreas donde existió históricamente. La cría de charapas con fines comerciales, así como la implementación de otros sistemas productivos alternativos, son estrategias de conservación que podría reducir la presión de caza. El consumo de tortugas y huevos, así como su comercialización, deben ser estudiados para poder diseñar estrategias que lo minimicen. Las acciones de guardería ambiental en los ríos para protección de huevos e individuos son vitales, ya que de lo contrario, todas las acciones de protección y conservación serían anuladas por la caza furtiva. Finalmente, es necesario que los proyectos de educación ambiental se incorporen a la educación formal, así como dirigir campañas al público general.

Autores
Claudia P. Ceballos, Omar Hernández, Mónica A. Morales-B. y Fernando Trujillo

Foto: A. Cadavid-P.

Podocnemis lewyana
(Duméril 1852)

Nombre común y/o indígena
Tortuga del río Magdalena, tortuga de río, tortuga.

Nota importante
La información disponible sobre *Podocnemis lewyana* fue revisada recientemente por Páez *et al.* (2009b).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro (EN A1acd + 2acd); categoría global UICN (versión 2011.2): En Peligro (EN A1bd); categoría propuesta por el TFTSG (2011): Peligro Crítico (CR); CITES (2003): Apéndice II para todo el género *Podocnemis*.

Taxonomía y filogenia
Podocemis lewyana fue descrita por Duméril (1852) con base en tres especímenes sintipo, con la localidad tipo en Santa Fe de Bogotá (erróneamente citado como parte de Venezuela). Después, Williams (1954) identificó uno de estos sintipos como un ejemplar de la especie *Podocnemis vogli*, y designó otro de los sintipos remanentes como lectotipo (MNHN 8985; Iverson 1995). No se reconocen subespecies. En una filogenia molecular de la familia Podocnemididae, se propone que *P. lewyana* sea una de las especies que conforman el clado terminal del género: *P. unifilis* + (*P. erythrocephala* + *P. lewyana*) (Vargas-R. *et al.* 2008). Esta propuesta no concuerda con la resolución propuesta para el género por Gaffney *et al.* (2011) elaborada con base en características de la morfología craneal: *P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P.erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*).

Descripción
Tamaño mediano-grande, sexualmente dimórfica, con las hembras más grandes que los machos. Según Ernst y Barbour (1989), las cabezas de los machos son más redondeadas que las de las hembras. Adicionalmente, las hembras presentan un angostamiento en la parte posterior del caparazón y los machos poseen colas más largas y anchas y, en contraste con las hembras, la cloaca está localizada posteriomente a las escamas marginales (Iverson 1995) (Figura 28a, b). Según Gallego-G. (2004) el ángulo de la sutura anal es más agudo y corto en los machos (forma de V) que en las hembras (forma de U). González-Z. (2010) y González *et al.* (2011) encontraron que la longitud de la sutura anal no se sobrelapa entre machos (69-149 mm) y hembras (152-372 mm) mayores a 170 mm de longitud recta del caparazón. Finalmente, también hay dimorfismo se-

xual sutil en el color, los machos poseen una banda blanca-amarillenta más definida que se extiende desde la órbita hasta el tímpano y las escamas de la cabeza tienden a ser gris-marrones, mientras que en las hembras adultas la banda es mucho más difusa y tienen las escamas de la cabeza de color rojizo-marrón (Gallego-G. 2004) (Figura 28c, d).

Caparazón con 24 escamas marginales, cinco vertebrales y ocho costales. Adultos con caparazón ovalado y aplanado, usualmente sin quillas o indentaciones cervicales, aunque los juveniles pueden presentar quillas (Ernst y Barbour 1989). Borde del caparazón ligeramente levantado en los flancos y en la región posterior las escamas marginales pueden ir completamente horizontales (Castaño-M. 2002). Caparazón más ancho en la región posterior y varía de gris a marrón oliva, ocasionalmente con puntos oscuros (Ernst y Barbour 1989). Plastrón más pequeño que el caparazón y usualmente posee un color verde amarillento con puntos oscuros en la región anterior y central (Castaño-M. 2002). *Podocnemis lewyana* tiene la cabeza más alargada de todas las especies del género y presenta un surco entre las órbitas típico de todas las *Podocnemis*. Mandíbula superior ligeramente redondeada, sin surcos. Escama interparietal muy ancha y acorazonada; cabeza con escamas suboculares y dos bárbillas bajo la mandíbula inferior; sin indentación nucal (ver Capítulo 3). Neonatos y juveniles con la cabeza gris oliva y una banda de color cremoso-amarillenta entre los bordes posteriores de los ojos y el tímpano. Cabeza de los adultos marrón, al igual que la región entre los bordes posteriores de los ojos, con el tímpano de un color más claro, especialmente en los machos. En todas las categorías de tamaño, el cuello y las extremidades, son de color gris a verde-oliva, mientras que

Figura 28. Adultos de *Podocnemis lewyana:* a) macho y b) hembra en el río Sinú; c) acercamiento de la cabeza de hembra adulta en el río Chicagüa y d) macho del río Sinú. Fotos: A. Cadavid-P. (c) y Natalia Gallego-G. (a, b, d).

las mandíbulas varían de color amarillo a hueso y el cuello es amarillento.

Talla y peso

Según Ernst y Barbour (1989) y Castaño-M. (2002), la longitud máxima recta del caparazón de una hembra es de 460 mm, pudiendo llegar a pesar más de 8 kg. Sin embargo, en una muestra de 201 individuos colectada por los autores de esta ficha los machos presentaron una longitud máxima recta del caparazón de 360 mm y las hembras de 500 mm. Los neonatos tienen un intervalo de LRC de 42-46 mm y un peso entre los 16-22 g (n=600).

Crecimiento

Sólo hay información sobre tasas de crecimiento de neonatos en condiciones de cría artificial (Páez *et al.* 2009a) y seguramente hay datos para animales confinados a zoocriaderos, pero esta última información no es accesible. Actualmente hay varios proyectos de investigación que están tratando de estimar los promedios de estos y otros parámetros de la historia de vida de la especie y su variación en poblaciones en el Magdalena medio.

Distribución

País: Colombia.
Departamentos: Antioquia, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cesar, Córdoba, Cundinamarca, La Guajira, Magdalena, Santander, Sucre y Tolima.
Cuencas: Caribe y Magdalena.
Subcuencas: Caribe (Sinú); Magdalena (Cauca, San Jorge).

Hábitat y ecología

Hábitat. Ríos, caños, ciénagas y áreas inundadas conectadas a los ríos. Se asolea

Registros de ***Podocnemis lewyana***

en las playas o barrancos a lo largo de las orillas o sobre árboles caídos, ya sea individualmente o en grupos de varias categorías de tamaño (Gallego-G. y Castaño-M. 2008, Restrepo *et al.* 2008a) (Figura 29). Los individuos más pequeños tienden a encontrarse en aguas más túrbias o en pastizales inundados (Gallego-G. y Castaño-M. 2008). González-Z. *et al.* (2011) en su estudio en el río Prado, Tolima, encontraron una relación positiva entre la menor velocidad del agua con la presencia permanente, pero no hallaron correlación con la disponibilidad de lugares de refugio, descanso y asoleamiento. Las variables más relacionadas positivamente con la abundancia de la tortuga fueron la pro-

Figura 29. Individuos de varias clases de tamaño en asoleamiento. Río Sinú. Foto: N. Gallego-G.

fundidad del río y la cobertura de la vegetación ribereña.

Ámbito doméstico (home range). Con el uso de telemetría se siguieron dos hembras y dos machos adultos desde junio del 2006 hasta abril del 2007 (Gallego-G. 2009). Aquí las hembras se desplazaron distancias cortas (<400 m), que permanecían en remansos cerca a las playas de anidación y que tenían ámbitos domésticos pequeños de 0,065 km^2 en promedio. Los machos, por el contrario, se desplazaron distancias largas (14 km) y tuvieron ámbitos más grandes de 0,122 km^2 y 1,3 km^2, respectivamente.

Alimentación. Principalmente herbívora, y al menos en cautiverio se ha visto que los juveniles pueden usar de forma oportunista material animal y perseguir y consumir peces pequeños (Methner 1989, Páez datos sin publicar). González-Z. (2010) reportó el consumo preferencial de la planta payandé (*Pithecellobium dulce)* en la población del río Prado. En un estudio en la Depresión Momposina se examinó el contenido estomacal de siete hembras adultas durante la estación de anidación y se encontró que el 99% del volumen estaba compuesto de material vegetal, con fragmentos limitados de insectos y caracoles (Lenis 2009).

Reproducción. La anidación generalmente ocurre en playas arenosas o de gravilla expuestas, así como en barrancos y potreros a menos de 15 m de la orilla, aunque hay reportes de nidos a más de 39 m del cuerpo de agua (Correa-H. 2006, Cano 2007). La anidación se da en los meses de sequía. En el Magdalena medio y en el río Sinú, estas estaciones cubren los meses de diciembre a marzo, y posteriormente hay una segunda época de sequía o veranillo entre julio y agosto (Correa-H. *et al.* 2010, Gallego-G. y Castaño-M. 2008). En el río Prado, en la parte alta del Magdalena, el principal periodo de anidación ocurre entre junio y septiembre y la estación secundaria de postura es entre diciembre y mayo (Vargas-R. datos sin publicar). Sin embargo, no hay publicaciones en donde se haya evaluado si una misma hembra anida en ambas épocas de sequía en el año, o cuál es la frecuencia de la anidación dentro de cada una.

La profundidad de los nidos es de aproximadamente 20 cm. Las cámaras de los nidos son asimétricas, en forma de botella, con entradas ovales que conducen a cámaras más profundas e inclinadas hacia un lado. Los tamaños de las posturas varían entre 10 a 40 huevos (Dahl y Medem 1964, Medem 1965, Castaño-M. 1986, Gallego-G. y Castaño-M. 2008, Correa-H. *et al.* 2010), con un promedio de 20 huevos para el Magdalena medio (Correa-H. *et al.* 2010) y 18 para el Sinú (Gallego-G. 2004). Los huevos varían en forma, desde elipsoidales hasta redondeados, con una cascara de textura flexible y de color rosado pálido cuando están frescos. Después de unos días de incubación la cascara es más rígida y quebradiza y el color cambia a un blanco tiza, a menos que no sean viables. Los huevos presentan un intervalo de tamaño de 31-45 mm de largo, 32-44 mm de ancho y un peso entre los 24-32 g (n = 1.200). Los autores de esta ficha encontraron que la temperatura promedio de incubación en 32 nidos monitoreados en la Depresión Momposina fue de 32,8 °C y estuvo correlacionada con el periodo de incubación, cuyo promedio fue de 59 días. Para el río Sinú la temperatura promedio de incubación en 69 nidos monitoreados fue de 33,2 °C con un promedio de 52 días de incubación.

El promedio de la temperatura pivotal para algunas poblaciones del Magdalena medio fue de 33,4 °C (± 0,4), con un intervalo de transición muy estrecho (Páez *et al.* 2009b). La temperatura de incubación también afecta el tamaño, la conformación y la tasa de crecimiento de los neonatos, al menos hasta el tercer mes de vida (Páez *et al.* 2009a). El efecto materno es evidente (bajo condiciones de temperatura y humedad constantes) sobre los atributos del fenotipo de los neonatos mencionados anteriormente. Un posible mecanismo por el cual se operan estos efectos maternos es a través de la asignación diferencial de hormonas sexuales endógenas dentro de los huevos, las cuales son variables dentro y entre poblaciones (Páez *et al.* en preparación).

Imágenes con ultrasonido han visualizado la presencia de huevos y/o folículos en tres hembras con tamaños de LRC entre los 15-20 cm (Cartagena obs. pers.), un tamaño inferior a lo reportado por Rueda-A. *et al.* (2007).

Depredación natural. Además de pérdidas por saqueo humano de los huevos, los nidos son depredados por lagartos (*Tupinambis teguixin*) y animales domésticos como perros y cerdos. Igualmente, es común encontrar nidos infestados con hormigas, hemípteros, coleópteros, dípteros y hongos (Correa-H. *et al.* 2010). La evidencia sobre consumo humano por pesca intencional o incidental es masiva y extendida (Castaño-M. 2002, Restrepo *et al.* 2008a).

Comportamiento. Información anecdótica a través del trampeo muestra que la actividad de forrajeo parece mayor en la noche (Páez datos sin publicar). Se ha evidenciado el efecto de las temperatura de incubación y efectos maternos en el comportamiento de enderezamiento y velocidad de desplazamiento en neonatos incubados de forma artificial (Páez *et al.* en preparación).

Genética. Tiene un cariotipo de 2N=28, común en todas las especies del género (Rhodin *et al.* 1978). Presenta diversidad genética extremadamente baja y una estructura poblacional débil (Restrepo *et al.* 2008b, Vargas-R. *et al.* 2012). Existe amplia variación fenotípica en los neonatos provenientes de diferentes localidades en el río Magdalena (Páez *et al.* 2009b, Correa-H. *et al.* 2010), pero aún no ha sido evaluada la magnitud de la variación fenotípica para los adultos.

Observaciones adicionales. En un estudio Lenis (2009), se confirmó un reporte

previo (Brooks 1976) de infestación en los estómagos de *P. lewyana* del dígneo *Neodeuterobaris prichardae* y encontró cuatro nuevas especies de dígneos en los estómagos (*Nematophila venezuelensis*, *Pseudonematophila momposina*), intestino grueso (*Nematophila argentinum*), e intestino delgado (*Telorchis hagmanni*).

Conservación

Amenazas. Varios factores amenazan la especie, algunos de ellos son: 1) destrucción del hábitat y contaminación; 2) uso tradicional para consumo; 3) explotación comercial; y 4) cambios por la construcción de represas (Vargas-R. *et al.* 2006, 2007a, b, (Gallego-G. y Castaño-M. 2008). En las zonas rurales en donde hay actividad agrícola, principalmente si es extensiva (por ejemplo en el Magdalena alto), la contaminación de las playas y cuerpos de agua es común. Tanto los huevos como los individuos de todas las clases de tamaño de *P. lewyana* son usados como fuente de proteína por la gente local a lo largo de su distribución. Se utilizan varias técnicas de captura, incluyendo la caza de hembras anidantes con el uso de perros, atarrayas, anzuelos cebados y captura manual en el fondo de los caños. En varios caseríos de pescadores, las tortugas se consideran importantes en la medicina tradicional, por ejemplo, se cree que el consumo de carne de tortuga ayuda a las madres a recuperarse después de un embarazo, cura enfermedades de la piel y los ojos, confiere longevidad y fortaleza y sirve de afrodisiaco. Como la estación reproductiva incluye o termina justo antes de la Semana Santa, en esta época se incrementa considerablemente la caza de estos animales para satisfacer las demandas locales y regionales de "carne blanca". En el Magdalena bajo y en el río Sinú, algunos pobladores se dedican exclusivamente a la captura, trasporte, y venta de huevos e individuos. Los adultos se venden entre 10.000 a 25.000 pesos ($US 5–14) dependiendo de su tamaño y los huevos entre 700 a 1.200 pesos cada uno ($US 0,40–0,60). Por otra parte, cuando los neonatos eclosionan, son capturados con el objeto de venderlos en el mercado ilegal de mascotas (Castaño-M. 1986, 1997a, Rueda-A. 1999). Una amenaza que cada día es más evidente es la degradación del hábitat causada por el secado de los cuerpos de agua, la sedimentación y la disminución del espejo de agua por la invasión de plantas acuáticas como el buchón de agua (*Eichornia crassipes*) y la contaminación de mercurio (Castaño-M. 1997a, 2002, Rueda-A. 1999, Bock datos sin publicar). Al parecer algunas poblaciones han sufrido extinciones locales o están decreciendo rápidamente (Hurtado 1973, Gallego-G. y Castaño-M. 2008, Restrepo *et al.* 2008a). El pisoteo de ganado es otra causa importante de pérdida de nidadas en el Magdalena medio (Páez obs. pers.).

Finalmente, en los ríos Sinú y Prado, se han construido represas grandes y cuando se libera el agua para la producción de energía en las épocas secas, muchas de las playas expuestas son inundadas. Estos episodios de aguas altas pueden durar varios días. Aunque el impacto de estos eventos no ha sido cuantificado a nivel demográfico, es altamente posible que miles de huevos sean inundados cada año (Gallego-G. y Castaño-M. 2008).

Perspectivas para la investigación y conservación. Los planes de manejo y conservación para esta especie aún carecen de información sobre algunos aspectos de la ecología, demografía y comportamiento, sobre los cuales fundamentar programas efectivos de conservación. Es muy

importante enfatizar en los resultados de la investigación realizada por Vargas-R. *et al.* (2011), quienes sugieren que con el propósito de preservar la máxima variabilidad genética posible, se deben tratar tres regiones geográficas como unidades de manejo demográficamente independientes, estas son: 1) la cuenca alta del río Magdalena, 2) las cuencas del bajo Magdalena+ bajo Cauca+ río San Jorge y 3) la cuenca del río Sinú. Entre estas unidades de manejo sólo se detectaron niveles moderados de flujo genético principalmente unidireccional entre la unidad de manejo 1 y 3 a la unidad de manejo 2. Por otra parte, para poder sugerir áreas prioritarias para la protección de esta especie, también se requiere de más información sobre cuales zonas albergan las poblaciones más saludables demográfica y genéticamente y presentan condiciones adecuadas para la perdurabilidad de las mismas. Toda esta información no solo permitiría hacer una conservación biológicamente más acertada, sino que además se requiere para sustentar la categoría de amenaza según los criterios establecidos por la UICN. Durante el tiempo que toma obtener esta información, la prioridad debe ser promover el establecimiento de zonas de protección y el cumplimiento de la legislación ambiental que protege la especie, lo cual requiere el esfuerzo común entre la academia, las autoridades ambientales gubernamentales y los asentamientos humanos que hacen uso de esta especie. Por otra parte, en los últimos años se han implementado varios proyectos de educación ambiental y sensibilización con las comunidades locales en varios puntos de su distribución. Se han desarrollado este tipo de actividades por varios grupos de investigación en el río Sinú y alto y medio Magdalena (en la página de la ACHerpetología se halla una descripción de los proyectos de investigación y talleres de educación en curso: www.acherpetología.com).

Autores
Vivian P. Páez, Adriana Restrepo Isaza, Mario Vargas-Ramírez, Brian C. Bock y Natalia Gallego-García

Foto: R. Bernhard

Podocnemis sextuberculata
(Cornalia 1849)

Nombre común y/o indígena
Cupiso.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Podocnemis expansa sextuberculata Cornalia 1849, *Podocnemis pitiu* Coutinho 1868, *Bartlettia pitipii* Gray 1870.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Datos Deficientes (DD); categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1acd); categoría propuesta por el TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES (2003): Apéndice II.

Taxonomía y sistemática
Podocnemis sextuberculata fue descrita por Cornalia en 1849 basado en un individuo con la localidad "Fl. Amazonum" o río Amazonas, Suramérica. El holotipo no se encuentra pero fue ilustrado en la descripción original y probablemente estaba en el Museo de Milán (Bour com. pers., Iverson obs. pers.) (Iverson 1992). Posteriormente Gray describió cuatro especímenes sintipo ubicados en el British Museum of Natural History of London (BMNH), los cuales fueron colectados por Edward Bartlett en los "Lakes of the Upper Amazons" (Lagos del alto Amazonas) y Gray los denominó *Bartlettia pitipii* (Gray 1870) en honor al señor Barlett. Tres de estos especímenes fueron descritos por Boulenger (1889): BMNH 1946.1.22.90 (adulto conservado en alcohol), 1947.3.5.82 (adulto disecado) y 1947.3.5.83 (esqueleto de adulto). En 1954 Williams hizo referencia a los especímenes de Gray, que aunque los deletreó erróneamente como *Bartlettia pitipiti* (Williams 1954), los identificó como sinónimos de *P. sextuberculata*. En una filogenia molecular de la familia Podocnemididae, se propone a *P. sextuberculata* como especie hermana del clado terminal del género: *P. unifilis* + (*P. erythrocephala* + *P. lewyana*) (Vargas-R. *et al.* 2008). Esta propuesta no concuerda con la resolución propuesta para el género por Gaffney *et al.* (2011) elaborada con base en características de la morfología craneal: *P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P.erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*).

Descripción
Caparazón de los adultos de color gris a café, de forma elíptica, más ancho posteriormente. Borde del caparazón aserrado en juveniles, que se suaviza con la edad y presenta además una quilla roma en las escamas vertebrales V2 y V3 (Ernst *et al.* 2007). Escamas vertebrales más anchas que largas, siendo las V1 y V5 las más pequeñas (Ernst *et al.* 2007). Plastrón de color variable, entre amarillo, gris y café (Figura 30a-c). Una característica única de esta especie son los tres pares de tubérculos que tiene el plastrón, específicamente en las escamas pectorales, abdominales y femorales (Boulenger 1889) (Figura 30 a-c). Estos tubérculos son evidentes cuando nacen pero desaparecen con la edad (Ernst *et al.* 2007). Escudos anales más angostos que los escudos femorales, escama intergular alargada y separa las gulares (Ernst *et al.* 2007). Cabeza ancha, hocico puntiagudo, con su escama interparietal alargada que separa completamente las escamas parietales (Figura 30d) (Ernst *et al.* 2007). Escama subocular presente, con un surco interorbital profundo, membrana timpánica tan ancha como las órbitas (Ernst *et al.* 2007) (Figura 30e). Posee una o dos barbillas inframandibulares.

Machos adultos con una cola más larga y ancha que las hembras adultas (Ernst *et al.* 2007). García-M. (2005) señaló que el caparazón de los neonatos es de color variable, de gris a verde, con una quilla dorsal en las primeras tres escamas vertebrales y un promedio de largo recto de caparazón

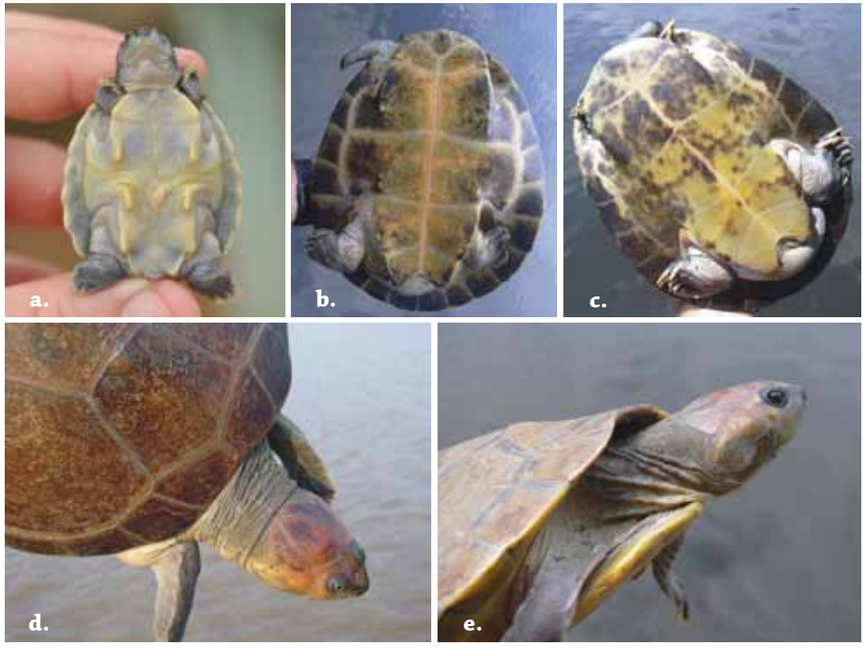


Figura 30. *Podocnemis sextuberculata*. a) Cría; b) hembra adulta; c) macho adulto, d) vista dorsal de la cabeza de hembra adulta mostrando escama interparietal y e) vista lateral de la cabeza de hembra adulta mostrando membrana timpánica. Foto: R. Bernhard.

de 34,1 mm y peso de 14 g (n=13). Plastrón con seis tubérculos muy marcados (Figura 30a). Cabeza de color negruzco con manchas amarillas desde las narinas hasta la región interocular.

Talla y peso

Es una de las especies del género *Podocnemis* más pequeñas. Las hembras tienen una longitud de su caparazón no superior a los 30 cm y un peso entre 2 y 4 kg, mientras que los machos alcanzan los 20 cm de longitud del caparazón y pesan entre 700 g y 1 kg aproximadamente (Soini 1999).

Distribución

Países. Brasil, Colombia y Perú.
Departamento. Amazonas, Caquetá, Putumayo y Vaupés.
Cuenca. Amazonas.
Subcuencas. Amazonas, bajo Putumayo y Caquetá (Medem 1968, García 2005).

Hábitat y ecología

Hábitat. No hay información para Colombia. En los rios Solimões y Japurá, estado Amazonas (Brasil), se encontró que las tortugas habitan principalmente pozos profundos y cauces de ríos grandes. Sin embargo, cuando los ríos crecen las tortugas salen del cauce principal hacia los lagos y bosques inundados (Fachín-T. *et al.* 2006). Posteriormente cuando las aguas bajan, los adultos regresan a los pozos más profundos en el cauce principal de los ríos cerca de las playas de anidación, mientras que los juveniles inmaduros permanecen en los pozos y canales durante toda la estación seca (Fachín-T. *et al.* 2006).

Ámbito doméstico (home range). Las hembras (n=8) en el río Jarauá tienen una área de ámbito doméstico entre 16,5 y

Registros de ***Podocnemis sextuberculata***

44,5 km (Fachín-T. *et al.* 2006). Así mismo, los autores encontraron que la distancia recorrida por las hembras desde la marcación hasta su primera recaptura (promedio=12,4 km; n=44), fue mayor (p=0,02) que la recorrida por los machos (promedio=5,3 km; n=48).

Alimentación. En Colombia consume especies vegetales como las hojas del guamo (*Pistia stratiotes*) y buchón (*Eichornia crassipes*); las semillas del chimbillo (*Inga pilosua*) y arrocillo (*Oriza grandiglumis*) y frutos de ojé (*Fiscos insipida*), insira (*Moclura*), renaco (*Persea*) y muena (*Fisucs trigona*) (Fundación Omacha datos sin publicar en García 2005). Fachín-T. (1999) reportó que en la Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas (RDSM) (Brasil), más del 95% del contenido estomacal era materia vegetal. Específicamente se encontraron semillas familia Poaceae: *Hymenachne amplexicaulis* (35,74 %), *Paspalum repens* (31,06 %) y *Echinochloa spectabile* (10,64 %), y en menor volumen (4,43 %), insectos (ordenes Ephemeroptera, Odonata), crustáceos (Trichodactylidae) y peces. Adicionalmente, Vogt (2008) reportó que en el río Trombetas, Pará (Brasil) se alimenta principalmente de caracoles.

Reproducción. Anida en las noches y en forma solitaria en playas y bancos arenosos, altos y distantes del alcance del agua (Soini 1996, Pezzuti y Vogt 1999, Haller y Rodrigues 2006). Algunos autores reportan que la anidación se da preferiblemente en la rampa o parte más baja de la playa (Soini 1996, García 2005), pero otros reportan que prefiere la parte más alta y expuesta (Bernhard 2001, Haller y Rodrigues 2006), lo que las haría fácilmente detectables (Pezzuti y Vogt 1999). En algunas playas se reportan hasta 26,1 nidos/km (río Amazonas, Colombia) (García 2005). A diferencia de otras *Podocnemis*, *P. sextuberculata* no se ha observado asoleándose frente a las playas antes de la anidación. Los nidos tienen una profundidad promedio entre 17 y 18,1 cm (intervalo 15-23) (Soini 1996, Bernhard 2001) y se demoran desovando entre 15 y 20 minutos (Soini 1996). Los huevos son elipsoidales y de cáscara blanda (Soini 1996, Bernhard 2001, García 2005, Haller y Rodrigues 2006). El número de huevos por nido promedio es 14,9 intervalo (6-39) (Pezzuti y Vogt 1999, Bernhard 2001, Raeder 2003, García 2005, Haller y Rodrigues 2006, Pantoja-L. 2007), lo cual probablemente varía en relación directa con el tamaño de la hembra (Haller y Rodrigues 2006). El largo recto de caparazón mínimo de hembras adultas sexualmente activas es 240 mm (n=58) en el río Japurá (Brasil) (Bernhard 2001), 220 mm (n=74) en el río Purus (Brasil) (Pantoja-L. 2007) y 265 mm (n=24) en el río Trombetas (Brasil) (Haller y Rodrigues 2006). Los huevos tienen un peso promedio de 18 g (intervalo 6-39), con un largo promedio de 41,84 mm (intervalo 20,1-58,7) y un ancho promedio de 27,74 mm (intervalo 15,3-47,3) (Pezzuti y Vogt 1999, Bernhard 2001, Raeder 2003, Haller y Rodrigues 2006, Pantoja-L. 2007). El período de incubación varía entre 48 y 77 días (Pezzuti y Vogt 1999, Soini 1996, Bernhard 2001, Haller y Rodrigues 2006). Basado en el tamaño de los folículos vitelogénicos y huevos en los oviductos de hembras adultas activas, Bernard (2001) estimó que una hembra puede poner hasta tres nidos por año. Por otro lado, ni el número de nidos ni el periodo de postura de *P. sextuberculata* parecen estar relacionados con el nivel del agua del río (García 2005). Pezzuti (1998) encontró que en 40 nidos naturales la proporción sexual era de 97:3 machos por hembra, lo que sugiere que la determinación sexual de *P. sextuberculata* podría estar determinada por la temperatura de incubación (Vogt 2008).

Los tamaños de las tortugas sexualmente maduras reportados son variables. Fachín-T. *et al.* (2003) reportaron que las hembras adultas tienen un promedio de caparazón de 207 mm y 113 g de peso, pero Bernhard (2001) reportó un tamaño promedio mayor de 275 mm (intervalo 240-305 mm). Los machos son más pequeños, con un largo promedio de caparazón de 198 mm (máximo 300 mm) y un peso promedio de 810 g (Fachín-T. *et al.* 2003).

Depredación natural. Los huevos son depredados por lagartos (*Tupinambis*

teguixin) y zarigüeyas (*Didelphis marsupialis*); las crías y adultos por larvas de moscas, babillas (*Caiman crocodilus*), aves (*Daptrius ater*, *Cathartes* sp., *Coragyps atratus*, *Buteogallus urubitinga*), lagartos (*T. teguixim*), peces (*Serrasalmus* sp., *Cetopsis coecutiens*) y delfines (*Inia geoffrensis*) (Pezzuti y Vogt 1999, Bernhard 2001, Fachín-T. *et al*. 2003, Haller y Rodrigues 2006).

Genética. El número de cromosomas es 28 (2N) y no se distinguen cromosomas sexuales (Ayres *et al*. 1969). Silva *et al*. (2011) estudiaron la variabilidad genética de 64 individuos de *P. sextuberculata* colectados en diferentes playas ubicadas en un área de 1.000 km en la cuenca del río Amazonas (Brasil). Los autores encontraron baja variabilidad entre las localidades muestreadas con al menos un haplotipo común para todos los individuos, por lo que sugieren una alta capacidad migratoria de la especie.

Conservación

Amenazas. Los huevos y carne de esta especie son consumidos en gran medida por el hombre. Este ha sido documentado en RDSM (Brasil), (Bernhard 2001, Fachín-T. *et al*. 2003, Pezzuti y Vogt 1999), en la Reserva Abufari (Brasil) (Kemenes y Pezzuti 2007), la reserva Pacaya-Samiria (Perú) (Soini 1996) y en Puerto Nariño (Colombia) (García 2005).

Perspectivas para la investigación y conservación. La mayoría de los estudios existentes se han centrado en la biología reproductiva, incluyendo la RDSM (Fachín-T. *et al*. 2003, Pezzuti y Vogt 1999), la Reserva Biológica Río Abufari (Pantoja-L. *et al*. 2009), el río Trombetas (Haller y Rodrigues 2006) (Brasil) en la Reserva Pacaya-Samiria (Perú) (Soini 1996) y en Puerto Nariño (Colombia) (García 2005). Sin embargo, la información disponible sobre su biología e historia de vida es aún incipiente y se requiere todavía mucha información para sacar esta especie de la categoría de conservación "DD".

Algunos investigadores reportan que la especie enfrenta fuertes problemas de destrucción de nidos por ahogamiento cuando el río aumenta el nivel del agua (Pezzuti y Vogt 1999, Pantoja-L. *et al*. 2009). El traslado de nidos a otras áreas de la playa es una práctica común protección de huevos, sin embargo sus efectos en la producción de sexos en *P. sextuberculata* deben ser monitoreados (Pezzuti y Vogt 1999), puesto que otros estudios ya han encontrado proporciones sexuales desbalanceadas. Específicamente, Fachín-T. *et al*. (2003) encontraron una proporción de sexos de 4,42:1 macho:hembra, aunque en este estudio los autores atribuyen este desbalance a una fuerte extracción de hembras anidantes por parte de los pescadores locales. Además de la protección de las playas de anidación y el control del consumo de huevos y adultos, la participación comunitaria y la educación ambiental (Pezzuti y Vogt 1999, García 2005), han sido sugeridas como acciones para la conservación de esta especie.

Autores
Claudia P. Ceballos, John B. Iverson y Rafael Bernhard

Foto: A. L. Bermúdez-R.

Podocnemis unifilis
(Troschel 1848)

Nombre común y/o indígena
Terecay, taricay, taracayá, taricayá, terecaya, tarikaya, tracajá, tracaxá, charapa, peta de río, capitarí (machos), tortuga de puntos amarillos.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys cayennensis (provisional *nomen rejectum*, Schweigger 1812), *Emys terecay* (Schinz 1833), *Podocnemis dumeriliana* (Duméril y Bibron 1835), *Podocnemis tracaya* (Countinho 1868), *Podocnemis cayennensis* (Siebenrock 1902).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro Crítico (CR) en el Orinoco y En Peligro (EN A1acd + 2cd) en el Amazonas; categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1acd); categoría propuesta por TFTSG (2011): En Peligro (EN); CITES (2003): Apendice II.

Taxonomía y filogenia
Descrita originalmente con el nombre *Emys cayennensis* por Schweigger en 1812, con base en un juvenil alojado en el Muséum National d'Histoire Naturalle (MNHN) en París, y con localidad tipo Cayena (Guayana Francesa). En 1829, Gray (1831) propuso la nomenclatura de *Hydraspis*. Posteriormente, Duméril y Bibron (1935) interpretaron el juvenil utilizado por Schweigger y otros tres especímenes con el tipo *Emys expansa* (hoy *Podocnemis expansa* Schweigger 1812) y *Podocnemis dumeriliana*, respectivamente. En 1977, Fretey describió un ejemplar adulto proveniente de Cayena como el holotipo de *E. dumeriliana* (hoy *Peltocephalus dumerilianus* Schweigger 1812). Este mismo ejemplar ya había sido catalogado por Schweigger en 1812 como *E. expansa*. Actualmente, el juvenil de Schweigger se encuentra alojado como lectotipo de *E. cayennensis* (MNHN 8359) y el adulto como paralectotipo de *E. expansa* (MNHN 7893) (Bour 2006). Luego en 1848, Troschel con base en dos especímenes depositados en el Zoologische Museum Berlin bajo el sintipo (ZNB142) y con localidad tipo-ríos Rupununi y Takutu (Guayana), propone la nomenclatura *Podocnemis unifilis* (Iverson 1992). El nombre correcto y más antiguo de esta especie es *Emys cayennensis*. No obstante, *Podocnemis unifilis* es la nomenclatura prevaleciente actual en la comunidad científica y ha sido sometido a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (Schneider *et al* 2012).

Los resultados moleculares (Vargas-R. *et al*. 2008) y los basados en caracteres morfológicos del cráneo (Gaffney *et al*. 2011) proponen hipótesis contrastantes. La fi-

logenia molecular sugiere que *P. unifilis* se encuentra en el clado de las *Podocnemis* de la siguiente manera: (*P. expansa* (*P. vogli* (*P. sextuberculata* (*P. unifilis* (*P. lewyana*, *P. erythrocephala*))))), mientras que la hipótesis morfológica propone el cladograma (*P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P. erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*).

Descripción

Tamaño mediano a relativamente grande. Caparazón con 12 escudos marginales, cinco vertebrales y ocho costales (Figura 31) (Pritchard y Trebbau 1984). Es ovalado y moderadamente convexo con una quilla ligeramente elevada en los escudos vertebrales V2 y V3. Carece de placa nucal y es más ancho en la región central (marginal VII), pero sin expansión en la parte posterior. Presenta indentación cervical y su color varía de marrón oscuro a negro (Medem 1976, Pritchard y Trebbau 1984). Plastrón más pequeño que el caparazón, de color amarillo aunque puede tener manchas oscuras y la región anterior es más larga, ancha y redondeada que la región posterior. En esta última se distingue la muesca anal, la cual varía de forma con la edad y el sexo (Ernst y Barbour 1989). Cabeza alargada con un hocico sobresaliente y una bárbilla bajo la mandíbula inferior (Figura 32), aunque se han reportado dos (Medem 1964). Dos escamas parietales frontales grandes, un surco interparietal y una membrana timpánica grande. Escama interparietal ligeramente más alargada que ancha y terminada en punta en la región posterior. Presenta escamas suboculares y el surco interorbital puede ser indistinto o ausente en algunas poblaciones (Pritchard y Trebbau 1984), aunque en las poblaciones colombianas el surco es conspicuo. Mandíbulas de color marrón oscuro o negras, la barbilla es de color amarillento (Figura 32 y 33). La

Figura 31. Detalle del caparazón de hembras adultas: a) vista lateral, Resguardo Indígena de Santa Sofía, río Amazonas, Colombia; (b) vista dorsal, isla de Corea, río Amazonas, frontera entre Perú y Colombia. Foto: F. Arbeláez. y A. F. Aponte, respectivamente.

mandíbula superior posee indentación y dos cuñas en la superficie de trituración (Figura 32c) (Ernst y Barbour 1989). La piel varía de gris a negro (Pritchard y Trebbau 1984).

El color del caparazón de los juveniles y neonatos es marrón a verde grisáceo, el margen está rodeado por una línea amarilla, especialmente en los neonatos (Figura 33). Es marcadamente convexo y más elevado en la escama vertebral V3; además, los escudos medios de las placas neurales son más anchos que largos y la escama interparietal es convexa. Plastrón gris rosáceo, cabeza gris a oliva o marrón a negra, con manchas amarillas-naranjas; y ojos

verdes (Pritchard 1979). Al igual que los adultos se observa una o dos bárbillas en el mentón (Medem 1969).

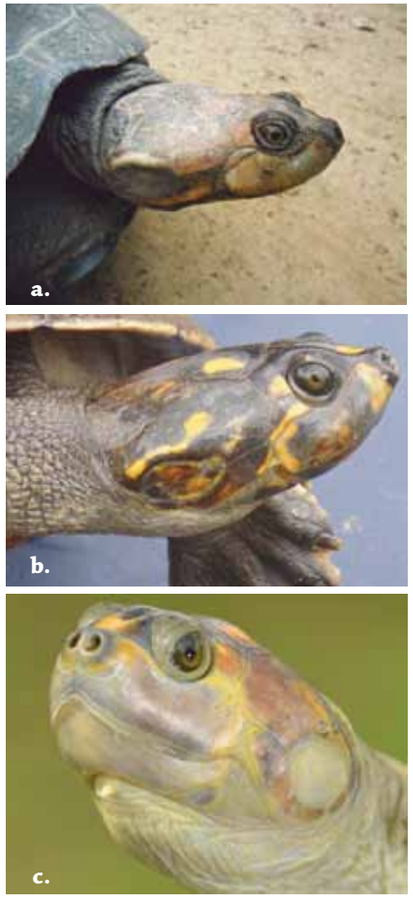


Figura 32. Detalle de la cabeza *P. unifilis*; a) hembra adulta, isla de Corea, río Amazonas; b) macho adulto y (c) hembra joven, individuo en cautiverio de Orocué, Colombia. Fotos: A. F. Aponte, (a) T. Escalona, (b), F. Forero (c).

Hay dimorfismo sexual bien marcado, las hembras adultas son mucho más grandes que los machos sexualmente reproductivos (Pritchard 1979). El plastrón de los machos no es cóncavo y la muesca anal es con forma de U, mientras que el plastrón en las hembras es más ancho pero la muesca anal tiene forma de V (Figura 34) (Pritchard y Trebbau 1984). La cola de los machos es muy larga en proporción a su tamaño y además es mucho más gruesa que la cola de las hembras, tanto en la región pre-cloacal como en la post-cloacal (Figura 34) (Pritchard 1979). La cabeza de las hembras posee una coloración marrón clara tanto dorsal como lateral, mientras que la de los machos es más oscura y además retienen las manchas amarillas (aunque menos brillantes), típicas de los neonatos y juveniles (Figura 32) (Ernst y Barbour 1989). El iris de los machos es de color verduzco, muy similar a la de los juveniles, siendo de color negro el de las hembras (Pritchard 1979). A simple vista no se detectan diferencias en el sexo de los neonatos o juveniles, ya que las caracte-

Figura 33. *Podocnemis unifilis*: neonato, isla Patrullero, Puerto Nariño, Colombia. Foto: N. García.

rísticas secundarias sexuales externas no están desarrolladas (Medem 1969).

Talla y peso

Es la segunda tortuga más grande de agua dulce en el país, la longitud máxima registrada en Colombia es de 42,8 cm, correspondiente a una hembra colectada entre Villavicencio y Puerto López (Castaño-M. 2002). El peso de la hembra puede variar entre los 5 y 12 kg; el macho alcanza máximo 37 cm de longitud de caparazón y 4,3 kg de peso (Soini 1999). Otros autores mencionan que el largo máximo que puede llegar a medir 500-518 mm (Fachín-T. 1982, Barrio-A. 2001). Los neonatos nacen con longitud y ancho de caparazón promedio de 41 mm y 37 mm respectivamente, y peso promedio de 18,2 g (n=116), río Nichare, afluente del río Caura Venezuela, (Escalona 2003); lo que concuerda con lo observado en el bajo Guaviare por Bermúdez-R. (2008).

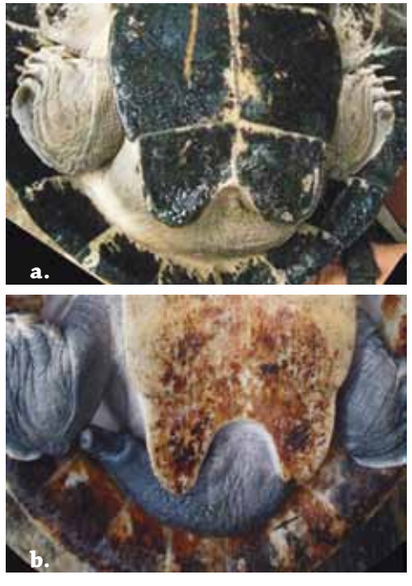


Figura 34. Dimorfismo sexual en la muesca anal del plastrón y la cola: a) hembra, Resguardo Indígena de Santa Sofía, río Amazonas y b) macho del río Caura, Venezuela. Foto: F. Arbeláez y T. Escalona, respectivamente.

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Guayana Francesa, Perú, Surinam y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis, Atacuari, Caguán, alto y bajo Caquetá, alto y bajo Putumayo, Yarí); Orinoco (Arauca, Bita, Casanare, Guainía, Guaviare, Inírida, alto y bajo Meta, Vaupés, Tomo, Vichada) (Medem 1958, Ceballos 2000, Castaño-M. 2002, Martínez-S. *et al.* 2004).

Hábitat y ecología

Hábitat. Cursos principales de los grandes ríos, remansos, caños, madreviejas, lagos, pozos, lagunas y bosques inundados (Smith 1979, Soini 1996, Duarte 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2007), en todo tipo de aguas (claras, blancas y negras) (Pritchard y Trebbau 1984). Puede remontar hacia las cabeceras de los ríos o sus tributarios (Iverson 1992). Durante la época seca los adultos tienden a ocupar los cauces principales de los ríos, mientras que el resto del año se observan en lagunas, caños y remansos, siendo estos últimos los preferidos por los juveniles (Medem 1960, Fachín-T. *et al.* 2004). Aunque es una especie fundamentalmente acuática, también se asolea (Pritchard y Trebbau 1984).

Registros de ***Podocnemis unifilis***

Alimentación. Principalmente herbívora-frugívora (Pritchad y Trebbau 1984). Se alimenta de plantas flotantes o sumergidas, restos de hojas, tallos de arbustos, bejucos, frutas y semillas (Almeida *et al.* 1986, Portal *et al.* 2002). En la tabla 1 se resumen las principales especies vegetales consumidas. Sin embargo, también ha sido encontrado aunque en menor cantidad material animal (bivalvos, peces, crustáceos) (Fachín-T. *et al.* 1995, Balensiefer y Vogt 2006). En estadio juvenil, consume frutas, algas y partes de las plantas como hojas y raíces. Durante su estado preadulto, se alimenta de semillas, partes de plantas (raíces, cortezas) y algas; al alcanzar la madurez sus hábitos alimenticios son más amplios y consume desde peces, hasta carroña, frutas, semillas y plantas, entre otras (Duarte 2005). Adicionalmente, la dieta posiblemente varía en función del sexo por encontrarse principalmente frutas y semillas en las hembras y tallos en los machos (Fachín-T. *et al.* 1995). Estudios de perfil metabólico sugieren que los neonatos son herbívoros en vida silvestre (Duncan y Marcon 2009). También se ha observado neustofagia (Rhodin *et al.* 1981).

Reproducción. El desove coincide con el inicio de la temporada seca cuando quedan expuestos los bancos de arena a lo largo de los ríos y sus tributarios (Escalona y Loiselle 2003). La estación de anidación varía dependiendo de la localidad y su duración está influenciada por fluctuaciones del nivel del río (García 2005). En la Amazonia colombiana (río Amazonas), el desove se extiende de julio a noviembre (Foote 1978, García 2005). En otros ríos amazónicos como el Putumayo y el Caquetá, se extiende de octubre a febrero (Medem 1960, Foote 1978, Pritchard 1979) y de noviembre a enero (Medem 1960, Páez y Bock 1997) respectivamente. En la Orinoquia colombiana (ríos Meta Bita, Guaviare y el departamento de Casanare), la anidación va de diciembre a febrero (Martínez-S. *et al.* 2004, Duarte 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2007).

Anida en playas arenosas y generalmente en las partes más elevadas, pero a diferencia de *P. expansa*, utiliza una amplia variedad de sustratos que varían en textura, desde arena, arcilla, greda, limo, gravilla, barrancos inclinados o completamente horizontales (Soini 1996, Escalona 2003, Bermúdez-R. *et al.* 2007, Pantoja-L. *et al.* 2009). Puede ser en zonas sombreadas (Escalona y Fa 1998) y tambien en zonas con acumulación de vegetación flotante

Tabla 1. Especies vegetales consumidas por *P. unifilis*. Fuente: García (2005), Bermúdez-R. *et al.* (2007).

Nombre común	Familia	Nombre científico	Parte que consume	Referencia
Guamo	Araceae	*Pistia stratiotes*	Hoja	Fundación Omacha (sin publicar)
Buchón	Pontederiaceae	*Eichornia crassipes*	Hoja	Fundación Omacha (sin publicar)
Chimbillo	Mimosaceae	*Inga pilosula*	Semilla	Ojasti (1971), Soini (1995), Fundación Omacha (sin publicar)
Espintana	Annonaceae	*Xylopia* sp.	Fruto	Fundación Omacha (sin publicar)
Insira	Moraceae	*Moclura* sp.	Fruto	Fundación Omacha (sin publicar)
Renaco	Moraceae	*Persea*	Fruto	Fundación Omacha (sin publicar)
Tamara	Capparaceae	*Clatera* sp.	Fruto	Fundación Omacha (sin publicar)
Muena	Moraceae	*Ficus trigona*	Fruto	Fundación Omacha (sin publicar)
Tabaquillo	Polygonaceae	*Polygonum ferrigineum*	Semilla	Fundación Omacha (sin publicar)
Arepito	Leguminosae	*Macrolobium acaciaefolium*	Fruto	Ojasti (1971), Smith (1979), Soini (1995)
Arrocillo	Poaceae	*Oriza grandiglumis*	Semilla	Fundación Omacha (sin publicar)
Pastos	Poaceae	*Paspalum* sp.	-	Bermúdez-R. *et al.* (2007)
Caimbé	Moraceae	*Sorocea duckei*	-	Bermúdez-R. *et al.* (2007)
Cramurí	Sapotaceae	*Gymnoluma glabrescens*	-	Bermúdez-R. *et al.* (2007)
Chigo	Leguminosae	*Campsiandra comosa*	-	Bermúdez-R. *et al.* (2007)
-	Bobacaceae	*Bombax munguba*	-	Bermúdez-R. *et al.* (2007)

(Thorbjarnason y da Silveira 1996), así como áreas taladas y quemadas para la agricultura (Almeida *et al.* 2005). Anida en playas de área pequeña o de gran extensión ya sean expuestas o cubiertas con hojarasca o vegetación (Fachín-T. y von Müllen 2003). Estudios con radiotelemetría en el bajo Caquetá (Colombia), muestraron que las hembras se desplazan poco después de anidar (hasta 6 km) y que desovan al año siguiente en la misma playa (Bock *et al.* 1998).

Antes del desove, los adultos se congregan muy cerca de las playas y se observa un período de asoleamiento que ocurre sobre troncos o piedras en medio del río y ocasionalmente en la orilla de la playa (Molina y Rocha 1996). Anida individualmente y también en sincronía en densidades desde 2 hasta 46 hembras simultáneamente (Soini 1996, Escalona *et al.* 2009b), pero nunca en congregaciones masivas como *P. expansa* (von Hildebrand *et al.* 1997). Se ha sugerido que las hembras de *P. unifilis* utilizan señales visuales durante el proceso de postura (Foote 1978), aunque esto no se ha sido confirmado experimentalmente. Estudios en el río Nichare, cuenca del río Caura (Venezuela), han detectado que salen a desovar juntas un mayor número de hembras en noches de luna (Escalona 2003) y que además, el patrón de anidación sigue un comportamiento de facilitación social (hembras siguen otras hembras y anidan en mayor proximidad), lo cual confiere ventajas adaptativas, ya que nidos de noches de mayor agregación sufren menos depredación que nidos de anidación solitaria o de poca agregación (Escalona *et al.* 2009a).

Algunas hembras pueden producir dos (y a veces más) posturas en una estación, en intervalos de siete a diez días entre posturas sucesivas (Soini 1996). Sin embargo, esto ha sido difícil de documentar. Las observaciones de apareamiento en los ríos Putumayo (Colombia) de Foote (1978) y Pacaya (Perú) (Soini 1996), indican que la copula ocurre un poco antes y durante la temporada inicial de desove. La actividad de postura ocurre usualmente en la noche (Escalona 2003, Bermúdez-R. *et al.* 2007), aunque en ocasiones se han observado durante el día (Soini 1996). Este proceso puede tomar alrededor de 30 a 60 minutos (Soini 1996) o 2,5 horas (Foote 1978). Para la construcción del nido, la tortuga humedece el agujero con micción urinal, con el fin de ablandar la tierra y seguir excavando, luego se coloca sobre el hueco y comienza a expulsar sus huevos. Posteriormente, los huevos son tapados con arena, de manera tal que este proceso permite la existencia de una cámara de aire dentro del nido que estará disponible para los neonatos al momento de eclosionar (Duarte 2005). Los nidos son excavaciones en forma de botella, con profundidad aproximada de 16 a 26 cm desde la superficie (Pritchard y Trebbau 1984). Observaciones en el río Bita muestan que la profundidad varia entre 19 a 24 cm con cámaras de 18-19 de largo por 13-16 cm de ancho y 9-10 cm de alto (Martínez-S. *et al.* 2004). Los nidos pueden estar a una distancia de 3 a 60 metros del agua y aún hasta a 200 m (Medem 1969, Foote 1978, Martínez-S. *et al.* 2004). El tamaño del nido es afectado por el tamaño de la nidada, es decir, en las nidadas grandes los huevos están más cerca a la superficie ocupando una cámara de huevo mayor en comparación a nidadas pequeñas (Escalona 2003). En la literatura se reportan desde 4 hasta 52 huevos por nido, con promedios que varían entre 13 a 35 huevos por nidada (Mondolfi 1955, Soini 1996). Los análisis realizados por Vanzolini (2003), sugieren que existe va-

riación geográfica en el tamaño de las nidadas. Dicho autor reportó que las nidadas más grandes se han observado en Iquitos (Perú), con un promedio de 31,3 huevos por nido (intervalo 22- 43 huevos, n= 53). En la Amazonia colombiana, el tamaño promedio de nidada ha sido 25,9 huevos (n= 77 río Caquetá, Ortega *et al.* 2000), con intervalos que varían de 5 a 33 huevos (Medem 1969, García 2005). Para la Orinoquia colombiana (río Bita) el promedio es de 15 huevos (Martínez-S. *et al.* 2004), en el departamento de Casanare entre 15 a 30 huevos (Duarte 2005) y en el bajo Guaviare es de 23,8 huevos (Bermúdez-R. 2008). En la Orinoquia venezolana los nidos documentados muestran intervalos de 11 a 40 huevos (ríos Cojedes y Manapire) (Hernández *et al.* 2010). Los huevos tienen forma elipsoidal y son de color crema claro. Inicialmente son de cáscara dura, pero a medida que absorben agua y el embrión se desarrolla, se tornan más blancos y flexibles (Guzmán y de Bonilla 1990). Para una muestra de 45 huevos se reporta una longitud y ancho recto promedio de 45,9 mm (intervalo 43- 49,5 mm) por 30,3 mm (27,9-32,8 mm) (Pritchard y Trebbau 1984), Foote (1978) señala pesos de 44,5 g (n= 12). El tamaño de la nidada y de los huevos está asociado con el tamaño de la hembra. Hembras grandes desovan más huevos pero los huevos son menos alargados que en hembras de menor tamaño (Escalona 2003).

El período de incubación es de 69 a 79 días en el río Amazonas (García 2005), lo que concuerda con lo reportado por Bermúdez-R. (2008) en el bajo Guaviare, donde varió entre 66 y 89 días. Este periodo está sujeto a la temperatura del nido (Souza y Vogt 1994). Nidos calientes (31,9 °C) eclosionan más rápido (48-51 días), que nidos fríos (27,1 °C con 83-87 días) (Páez y Bock 1997), pero períodos más largos (100 a 150 días) se han observado en nidos bajo cobertura vegetal (Fachín-T. y Müllen 2003). Se conoce que el sexo de *P. unifilis* está determinado por la temperatura de incubación (Souza y Vogt 1994). Temperaturas que varían entre 28-32 °C, producen entre 78% y 80% machos, mientras que temperaturas mayores de 32,1 °C producen mayor número de hembras (Souza y Vogt 1994, Páez y Bock 2004). La temperatura pivotal que produce 50:50 de ambos sexos es 32,1 °C. En nidos naturales, el período crítico durante el cual se define el sexo de los embriones ha sido determinado alrededor de los estadios 11-19 (Souza y Vogt 1994). En condiciones naturales y de laboratorio, se identificaron 28 fases de embriogénesis con 95 días de incubación. Por otro lado, el crecimiento embrionario dentro de una nidada es asincrónico, como consecuencia la eclosión no es simultánea (Guzmán y de Bonilla 1990). La tasa de eclosión en nidos silvestres es bastante alta, entre 78% a 97% de huevos viables (Vanzolini 2003), pero la tasa de sobreviviencia de los neonatos es muy baja (Salera-J. *et al.* 2009). La depredación natural en nidos ha sido estimada entre 0% a 70% (Escalona 2003, Salera-J. *et al.* 2009).

Las hembras que se encuentran en etapa de desove, han registrado medidas de LRC de 271-518 mm con un ancho máximo de 330-450 mm, y 5,3-11,6 kg de peso. En contraste, los machos pueden llegar a LC de 210-423 mm, un ancho máximo de 190-400 mm y 2,2-4,5 kg de peso (Fachín-T. 1982, Soini 1996, Escalona 2003). En Colombia, se reportan intervalos de LRC de hembras adultas entre 270-434 mm (Medem 1964, Foote 1978) y en machos de 190-273 mm (Medem 1964, 1969). Según datos obtenidos por Soini (1999), la madurez sexual es a partir de los 5 a 6 años. Alho (1985) señaló que en cautiverio es de 8 años. La hembra reproductiva más pequeña que se reporta en la literatura es de 270 mm de LC recta para el bajo Putumayo en Colombia (Foote 1978). Este registro es muy parecido al de una hembra capturada desovando en Venezuela (río Nichare) con 271 mm de LC recta (Escalona 2003). Esta especie presenta paternidad múltiple de al menos dos machos por nido en la población amazónica de Brasil (Fantin *et al.* 2008). En una población del río Guapore al norte de Brasil, se encontró que la estructura etaria está conformada en su mayoría por adultos, mientras que el radio sexual esta sesgado hacia los machos, es decir, 1 hembra: 9,8 machos (Fachín-T. y Vogt 2004).

El sexo es corroborado por el análisis histológico de las gónadas (Malvasio *et al.* 2005), ya que no existen estudios de morfometria geométrica que ayuden a detectar la diferenciación sexual en la forma de los neonatos como se ha examinado en *P. expansa* (Ceballos 2010).

Depredación natural. Los huevos son depredados por el lagarto *Tupinambis teguixin* (Fachín-T. 1982, Pantoja-L. *et al.* 2009) y por insectos incluyendo grillos, hormigas y larvas de dípteros (Ortega *et al.* 2000, García 2005, Rivera 2010). En los adultos, el jaguar es uno de sus mayores depredadores (Soini 1996), junto con el puma y el caimán negro (Salera-J. *et al.* 2009). Aves rapaces, jaguares, pumas, cunaguaros, caimanes y peces (bagres y pirañas) depredan neonatos emergentes del nido (Medem 1969, Salera-J. *et al.* 2009). En el Casanare se han identificado los siguientes depredadores: aves como el carraco (*Crested caracara*), gavilan (*Oxyura jamaicensis*), caricare (*Caracara plancus*), aguila (*Oroaetus*), loro (*Ognorhynchus*), zamuro (*Coragyps atratus*), garzón soldado (*Jabiru mycteria*); reptiles como la iguana (*Iguana iguana*), lagartos (*Ameiva ameiva y Tupinambis tequixin*), babilla (*Caiman crocodylus*), caimán llanero (*Crocodylus intermedius*) y guio (*Eunectes murinus*); mamíferos como el zorro (*Cerdocyon thous*), león de montaña (*Felis concolor*), lobo pollero (*Chrysocyon brachyurus*), tigrillo (*Felis tigrina, Leopardus wiedii*), cachicamo (*Dasypus novemcinctus*) y peces como caribes o pirañas (*Serrasalmus spp*), guavinas (*Hoplias malabaricus*) y el pavón (*Cichla orinocoensis*) (Duarte 2005).

Genética. Esta especie tiene un *cariotipo* de 2N=28 (Ayres *et al.* 1969). Diferentes marcadores moléculares (alozimas, microsatélites y DNA mitocondrial) han detectado que *Podocnemis unifilis* presenta alta diversidad genética en las localidades muestreadas, pero al mismo tiempo existe una alta vulnerabilidad genética debido a un efecto de cuello de botella, posiblemente reciente (Escalona *et al.* 2009b). Se ha documentado que en algunas localidades, la contribución demográfica y de estructura genética, está determinada por migraciones entre cuencas a través del bosque inundado (Engstrom 2003, das Neves-S. 2005). Sin embargo, en otras localidades, el flujo genético solo es posible a través de los cursos del río debido a la presencia de barreras geográficas (Escalona *et al.* 2009b), o bien existen limitaciones que pueden ser ecológicas que no permiten la dispersión libre entre cuencas (das Neves-S. 2005). También puede ser de comportamiento, como fue observado por Bock *et al.* (2001) en Colombia (bajo río Caquetá). En este último estudio, se encontraron diferencias genéticas entre playas de anidación separadas por tan solo 60 km de distancia, lo que indica alta fidelidad por las playas de anidación y la posibilidad de

filopatría, pero esto necesita ser evaluado. En una escala continental, un estudio que incluyó muestras provenientes de 11 ríos de Colombia, Brasil, Perú y Venezuela, reveló que la diferenciación genética entre las poblaciones sigue un patrón de aislamiento por distancia. Además, existe una subdivisión marcada entre las poblaciones de las cuencas del Orinoco y el Amazonas a pesar del corredor del caño Casiquiare (conexión entre el río Orinoco y el río Negro, Venezuela). Esto sugiere la existencia de dos linajes biogeográficos independientes y divergentes (Escalona *et al.* 2009b).

Observaciones adicionales. Cinco especies de nemátodos de la familia Atractidae han sido examinados en el intestino grueso de *P. unifilis,* de los cuales todos a excepción de uno (*Podocnematractis ortleppi*) provienen de individuos silvestres (*Paratractis hystrix, Paraorientatractis semiannulata*, *Buckleyatractis marinkelli*, "Spirurids") (Gibbons *et al.* 1995, 1997). Nemátodos de la familia Camallanidae (*Serpinema amazonicus*) y Gnathostomatidae (*Ancyracanthus pinnatifidus*), se han observado en el intestino delgado, mientras que tremátodos de la familia Diplodiscidae (*Nematophila grandis)* en el intestino grueso y estómago (Salízar y Sánchez 2004, Sánchez *et al.* 2006). En el medio natural, se han descrito 19 especies de hongos en la boca, caparazón y plastrón (Benevides de Morais *et al.* 2010), como también bacterias (*Shigella flexnerii* y *Escherichia coli*) en la boca y cloaca (Benevides de Morais *et al.* 2011) y ectoparásitos (sanguijuelas) de la especie *Bogabdella* sp. (Shain *et al.* 2007).

Conservación

Amenazas. La más importante es la cosecha masiva, tanto de adultos como de sus huevos. Medem (1969) para la zona del Caguán (Colombia), documentó la recolección de miles de huevos para la producción de aceite con fines comerciales y en algunas localidades (Perú) el saqueo de huevos puede alcanzar hasta el 100% (Fachín-T. *et al.* 1996). En Colombia en las zonas donde se ha estudiado esta especie, se ha observado el saqueo constante de los nidos para su consumo. Tal es el caso de el bajo Guaviare (Bermúdez-R. *et al.* 2007), bajo Putumayo, Trapecio Amazónico (Bermúdez-R. *et al.* 2010) y Casanare (Duarte 2005).

También hay captura de juveniles y adultos para consumo, así como para la fabricación de productos derivados como aceites y ungüentos calientes. Estos son utilizados para la preparación de cremas para la piel, el cabello y productos medicinales, que aparentemente evitan la gripe o que curan luxaciones del cuerpo (Duarte 2005). El comercio y tráfico ilegal de la especie podría considerase como el factor de riesgo más importante, pero es de difícil aceptación por parte de la población ya que está muy implicada en el tráfico. Los registros de los decomisos realizados por las autoridades ambientales muestran que la tericaya es la segunda especie más capturada a nivel nacional y la primera para su área de distribución, sustituyendo el puesto de la charapa que actualmente es más difícil de conseguir (ver Capítulo 19). El comercio de la tericaya representa un ingreso importante a las comunidades locales. Por ejemplo, en el bajo Caquetá, una docena de huevos tiene un costo de $5.000 en la comunidad de Curare y entre los $12.000 y $19.000 en La Pedrera y un individuo vale de $8.000 y $20.000 en Curare (Figueroa 2010). En el bajo Putumayo la docena de huevos cuesta $3.000 y un individuo entre los $40.000 y $50.000 (Morales-B. obs. pers.). En el trapecio amazonico el precio de la docena de huevos se encuentra entre los $8.000 y $12.000 y un individuo cuesta $100.000 (Morales-B. obs. pers.).

Estudios en Bolivia confirman que la presión de cacería afecta la abundancia de *P. unifilis* y su impacto se incrementa cerca de las comunidades ribereñas (Conway-G. 2007). También se ha documentado que la cacería comercial está dirigida a las hembras reproductoras, ya que son más grandes y tienen mayor valor monetario que los machos (Escalona y Loiselle 2003, Bermúdez-R. *et al.* 2007). No obstante, estudios en Venezuela (cuenca del río Caura) señalan que tanto machos como hembras pequeñas y juveniles, están siendo capturados para el consumo y comercio, incluyendo un número desproporcional de hembras grandes (> 40 cm de LC recto) (Escalona 2010). Sumado a esto, esta especie puede ser capturada ya sea en la época seca durante el desove o en la estación lluviosa dentro de los bosques inundados (Fachín-T. *et al.* 2004, Bermúdez-R. *et al.* 2007).

Otras amenazas que afectan a las tericayas es la utilización de las playas por la expansión de la frontera ganadera, ya que sirven de paso y dormitorio a estos grandes animales domésticos. Esto se ha observado en el bajo Guaviare (Bermúdez-R. *et al.* 2007) y en el Trapecio Amazónico (Morales-B. obs. pers.). La pesca con mallas de ahorque en el río representa una amenaza grave para las tortugas, ya que estas pueden quedar atrapadas (Bermúdez-R. *et al.* 2007). En Brasil la construcción de hidroeléctricas para reservorios de agua ha traido consigo la destrucción de los ecosistemas de reproducción y alimentación de *P. unifilis* (Alho 2011). La contaminación por minería en el Río Negro (Brasil) es la responsable en varias especies de quelonios, entre ellas *P. unifilis*, de las altas concentraciones de mercurio en sus músculos, que si bien son dañinas para el consumo humano (Schneider *et al.* 2010), se desconocen sus efectos directos en las tortugas. Una última amenaza de carácter natural es el fenómeno conocido como lava playas o repiquete, que puede provocar la destrucción masiva de nidos entre un 60 y 100% (Páez y Bock 1997).

Perspectivas para la investigación y conservación. En Colombia se desarrolla en la actualidad un proyecto de investigación y conservación de *P. unifilis,* denominado *Atsapani*, coordinado por las Fundaciones Palmarito y Omacha, con el patrocino de Ecopetrol, Corporinoquia y la Reserva Natural La Pedregoza. Este se realiza a lo largo del eje Casanare-Meta-Bita-Orinoco. También está el proyecto de conservación comunitaria de la Fundación BioDiversa Colombia en la Amazonia colombo-peruana en el río Amazonas (sector isla de Corea y la isla de los Micos), bajo el patrocino de Idea Wild, WWF, Turtle Survival Allience, Turtle Conservation Fund, Ruffords Small Grant Fundation, la Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund y cuatro comunidades indígenas de la zona (Arbeláez 2010, 2011). Estos proyectos se han enfocado en recolectar información ecológica básica, evaluar la presión de caza sobre las tortugas e incluyen la participación comunitaria y educación ambiental.

En los últimos 20 años la investigación biológica y de historia de vida de *P. unifilis* ha recibido importantes avances (ver Schneider *et al.* 2012), pero a pesar de estos logros todavía existen grandes vacíos en el conocimiento biológico y genético, como sus implicaciones ecológicas y evolutivas. De aquí que se recomienda continuar con los estudios demográficos, selección de

áreas de postura y uso del hábitat, rutas de migración y áreas de alimentación con base en el sexo, el tamaño y la edad, determinación del sexo en playas múltiples y en el tiempo, y la respuesta de las poblaciones a los cambios climáticos y ambientales. Desde el punto de vista de manejo y conservación es importante que los programas de trasplante y protección de nidadas (Ortega *et al*. 2000) y posterior liberación de neonatos al medio natural (Andrade *et al*. 2008), estén apoyados por un monitoreo sistemático y una evaluación permanente de la relación sexual que se está produciendo. Así mismo, es deseable incrementar el muestreo geográfico para ayudar definir unidades de manejo, pero en ausencia de estudios genéticos, las nidadas de cada playa deben considerarse como unidades independientes de manejo y los neonatos deben ser liberados en su playa natal para preservar al máximo la variabilidad genética de las poblaciones (Escalona *et al*. 2009b). De manera integral debe considerarse el componente socioeconómico (Klemens y Thorbjarnason 1995) y de educación ambiental (Fachín-T. 2005), con el reto de que se logre desarrollar un sistema de base comunitaria que permita preservar poblaciones viables al mismo tiempo que se logre un aprovechamiento sustentable, por ejemplo de huevos (Caputo *et al*. 2005). Para finalizar, *P. unifilis* es una especie que todavía puede ser recuperada, pero hace falta reforzar la investigación científica que pueda ser aplicable directamente a un programa de recuperación poblacional, se debe integrar la educación ambiental y la participación comunitaria dentro del proceso de conservación y es crucial mejorar la fiscalización la cual hasta el momento ha demostrado ser ineficiente.

Autores
Tibisay Escalona, Kristen Conway-Gómez, Mónica A. Morales-Betancourt, Fernando Arbeláez y Rafael Antelo

Foto: F. Rojas-R.

Podocnemis vogli
(Müller 1935)

Nombre común y/o indígena
Galápago sabanero, sabanera, galápaga, galápago, galápago llanero, galapaguita, gurruña.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Podocnemis lewyana (en parte) Duméril 1852.

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): Casi Amenazada (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): no listada; categoría propuesta por el Terrestrial and Freshwater TFTSG (2011): Vulnerable (VU); CITES: Apéndice II para todo el género *Podocnemis*.

Taxonomía y filogenia
Duméril describió en 1852 la especie *Podocnemis lewyana* basado en tres ejemplares. Williams (1954) revisó este material y concluyó que uno de los cotipos cuya localidad era Venezuela, era realmente *Podocnemis vogli* Müller 1935. No hay unanimidad respecto a las relaciones filogenéticas dentro del género *Podocnemis*. Vargas-R. *et al*. (2008) con base en análisis moleculares proponen un arreglo donde *P. vogli* estaría casi en la base del cladograma así: *P. expansa* (*P. vogli* (*P. sextuberculata* (*P. unifilis* (*P. lewyana* + *P. erythrocephala*). Por otro lado, Gaffney *et al*. (2011) basados en morfología del cráneo, proponen unas relaciones diferentes en las cuales *P. vogli* sería el clado basal: *P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P. erythrocephala* (*P. sextuberculata* + *P. expansa*).

Descripción
Tortuga de tamaño pequeño. Color del caparazón café claro a oscuro, plastrón pálido; los juveniles tienen manchas amarillas blancuzcas en la cabeza, las cuales se mantienen en algunos machos adultos (Ramo 1980, Barrio-A. y Narbaiza 2008). Caparazón ovoide con escotadura anterior, espaldar convexo, liso con cinco placas vertebrales, cuatro pares de costales y 12 pares de marginales. Cabeza con una placa frontal que muestra una hendidura media entre los ojos, una placa subparietal, dos parietales, dos suboculares, dos temporales y dos labiales soldadas, formando un pico con una hendidura en la parte superior. En estadio adulto tiene un caparazón liso, de forma oval y aplanado, no expandido posteriormente y con una ligera indentación nucal. Las crías y juveniles poseen una carena medial sobre el segundo y cuarto escudos vertebrales. Tiene los escudos marginales posteriores normales en lugar de levantados y vueltos ha-

cia arriba como en *P. unifilis* y *Peltocephalus dumerilianus* (Rueda-A. *et al.* 2007). Dos (ocasionalmente tres) barbillas mentonianas ubicadas a la altura de la sínfilis mandibular (Figura 35) y cinco poros axilares y uno inguinal sobre el puente. Las suboculares son agrandadas. Cabeza de color café, sin manchas claras (amarillas o blancas) sobre la escama interparietal, pero las crías tienen marcas faciales blanquecinas o amarillas pálidas distribuidas a los lados del surco interorbital, sobre el borde posterior y medial del ojo y sobre los márgenes del tímpano. Estas marcas se desvanecen en las hembras adultas y pueden ser retenidas parcialmente por los machos maduros. Extremidades con cinco dedos, en las anteriores cinco uñas y en las posteriores sólo cuatro. Cola corta y con protuberancias córneas. Neonatos redondeados y de caparazón verde oliva, la cabeza tiene manchas amarillas que desaparecen con el tiempo, el plastrón es amarillo y las patas y la cola gris verdoso.

El dimorfismo sexual es poco aparente en esta especie, aparte de una mancha amarilla en el hocico de los machos y el mayor tamaño de las hembras, la diferencia más marcada es en la zona precloacal, que en los machos es más larga y gruesa debido a la presencia del pene (Ramo 1980).

Talla y peso

En Colombia los machos llegan a 22,4 cm y las hembras a 31 cm (Alarcón 1969, en Ramo 1980). Según Castaño-M. (2002), una hembra en cautiverio llegó a medir 34,4 cm. Datos similares han sido encontrados en Venezuela por Ramo (1980), donde registró individuos de 34 cm y 4,5 kg.

Crecimiento

Alométrico. El crecimiento disminuye con la edad y es muy irregular, sobretodo en las hembras. Dicha variabilidad puede estar determinada por los factores ambientales. En los machos la tasa de mayor crecimiento tiene lugar en julio y las hembras

Figura 35. Neonatos de *P. vogli,* Reserva Natural de la Sociedad Civil Refugio Nimjay en el río Bita. Foto: A. Echeverry.

presentan un valor más o menos uniforme desde abril hasta octubre. Las hembras alcanzan su tamaño máximo a los 20 años y los machos casi a los 17 (Ramo 1980).

Distribución

Países: Colombia y Venezuela.
Departamentos: Arauca, Casanare, Guaviare, Meta y Vichada.
Cuencas: Orinoco.
Subcuencas: Arauca, Casanare, Guaviare, Meta, Tomo, Bita, Inírida y Vichada (Ceballos 2000, Renjifo *et al.* 2009).

Hábitat y ecología

Hábitat. En Colombia es común en lagunas, remansos, esteros y pequeñas corrientes de agua, especialmente morichales, donde anida con frecuencia (Castaño-M. 2002). En Venezuela se ha observado en lagunas, esteros, morichales, sabanas inundadas, charcas y caños de aguas lénticas, turbias y poco profundas; rara vez ingresa a cursos principales de grandes ríos (Rojas-R. *et al.* 2011). Mas abundante en aguas blancas que claras, ausente en aguas negras (Lasso obs. pers.).

Alimentación. En Colombia sólo se dispone de observaciones realizadas hace mucho tiempo por Alarcón en 1956 (Ramo 1980), quién encontró en los contenidos estomacales plantas acuáticas (tallos, hojas), semillas y élitros de insectos. En Venezuela, Ramo (1980) observó que es omnívora y que aprovecha las posibilidades tanto del medio acuático, como semiacuático para alimentarse. Los dos ítems alimenticios fundamentalmente son gramíneas y cangrejos (*Poppiana dentata*), lo que concuerda con otros autores que mencionan que son principalmente herbívoras

Registros de ***Podocnemis vogli***

pero que cuando tienen la oportunidad, comen invertebrados, peces y carroña (Barrio-A. y Narbaiza 2008).

Reproducción. Anida en la sabana, algunas veces lejos del agua (Barrio-A. y Narbaiza 2008). En Colombia la temporada empieza a finales de octubre y termina al iniciar enero (Portocarrero 2008) y en Venezuela se extiende desde noviembre hasta febrero (Ramo 1980, Barrio-A. y Narbaiza 2008). En el Vichada se han reportado nidos de esta especie en proximidad a morichales. En los llanos venezolanos de la Orinoquia (Apure) los nidos son construidos en bajos arcillosos a una distancia del agua desde dos metros hasta un kilómetro. Las hembras salen a poner al

atardecer y lo hacen durante la noche, expulsan un líquido por la cloaca con el que humedecen el terreno y comienza a cavar con las patas traseras, tapan la entrada con el caparazón, ponen, tapan, salen y sellan la entrada con presión de su peso. Los nidos tienen forma de bolsa con una pared más cóncava que las otras, la boca mide 6-8 cm de diámetro y 5,5 a 10 cm de profundidad. Las posturas varían entre 13 y 15 huevos y las hembras presentan tres ovulaciones, lo que les permite llevar a cabo hasta tres posturas. Esto significa que en cada temporada una hembra puede poner en promedio 42 huevos que tardan entre 3 meses y 3 meses y 22 días en eclosionar, también algunos neonatos pueden tardar periodos de hasta 11 días en salir del nido (Ramo 1980). De acuerdo con Pritchard y Trebbau (1984) y Moll y Moll (2004), los huevos son alargados con cáscaras duras y muy calcificadas y presentan un largo que varía entre 3,7 y 4,8 cm, con un ancho que fluctúa entre 2,1 y 2,9 cm.

Alcanzan la madurez sexual a los 13 cm (machos) y a los 23 cm (hembras) (Ramo 1980), lo que correspondería a los 3 ó 4 años en los machos y los 9 a las hembras, respectivamente (Lee 2004).

Depredación natural. En Venezuela se ha observado que los huevos son depredados principalmente por el mato de agua o lobo pollero (*Tupinambis teguixin*), caricare (*Caracara plancus*), zorro (*Cerdocyon thous*), rabipelado (*Didelphis marsupialis*) y el hombre. Las hormigas en el caso que los huevos estén rotos se los comen hasta dejarlos huecos (Ramo 1980). Los mismos depredadores han sido registrados en el área de Reserva de Biosfera El Tuparro, con numerosos nidos saqueados principalmente por zorros.

Comportamiento. Aunque en Colombia no se han hecho observaciones, en Venezuela se ha visto que se asolean en grupo, son extremadamente tímidas y se sumergen cuando se sienten en peligro (Barrio-A. y Narbaiza 2008). Son animales diurnos que utilizan las horas de la noche para desplazamientos nocturnos o actividades reproductivas. Se asolean durante las horas del día y se alimentan en la tarde, pero si el día está nublado lo hacen también en las horas de la mañana. Se ha observado que el desplazamiento es estacional y se lleva a cabo entre la sabana inundada (época de lluvias) y los caños y lagunas (época seca). En cuanto a movimientos individuales se detectó como mayor distancia recorrida 10 km, realizada por un macho en Venezuela (Ramo 1980).

Genética. Con 28 cromosomas sin dimorfismo sexual (Ortiz *et al.* 2005).

Conservación

Amenazas. Al igual que las demás podocnemidídos, es utilizada como alimento, especialmente durante dos épocas del año, la primera en época de reproducción- noviembre a marzo (Ramo 1980, Castaño-M. 2002, Lee 2004, Portocarrero 2008) y la segunda en Semana Santa, en sustitución del consumo de carne roja (Ramo 1980). La disminución de las poblaciones de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* está haciendo que actualmente se capturen más *P. vogli*, lo cual se puede observar en los registros de los decomisos de los últimos años de las corporaciones presentes en la Orinoquia (Capítulo 19). Igualmente esta especie es más aprovechada por comunidades que viven en la margen de pequeños tributarios y en áreas inundables adyacentes a las sabanas, que no tienen acceso a las otras especies de *Podocnemis*. Los juveniles son capturados ocasionalmente para su venta como mascotas en el mercado venezolano (Lasso obs. pers).

Perspectivas para la investigación y conservación. Es prioritario determinar la distribución real dentro del territorio nacional, al igual que evaluar la estructura de las poblaciones. Hay muy poca información sobre la historia natural de la especie, específicamente para Colombia, por lo que se requieren estudios a la brevedad posible. También es fundamental evaluar la presión por caza, ya que a medida que disminuyan las poblaciones de charapa y terecay, esta especie será más suceptible de un aprovechamiento no sostenible.

Al ser una especie que cava nidos poco profundos y expuestos a la radiación solar, se convierte en una oportunidad para monitorear efectos de cambio climático, por lo que se sugiere implementar proyectos pilotos sobre la reproducción. Es una especie endémica de la cuenca del Orinoco, por lo que es indispensable el trabajo binacional. Es conciderada como especie focal en el plan de manejo de la reserva de Biosfera el Tuparro (Portocarrero 2008).

Autores
Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso y Fernando Trujillo

Tortuga morrocoy. Foto: F. Trujillo

Foto: J. C. Señaris

FAMILIA TESTUDINIDAE

Tortugas de tierra, morrocoyes

Distribución y diversidad

Esta familia está constituida por 59 especies vivientes, distribuidas en 17 géneros (TTWG 2011). No hay subfamilias reconocidas. Presenta una amplia distribución desde el sur de Norteamérica hasta Argentina, así como en Europa, Asia, África, Magadascar y algunas islas oceánicas (Vitt y Caldwell 2009). En Suramérica sólo se encuentra el género *Chelonoidis* representado por: *C. denticulata*, *C. carbonaria*, *C. chilensis* y el complejo de especies de *C. nigra*. En Colombia solo se encuentran *C. denticulata* y *C. carbonaria*.

Sistemática

Pertenece al suborden Cryptodira. Su grupo hermano es la familia Geoemydidae (Thomson *et al.* 2008, Thomson y Shaffer 2010). Las relaciones filogenéticas al interior de la familia aun no han sido resueltas (Le *et al.* 2006). Sin embargo, diferentes autores sugieren al clado conformado por *Gopherus* y *Manouria* como el grupo hermano de los demás testudinidos (Thomson y Shaffer 2010, Le *et al.* 2006).

Autores

Adriana Restrepo y Vivian P. Páez

Características

Con la única excepción de *Malacochersus tornieri*, todas las tortugas de esta familia se caracterizan por presentar un caparazón grueso en forma de domo y un gran puente. Tienen extremidades gruesas y cilíndricas recubiertas por fuertes escamas y osteodermos, que protegen la cabeza cuando la retraen dentro de la concha. Las extremidades posteriores tienen forma elefantina y no son visibles los dedos, sólo se ven las uñas (Pritchard 1979). El tamaño de los adultos varía entre 8,5 cm de longitud del caparazón en *Homopus signatus* hasta 130 cm en *Cholonoidis nigra*.

Todas las especies de esta familia son terrestres, se encuentran en una gran variedad de hábitats, como zonas desérticas, pastizales y bosques tropicales desde secos a húmedos, desde el nivel del mar hasta los 1.000 m s.n.m. La mayoría de las especies tienen hábitos diurnos, se alimentan de flores, semillas y otro material vegetal, aunque algunas son omnívoras oportunistas y son atraídas por la carroña. Por lo general presentan largos períodos de incubación, huevos grandes de cáscara dura y nidadas pequeñas, que no exceden los 20 huevos, inclusive en las especies gigantes de los galápagos (Vitt y Caldwell 2009).

Foto: G. F. Medina-R.

Chelonoidis carbonaria
(Spix 1824)

Nombre común y/o indígena
Morrocoy, morroco, morrocón.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Testudo carbonaria Spix 1824, *Testudo herculetruncata* Gray 1830, *Testudo boiei* Wagler 1833, *Geochelone* (*Chelonoidis*) *boiei* Fitzinger 1835, *Testudo tabulata* Boulenger 1889, *Geochelone carbonaria* (Williams 1960).

Estatus
Categoría nacional (Castaño-M. 2002): En Peligro Crítico (CR A1acd + A2cd); Categoría global UICN (2011.2): no listada. Categoría propuesta por TFTSG (2011): Vulnerable (VU). CITES (2003): Apéndice II.

Taxonomía y filogenia
Chelonoidis carbonaria fue inicialmente descrita por Spix (1824) como *Testudo carbonaria*. Los ejemplares tipo se encuentran perdidos y como lectotipo sólo se cuenta con dibujos detallados de esta especie (Pl. XVI en Spix 1824). En el catálogo antiguo del Museo de Munich no se menciona a *T. carbonaria* colectada por Spix, luego probablemente el tipo ya se había perdido a inicios del siglo XX (Hoogmoed y Gruber 1983). Durante muchos años esta especie fue tratada como un sinónimo de *C. denticulata* hasta que Williams (1960) detalló de manera concisa las diferencias entre los dos taxones y las dos especies fueron tratadas de manera independiente. El holotipo de otro de sus sinónimos, *Testudo herculestruncata* (Gray 1830) reposa en la colección de quelonios del Museo de la Universidad de Oxford. Sin embargo, tras una revisión del ejemplar, Nowak-K y Fritz (2010) determinaron que se trataba de un ejemplar de *C. carbonaria* con malformaciones por condiciones de cautiverio. En una reciente filogenia molecular de la familia Testudinidae, todas las especies presentes en Suramérica (*C. carbonaria, C. chilensis, C. denticulata* y *C. nigra*) fueron agrupadas en un mismo clado (Le *et al.* 2006). *Chelonoidis* era anteriormente considerado un subgénero de *Geochelone* (Le *et al.* 2006), pero después de este análisis molecular y otro consecuente (Fritz y Bininda-E. 2007), se apoyó la elevación de *Chelonoidis* a género.

Descripción
Tamaño grande. De acuerdo con su hábito terrestre, el caparazón del morrocoy es alto y abombado, ligeramente comprimido lateralmente y sus extremidades son macizas y carecen de dedos visibles, sólo se ven las uñas, las posteriores similares a patas de elefante. Esta especie posee dimorfismo sexual (Figura 36), los machos son significativamente más grandes que las hembras en longitud recta y curva del caparazón y en peso (Moskovits 1988). Los machos también tienen colas mucho más largas que las hembras, tanto en su porción precloacal como en la postcloacal, el caparazón de la hembra es redondeado y el de los machos tiene una cintura en su contorno, lo que le da la forma de guitarra. Esta característica se acentúa con la edad del animal como sucede con la concavidad que presentan los machos en el plastrón, y que les permite montar a la hembra sin caerse; la placa supracaudal de los machos es sobresaliente en su parte media, en las hembras el declive es suave y continuo (Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Los machos tienen escudos anales muy puntiagudos que se extienden hasta tocar las escamas marginales posteriores del caparazón, mientras que las hembras tienen escudos anales más cortos y redondeados.

Fondo del caparazón de color negro y en el centro de cada escudo vertebral y costal tiene una mancha amarilla, naranja, o rojiza, cuyo tamaño varía un poco individualmente. Cabeza recubierta por escudos córneos amarillos simétricos, las extremidades y la cola tienen piel negra, recubierta por escamas que pueden variar individualmente desde amarillas hasta rojas brillantes. Según Rueda-A. *et al.* (2007) algunos de los individuos que habitan en zonas subxerofíticas pueden mostrar una coloración más amarillenta sin pigmentación negra ni roja. Las escamas del caparazón tienen los anillos de crecimiento marcados, pero en individuos viejos la apariencia es mucho más lisa (Castaño-M. 2002).

Figura 36. Dimorfismo sexual: a) hembras y b) machos. Nótese la concavidad de plastrón, la cintura estrecha y las escamas anales abiertas y puntudas de los machos. Departamento del Cesar. Foto: G. F. Medina-R.

Los centros coloreados de los escudos sobresalen en general de la parte externa de la escama. Los individuos en cautiverio presentan escudos del caparazón protuberantes que crecen de manera cónica desde el centro hacia las suturas (Figura 37). El plastrón es amarillo o crema y puede tener manchas oscuras generalmente alrededor de la sutura media y de las suturas interpectorales, interabdominales e interfemorales, pero algunas veces esta mancha oscura cubre la mayor parte del plastron menos los bordes.

Talla y peso

Para Colombia, la máxima longitud del caparazón en línea recta registrada es de 44,9 cm y corresponde a una hembra en cautiverio (Ulloa-D. 2006); para machos es de 37,4 cm y corresponde a un ejemplar sin datos de procedencia que se mantuvo en cautiverio en la Estación Biológica Tropical Roberto Franco de Villavicencio. La mayor longitud registrada para la especie es de 51 cm (Pritchard y Trebbau 1984, Ernst y Barbour 1989).

Crecimiento

Según datos obtenidos en cautiverio en la Estación Biológica Tropical Roberto Franco de Villavicencio, la tasa de crecimiento es mayor durante los dos primeros años y los individuos continuaron con un crecimiento sostenido hasta los 14 años (Medem *et al*. 1979). En condiciones naturales no se sabe nada acerca del crecimiento de *C. carbonaria* ni tampoco acerca de su longevidad.

Distribución

Países: Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana, Guayana Francesa, Panamá, Paraguay, Surinam y Venezuela.
Departamentos: Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Caldas, Caquetá, Casanare, Cauca, Cesar, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Guainía, La Guajira, Magdalena, Meta, Santander, Sucre, Tolima y Vichada. También existe silvestre en la isla de Providencia, donde se supone fue introducida (Castaño-M. y Lugo-R. 1981) y mantiene poblaciones en la actualidad (Lasso com. pers.).
Cuencas: Caribe, Magdalena, Orinoco y Pacífico.

Figura 37. Abultamiento de los escudos del caparazón en *C. carbonaria* en cautividad. Departamento de Córdoba. Foto: O. V. Castaño-M.

Registros de ***Chelonoidis carbonaria***

Hábitat y ecología

Hábitat. Bosque seco tropical o también matas de monte en medio de las sabanas (Castaño-M. 2002), morichales, esteros y bosques de galería; ocasionalmente se encuentra en bosques húmedos. Se refugia en cuevas que se forman por la acumulación o afloramiento de grandes rocas en diferentes áreas del terreno, en áreas donde se encuentran grandes extensiones de rosetas de malla o chivichivi (*Bromelias* sp., *Aechmea* sp.) y entre montículos de "maleza" o "rastrojos", con crecimiento muy denso de arbustos, hierbas, trepadoras y bejucos junto a acumulaciones de ramas de arbustos o bejucos secos.

Ámbito doméstico (home range). El ámbito de hogar registrado para los machos de esta especie es de 0,6-83,3 ha (n= 8) y para hembras de 1,5-117,5 ha (n= 10) (Moskovits1985).

Alimentación. Se alimenta principalmente de frutas en el bosque como *Spondias* sp., *Anacardium* sp., *Manguifera* sp. (Anacardiaceae), *Annona* sp., (Annonaceae), *Genipa* sp. (Rubiaceae), *Puya* sp. (Bromeliaceae) y *Ficus* sp. (Moraceae), (Moskovits y Bjorndal 1990, Strong y Fragoso 2006, Rueda-A. *et al.* 2007), las cuales componen el 70% de su dieta (Moskovits y Bjorndal 1990). Según Rueda-A. *et al.* (2007), prefiere frutos rojos o amarillos y desprecia los verdes y los cítricos. Las flores constituyen cerca del 30% de su dieta, la cual complementa con partes de plantas vivas y muertas como hojas, raíces y hojarasca, también con tierra, hongos, arena y guijarros (Moskovits y Bjorndal 1990). En menor medida consume material animal como insectos, caracoles, lombrices y carroña (Moskovits y Bjorndal 1990, Castaño-M. 2002, Rueda-A. *et al.* 2007). Dada la diversidad de frutos que consume, la capacidad de desplazamiento y la capacidad de retener semillas en su organismo, el morrocoy es considerado un dispersor de semillas muy efectivo e importante (Strong y Fragoso 2006) .

Reproducción. La información relacionada con este aspecto fue obtenida en cautiverio entre 1977 y 1979 (Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Aunque se puede ver alguna actividad sexual en marzo, parece que

el pico de la época de celo es en abril, mayo y junio (concuerda con la época de lluvias). Para la postura, la hembra de *C. carbonaria* deambula olfateando el suelo hasta encontrar el sitio donde excavar su nido, siempre entierra los huevos, puliendo bien la entrada para que pase desapercibido. El número de huevos por posturas de dos a siete, generalmente tres o cuatro. Número de posturas por hembra por temporada de dos a cinco, con intervalos entre posturas que fueron desde 28 hasta 96 días. Éxito de eclosión del 65% de los huevos, parece que el orden de la postura influye en el éxito de la eclosión de los huevos; en las nidadas primera, segunda y tercera de una hembra la tasa de eclosión es generalmente alta, especialmente en las últimas dos cuando existe una cuarta o quinta postura por temporada, el porcentaje de eclosión es siempre nulo.

La peculiar forma cóncava del plastrón de *C. carbonaria*, la cual facilita el apareamiento al permitir que el macho monte a la hembra sin caerse de su caparazón abombado, puede marcar el inicio de la madurez sexual en los machos. Según Moskovits (1988), esta característica se va acentuando con la edad del macho y comienza a notarse con una longitud recta del plastrón de 26 cm. Esta información coincide con lo reportado por Legler (1963), quien examinó las gónadas de individuos con y sin características sexuales secundarias evidentes y determinó que la madurez sexual en *C. carbonaria* probablemente ocurre cuando los individuos tienen una longitud recta del caparazón entre 20 y 25 cm. Pritchard y Trebbau (1984) consideraron juveniles a los individuos menores de 20 cm. En animales mantenidos en cautiverio y de los cuales se conocía la fecha de nacimiento, se observó la primera actividad sexual a los cinco años de edad, cuando un macho que medía 17,3 cm de longitud de caparazón en línea recta cortejaba a una hembra de la misma edad que media 18,6 cm. No se observó cópula, sin embargo, es posible que sólo el macho estuviese maduro puesto que la hembra anidó por primera vez a los 11 años de edad, cuando medía 24,7 cm. (Medem *et al.* 1979). Durante el cortejo los machos acosan a las hembras vocalizando en tandas de sonido similar al emitido por las gallinas llamando a los polluelos (Snedigar y Rokoski 1950) y haciendo con el cuello y la cabeza series de movimientos horizontales rápidos; el comportamiento sexual de las hembras durante el cortejo es pasivo o de rechazo (Castaño-M. y Lugo-R. 1981).

Depredación natural. El único depredador natural de nidadas indicado por la gente local es el lobo pollero (*Tupinambis teguixin*), los juveniles son depredados por *Caiman crocodilus*, *Leopardus* sp., *Eyra Barbara* y *Nasua nasua*. Los adultos son depredados por el hombre y el jaguar (*Panthera onca*) (Emmons 1989).

Comportamiento. Diurna y totalmente terrestre, va al agua sólo para beber y nada muy mal (Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Estiva durante toda la temporada seca y entra en actividad con las primeras lluvias, pero sólo después de que escampa. Se entierra en el fango o se refugia bajo piedras, en oquedades o madrigueras o bajo la vegetación. Cuando está activa, se desplaza muy lento, a una tasa estimada de 84 m/hora, pero en un solo día puede cubrir cientos de metros (Moskovits 1985). Los machos se desplazan distancias más largas durante la temporada de apareamiento, la cual corresponde a la temporada de lluvias y comen menos, mientras que las hembras invierten más tiempo en desplazarse y menos en comer durante la temporada reproductiva, la cual corresponde al verano (Moskovits y Kiester 1987).

Conservación

Amenazas. Extracción generalizada especialmente para mascotas. En la región Caribe es muy arraigada la costumbre de tener estos animales en la casa, pues son considerados como un "lujo" y hay cientos en cautiverio. Se tiene la creencia de que traen buena suerte, alejan las enfermedades, propician la longevidad de sus dueños, aumentan el vigor y atraen el dinero. Hoy en día su captura es principalmente ocasional, cuando se busca leña o cuando los bosques se talan, casi ninguna persona deja en el sitio un morrocoy que se encuentre en el campo. En esta región poco se consumen y la tendencia es acumularlos en encierros en las casas para venderlos en el comercio local o regalarlos a parientes. En los Llanos Orientales es muy apetecida para consumo y para el comercio ilegal local y hacia Venezuela (Castaño-M. 2002). También está amenazada por destrucción de su hábitat, principalmente por quemas del bosque y del rastrojo donde mueren los animales y por la tala de bosques con maquinaria, que los remueve junto con el suelo.

Perspectivas para la investigación y conservación. El conocimiento de la ecología e historia natural de esta especie en vida silvestre es muy escaso. Se requieren estudios de poblaciones naturales, junto con estudios detallados sobre ecología reproductiva, requerimientos de hábitat y efectos de las actividades humanas sobre las poblaciones tanto por extracción de individuos de su medio como por la destrucción o alteración de su hábitat. En conservación se debe realizar la caracterización genética de las poblaciones o lotes que se encuentran en zoocriaderos y las poblaciones naturales, con el fin de controlar el comercio ilegal de morrocoyes silvestres. Es urgente frenar la tala y/o alteración de los fragmentos de bosque que aún subsisten en el área de distribución de la especie. En lo posible crear reservas o declarar áreas protegidas donde existan poblaciones viables de morrocoy, principalmente en la región Caribe, que deben ser estrictamente vigiladas para evitar que más individuos se sigan extrayendo de su hábitat natural. Se requiere mucho trabajo de educación y acompañamiento de las comunidades humanas, principalmente de la región Caribe por la costumbre y creencias culturales que tienen de mantener morrocoyes en encierros.

Autores
Natalia Gallego-García, Gladys Cárdenas-Arévalo y Olga Victoria Castaño-Mora

Foto: A. Guzmán-M.

Chelonoidis denticulata

(Linnaeus 1766)

Nombre común y/o indígena

Morrocoy, morroyo, morrocoy de patas amarillas, motelo.

Otros nombres usados y/o sinonimias

Testudo denticulata (Linnaeus 1766), *Testudo tabulata* (Schoepff 1793), *Testudo cagado* (Spix 1824), *Geochelone denticulata* (Williams 1960).

Estatus

Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro (EN A1acd+2cd para Orinoquia y Escudo Guayanés) y Vulnerable (VU A1acd+2cd para la Amazonia); categoría propuesta por TFTSG (2010): Casi Amenazada (NT); categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1cd+2cd); CITES (2003): Apéndice II.

Taxonomía y filogenia

Chelonoidis denticulata fue descrita por Linnaeus en 1766 con localidad tipo "Virginia" USA, la cual correspondió a un error (Fritz y Havas 2007). Inicialmente se consideró a *C. denticulata* y su clado hermano *C. carbonaria* como una sola especie denominada *Testudo denticulata*, pero esto fue resuelto por Williams (1960) luego de una revisión morfológica de ejemplares depositados en museos. Vargas-R. *et al.* (2010) en una filogenia molecular determinaron que *C. denticulata* se separó de *C. carbonaria* hace 13,32 millones de años. En ese mismo estudio se confirmó la inexistencia de subespecies, ya que no encontraron un patrón de ramificación claro y soportado estadísticamente dentro de *C. denticulata*.

Descripción

Es sexualmente dimórfica, los machos adultos son un poco más grandes que las hembras (Rueda-A. *et al.* 2007) (Figura 38). Adicionalmente, los machos adultos presentan una concavidad en el plastrón, poseen la cola más larga y ancha, escudos anales más abiertos y la cabeza más pequeña (Castaño-M. y Lugo-R. 1981, Moskovits 1988). Castaño-M. y Lugo-R. (1981) dan una lista de las principales características que separan machos y hembras y muestran esquemas de la diferencia en la forma del caparazón de los dos sexos. Un estudio en el Parque Nacional Natural Tinigua también determinó que los machos presentan un caparazón más alargado que las hembras, el cual posiblemente les permite un mejor desplazamiento por el bosque. Por lo contrario, las hembras poseen un caparazón más redondeado, posiblemente para aumentar el espacio interno para guardar los huevos (Stevenson *et al.* 2007).

Figura 38. Adultos de *Chelonoidis denticulata*. a) Plastrón de macho; b) plastrón de hembra. Madre de Dios, Perú. Foto: A. Guzmán-M.

Caparazón generalmente convexo y alargado en ejemplares adultos y más redondeado en los juveniles (Pritchard 1979, Ernst y Barbour 1989). Este presenta 11 pares de escudos marginales, cinco vertebrales, cuatro pares de costales, ausencia de escudo nucal y un escudo supracaudal no dividido que se orienta hacia abajo. Bordes libres de los escudos marginales del caparazón son denticulados en ejemplares juveniles (Pritchard y Trebbau 1984). En los adultos este denticulado se convierte en festoneado (Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Caparazón con fondo café con areolas amarillas o naranjas en las placas vertebrales y costales, las cuales poseen anillos de crecimiento, especialmente en juveniles. Los adultos viejos pueden ser totalmente lisos. No es posible observar un límite definido entre la parte clara y oscura de cada placa. Plastrón de color café amarillento con pigmentación oscura en las suturas. Los escudos inguinal y axilar no están divididos y posee un puente amplio que lo une al caparazón (Pritchard 1979, Castaño-M. y Lugo-R. 1981). Escudo gular dorsalmente subdivido y el tamaño de la sutura humeral siempre es mayor que el de la femoral. De acuerdo a la relación de tamaño entre las suturas de las placas del plastrón, la fórmula para *C. denticulata* es la siguiente: Abd> Hum> Fem> Gul>< Pecto >< Anal (Ernst y Barbour 1989). En la cabeza, *C. denticulata* presenta una escama frontal subdividida en dos escamas poligonales irregulares, dos escamas prefrontales alargadas y una escama nasal triangular pequeña.

Chelonoidis denticulata se distingue de *C. carbonaria* por varios caracteres. Contrario a *C. carbonaria, C. denticulata* posee la

escama frontal subdividida, las escamas pre-frontales más alargadas, carece de constricción lateral en el caparazón, el plastrón es más largo que el caparazón y el escudo humeral es más ancho que el escudo femoral (Jerozolimski 2005, Barros *et al.* 2012).

Talla y peso

Se considera la tortuga terrestre más grande de la zona continental de América del Sur. En Colombia, se han registrado LRC que varía entre 442 mm (Castaño-M. y Lugo-R. 1981) y 453 mm (Medem *et al.* 1979) para los machos y entre 400 mm (Medem *et al.* 1979, Castaño-M. y Lugo-R. 1981) y 598 mm (Palacios com. pers. en Cortés-D. 2005) para las hembras. Sin embargo, en otros países se ha registrado una longitud recta de caparazón (LRC) de hasta 820 mm y un peso de 60 kg, aunque generalmente varía entre 400 mm y 15 kg (Vogt 2008). Los neonatos tienen un tamaño entre 46 a 52 mm (Vogt 2008).

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Guayana Francesa, Perú, Surinam, Trinidad y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Vichada y Vaupés.
Cuencas: Amazonas y Orinoco (incluyendo el piedemonte andino para ambas cuencas).

Hábitat y ecología

Hábitat. Bosques húmedos tropicales y subtropicales siempre verdes (Pritchard y Trebbau 1984, Moskovits 1985, Moreira 1989, Vogt 2008). Estudios realizados en Colombia por Stevenson *et al.* (2007) en el

Registros de ***Chelonoidis denticulata***

PNN Tinigua indicaron que prefiere áreas abiertas y degradadas. Observaciones similares fueron realizadas en el Brasil por Moskovits (1985) quien determinó que *C. denticulata* muestra preferencia por los claros del bosque. Guzmán (2007) indicó que en el Perú es común encontrarla asociada a cuerpos de agua y más frecuentemente en zonas empantanadas o tahuampales (vegetación tipo matorral con árboles grandes dispersos y estrato herbáceo anual) del bosque inundable, en donde posiblemente encuentra condiciones favorables para descansar debido a la temperatura, a la humedad (Guzmán y Stevenson 2008) y a la densa vegetación, que proporciona lugares para camuflarse (base de los arbustos y/o debajo de bejucos, raíces o empalizadas) (Cortés-D. 2005), limitando el acceso de sus depredadores. En el Perú, también se han reportado variaciones en la preferencia de hábitat según la época del año; durante la época seca *C. denticulata* prefiere áreas bajas y húmedas cercanas a cuerpos de agua, mientras que en la época lluviosa durante aguas ascendentes se mueve a partes más altas del bosque (Rodríguez y Rylander 1984). La amplitud en la disponibilidad de refugios y oferta alimenticia que es renovada durante los periodos de inundación es un factor importante para la permanencia de *C. denticulata* en los hábitats a los cuales ha sido asociada.

Ámbito doméstico (home range). En Colombia no existen estudios del ámbito doméstico para esta especie, no obstante estudios en el Perú (Guzmán y Stevenson 2008) y en el Brasil (Moskovits 1985) reportaron gran variabilidad en los ámbitos domésticos, 9,7-332 ha y 0,63-117,5 ha, respectivamente.

Alimentación. Omnívora. Estudios realizados en campo han reportado el consumo de flores, hojas, carroña, heces, insectos y hongos (Rodríguez y Rylander 1984, Moskovits y Bjorndal 1990, Stevenson *et al.* 2007, Guzmán y Stevenson 2008, Cortés-D. 2009a). En Colombia son muy pocos los estudios de dieta que se han realizado en esta especie. Un estudio realizado en la estación Biológica Moshiro Itajura – Caparú en el departamento del Vaupés (Cortés-D. 2005, 2009a), confirmó la presencia de exoesqueletos de Staphylinidae (Coleóptera), huevos y larvas del orden Díptera, restos vegetales (hojas, pedicelos, fibras y raíces y tallos) de *Dieffenbachia spp* (Araceae) y hongos de los géneros *Collybia* (Tricholomataceae) y *Auricularia* (Heterobasidiomycete). Un contenido similar fue hallado por Guzmán y Stevenson (2008) en la Amazonia peruana. No obstante, *C. denticulata* es altamente frugívora ya que los frutos pueden hacer parte de su dieta en un 40-70% (Moskovits 1985, Strong y Fragoso 2006, Guzmán y Stevenson 2008, Jerozolimski *et al.* 2009), porcentaje que varía según la época del año. En época seca disminuye el consumo de frutos y aumenta el consumo de flores (Moskovits y Bjorndal 1990, Guzmán y Stevenson 2008). En los trabajos de Cortés-D. *et al.* (2006) y Stevenson *et al.* (2007) se reportan algunos frutos consumidos por la especie. En una población de *C. denticulata* en el Perú se identificaron 55 especies de plantas consumidas (Guzmán y Stevenson 2008) y una fuerte preferencia por los frutos suculentos, de colores vistosos y con olores fuertes (Medem *et al.* 1979, Castaño-M. 2002, Cortés-D. 2009a). Esta especie se siente atraída por el color rojo (Guzmán 2007).

Algunos estudios han demostrado que estas tortugas juegan un papel importante como dispersoras de semillas (Strong y Fragoso 2006, Guzmán y Stevenson 2008, Jerozolimski *et al.* 2009), ya que pueden llegar a dispersar semillas desde los árboles parentales, cerca de 174,1 m durante la época seca y cerca de 276,7 m durante la época lluviosa (Jerozolomski *et al.* 2009). La razón principal de estas largas distancias de dispersión estimadas para la especie se debe a los extensos tiempos de retención de las semillas en el intestino (10-28 días según Strong 2005, 21 días en promedio según Guzmán y Stevenson 2008 y 3-17 días según Jerozolimski *et al.* 2009). Adicionalmente, también se ha sugerido que esta especie podría llegar a jugar un papel importante en la dispersión de semillas de plantas pioneras (Moskovits 1985, Guzmán y Stevenson 2008). En

el país no se conocen estudios sobre parásitos naturales de esta especie para la cual se han reportado infestaciones con coccidias del género *Eimeria* (*E. jaboti, E. lainsoni* y *E. motelo*) (Hurková *et al.* 2000).

Reproducción. Para Colombia, no existen muchos estudios que documenten la ecología reproductiva de *C. denticulata* en poblaciones naturales, con excepción de las observaciones realizadas por Medem en 1950 en la Macarena (Medem *et al.* 1979). Castaño-M. y Lugo-R. (1981) estudiaron una colonia en cautiverio y reportaron que la anidación ocurre en los meses de agosto a febrero, aún cuando el apareamiento se presenta durante todo el año. Las posturas pueden ser enterradas en el suelo (Vogt 2008) o depositadas sobre la superficie, algunas veces son cubiertas con hojarasca pero en otras los huevos son dejados a la intemperie (Medem *et al.* 1979, Castaño-M. 2002). Los tamaños de las posturas varían de 1 a 8 huevos, los cuales son de forma alargada y de cáscara quebradiza. Las hembras presentan anidación múltiple de hasta cuatro nidos en un año a intervalos de 26 a 72 días (Vogt 2008). El periodo de incubación varía entre 128 a 152 días (Medem *et al.* 1979). Vogt (2008) indica que *C. denticulata* presenta determinación sexual dependiente de la temperatura. Sin embargo, a la fecha no existen estudios publicados sobre el mecanismo de determinación sexual y la temperatura pivotal de la especie para ninguna de las zonas donde se distribuye (Ferreira-J. 2009).

En Brasil alcanza la madurez sexual cuando tiene un LRC mayor a 250 mm o entre 12 a 15 años de edad (Vogt 2008). En Perú, una muestra de 164 hembras documentó una talla mínima de madurez sexual en esta población de 280 mm LRC (Ushiñahua-A. *et al.* 2008) Castaño y Lugo (op. cit.).

Depredación natural. No existen estudios que documenten los depredadores naturales de *C. denticulata* en Colombia. En Perú y Brasil se ha documentado la depredación de *C. denticulata* por *Panthera onca* (Emmons 1989, Facure y Giaretta 1996), también en Venezuela (Lasso com. pers.).

Comportamiento. En Colombia, existe muy poca información sobre el comportamiento en condiciones naturales. En condiciones de cautiverio Castaño-M. y Lugo-R. (1981) encontraron mayores niveles de actividad en la mañana y en la tarde. Castaño-M. y Lugo-R. (op. cit.) Moskovits (1985) y Stevenson *et al.* (2007), encontraron una correlación entre su actividad y la temporada lluviosa, la temporada de mayor cantidad de frutos en el bosque y la época de reproducción. Datos de los patrones de movimiento para esta especie son muy escasos, por lo que aún es difícil proponer características generalizables para estas tortugas terrestres, sin embargo, se ha reportado que pueden llegar a moverse hasta 400 m en un día con velocidades máximas de 85 m/hr (Moskovits 1985). Estudios en el Perú (Guzmán y Stevenson 2008) indican que estas tortugas descansan la mayor parte del tiempo (~80% del tiempo) o realizan desplazamientos diarios cortos que puede variar entre 0-150 m. También se observó que algunos individuos realizaron migraciones a otros sectores del bosque, desplazándose hasta 3 km en línea recta desde el punto de partida. Estas migraciones consistieron en desplazamientos diarios mayores a 150 m durante varios días. Se puede refugiar durante varios días en empalizadas bajo hojarasca, procurando lugares húmedos y oscuros con olores fuertes (Guzmán 2007). Aunque es una especie terrestre y carece de adaptaciones morfológicas evidentes para el nado, ha sido observada flotando, mecanismo que utiliza como forma de dispersión durante la época de aguas altas (Castaño-M. 2002, Guzmán y Stevenson 2008, Vogt 2008).

Se han reportado comportamientos agonísticos entre machos durante la época reproductiva tanto en cautiverio (Castaño-M. y Lugo-R. 1981), como en medio silvestre (Moskovits 1988). Sobre el comportamiento de cortejo de *C. denticulata*, este se caracteriza por las vocalizaciones y movimientos laterales de cabeza que el macho realiza durante el apareamiento y la cópula. Auffenberg (1965) reportó que los movimientos de la cabeza aunque similares, difieren de los realizados por *C. carbonaria*.

Población. Es una especie que se ha descrito con densidades poblacionales bajas (Medem 1960, Pritchard 1964). En Colombia sólo se tienen dos estudios que reportan la densidad poblacional, la cual va desde 15,9 ind./km^2 en la isla Baranoa en el río Caquetá (Cortés-D. 2005), hasta 34-41 ind./km^2 para el PNN Tinigua (Stevenson *et al.* 2007). No obstante, es posible que el método de estimación utilizado por estos estudios (transectos lineales), esté subestimando la densidad poblacional (Guzmán y Stevenson 2008). Se estima que *C. denticulata* posee ámbitos domésticos grandes (Auffenberg 1969), pero es muy poca la información que se tiene sobre las poblaciones de esta especie a lo largo de su distribución (Moskovits 1985).

Genética. Tiene un cariotipo 2N=52 (Bickham y Baker 1976). La variación fenotípica en la coloración del caparazón no está correlacionada con el hábitat o la distribución geográfica (Pritchard y Trebbau 1984). En contraste con el caso de *C. carbonaria*, no hay evidencia de una marcada estructura genética poblacional en *C. denticulata* (Farias *et al.* 2007, Vargas-R. *et al.* 2010).

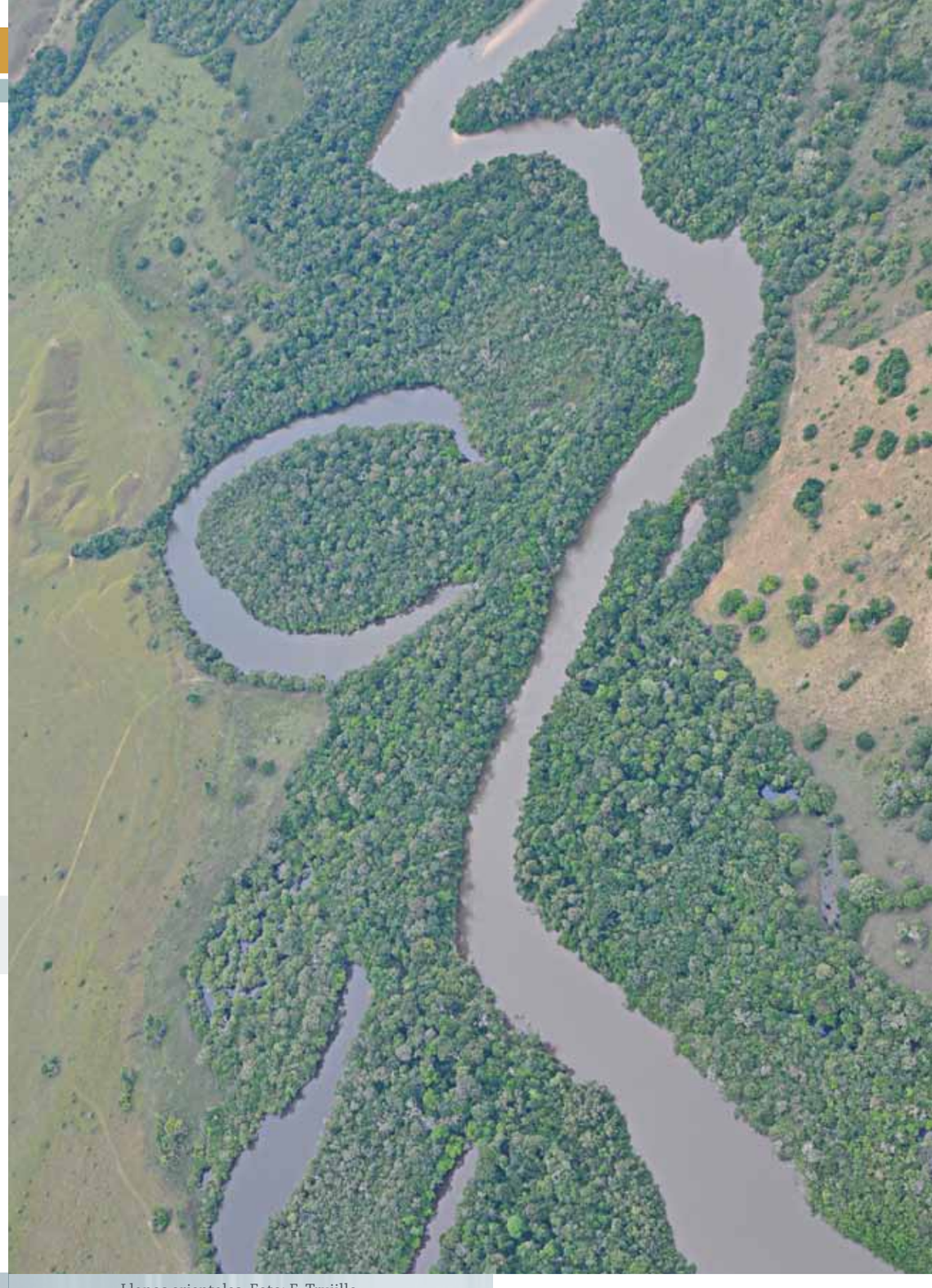
Conservación

Amenazas. Aunque *Chelonoidis denticulata* no hace parte de las especies cinegéticas de mayor valor para las comunidades campesinas e indígenas, la presión de caza es una de las principales amenazas que afectan a las poblaciones de esta especie. Cortés-D. (2005) reportó que en los departamentos del Vaupés y el Amazonas la extracción de esta especie es con fines de sustento y comercial y también se presenta su uso como mascota (particularmente los juveniles). Según ese trabajo, la extracción se da de manera ocasional cuando hay encuentros durante las jornadas de cacería de otras especies y sólo en algunos casos se ha observado el uso de perros, machete y "chuzo" para rastrear individuos debajo de las empalizadas. Bajo este último método, la extracción puede alcanzar niveles importantes de capturas con cerca de 14 individuos por familia/mes, en los que la mayoría de tortugas corresponden a hembras, debido al porcentaje de grasa corporal y a la posible presencia de huevos. Adicionalmente, se ha observado que los caparazones, después de un proceso de secado y pulverizado, son utilizados como fuente de calcio para el ganado (Cortés-D. 2005). La alteración de hábitat es otra de las causas que afecta a esta especie.

Perspectivas para la investigación y conservación. A pesar del estado de amenaza, en Colombia no existen actualmente planes de manejo para la especie, ni se están adelantando investigaciones sobre el estado de sus poblaciones. En general, se han realizado muy pocos trabajos sobre sus aspectos demográficos y ecológi-

cos. Sólo en el PNN Tinigua (Stevenson *et al.* 2007) y en el Vaupés (Cortés-D. 2005) se han estimado densidades poblacionales y se desconocen detalles de su abundancia actual dentro del área de distribución en el país. Como prioridades de investigación se ha propuesto la determinación de los parámetros que limitan sus poblaciones (Castaño-M. 2002, Stevenson *et al.* 2007, Cortés-D. 2009b). Para lograr entender los factores de los cuales dependen sus tamaños poblacionales es necesaria más información *in situ* sobre su biología y ecología. Se requieren estudios orientados a establecer tendencias demográficas, tasas de crecimiento y de sobrevivencia. También es importante conocer a profundidad su ecología reproductiva en el medio natural, como los hábitats preferidos para la postura, tipos de depredadores de hembras y sus huevos y el éxito de eclosión. Castaño-M. (2002) indicó que *C. denticulata* se encuentra protegida en los PNN Amacayacu, Cahuinarí, Chiribiquete, La Paya, Tinigua, Macarena, Nukak y Puinawai. No obstante, es necesario identificar a partir de estudios en campo, cuales poblaciones dentro de estas zonas son las más saludables genética y demográficamente. Así mismo, es necesario identificar otras áreas donde subsistan poblaciones naturales de esta tortuga (MMA 2002), determinar la identidad genética de estas e implementar programas de monitoreo permanente a partir de alianzas entre las entidades ambientales, la Unidad Administrativa de Parques Nacionales Naturales, organizaciones no gubernamentales, la academia y las comunidades que tienen influencia directa sobre la especie. También es necesario evaluar el efecto que la extracción de madera tiene en el hábitat de esta tortuga (Walker 1989). Como alternativa para su manejo y conservación se sugiere explorar la viabilidad de zoocríaderos con fines de uso comunitario, para evitar la extracción de ejemplares silvestres (Castaño-M. 2002).

Autores
Andrea M. Echeverry-A., Adriana Guzmán-M., Pablo Stevenson y Jimena Cortés-Duque



Llanos orientales. Foto: F. Trujillo

P. Sánchez-D.

Bibliografía

- Acuña-M., R. A. 1993. Las tortugas continentales de Costa Rica. Editorial ICER, San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. 58 pp.
- Acuña-M., R. A. 1998. Las tortugas continentales de Costa Rica. 2 Edición. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 96 pp.
- Acuña-M., R. A. y R. Arturo. 1994. Variación morfometrica y características ecológicas del hábitat de la tortuga candado *Kinosternon scorpioides* en Costa Rica (Chelonia, Kinostemidae). *Revista Brasileira de Biologia* 54: 537-547.
- Acuña-M., R. A., A. Castaing y F. Flores. 1983. Aspectos ecológicos de la distribución de las tortugas terrestres y semiacuáticas en el valle central de Costa Rica. *Revista de Biologia Tropical* 31: 181-192.
- Acuña-M., R. A., R. Arturo y C. Márquez-B. 1993. Sexual dimorphism of *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) in Palo Verde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 41: 261-265.
- Aguilera, G. E. 1998. Informe socioeconómico de la comunidad de isla de Coco. Proyecto de caracterización del uso de la fauna y flora en la región de La Mojana. Corpoica, Programa Nacional de Agroecosistemas. Bogotá, Colombia.
- Aguilera, G. E. y F. H. Neira-M. 1999. Proyecto caracterización biofísica, socioeconómica y tecnológica, de los sistemas de producción agropecuarios de la región de La Mojana. Capítulos: Sistema de producción de pesca y caza y Caracterización del uso de fauna y flora. Reporte final. Corpoica, Programa Nacional de Agroecosistemas. Botogá, Colombia.
- Alegría, J., A. Giraldo, J. L. Carr y J. V. Pérez-A. 2008. Hábitos alimenticios de la tortuga *Rhinoclemmys nasuta* en Isla Palma, Pacífico colombiano. P. 75. *En*: Libro de resúmenes. VII Simposio Internacional de Zoología, Topes de Collantes, Cuba.
- Alfaro, J. P., A. R. Acosta-G. y M. Vejarano. 2011. Reptiles del Casanare. Pp. 153-167. *En:* Usma, J. S. y F. Trujillo (Eds.). Biodiversidad el Casanare: ecosistemas estratégicos del departamento. Gobernación del Casanare, WWF-Colombia. Bogotá D. C.
- Alho, C. J. R. 1965. A contribution to the knowledge of the helminth fauna of the turtles of the state of Para, Brazil: New host record *Telorchis hagmani, Halltrema avitelina, Kinosternon scorpioides, Podocnemis expansa, Testudo denticulata. Boletin del Museu Paraense Emilio Goeldi. Nova Serie Zoologia* 58: 1-8.
- Alho, C. J. R. 1985. Conservation and management strategies for commonly exploited Amazonian turtles. *Biological Conservation* 32: 291-298.
- Alho, C. J. R. 2011. Environmental effects of hydropower reservoirs on wild mammals and freshwater turtles in the Amazonia: A review. *Oecologia Australis* 15: 593-604.
- Alho, C. J. R. y L. F. M. Padua. 1982a. Early growth of pen reared Amazon turtles *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). *Revista Brasileira de Biologia* 42: 641-646.
- Alho, C. J. R. y L. F. M. Padua. 1982b. Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata, Pelomedusidae) in Brazil. Canadian *Journal of Zoology* 60: 97-103.
- Almeida, S. S., P. G. S. Sá y A. Garcia. 1986. Vegetais consumidos como alimento por *Podocnemis* (Chelonia) na região de Baixo rio Xingu (PA). *Bulletin Museum Paraense Emílio Goeldi* 2: 199–211.
- Almeida, S. S., J. C. B. Pezzuti y D. F. da Silva. 2005. Nesting of *Podocnemis unifilis* (Chelonia: Pelomedusidae) in small agricultural clearings in eastern Amazonia, Caxiuanã, Pará, Brasil. *Bulletin Museum Paraense Emílio Goeldi* 1: 243-245.
- Almendáriz, A. y J. L. Carr. 1992. Amphibian and reptile list; January-February trip. Pp. 128-130. *En*: Parker III, T. A. and J. L. Carr (Eds.). Status of forest remnants in the cordillera de la costa and adjacent areas of Southwestern Ecuador. Conservation International. RAP Working Papers 2. Washington, D. C., USA.
- Alvarez del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas, México. Instituto Zoológico del Estado, Tuxtla Gutierrez, Chiapas, México. 12 pp.
- Andrade, P. C. M., L. A. S. Monjeló y S. L. da Osma-C. 2008. Criação e manejo de quelônios no Amazonas. Machado, P. C. (Ed.). Projeto diagnóstico da criação de animáis silvestres no Estado do Amazonas. ProVárzea, FAPEAM/SDS. Manaus, Brazil. 528 pp.
- Antelo, R., M. Merchán y C. Lasso. 2007. *Chelus fimbriatus* (matamata). Reproduction. *Herpetological Review* 38 (3): 328-329.
- Arbeláez, F. 2010. Community-based conservation program of three endangered species of river turtles with Amazonian indigenous communities of Colombia and Perú – Awareness-raising and environmental education in Peruvian communities. Fundación BioDiversa, Reporte de Avance, Bogotá, Colombia. 9 pp.
- Arbeláez, F. 2011. Community-based conservation program of three endangered species of river turtles with Amazonian indigenous communities of Colombia and Perú–2011. Reporte Final. Fundación BioDiversa, Bogotá, Colombia. 12 pp.
- Arboleda, N. 2008. La palma africana en el Pacífico colombiano: su ilegalidad, consecuencias y violación de derechos territoriales. *Revista Luna Azul* 27: 113-126.
- Auffenberg, W. 1965. Sex and species discrimination in two sympatric South American tortoises. *Copeia* 1965: 335-342.
- Auffenberg, W. 1969. Social behavior of *Geochelone denticulata. Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 32: 50-58.
- Ayres, M., M. M. Sampaio, R. M. S. Barros, L. B. Dias y O. R. Cunha. 1969. A karyological study of turtles from brazilian Amazon region. *Cytogenetics* 8: 401-409.
- Balensiefer, D. C. y R. C. Vogt. 2006. Diet of *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) during the dry season in the Mamiraua Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 312-317.
- Barrio-A., C. L. 2001. *Podocnemis unifilis* (Terecay). Maximum size. *Herpetological Review* 32: 39.
- Barrio-A., C. y R. Manriqué. 2006. Record de taille pour une matamata (*Chelus fimbriatus*), au Venezuela. *Manouria* 9 (32): 23-26.
- Barrio-A., C. y I. Narbaiza. 2008. Turtles of the Venezuelan Estado Amazonas. *Radiata* 17: 2-19.
- Barros, R. M., M. M. Sampaio, M. F. Assis, M. Ayres y O. R. Cunha. 1976. General considerations on the karyotypic evolution of Chelonia from Amazon region of Brazil. *Cytologua* 41: 559-565.
- Barros-M., F. y M. B. Rocha. 1996. Identificação, caracterização e distribuição dos Quelônios da Amazônia Brasileira. Pp. 25. *En*: Anais XI Encontro Quelônios da Amazônia. Centro Nacional dos Quelônios da Amazônia, CENAQUA-IBAMA. Belém, Brasil.
- Barros, M., L. C. Resende, A. G. Silva, y P. D. Ferreira-J. 2012. Morphological variations and sexual dimorphism in *Chelonoidis carbonaria* (Spix, 1824) and *Chelonoidis denticulata* (Linnaeus, 1766) (Testudinidae). *Brazilian Journal of Biology* 72: 153-161.
- Batistella, A. M. y R. C. Vogt. 2008. Nesting ecology of *Podocnemis erythrocephala* (Testudines, Podocnemididae) of the Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 12-20.
- Benevides de Morais, P. B., R. S. Pimenta, I. B. Tavares, V. de Garcia y C. A. Rosa. 2010. Yeasts occurring in surface and mouth cavity of two chelonian species, *Podocnemis expansa* Schweigger and *P. unifilis* Troschel (Reptilia: Chelonia: Pelomedusidae), in the Javaés river border of Araguaia National Park in Brazil. *International Journal of Microbiology* 504524: 5.
- Benevides de Morais, P. B., D. R. de Souza, F. M. P. de Sousa, K. W. de Oliveira y R.. S. Pimenta. 2011. Enterobacteriaceae in mouth and cloaca of *Podocnemis expansa* and *Pocnemis unifilis* (Testudines: Chelonia) populations of National Park of Araguaia plains, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology* 42: 526-530.
- Bermúdez-R., A. L. 2008. Experiencia piloto para el cuidado de las playas y nidadas como estrategia de conservación de la tortuga terecay, *Podocnemis unifilis* en la cuenca baja del río Guaviare-departamento de Guainía. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazonico, C.D.A. Documento interno. 47 pp.

P. Sánchez-D.

- Bermúdez-R., A. L., N. García, A. Méndez, D. M. Velasco, A. A. Moreno, V. J. Pineros y J. G. López. 2007. Evaluación del estado de las poblaciones de quelonidos del genero *Podocnemis* (*P. expansa*-charapa – *P. unifilis* terecay, *P. erythrocephala* chipiro *y P. vogli* galápago*)* en la cuenca baja del río Guaviare en el Departamento del Guainía. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazonico C.D.A., Fundación Salvemos al Medio Ambiente FUNAMBIENTE. Documento interno. 55 pp.
- Bermúdez-R., A. L., M. Hoyos, D. Álape, M. A. Morales-B. y C. Solano. 2010. Tortugas charapa y tericaya (*Podocnemis expansa* y *Podocnemis unifilis),* un recurso de conservación prioritaria. Pp. 108-127. *En:* Bermúdez-R., A. L., F. Trujillo, C. Solano, J. C. Alonso y L. Ceballos-R. (Eds.). 2010. Retos locales y regionales para la conservación de la fauna acuática del sur de la Amazonia colombiana. Corpoamazonia, Instituto Sinchi, Fundación Omacha y Fundación Natura. Bogotá. Colombia.
- Bernal, M. 2003. Caracterización de las poblaciones de la iguana verde (*Iguana iguana*) y apoyo del desarrollo de la primera fase de monitoreo de la tortuga hicotea (*Trachemys scripta callirostris*). Informe Final. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Bernal, M., J. M. Daza y V. P. Páez. 2004. Ecología reproductiva y cacería de la tortuga icotea *Trachemys scripta callirostris* (Testudinata: Emydidae), en el área de la Depresión Momposina, norte de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 52: 229–238.
- Bernhard, R. 2001. Biologia reprodutiva de *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Pelomedusidae) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. Tesis de Maestría, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil. 52 pp.
- Bernhard, R. 2010. Dinâmica populacional de *Podocnemis erythrocephala*, no rio Ayuanã, Amazonas, Brasil. Tesis Doctoral, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Manaus, Amazonas, Brasil. 106 pp.
- Berry, J. F. 1978. Variation and systematics in the *Kinosternon scorpioides* and *K. leucostomum* complexes (Reptilia: Testudines: Kinosternidae) of Mexico and Central America. Tesis de Doctorado, University of Utah, Salt Lake City, USA. 326 pp.
- Berry, J. F. y J. B. Iverson. 1980. A new species of mud turtle, genus *Kinosternon*, from Oaxaca, Mexico. *Journal of Herpetology* 14: 313-320.
- Berry, J. F. y J. B. Iverson. 2001. *Kinosternon leucostomum*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 724: 1-8.
- Berry, J. F. y J. B. Iverson. 2011. *Kinosternon scorpiodes* (Linnaeus 1766) – Scorpion mud turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 063.1-063.15.
- Berry, J. F. y J. M. Legler. 1980. A new turtle (genus *Kinosternon*) from Sonora, Mexico. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum* 325: 1-12.
- Berry, J. F. y R. Shine. 1980. Sexual dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Ecologia* 44: 185-191.
- Bickham, J. W. y R. J. Baker. 1976. Karyotypes of some neotropical turtles. *Copeia* 1976: 704-707.
- Bickham, J. W., P. K. Tucker y J. M. Legler. 1985. Diploid-triploid mosaicism: An unusual phenomenon in side-necked turtles (*Platemys platycephala*). *Science* 227: 1591-1593.
- Bickham, J. W. y B. G. Hanks. 2009. Diploid-triploid mosaicism and tissue ploidy diversity within *Platemys platycephala* from Suriname. *Cytogenetic Genome Research* 127: 280-286.
- Blohm, T. y A. Fernández-Y. 1948. La Sociedad de Ciencias Naturales La Salle en Pararuma. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 8 (21): 35-69.
- Bock, B. C., V. P. Páez y N. F. Pérez. 1998. Estudio preliminar con radiotelemetría sobre los desplazamientos de hembras de la tortuga *Podocnemis unifilis* en el río Caquetá, Amazonas, Colombia. *Actualidades Biológicas* 20: 29-36.
- Bock, B. C., V. P. Páez y M. M. White. 2001. Genetic population structure of two threatened South American river turtle species, *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis*. *Chelonian Conservation and Biology* 4: 47-52.
- Bock, B. C., V. P. Páez y J. M. Daza. 2010. *Trachemys callirostris* (Gray 1856) – Colombian slider, jicotea, hicotea, galápago, morrocoy de agua. *Chelonian Research Monographs* 5: 042.1-042.9.
- Bonach, K., A. Malvasio, E. Matushima y L. Verdade. 2011. Temperature-sex determination in *Podocnemis expansa* (Testudines, Podocnemididae). *Iheringia, Serie Zoologia* 101: 151-155.
- Bonin, F., B. Devaux y A. Dupre. 2006. Turtles of the world. John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 416 pp.
- Boulenger, G. A. 1913. On a collection of batrachians and reptiles made by Dr. H. G. F. Spurrell, F.Z.S., in the Choco. Colombia. *Proceeding of the Zoological Society of London* 1913: 1019-1038.
- Boulenger, G. A. 1889. Catalogue of the chelonians, rhynchocephalians, and crocodiles in the British Museum (Natural History). British Museum Trustees, London, England. 311 pp.
- Boulenger, G. A. 1902. Descriptions of new batrachians and reptiles from northwestern Ecuador. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7* 9: 51-57.
- Bour, R. 1973. Contribution à la connaissance de *Phrynops nasutus* (Schweigger, 1812) et *Phrynops tuberculatus* (Luederwaldt, 1926). Description d'une nouvelle sous-espèce originaire du Paraguay, *Phrynops tuberculatus vanderhaegei*. (Testudinata-Pleurodira-Chelidae). *Bulletin de le Société zoologique de France* 98: 175-190.
- Bour, R. 2006. Types of Podocnemididae in the Muséum National d'Historie Naturelle. *Emys* 13: 27-40.
- Bour, R. y A. Dubois. 1986. Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 55: 87-90.
- Brooks, D. R. 1976. *Neodeuterobaris pritchardae* gen et sp. N. (Digenea: Microscaphidiidae) in a sideneck turtle, *Podocnemis lewyana* Dumeril 1852, from Colombia. *Journal of Parasitology* 62: 426-428.
- 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. *Veterinary Parasitology* 113: 289-320.
- Bursey, C. R. y D. R. Brooks. 2011. Nematode parasites of five species of turtles from the area de Conservación Guanacaste, Costa Rica, with description of a new species of *Falcaustra*. *Comparative Parasitology* 78: 107-119.
- Buskirk, J. R. 2007. *Kinosternon scorpioides* (Scorpion Mud Turtle): Behavior. *Herpetological Review* 38: 332.
- Caballero y Caballero, E. y R. R. Brenes-M. 1958. Helmintos de la República de Costa Rica, VI. Algunos trematodos de peces, reptiles, y mamíferos. *Anales de Instituto de Biología Universidad de México* 28: 217-240.
- Caballero, E., M. C. Zerecero y R. G. Grocott. 1958. Helmintos de la República de Panamá. XXI. Algunos trematodos de quelonios de agua dulce (2a parte). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 29: 181-202.
- Caballero y Caballero, E. y C. Zerecero-D. 1954. Helmintos de la República de Panamá, XI. Descripción de una nueva especie del género Telorchis (Trematoda: Digenea). *Anales de Instituto de Biología Universidad de México* 25: 253-238.
- Caballero y Caballero, E., C. Zerecero-D. y R. G. Grocott. 1957. Helmintos de la República de Panamá, XIX. Algunos trematodos de quelonios de agua dulce. *Anales del Instituto de Biologia Universidad de México* 27: 416-430.
- Caballero y Caballero, E., C. Zerecero-D. y R. G. Grocott. 1959. Helmintos de la Republica de Panamá, XXI. Algunos trematodos de quelonios de agua dulce (2a parte). *Anales de Instituto de Biología Universidad de México* 29: 181-202.
- Cabrera, M. R. 1998. Las tortugas continentales de Sudamerica Austral. Impresión privada, Córdoba, Argentina. 108 pp.
- Cabrera, M. R. y S. E. Colantino. 1997. Taxonomic revision of the South American subspecies of the turtle Kinosternon

P. Sánchez-D.

scorpioides. Journal of Herpetology 31: 507-513.

- Cabrera-P., J. y J. R. Rojas-M. 1995. Mortalidad embrionaria y éxito de eclosión en huevos de *Trachemys scripta* (Testudines: Emydidae) incubados en un área natural protegida. *Revista de Biología Tropical* 51: 229-238.
- Cadena, E. A., J. I. Bloch y C. A. Jaramillo. 2010. New podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the Middle-Upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 367–382.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán and Belize. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA. 380 pp.
- Cano, A. M. 2007. Algunos de los aspectos de la ecología reproductiva de la tortuga de río *Podocnemis lewyana* (Testudinata: Podocnemididae) en el río Chicagua, Depresión Momposina, (Bolívar, Colombia). Tesis de pregrado, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 110 pp.
- Caputo, F. P., D. Canestrelli y L. Boitani. 2005. Conserving the terecay (*Podocnemis unifilis*, Testudines: Pelomedusidae) through a community-based sustainable harvest of its eggs. *Biological Conservation* 126: 84-92.
- Carr, A. 1952. Handbook of turtles. The turtles of the United States, Canada and Baja California. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA. 542 pp.
- Carr, J. L. y J. W. Bickham. 1986. Phylogenetic implications of karyotypic variation in the Batagurinae (Testudines: Emydidae). *Genetica* 70: 89-106.
- Carr, J. L. y A. Almendáriz. 1990. Contribución al conocimiento de la distribución geográfica de los quelonios del Ecuador occidental. *Politécnica* 14: 75-103.
- Carr, J. L. 1991. Phylogenetic analysis of the neotropical turtle genus *Rhinoclemmys* Fitzinger (Testudines: Emydidae). Tesis Doctoral, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois, USA. 290 pp.
- Carr, J. L. y A. Giraldo. 2009. *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902), large-nosed wood turtle, chocoan river turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 034.1–034.6.
- Carr, J. L., M. F. Garcés, A. Quintero-A. y A. Giraldo. 2010. *Rhinoclemmys nasuta* (chocoan river turtle). Diet and feeding behavior. *Herpetological Review* 41: 347-348.
- Carvalho, E. A. R., C. de Carvalho-N. y E. L. Paschoalini. 2008. Diet of *Kinosternon scorpioides* in Serra dos Carajas, eastern Amazonia. *Herpetological Review* 39: 283-285.
- Carvalho, E. A. R., J. C. B. Pezzuti y M. B. Maranhão. 2011. *Podocnemis erythrocephala* in the lower Tapajós river, Central Amazonia, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 146-148.
- Carvalho, R. C., S. C. R. de Oliveira, P. P. Bombonato, A. S. Oliveiria y A. L. de Sousa. 2010. Morphology of the male genital organs of the scorpion mud turtle *Kinosternon scorpioides* (Chelonia: Kinosternidae). *Pesquisa Veterinaria Brasileira* 30: 289-294.
- Castaño-M., O. V. 1985. Notas adicionales sobre la reproducción y el crecimiento de los morrocoyes (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Testudines, Testudinidae). *Lozania (Acta Zoológica Colombiana)*. 52: 2-5.
- Castaño-M., O. V. 1986. Contribución al conocimiento de la reproducción de *Podocnemis lewyana* Duméril (Reptilia: Quelonia: Pelomedusidae). *Caldasia* 15: 665-667.
- Castaño-M., O. V. 1992. Informe final del proyecto "Las tortugas de Colombia". II Fase. Universidad Nacional - Colciencias. 225 pp.
- Castaño-M., O. V. 1997a. Status of the tortoises and freshwater turtles of Colombia. Pp. 302-306. *En*: van Abbema (Ed.). Proceedings: conservation, restoration, and management of tortoises and turtles - An international conference. New York Turtle and Tortois Society. New York.
- Castaño-M., O. V. 1997b. La situación de *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824) (Testudinata: Pelomedusidae), en Colombia. *Caldasia* 19: 55-60.
- Castaño-M., O. V. (Ed.). 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá. 160 pp.
- Castaño-M., O. V. y M. Lugo-R. 1981. Estudio comparativo de dos especies de morrocoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedesia* 10: 55–122.
- Castaño-M, O. V. y F. Medem. 1983. Datos preliminares sobre la reproducción de *Rhinoclemmys melanosterna* Gray (Reptilia: Quelonia: Emydidae). *Lozania* 47: 1-6.
- Castaño-M., O. V., P. A. Galvis-P. y J. G. Molano. 2003. Reproductive ecology of *Podocnemis erythrocephala* (Testudines: Podocnemididae) in the lower Inírida River, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 4: 664-670.
- Castaño-M., O. V., G. Cárdenas, E. J. Hernández y F. Castro-H. 2004. Reptiles en el Chocó biogeográfico. Pp. 599-631. *En*: Rangel, J. O. (Ed.). El Chocó Biogeográfico/ Costa Pacífica: Colombia. Diversidad Biótica IV. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Castaño-M., O. V., G. Cárdenas-A., N. Gallego-G y O. Rivera-D. 2005. Protección y conservación de los quelonios continentales en el departamento de Córdoba. Universidad Nacional de Colombia y Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge CVS. Convenio No. 28. Informe final. Bogotá, Colombia. 185 pp.
- Castillo-C., O. 1986. Factores ecológicos y de mercado de la reproducción de *Rhinoclemmys pulcherrima* y *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Emydidae y Kinosternidae) en Costa Rica. Tesis de pregrado, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Ceballos, C. P. 2000. Tortugas (Testudinata) marinas y continentales de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 187–194.
- Ceballos, C. P. 2010. Phenotypic plasticity, sexual dimorphism, and Rench's rule in turtles. Tesis Doctoral, Iowa State University, Ames, Iowa, USA. 144 pp.
- Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino) Monografía* 14: 1-952.
- Cervelli, M., M. Oliverio, A. Bellini, M. Bologna, F. Cecconi y P. Mariottini. 2003. Structural and sequence evolution of U17 small nucleolar RNA (snoRNA) and its phylogenetic congruence in chelonians. *Journal of Molecular Evolution* 57:73–84.
- Chandler, C. H. y F. J. Janzen. 2009. The phylogenetic position of the snapping turtles (Chelydridae) based on nucleotide sequence data. *Copeia* 2009:209-213.
- Chinsamy, A. y N. Valenzuela. 2008. Skeletochronology of the endangered side-neck turtle, *Podocnemis expansa*. *South African Journal of Science* 104: 311-314.
- Cisneros-H., D. 2006. Turtles of the Tiputini Biodiversity Station with remarks on the diversity and distribution of the Testudines from Ecuador. Biota Neotropica v6 (n1) http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?inventory+bn00906012006.
- CITES. 2003. Appendices I, II, and III. www.cities.org/eng/append/appendices.shtml. (15 Sept. 2004).
- Conway-G., K. M. 2004. Human use of two species of river turtles (*Podocnemis* sp.) in lowland eastern Bolivia. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida, USA. 162 pp.
- Conway-G., K. M. 2007. Effects of human settlements on abundance of *Podocnemis unifilis* and *P. expansa* turtles in northeastern Bolivia. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 199-205.
- Cope, E. D. 1865. Third contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 17: 185-198.
- Cope, E. D. 1875. On the batrachia and reptilia of Costa Rica. with notes on the herpetology and ichthyology of Nicaragua and Peru. *Privately printed extract from the Journal of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Series 2* 8: 93-157.
- Cope, E. D. 1885. A contribution to the herpetology of Mexico. *Proceedings of the American Philosophical Society* 22: 379-404.
- Cope, E. D. 1887. List of the batrachians and reptiles of Central America and Mexico. *Bulletin of the United State National Museum* 32: 1-98.
- Cornalia, E. 1849. Vertebratorum synopsis in Museo Mediolanense extantium. 301-315 pp.

P. Sánchez-D.

- Corpoica. 1999. Caracterización biofísica, socioeconómico y tecnología de los sistemas de producción agropecuarios de la región de La Mojana. Sistemas de producción de pesca y caza, caracterización del uso de fauna y flora. Informe final técnico. Proyecto Sisac. SANE. Encuesta Nacional Agropecuaria.
- Corpoamazonia, Instituto Sinchi, Fundación Omacha, Fundación Natura. 2009. Acciones para el uso y conservación de la fauna acuática amenazada en la Amazonía colombiana. Informe final. Bogotá, Colombia. 389 pp.
- Corporinoquia. 2005. Nociones de la biología y plan de manejo de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el departamento de Casanare. Corporinoquia. Informe interno. 41 pp.
- Correa, H. D., S. L. Ruíz y L. M. Arévalo (Eds.). 2006. Plan de Acción en Biodiversidad en la cuenca del Orinoco-Colombia 2005/2015-Propuesta técnica. Corporinoquia, Cormacarena, IAvH, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF-Colombia, GTZ-Colombia. Bogotá D. C. 330 pp.
- Correa-H., J. C. 2006. Ecología de las tortugas *Podocnemis lewyana* (Podocnemidae) y *Trachemys callirostris callirostris* (Emydidae) en Isla Pava, ciénaga La Rinconada, Depresión Momposina, Colombia. Tesis de Grado, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 99 pp.
- Correa-H., J. C., A. M. Cano-C. y V. P. Páez. 2010. Reproductive ecology of the Magdalena river turtle (*Podocnemis lewyana*) in the Mompos Depression, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 70-78.
- Corredor-L., G., D. Amorocho y C. A. Galvis-R. 2006. Plan de Acción para la Conservación de las Tortugas Continentales y Marinas del Departamento del Valle de Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Cali, Colombia. 28 pp.
- Corredor-L., G., G. Kattan, C. A. Galvis-R. y D. Amorocho. 2007. Tortugas del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Cali, Colombia. 74 pp.
- Cortés-D., J. 2005. Aproximación al conocimiento del morrocoy *Geochelone denticulata* (Testudinata: Testudinidae) en tres sectores cercanos en la Amazonía nororiental colombiana. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 57 pp.
- Cortés-D., J., G. Galvis y O. V. Castaño-M. 2006. Aproximación al conocimiento del morrocoy *Geochelone denticulata* (Testudinata: Testudinidae) en tres sectores cercanos en la Amazonía nororiental colombiana. *Acta Biológica Colombiana* 11: 159.
- Cortés-D., J. 2009a. *Chelonoidis denticulata* en la Estación Biológica Moshiro Itajura, Caparú. Pp. 135. *En*: Alarcón-N., G. y E. Palacios (Eds.). Estación Biológica Moshiro Itajura - Caparú: biodiversidad en el territorio Yaigojé - Apaporis. Conservación Internacional Colombia, Bogotá, Colombia.
- Cortés-D., J. 2009b. Efecto de la explotación sobre una población de *Trachemys callirostris* (Testudinata: Emydidae) en la ciénaga de El Congo, Municipio de San Martín, Departamento del Cesar. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 71 pp.
- Costa, F. B., F. R. Alves, A. P. Costa, A. C. E. Barros, P. C. Guerra, A. L. Sousa y A. S. Oliveira. 2009. Ultrasonographic and radiographic determination of egg development of juraras (*Kinosternon scorpioides*) in captivity. *Pesquisa Veterinaria Brasileira* 29: 841-846.
- 23. Crenshaw, J. W., Jr. 1962. Variation in the serum albumins and other blood proteins of turtles of the Kinosternidae. *Physiological Zoology* 35: 157-165.
- Cuesta-R., E., Y. Valencia-M. y A. Jiménez-O. 2007. Aprovechamiento de los vertebrados terrestres por una comunidad humana en bosques tropicales (Tutunendo, Chocó, Colombia). Revista Institucional, Universidad Tecnológica del Chocó: *investigación, Biodiversidad y Desarrollo* 26: 37-43.
- Dahl, G. y F. Medem. 1964. Los reptiles acuáticos de la hoya del Sinú. Pp. 110. *En*: Informe sobre la fauna acuática del río Sinú. Corporación Autónoma Regional de los Valles de la Magdalena y Sinú -CMV. Mimeografiado, Bogotá, D. C., Colombia.
- Dantas-T., F., D. B. Siqueira, L. C. Rameh-de-Alboquerque, D. D. S. E. Souza, A. P. Zanoti, D. R. A. Ferreira, T. F. Martins, M. B. de Senna, P. G. C. Wagner, M. A. da Silva, M. F. V. Marvulo y M. B. Labruna. 2010. Ticks infesting wildlife species in northeastern Brazil with new host and locality records. *Journal of Medical Entomology* 47: 1243-1246.
- das Neves-S., V. M. 2005. Análise genetica e populacional de espécies do gênero *Podocnemis* da Amazonia. Tesis Doctoral, Universidad do Parâ- UFPA. Belém, Brasil. 13 pp.
- Daza, J. M. 2004. Variación morfométrica y su relación con el potencial reproductivo en siete subpoblaciones de *Trachemys callirostris callirostris* (Testudines: Emydidae) en la Depresión Momposina, norte de Colombia. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
- Daza, J. M. y V. P. Páez. 2007. Morphometric variation and its effect on reproductive potential in female Colombian slider turtles (*Trachemys callirostris callirostris*). *Herpetologica* 63: 125–134.
- De La Ossa, J. 1998. *Phrynops dahli*: A little known turtle endemic to the Caribbean coast of Colombia. *Reptilia* 3: 47-50.
- De La Ossa, J. 2003. Manejo de fauna silvestre tropical. Pp. 62–74. *En*: Programa de Desarrollo Sostenible de la Región de La Mojana. Departamento Nacional de Planeación, Bogotá, Colombia.
- De La Ossa, J. 2007. Ecologia e conservação de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em Barcelos, Amazonas, Brasil. Tesis Doctoral, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal Do Amazonas. Manaus, Amazonas, Brasil. 198 pp.
- De La Ossa, J., R. C. Vogt y A. De La Ossa-L. 2009a. Hallazgo de oofagia canibalística en *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines: Podocnemididae). *Actualidades Biológicas* 31: 79-82.
- De La Ossa, J., R. C. Vogt, L. Schneider y A. De La Ossa-L. 2009b. Influencia de la temperatura en el comportamiento alimentario de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines Podocnemidae). *Revista MVZ Córdoba* 14: 1587-1593.
- De La Ossa, J. y R. C. Vogt. 2011a. Ecologia populacional de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em dois tributários do Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Interciencia* 36: 53-58.
- De La Ossa, J. y R. C. Vogt. 2011b. Ciclo ovárico y jerarquía folicular de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines: Podocnemididae). *Acta Amazónica* 41: 243-250.
- De La Ossa, J., R. C. Vogt y L. B. Santos-J. 2011a. Alimentación de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines: Podocnemididae) en condiciones naturales. *Actualidades Biológicas* 33: 85-92.
- De La Ossa, J., G. Olivero-G. y J. G. Ruiz. 2011b. Utilización de quelonios de interés económico en el municipio de Caimito, Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 3: 3-14.
- Dixon, J. R. y P. Soini. 1977. The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos Region, Perú. II. Crocodilians, turtles and snakes. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* 12: 1-91.
- Dodson, C. H. y A. H. Gentry. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 273-295.
- dos Santos, E. M. y E. M. X. Freire. 2006. Leptodactylus natalensis (Bubbling Frog): Predation. *Herpetological Review* 37: 445.
- Drummond, H. 1983. Adaptiveness of island nest-sites of green iguanas and slider turtles. *Copeia* 1983: 529-530.
- Duarte, A. 2005. Recopilación de información preliminar sobre aspectos ecológicos de la especie *Podocnemis unifilis* terecaya, Corporinoquia. Meta. Informe interno. 61 pp.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas Museum of Natural History. *Miscellaneous Publication 65*. Lawrence, Kansas, USA. 34 pp.
- Duellman, W. E. y A. W. Salas. 1991. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonica, Perú. *Occasional Papers Museum of Natural History University of Kansas* 143: 1-13.

P. Sánchez-D.

- Duméril, A. 1852. Description des reptiles nouveaux ou imparfaitement connus de la collection du Muséum d'Histoire Naturelle, et remarques sur la classification et les charactères des reptiles. *Archives d'Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* 6: 209-264.
- Duméril, A. M. C. y A. H. A. Duméril. 1851. Catalogue methodique de la collection des reptiles du Museum d' Histoire Naturelle. Gide and Boudry, Paris, Francia. 224 pp.
- Duncan, W. P. y J. L. Marcon. 2009. Enzymes of energy metabolism in hatchlings of Amazonian freshwater turtles (Testudines, Podocnemididae). *Brazilian Journal of Biology* 69: 319-325.
- Dunn, E. R. 1930. A new *Geoemyda* from Costa Rica. *Proceedings of the New England Zoological Club* 12: 31-34.
- Dunn, E. R. y L. H. Saxe. 1950. Results of the Catherwood-Chaplin West Indies Expedition. 1948. Part V. Amphibians and reptiles of San Andrés and Providencia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 102: 141-165.
- Dyer, W. G. y J. L. Carr. 1990a. Some ascaridid, spirurid, and rhabditid nematodes of the Neotropical turtle genus *Rhinoclemmys* in Mexico and South America. *Journal of Parasitology* 76: 259-262.
- Dyer, W. G. y J. L. Carr. 1990b. Some digeneans of the neotropical turtle genus *Rhinoclemmys* in Mexico and South America. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 57: 12-14.
- Echeverry, A. M. A 2008. Ecología reproductiva de la tortuga arrau *Podocnemis expansa* (Testudinata: Podocnemididae) en el bajo río Bita, Vichada, Colombia. Tesis de Grado, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. 108 pp.
- Emmons, L. H. 1989. Jaguar predation on chelonians. *Journal of Herpetology* 23: 311-314.
- Engstrom, T. N. 2003. Molecular studies of phylogenetics, ecology and conservation of softshell turtles (Family Trionychidae) and Amazon river turtles (*Podocnemis unifilis*). Tesis Doctoral, University of California, Davis, California, USA. 105 pp.
- Ernst, C. H. 1978. A revision of the Neotropical turtle genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica* 34: 113-134.
- Ernst, C. H. 1980. *Rhinoclemmys annulata*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 250: 1-2.
- Ernst, C. H. 1981a. *Rhinoclemmys punctularia*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 276: 1-2.
- Ernst, C. H. 1980b. *Rhinoclemmys nasuta*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 264: 1.
- Ernst, C. H. 1987. *Platemys* Wagler. Twist-necked turtles. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 405: 1-4.
- Ernst, C. H. y E. Ernst. 1977. Ectoparasites associated with Neotropical turtles of the genus *Callopsis* (Testudines, Emydidae, Batagurinae). *Biotropica* 9: 139-142.
- Ernst, C. H. y J. E. Lovich. 1986. Morphometry in the chelid turtle, *Platemys platycephala*. *Herpetological Journal* 1: 66-70.
- Ernst, C. and R. Barbour. 1989. Turtles of the world. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA. 313 pp.
- Ernst, C. H., R. G. M. Altenburg y R. W. Barbour. 2007. Turtles of the world. Disponible en: http://wbd.etibioinformatics.nl/bis/turtles.php?menuentry=inleiding.
- Ernst, C. H., R. G. Altenburg y R. W. Barbour. 2009. Turtles of the world. Disponible en: http://nlbif.eti.uva.nl/bis/turtles.php
- Escalona, T. 2003. Maternal effects on reproductive success in a river turtle (*Podocnemis unifilis*) in southern Venezuela. Tesis Doctoral, University of Missouri at St. Louis, St. Louis, Missouri, USA. 84 pp.
- Escalona, T. 2010. Uso local, ecología reproductiva y genética de la terecay (*Podocnemis unifilis*) en el bajo río Caura. Pp. 85-96. *En*: Machado-A., A., O. Hernández, M. Aguillera, A. E. Seijas y F. Rojas (Eds.). Simposio Investigación y Manejo de Fauna Silvestre en Venezuela en homenaje al Dr. Juhani Ojasti, Caracas, Venezuela.
- Escalona, T. y J. E. Fa. 1998. Survival of nests of the terecay (*Podocnemis unifilis*) in the Nichare-Tawadu rivers, Venezuela. *Journal of Zoology* 244: 303–312.
- Escalona, T y B. Loiselle. 2003. *Podocnemis unifilis*, a valuable freshwater turtle used as a local and commercial food resource in the lower Caura basin. *Scientia-Guaianae* 12: 419-440.
- Escalona, T., N. Valenzuela y D. C. Adams. 2009a. Nesting ecology in the freshwater turtle *Podocnemis unifilis*: Spatiotemporal patterns and inferred explanations. *Functional Ecology* 23: 826–835.
- Escalona, T., T. E. Engstrom, O. E. Hernández, B. C. Bock, R. C. Vogt y N. Valenzuela. 2009b Population genetics of the endangered South American freshwater turtle, *Podocnemis unifilis*, inferred from microsatellite DNA data. *Conservation Genetics* 10: 1683-1696.
- Espín, R. 1997. Zoocriadero de la tortuga Arrau *Podocnemis expansa*, una alternativa para su conservación. *Natura* 110: 49-53.
- Ewert, M. A. 1979. The embryo and its egg: Development and natural history. Pp. 333-413. *En*: Harless, M. y H. Morloch (Eds.). Turtles: Perspectives and research. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- Ewert, M. A. l985. Embryology of turtles. Pp. 75-267. *En*: Gans, C., F. Billett y P. Maderson (Eds.). Biology of the Reptilia, Vol. 14, Development A. John Wiley, New York, New York, USA.
- Ewert, M. A. 1991. Co1d torpor, diapause, delayed hatching and aestivation in reptiles and birds. Pp. 173-191. *En*: Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson (Eds.). Egg incubation: Its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ewert, M. A. y C. E. Nelson. 1991. Sex determination in turtles - diverse patterns and some possible adaptive values. *Copeia* 1991: 50-69.
- Ewert, M., D. R. Jackson y C. E. Nelson. 1994. Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles. *Journal of Experimental Zoology* 270: 3-15.
- Ewert, M. A., C. R. Etchberger y C. E. Nelson. 2004. Turtle sex-determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. Pp. 21-32. *En*: Valenzuela, N. y V. Lance (Eds.). Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA.
- Fachín-T., A. 1982. Contribución al conocimiento de la bio-ecología de la taricaya *Podocnemis unifilis* Troschel 1848 (Chelonia: Pelomedusidae) en el río Samiria, Loreto, Iquitos. Tesis de Grado, Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, Iquitos, Perú. 79 pp.
- Fachín-T., A. 1999. Ecologia de *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Pelomedusidae), na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. Tesis de Maestría, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil. 189 pp.
- Fachín-T., A. 2005. Participação comunitária na preservação de praias para reprodução de quelônios na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. *Uakari* 1: 9-18.
- Fachín-T., A., R. C. Vogt y M. F S. Gómez. 1995. Food habitats of an assemblage of five species of turtles in the río Guaporé, Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology* 29: 536-547.
- Fachín-T., A., M. C. Ayllon y G. T. Torres. 1996. Consumo de tortugas en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Loreto, Perú. *Vida Silvestre Neotropical* 5: 147-150.
- Fachín-T., A. y E. M. von Mülhen. 2003. Reproducción de la taricaya *Podocnemis unifilis* Troschel 1848 (Testudines: Podocnemididae) en la várzea del medio solimões, Amazonas, Brasil. *Ecología Aplicada* 2: 125-132.
- Fachín-T., A., R. C. Vogt y J. B. Thorbjarnarson. 2003. Population structure, sex ratio and abundance of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemididae) in the Reserva de Desenvolvimento Sustentavel Mamiraua, Amazonas, Brazil. *Phyllomedusa* 2: 43-63.
- Fachín-T., A. y R. C. Vogt. 2004. Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemidae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil. *Phyllomedusa* 3: 29-42.
- Fachín-T., A, R. C. Vogt y J. B. Thorbjarnarson. 2004. Patterns of use and hunting of turtles in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. Pp.

P. Sánchez-D.

362-377. *En*: Silvius, K. M., R. E. Bodmer y J. M. V. Fragoso (Eds.). People in nature: Wildlife conservation in South and Central America. Columbia University Press, New York, New York, USA.

- Fachín-T., A., R. C. Vogt y J. B. Thorbjarnarson. 2006. Seasonal movements of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae) in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 18-24.
- Facure, K. G. y A. Giaretta, 1996. Food habits of carnivores in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Mammalia* 60: 499-502.
- Fantín, C., L. S. Viana, L. A. S. Monjeló y I. P. Farias. 2008. Polyandry in *Podocnemis unifilis* (Pleurodira; Podocnemididae), the vulnerable yellow-spotted Amazon river turtle. *Amphibia-Reptilia* 29: 479-486.
- Fantín, C., I. P. Farias, L. A. S. Monjeló y T. Hrbek. 2010. Polyandry in the red-headed river turtle *Podocnemis erythrocephala* (Testudines, Podocnemididae) in the Brazilian Amazon. *Genetics and Molecular Research* 9: 435-440.
- Farias, I. P., A. Jerozolimski, A. Melo, M. Viana, M. Martins y L. A. dos Santos-M. 2007. Population genetics of the Amazonian tortoises, *Chelonoidis denticulata* and *C. carbonaria,* (Cryptodira: Testudinidae) in an area of sympatry. *Amphibia-Reptilia* 28: 357–365.
- Félix-S., D. 2004. Ecologia reprodutiva do "Cabeçudo" (*Peltocephalus dumerilianus*) Testudines: Pelomedusidae, no Parque Nacional do Jaú, Amazonas. Tesis de Maestría, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 117 pp.
- Ferrara, C. R. 2007. Comportamento reprodutivo de *Podocnemis erythrocephala* em cativeiro (Testudines, Podocnemididae). Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal do Amazonas – UFAM. Manaus, Amazonas, Brasil. 55 pp.
- Ferrara, C. R., L. Schneider, R. C. Vogt y J. Burger. 2009. The role of receptivity in the courtship behavior of *Podocnemis erythrocephala* in captivity. *Acta Ethologica* 12 (2): 121-125.
- Ferreira-J., P. D. 2009. Aspectos ecológicos da determinação sexual em tartarugas. *Acta Amazónica* 39: 139-154.
- Fiasson, R. 1945. Cinq chéloniens et deux saureins du Haut Apure (Venezuela). *Chiers Institut de Francais d'Amerique Latin (Mexico, D.F.)* 3: 33-45.
- Figueroa, A. 2010. Saber local, uso y manejo de las tortugas charapa *Podocnemis expansa* y taricaya *Podocnemis unifilis* (Testudines: Podocnemididae) en el Resguardo Curare-Los Ingleses. La Pedrera: Amazonas: Colombia. Tésis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 286 pp.
- Fitzinger, L. J. 1835. Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grunsätzen der natürlichen Methode. *Analen des Wiener Museums der Naturgeschite* 1: 105-128.
- Forero-M., G. y O. V. Castaño-M. 2006. *Kinosternon scorpioides albogulare* (White-throated mud turtle). Feeding behavior and diet. *Herpetological Review* 37: 458-459.
- Forero-M., G. y O. V. Castaño-M. 2011. *Kinosternon scorpioides albogulare* (Dumeril and Bocourt 1870) - white throated mud turtle, swanka turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 064.1-064.5.
- Forero-M., G. y L. Joppa. 2010. Representation of global and national conservation priorities by Colombia's protected area network. *PLoS ONE* 5(10): e13210.
- Forero-M. y A. M. Machecha. 2006. Una estrategia de conservación en San Andrés Isla: Proyectos escolares y valores en la educación ambiental. *Gestión y Ambiente* 9: 115-127.
- Forero-M., G., G. Cárdenas-A. y O. V. Castaño-M. 2011. Abundance, home range, and movement patterns of the endemic species Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Cesar, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 228-236.
- Forero-M., G., G. Cárdenas-A. y O. V. Castaño-M. Habitat distribution of Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli)* in Colombia. *Herpetological Conservation and Biology* (en prensa).
- Forero-M., G., O. V. Castaño-M. y O. Montenegro. 2007. Abundance, population structure, and conservation of *Kinosternon scorpioides albogulare* on the Caribbean island of San Andrés, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 163-169.
- Foote, R. W. 1978. Nesting of *Podocnemis unifilis* (Testudines: Pelomedusidae) in the Colombia Amazon. *Herpetologica* 34: 333-339.
- Frair, W. 1972. Taxonomic relationships among chelydrid and kinosternid turtles elucidated by serological tests. *Copeia* 1972: 97-108.
- Frair, W. 1982. Serological studies of the red turtle *Phrynops rufipes*. *HERP Bulletin of the New York Herpetological Society* 17: 4-9.
- Freiberg, M. A. 1945. Tortuga del género *Platemys* Wagler. *Physis* 20: 19-23.
- Freiberg, M. 1954. Vida de batracios y reptiles sudamericanos. Cesarini, Buenos Aires, Argentina. 192 pp.
- 39. Fretey, J. 1976. Reproduction de *Kinosternon scorpioides scorpioides* (Linn.). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 101: 732-733.
- Fretey, J. 1977. Les Chéloniens de Guyane Française. Etude Préliminaire. Thesis Doctoral, Université de Paris, Francia. 201 pp.
- Fretey, J., M. S. Hoogmoed y J. Lescure. 1977. Etude taxinomique de *Rhinoclemmys punctularia punctularia* (Daudin) (Testudinata, Emydidae). *Zoologische Mededelingen* 52: 63-80.
- Fritz, U. y P. Havass. 2007. Checklist of chelonians of the world. *Vertebrate Zoology* 57: 149-368.
- Fritz, U. y O. R. P. Bininda-E. 2007. When genes meet nomenclature: tortoise phylogeny and the shifting generic concepts of *Testudo* and *Geochelone*. *Zoology* 110: 298–307.
- Fritz, U., H. Stuckas, M. Vargas-R., A. K. Hundsdörfer, J. Maran y M. Päckert. 2012. Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: Implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae: *Trachemys*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 125-136.
- Fudeci-Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. 2002. Estudio base para la conservación de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) y el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el Refugio de Fauna Silvestre de la Tortuga Arrau y en los Parques Nacionales Cinaruco-Capanaparo y Aguaro-Aguarico. Informe final presentado a INPARQUES, Caracas, Venezuela. 96 pp.
- Fuentes-O., S., A. Sampedro-M. y M. Ardila-M. 2003. Importancia de la jicotea (*Trachemys scripta callirostris*: Chelonia, Emydidae) como recurso natural en la comunidad de Isla de Coco, región de La Mojana, Departamento de Sucre, Colombia. *Revista Biológica* 17: 126–133.
- Fundación Terrapleta y WWF-Colombia. 2009. Conservación y áreas estratégicas para la conservación de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el departamento de Casanare. Convenio QY 85. Informe final. 67 pp.
- Gaffney, E. S., P. A. Meylan, R. C. Wood, E. Simons y D. de Almeida-C. 2011. Evolution of the side-necked turtles: The family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 350: 1-237.
- Gallego-G., N. 2004. Anotaciones sobre la historia natural de la tortuga de río *Podocnemis lewyana* en el río Sinú, Córdoba, Colombia. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia. 83 pp.
- Gallego-G., N. y O. V. Castaño-M. 2008. Ecology and status of the Magdalena River turtle, *Podocnemis lewyana,* a Colombian endemic. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 37-44.
- Gallego-G., N. 2009. Conservación de la tortuga de río *(Podocnemis lewyana*) en el medio y bajo río Sinú, departamento de Córdoba. Formulación e implementación de una estrategia para la conservación de la biota cordobesa. Convenio de Cooperación Científica Conservación Internacional y Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge – CVS. Convenio No. 0036 de 2008. Informe final. Colombia.

P. Sánchez-D.

- Gallo de França, M. A. y M. Cardosa-L. 2006. Phylogenetic relationships of the Bauru group turtles (Late Cretaceaus of south-central Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia* 9: 365-373.
- Galvis-R., C. A. y G. Corredor-L. 2005. Evaluación del uso de las tortugas continentales en la costa Pacífica del Departamento del Valle del Cauca. Fundación Zoológica de Cali, Cali, Colombia. 13 pp.
- Garcés, M. F. 2008. Estructura poblacional, variación morfométrica y dimorfismo sexual de *Rhinoclemmys nasuta* (Testudinata: Emydidae) en dos localidades del Pacífico Vallecaucano. Trabajo de Grado, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 33 pp.
- Garcés, M. F., A. Giraldo y J. L. Carr. 2008. Population structure, morphometric variation and sexual dimorphism of *Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae) from two localities on the Colombian Pacific coast. VI Congreso Mundial de Herpetología. Manaus, Brasil.
- García, N. 2005. Biología reproductiva y conservación de las tortugas charapa *Podocnemis expansa*, cupiso *Podocnemis sextuberculata*, y taricaya *Podocnemis unifilis* en las playas aledañas al municipio de Puerto Nariño (Amazonas). Tesis de Grado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. 209 pp.
- Georges, A., J. Birrell. K. M. Saint, W. McCord y S. C. Donellan. 1998. A phylogeny of side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biological Journal of the Linnaean Society* 67:213-246.
- Gibbons, J. W. 1990. Sex ratios and their significance among turtle populations. Pp. 171-182. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gibbons, J. W. y J. L. Greene. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. Pp. 124-134. *En:* Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gibbons, L. M., L. F. Khalil y C. J. Marinkelle. 1995. A new nematode genus, *Podocnematractis*, for *Atractis ortleppi* Thapar, 1925 (Cosmocercoidea, Atractidae) and the description of another new species, *P. colombiaensis* from turtles *Podocnemis spp* in Colombia. *Systematic Parasitology* 30: 47-56.
- Gibbons, L. M, L. F. Khalil y C. J. Marinkelle. 1997. *Paraorientatractis semiannulata* n.g., n. sp. (Cosmocercoidea: Atractidae) from the large intestine of the side-necked turtle, *Podocnemis unifilis* Troschel, 1848 (Testudines: Pelomedusidae) in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92: 359-364.
- Giraldo, A., J. L. Carr, J. Loaiza-N., J. V. Pérez-A. y J. Alegría. 2007. Biology and ecology of *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger 1902) on the Pacific coast of Colombia. Fifth Annual IUCN/Turtle Survival Alliance/IUCN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group Conference Atlanta, USA.
- Giraldo, A., M. F. Garcés-R. y J. L. Carr. 2011a. Population density and conservation threats to the terrestrial and freshwater turtles from the central Pacific region of Colombia. P. 30. *En*: 9th Annual IUCN/Turtle Survival Alliance/IUCN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group Conference, Orlando, USA.
- Giraldo, A., M. F. Garcés-R., J. L. Carr y J. Loaiza-N. 2011b. Population ecology of the large-nosed wood turtle, *Rhinoclemmys nasuta* (Testudines: Geoemydidae) in the Colombian Pacific zone. P. 30. *En*: 9th Annual IUCN/Turtle Survival Alliance/IUCN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group Conference, Orlando, USA.
- Giraldo, A., M. F. Garcés-R. y J. L. Carr. 2012. Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaletera (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano. *Caldasia* 34: 109-125.
- Giraldo, A., M. F. Garcés-R., W. Bolívar-G y J. L. Carr. First report of hatching of the large-nosed wood turtle (*Rhinoclemmys nasuta* Boulenger 1902, Testudines: Geoemydidae). *Boletín Científico Museo Historia Natural* 16: (en prensa).
- González-Z., A. 2010. Caracterización del hábitat, uso de recursos y estado de conservación de la tortuga de río *Podocnemis lewyana,* aguas abajo del embalse de Hidroprado, Tolima, Colombia. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia. 130 pp.
- González-Z., A., O. L. Montenegro y O. V. Castaño-M. 2011. Caracterización del hábitat de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*, en el río Prado, aguas abajo del embalse de Hidroprado, Tolima, Colombia. *Caldasia* 33 (2): 471-493.
- Goode, J. M. 1991. Breeding semi-aquatic and aquatic turtles at the Columbus Zoo. Pp. 66-76. En: Beaman, K. R., F. Caporaso, S. McKeown y M. D. Graff (Eds.). Proceedings of the first international symposium on turtles and tortoises: Conservation and captive husbandry, 1990. Circle Printing Company, Los Angeles, California, USA.
- Goode, J. M. 1994. Reproduction in captive neotropical musk and mud turtles (*Staurotypus tripocartus, S. salvanii* and *Kinosternon scorpioides*) Pp. 275-295. *En*: Murphy, J. B. y K. Adler (Eds.). Captive management and conservation of amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Lawrence, Kansas, USA.
- Gorzula, S. 1995. Diagnóstico faunístico del Estado Amazonas, propuestas para su manejo sustentable. Pp. 247-294. *En:* Carrillo, A. y M. A. Perera (Eds.). Amazonas, modernidad y tradición. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) y Proyecto para la Formación del Centro Amazónico de Investigaciones Ambientales "Alexander von Humboldt" (CAIAH), Servicio Autónomo para el Desarrollo Ambiental del Territorio Amazonas (SADA-Amazonas). Caracas, Venezuela.
- Gorzula, S. y J. C. Señaris. 1999 ["1998"]. Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. *Scientia Guaianae* 8: 1-270.
- Gray, J. E. 1830. A synopsis of the species of the class reptilia. *En*: Griffith, E. y E. Pidgeon. The class Reptilia arranged by the Baron Cuvier, with specific descriptions. *En*: Griffith, E. (Ed.). The animal kingdom arranged in conformity with its organization, by the Baron Cuvier, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed. Vol 9. Reptilia. Supplement. Whittaker, Treached and Co, London, UK. 110 pp.
- Gray, J. E. 1831. Synopsis Reptilium. Part 1. Cataphracta, tortoises, crocodiles, and enaliosaurians. London: Treüttel, Würtz and Company. 85 pp.
- Gray, J. E. 1856. Catalogue of the shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I. Testudinata (Tortoises). Britsh Museum (Natural History). Department of Zoology. London, UK. 79 pp.
- Gray, J. E. 1860. Description of a new species of *Geoclemmys* from Ecuador. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1860: 231–232.
- Gray, J. E. 1861. On a new species of water-tortoise (*Geoclemmys melanosterna*) from Darien. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1861: 204-205.
- Gray, J. E. 1863. Notes on American Emydidae, and professor Agassiz's observations on my catalogue of them. *Annals and Magazine of Natural History Series 3*, 12: 176-183.
- Gray, J. E. 1869. Notes on the families and genera of tortoises (Testudinata) and on the characters afforded by the study of their skulls. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1869: 165-225.
- Gray, J. E. 1870. Notes on *Bartlettia*, a new species of freshwater tortoises belonging to the family Peltocephalidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1870: 718-721.
- Gray, J. E. 1873. Hand-list of the specimens of shield reptiles in the British Museum. Trustees of the British Museum, London, UK. 124 pp.
- Guerra, R., A. L. Abreu-S. y N. M. Serra-F. 2000. *Amblyomma rotundatum* Koch, 1944 (Acari: Ixodidae) in *Kinosternon scorpioides* L. (Chelonia: Kinosternidae) in Maranhão State, Brasil. *Entomologia y Vectores* 7: 335-338.
- Guinn, J. E. y P. Legler. 2011. Reading the ashes: Arson decimates a tropical wetland, but allows new observations of a neotropical mud turtle. IRCH *Reptiles and Amphibians* 18: 35-38.
- Guzmán, A. 2007. Dispersión de semillas por la tortuga terrestre de patas amarillas

P. Sánchez-D.

Geochelone denticulata, en la Amazonía peruana. Tesis de Maestría, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia. 75 pp.

- Guzmán, A. y P. Stevenson. 2008. Seed dispersal, habitat selection and movement patterns in the Amazonian tortoise, *Geochelone denticulata*. *Amphibia-Reptilia* 29: 463–472.
- Guzmán, N. A. B. y H. O. de Bonilla. 1990. Serie normal del desarrollo morfológico embrionario de *Podocnemis unifilis* (Troschel, 1848) (Testudinata: Pelomedusidae). *Acta Biológica Colombiana* 2: 129-150.
- Haller, E. C. P. y M. T. Rodrigues. 2006. Reproductive biology of the six-tubercled Amazon river turtle *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae), in the Biological Reserve of Rio Trombetas, Para, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 280-284.
- Henao, L. D. y J. Ruiz-P. 1996. Estado actual de la tortuga bache (*Chelydra serpentina acutirostris*) en el Valle del Cauca. Cacería y cautiverio en la comunidad de San Cipriano, Buenaventura. P.p. 157-160. *En*: Osorio, H. (Ed.). Investigación y manejo de fauna para la construcción de sistemas sostenibles. CIPAV, Cali, Colombia.
- Hernández, O., I. Narvaiza y R. Espín. 1998. Zoocriadero de tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*) con fines de reforzamiento de poblaciones silvestres. P.p. 69-75. *En*: López, J., I. Saavedra y M. Dubois (Eds.). El río Orinoco: aprovechamiento sustentable. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Hernández, O. y R. Espín. 2003. Consumo ilegal de tortugas por comunidades locales en el río Orinoco medio, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana* 23: 17-26.
- Hernández, O. y R. Espín. 2006. Effectos del reforzamiento sobre la poblacion de tortuga Arrau (*Podocnemis expansa*) en el Orinoco medio, Venezuela. *Interciencia* 31: 424-430.
- Hernández, O., A. S. Espinosa-B., C. M. Lugo, M. Jimenez-O y A. E. Seijas. 2010. Artificial incubation of yellow-headed sideneck turtle *Podocnemis unifilis* eggs to reduce losses to flooding and predation, Cojedes and Manapire rivers, southern Venezuela. *Conservation Evidence* 7: 100-105.
- Hernández, O., A. E. Seijas, E. O. Boede, R. Espín, A. Machado-A., L. Mesa y A. Soto. 2011. Fudeci y la conservación de la tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*), la terecay (*Podocnemis unifilis*) y el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Resultados y propuesta de acciones binacionales. Pp. 208-219. *En:* Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-P., G. Corzo y A. Machado-A. (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
- Higuita, K. 2008. Identificación de enterobacterias y hemoparásitos en tortugas tapacula (*Kinosternon leucostomum*) en el municipio de Buenaventura (Valle del Cauca). Trabajo de grado, Universidad del Caldas, Manizales. 38 pp.
- Higuita, K., C. Galvis-R. y M. Garcés-R. 2008. Identificación de enterobacterias y hemoparásitos de la tortuga tapacula (*Kinosternon leucostomum*) en la Reserva Forestal San Cipriano y Escalerete (Valle del Cauca). P. 302. En: VIII Congreso Latinoamericano de Herpetología. Varadero, Cuba. 24 al 29 de noviembre de 2008.
- Himmelstein, J. 1981. Observations and distributions of amphibians and reptiles in the State of Quintana Roo, Mexico. HERP-*Bulletin of the New York Herpetological Society* 16: 18-34.
- Hofer, A. 1999. Weltersmachzucht der Weisskwehl-Klappschildkröte *Kinosternon scorpioides albogulare* Duméril & Bocourt, 1870. Emys 6: 20-26.
- Hoogmoed, M. S. y U. Gruber. 1983. Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Musea in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands). *Spixiana* Suplemento 9: 319-415.
- Horne, B. D. 2007. The ecology of developmental timing in a neotropical turtle, *Kinosternon leucostomum*. Tesis de Doctorado, Ohio University, Athens, Ohio. USA. 136 pp.
- Hughes, R. C., J. W. Higginbotham y J. W. Clary. 1941. The trematodes of reptiles. Part II. Host catalogue. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Sciences* 21: 35-43.
- Hughes, R. C., J. W. Higginbotham y J. W. Clary. 1942. The trematodes of reptiles. Part I. Systematics section. *American Midland Naturalist* 27: 109-134.
- Hurková, L., D. Modrý, B. Koudela y J. Slapeta 2000. Description of *Eimeria motelo* sp. (Apicomplexa: Eimeriidae) from the yellow footed tortoise, *Geochelone denticulata* (Chelonia: Testudinidae), and replacement of *Eimeria carinii* Lainson, Costa & Shaw, 1990 by *Eimeria lainsoni* nom. nov. *Memorias du Instituto Oswaldo Cruz,* 95: 829-832.
- Hurtado, S. N. 1973. Algunos aspectos bioecológicos de *Podocnemis lewyana* (Dumeril, 1984) (Testudinata: Pleurodira: Pelomedusidae 1830). Biol 1. Centro de Investigaciones Biológico Pesqueras del Río Magdalena. La Dorada, Caldas, Colombia. 34 pp.
- Isama. 1989. Projeto Quelonios da Amazonia 10 años. Ministerio do Interior. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renovaveis-Ibama. Brasilia, Brasil. 68 pp.
- IUCN. 1989. Tortoises and freshwater turtles: An action plan for their conservation. IUCN, Gland, Switzerland. 47 pp.
- IUCN. 2012. IUCN Red list of threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 04 August 2012.
- Ideam, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi y IIAP. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Adréis e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, D. C., Colombia. 276 pp.
- Iverson, J. B. 1981. *Kinosternon dunni*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 278: 1-2.
- Iverson, J. B. 1982. Biomass in turtle populations: A neglected subject. *Oecologia* 55: 69–76.
- Iverson, J. B. 1985. Checklist of the turtles of the world with English common names. *SSAR Herpetological Circular* 14: 1-14.
- Iverson, J. B. 1986. A checklist with distribution maps of the turtles of the world. Publicación privada, Richmond, Indiana, USA. 283 pp.
- Iverson, J. B. 1988. Neural bone patterns and the phylogeny of the turtles of the subfamily Kinosterninae. *Milwaukee Public Museum, Contributions in Biology and Geology* 75: 1-12.
- Iverson, J. B. 1991. Preliminary phylogenetic hypotheses of the evolution of kinosternine turtles. *Herpetological Monographs* 5: 1-27.
- Iverson, J. B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Publicación privada, Richmond, Indiana, USA. 363 pp.
- Iverson, J. B. 1995. *Podocnemis lewyana*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 605: 1-3.
- Iverson, J. B. 1998. Molecules, morphology, and mud turtle phylogenetics. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 113-117.
- Iverson, J. B. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology* 33: 145-149.
- Iverson, J.B. 2010. Reproduction in the red-cheeked mud turtle (*Kinosternon scorpiodes cruentatum*) in southeastern Mexico and Belize, with comparisons across the species range. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 250-261.
- Iverson, J. B. y J. F. Berry. 1979. The mud turtle genus *Kinosternon* in northeastern Mexico. *Herpetologica* 35: 318-324.
- Iverson, J. B. y R. C. Vogt. 2002. *Peltocephalus* Duméril and Bibron - Bigheaded Ama-

P. Sánchez-D.

zon river turtle. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 744: 1-4.

- Iverson, J. B., R. M. Brown, T. S. Akre, T. J. Near, M. Le, R. C. Thomson y D. E. Starkey. 2007. *In*: Search of the tree of life for turtles. *In*: Shaffer, H. B., N. N. FitzSimmons, A. Georges y Rhodin G. J. (Eds.). Defining turtle diversity: Proceedings of a workshop on genetics, ethics, and taxonomy of freshwater turtles and tortoises. *Chelonian Research Monographs*, 4: 85-106.
- Jackson, J. T., D. E. Starkey, R. W. Guthrie y M. R. Forstner. 2008. A mithocondrial DNA phylogeny of extant species of the genus *Trachemys* with resulting taxonomic implications. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 131-135.
- Jerozolimski, A. 2005. Ecologia de populacoes silvestres dos jabutis *Geochelone denticulata* e *G. carbonaria* (Cryptodira: Testudinidae) no territorio da aldeia A'Ukre, TI Kayapó, sul do Pará. Tesis Doctoral, University of Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil. 242 pp.
- Jerozolimski, A., M. B. Ribeiro y M. Martins. 2009. Are tortoises important seed dispersers in Amazonian forests? *Oecologica* 161: 517-528.
- Joyce, W.G., J. F. Parham y J. A. Gauthier. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- Kearney, P. 1972. Nocturtles of Trinidad. *International Turtle and Tortoise Society Journal* 6: 10-11, 32-33.
- Kemenes, A. y J. C. B. Pezzuti. 2007. Estimate of trade traffic of *Podocnemis* (Testudines, Podocnemididae) from the middle Purus river, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 259-262.
- Kern, D. C., N. Kämpf, W. I. Woods, W. M. Denevan, M. L. Costa, F. J. L. Frazão y W. Sombroek. 2009. As Terras Pretas de Índio na Amazônia: Evolução do Conhecimento em Terra Preta de Índio. Pp. 72-81. *En*: Teixeira, W. C., D. C. Kern, B. Madari, H. N. Lima y W. Woods (Eds.). As Terras Pretas de Índio da Amazônia: Sua Caracterização e Uso deste Conhecimento na Criação de Novas Áreas. Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus, Brasil.
- Killebrew, F. C. 1975. Mitotic chromosomes of turtles. III. The Kinosternidae. *Herpetologica* 31: 398-403.
- Klemens, M. W. y J. B. Thorbjarnarson. 1995. Reptiles as a food resource. *Biodiversity and Conservation* 4: 281-298.
- Köhler, G., M. Veseley y E. Greenbaum. 2006. The amphibians and reptiles of El Salvador. Krieger Publishing, Malabar, Florida, USA. 238 pp.
- Krenz, J. G., G. J. P. Naylor, H. B. Shaffer y F. J. Janzen. 2005. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 178–191.
- Lainson, R. y J. J. Sham. 1971. *Sarcocystis gracilis* n. sp. from the Brazilian tortoise *Kinosternon scorpioides*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 18: 365-372.
- Lamar, W. W. y F. Medem. 1982. Notes of the chelid turtle *Phrynops rufipes* in Colombia (Reptilia: Testudines: Chelidae). *Salamandra* 18: 305-321.
- Lamothe, R. 1978. Tremátodos de reptiles I. Descripción de una especie nueva de la familia Spirorchidae, parásita de *Kinosternon leucostomum* de Villahermosa, Tabasco, México. Anales del Instituto de Biología UNAM Serie Zoológica 49: 19-24.
- Lance, V. A., N. Valenzuela y P. von Hildebrand. 1992. A hormonal method to determine the sex of hatchling giant river turtles, *Podocnemis expansa*: Application to endangered species research. *American Zoologist* 32: 16A.
- Lasso, C. A. 2011. Consumo de pescado y fauna acuática en la cuenca amazónica venezolana: análisis de nueve casos de estudio entre comunidades indígenas. COPES-CAALC Documento Ocasional N° 15, FOA. Roma, Italia. 28 pp.
- Larrea, J. 1948. Quelonios venezolanos. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 8: 133-141.
- Le, M., C. J., Raxworthy, W. P. McCord y L. Mertz. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 517–531.
- Le, M. y W. P. McCord. 2008. Phylogenetic relationships and biogeographical history of the genus *Rhinoclemmys* (Fitzinger 1835) and the monophyly of the turtle family Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 751-767.
- Lee, D. 2004. Cultural harvest of the llanos side-neck turtle, *Podocnemis vogli*, in the Venezuelan llanos. *Turtle and tortoise newsletter* 2004 (8): 5-8.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Península. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA. 500 pp.
- Lee, J. C. 2000. A Field Guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. Cornell Universtity Press, Ithica, New York, USA. 402 pp.
- Legizamo, C. 2012. Estrategias reproductivas de la tortuga hicotea *Trachemys callirostris callirostris* (Testudines: Emydidae) en la mina del Cerrejón (La Guajira-Colombia). Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Legler, J. M. 1963. Tortoises (*Geochelone carbonaria*) in Panama: Distribution and variation. *American Midland Naturalist* 70: 490-503.
- Legler, J. M. 1965. A new species of turtle, genus *Kinosternon* from Central America. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 15: 615-625.
- Legler, J. M. 1990. The genus *Pseudemys* in Mesoamerica: Taxonomy, distribution, and origins. Pp. 82-105. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA.
- Lenis, C. 2009. Tremátodos y moluscos asociados a *Podocnemis lewyana* y *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata) de la Depresión Momposina, Colombia. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
- Lenis, C. y L. García-P. 2009. *Polystomoides magdalenensis* N. sp. (Monogenoidea: Polystomatidae), a parasite of buccal cavity of *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata: Emydidae) from Colombia. *Journal of Parasitology* 95: 850–854.
- Lenis, C. y I. Vélez. 2011. Digeneans in *Trachemys callirostris callirostris* and *Podocnemis lewyana* (Testudinata) from the Magdalena river, Colombia: Description of *Pseudonematophila* n. gen. and amendment of *Nematophila* Travassos, 1934 (Cladorchiidae: Schizamphistominae). *Zootaxa* 3095: 49-62.
- León-M., O., D. Taphorn, C. A. Lasso y J. Señaris. 2006. Evaluación del uso de los recursos acuáticos en los ecosistemas de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela. Pp. 141-146. *En:* Lasso, C. A., J. C. Señaris, L. E. Alonso y A. L. Flores (Eds.). Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment. Conservation International, Washington, D. C., USA.
- Licata, L. D. 1992. La tortuga arrau y su conservación. Ministerio del Ambiente y de los Recrusos Naturales, Servicio Autónomo PROFAUNA, Caracas, Venezuela. 44 pp.
- Lima, A. C., W. E. Magnusson y V. L. Costa. 1997. Diet of the turtle *Phrynops rufipes* in Central Amazonia. *Copeia* 1997: 216–219.
- Linnaeus, C. 1766. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synomnymis, locis. 12th Ed., Vol.1. L. Salvius, Stockholm, Suecia. 532 pp.
- Lisboa, C. S., S. Chinen y F. Barros-M. 2004. Influência da temperatura no período de incubação dos ovos de *Phrynops geoffroanus* (Testudines, Chelidae). *Arquivos do Instituto Biologico* 71 (suplemento): 205- 393.
- Loaiza-N., J. 2006. Aspectos ecológicos de la tortuga hicotea blanca (*Rhinoclemmys nasuta* Boulenger, 1902) en Isla Palma, Bahía Málaga – Pacífico colombiano. Trabajo de Grado, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 66 pp.
- Loaiza-N., J., A. Giraldo y J. L. Carr. 2006. Tamaño, población y dimorfismo sexual de *Rhinoclemmys nasuta* en Isla Palma, Bahía

P. Sánchez-D.

Málaga – Pacífico colombiano. P. 424. *En*: Andrade-C., M. G., J. Aguirre y J. V. Rodríguez-M. (Eds.). Programa y Resúmenes del Segundo Congreso Colombiano de Zoología, Conocer, Conservar y Utilizar Sosteniblemente la Fauna de Colombia. Santa Marta, Colombia.

- López-J., S. y A. Oceguera-F. 2009. New species of rhynchobdellid leech (Hirudinea: Glossiphoniidae): A parasite of turtles from Chiapas, Mexico. *Journal of Parasitology* 95: 1356-1359.
- Maack, R. 1981. Geografia física do Estado do Paraná. Secretaria da Cultura e do Esporte do Governo do Estado do Paraná. José Olympio, Rio de Janeiro, Brasil. 422 pp.
- Magnusson, W. E., A. C. Lima, V. L. Costa y R. C. Vogt. 1997. Home range of the turtle *Phrynops rufipes* in an isolated reserve in Central Amazonia, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 494–499.
- Malvasio, A., A. M. de Souza, F. de Barros-M. y F. de Arruda. 2003. Comportamento e preferência alimentar em *Podocnemis expansa* (Schweigger), *P. unifilis* (Troschel) e *P. sextuberculta* (Cornalia) em cativerio (Testudines, Pelomedusidae). *Revista Brasileia de Zoologia* 20: 161-168.
- Malvasio, A., A. M. de Souza, F. de Barros-M. y F. de Arruda. 2003. Comportamento e preferência alimentar em *Podocnemis expansa* (Schweigger), *P. unifilis* (Troschel) e *P. sextuberculta* (Cornalia) em cativerio (Testudines, Pelomedusidae). *Revista Brasileia de Zoologia* 20: 161-168.
- Mané-G., F. y B. Holcman-S. 1968. Trematodos de las tortugas del Uruguay, VIII. Una nueva especie de genero *Telorchis* (Luhe, 1900) del intestino de *Pseudemys dorbigni* (Dum. and Bib.). *Comunicaciones Zoologicas del Museu de Historia Natural Montevideo* 9: l-4.
- Marineros, L. E. 2007. El consumo de anfibios y reptiles entre los Maya Chortí de Copan. Yaxkin 23: 182-193.
- Márquez, C. 1995. Historia natural y dimorfismo sexual de la tortuga *Kinosternon scorpioides* en Palo Verde Costa Rica. *Revista Ecología de Latinoamérica* 2: 37-44.
- Martínez-S., A. M., M. C. Díazgranados, F. Trujillo y R. Álvarez-L. 2004. Censo de tortugas charapa (*Podocnemis expansa*) y terecay (*Podocnemis unifilis*) (Reptilia: Testudinata: Pelomedusidae) en los ríos Meta y Bita durante la época de aguas bajas, Orinoquia Colombiana. Pp. 243-260. *En*: Díazgranados, M. C. y F. Trujillo (Eds.). Estudios de fauna silvestre en ecosistemas acuáticos en la Orinoquia colombiana. Fundación Cultural Javeriana de Artes Gráficas-Javegraf. Bogotá, Colombia.
- Martínez, L. M., B. C. Bock y V. P. Páez. 2007. Population genetics of the slider turtle (*Trachemys scripta callirostris*) in the Mompos Depression, Colombia. *Copeia* 2007: 905–908.
- MAVDT-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y Universidad Nacional. 2009. Plan de manejo orientado al uso sostenible de la hicotea en Colombia. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 76 pp.
- May, C. D. 2009. Die Rotwangen-Klappschildkröte, *Kinosternon scorpioides cruentatum*, in menschlichen Obhut. *Die Schildkröte im Fokus* 6: 3-13.
- McBee, K., J. W. Bickham, A. G. J. Rhodin y R. A. Mittermeier. 1985. Karyotypic variation in the genus *Platemys* (Testudines: Pleurodira). *Copeia* 1985: 445-449.
- McCord, W. P., M. Joseph-O. y W. W. Lamar. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical* 49: 715-764.
- McCord, W. P., M. Joseph-O., C. Hagen y T. Blanck. 2010. Three new subspecies of *Trachemys venusta* (Testudines: Emydidae) from Honduras, Northern Yucatán (Mexico), and Pacific coastal Panama. *Reptilia (GB) (Barcelona)* 71: 39-49.
- McCraine, J. R., J. H. Townsed y L. D. Wilson. 2006. The amphibians and reptiles of the Honduran Mosquitia. Krieger Publishing, Malabar, Florida, USA. 291 pp.
- McDowell, S. B. 1964. Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of the aquatic Testudinidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 143: 239-279.
- Medem, F. 1956. Informe sobre reptiles colombianos (I). Noticia sobre el primer hallazgo de la tortuga *Geoemyda annulata* (Gray) en Colombia. *Caldasia* 7: 317-325.
- Medem, F. 1958. Informe sobre reptiles colombianos (II). El conocimiento actual sobre la distribución geográfica de las Testudinata en Colombia. *Boletín del Museo de Ciencias Naturales, Caracas* 2-3: 13-45.
- Medem, F. 1960. Datos zoo-geográficos y ecológicos sobre los Crocodylia y Testudinata de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá. *Caldasia* 8: 341-351.
- Medem, F. 1961. Contribuciones al conocimiento sobre la morfología, ecología y distribución geográfica de la tortuga *Kinosternon dunni* K. P. Schmidt. *Novedades Colombianas* 1: 446-476.
- Medem, F. 1962. La distribución geográfica de los Crocodylia y Testudinata en el departamento del Chocó. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales* 11 (44): 279-303.
- Medem, F 1964. Morphologie, Ökologie und Verbreitung der Schildkröte, *Podocnemis unifilis* in Kolumbien (Testudinata, Pelomedusidae). *Senckend Bergiana Biologische* 45: 353-368.
- Medem, F. 1965. Bibliografía comentada de reptiles colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 12: 299-346.
- Medem, F. 1966. Contribución al conocimiento sobre la ecología y distribución geográfica de *Phrynops* (*Batrachemys*) *dahli*; (Testudinata: Pleurodira: Chelidae). *Caldasia* 9: 467-489.
- Medem, F. 1968. El desarrollo de la herpetología en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 13: 160-163.
- Medem, F. 1969. Estudios adicionales sobre los Crocodylia y Testudinata del Alto Caquetá y río Caguán. *Caldasia* 10: 329-353.
- Medem, F, 1971. AFOSR Grant. 68 1418. Final Technical Report: Ecological and Disease Transmission Potential in the Colombian Amazon Basin. 138 pp.
- Medem, F. 1975. La reproducción de la "icotea" (*Pseudemys scripta callirostris*), (Testudines, Emydidae). *Caldasia* 11: 83–101.
- Medem, F. 1976. Recomendaciones respecto a contar el escamado y tomar las dimensiones de nidos, huevos y ejemplares de los Crocodylia y Testudines. *Lozania* 20: 1-17.
- Medem, F. 1977. Contribución al conocimiento sobre la taxonomía, distribución geográfica y ecología de la tortuga "Bache" (*Chelydra serpentina acutirostris*). *Caldasia* 12: 41-101.
- Medem, F. 1983. Reproductive data on *Platemys platycephala* (Testudines: Chelidae) in Colombia. Pp. 429-434. *En*: Rhodin, A. G. J. y K. Miyata (Eds.). Advances in herpetology and evolutionary biology. Museum of Comparative Zoology. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Medem, F., O. V. Castaño-M. y M. Lugo-R. 1979. Contribución al conocimiento sobre la reproducción y el crecimiento de los "morrocoyes" (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*; Testudines. Testudinidae). *Caldasia* 12: 497-511.
- Medina-R., G. F. y G. Forero-M. 2008. *Mesoclemmys dahli* (Dahl's toad headed turtle). *Herpetological Review* 39: 366.
- Mendoza, A. 2009. Monitoreo e investigación Parque Nacional Natural Cahuinarí. CPS N° G-064/09. Documento interno. Informe final. Leticia. 58 pp.
- Mertens, R. 1954. Bemerkenswerte Schildkröten aus Sud-und Zentralamerika. *Die Aquarien-und Terrarien Zeitschrift* 7: 239-242.
- Mertens, R. 1972. Über Reptilienbastards. *VI Senckenberg Biología* 53: l-19.
- Mertens, R., L. Müller y H. T. Rust. 1934. Systematische Liste der lebenden Schildkröten. *Blatter fur Aquarien und Terrarienkunde* 45: 42-45, 59-67.
- Mertens, R. y H. Wermuth. 1955. Die rezenten Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen: Eine Kritische Liste der heute lebenden Arten und Rassen. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 83: 323-440.
- Methner, K. 1989. Die Schildkröten des unteren Rio Magdalena (Kolumbien). *Sauria* 11: 9-11.

P. Sánchez-D.

- Methner, K. y R. Wicker. 1982. Zum Vorkommen von *Rhinoclemmys punctularia* in Kolumbien (Reptilia: Testudines: Emydidae). *Salamandra* 18: 300-304.
- Métrailler, S. 1995. Notes sur l´elevage de *Phrynops gibbus*. *CITES Bulletin* 5: 33-40.
- Métrailler, S. 2001. Elevage et reproduction de *Platemys platycephala* (Scheider, 1792). *Manouria* 4: 21-32.
- Métrailler, S. y G. Le Gratiet. 1996. Tortues continentales de Guyane française. Pillet S.A., Martigny, Suiza. 125 pp.
- Meyer, J. R. y L. D. Wilson. 1973. A distributional checklist of the turtles, crocodilians, and lizards of Honduras. *Contributions to Science, Natural History Museum, Los Angeles County* 244: 1-39.
- Meylan, P. A., E. S. Gaffney y D. de Almeida-C. 2009. *Caninemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. *American Museum Novitates* 3639: 1–26.
- Minamb. 2011. Memoria y cuenta Año 2010, Tomo I. Memoria presentada ante la Asamblea Nacional. República Bolivariana de Venezuela. Caracas, Venezuela. 456 pp.
- Mittermeier, R. A. 1970. Turtles in Central American markets. *International Turtle and Tortoise Society Journal* 4: 20-26.
- Mittermeier, R. A. 1971. Notes on the behavior and ecology of *Rhinoclemmys annulata*. *Herpetologica* 27: 485-488.
- MMA-Ministerio del Medio Ambiente. 2002. Tortugas marinas y continentales en Colombia: Programa Nacional para la Conservación. Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. 63 pp.
- Mogollones, S. C., D. J. Rodríguez, O. Hernández y G. R. Barreto. 2010. A demographic study of the arrau turtle (*Podocnemis expansa*) in the middle Orinoco River, Venezuela. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 79-89.
- Molina, F. B. 1998. Comportamento e biologia reprodutiva dos cágados *Phrynops geoffroanus*, *Acanthochelys radiolata* e *Acanthochelys spixii* (Testudines, Chelidae) em cativeiro. *Revista de Etologia* 1: 25–40.
- Moll, D. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology* 24: 48–53.
- Moll, D. 1994. The ecology of sea beach nesting in sliders turtles (*Trachemys scripta venusta*) from Caribbean Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 1: 107-116.
- Moll, E. O. y J. M. Legler. 1971. The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 11: 1–102.
- Moll, D. y E. O. Moll. 1990. The slider turtle in the neotropics: Adaptations of a temperate species to a tropical environment. Pp. 152-161. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Moll, D. y E. O. Moll. 2004. The ecology, exploitation, and conservation of river turtles. Oxford University Press, Oxford, UK. 420 pp.
- Moll, D. y K. P. Jansen. 1995. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica* 27: 121-127.
- Mondolfi, E. 1955. Anotaciones sobre la biología de tres quelonios de los llanos de Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle* 15: 177-183.
- Monge-N., J. y B. Moreva-B. 1987. Notes on the feeding behavior of a juvenile mud turtle, *Kinosternon scorpioides*. *Herpetological Review* 18: 7-9.
- Morales-V., S. A. y R. C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997: 123-130.
- Moreira, G. R. S. 1989. Sympatry of the turtles *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* in the rio Uatuma basin, central Amazonia. *Journal of Herpetology* 23: 18-185.
- Moritz, C. 1994. Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- Mosiman, J. y J. R. Bider. 1960. Variation, sexual dimorphism and maturity in a Quebec population of the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Canadian Journal of Zoology* 38: 19-38.
- Moskovits, D. K. 1985. The behavior and ecology of the two Amazonian tortoises, *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata*, in northwestern Brazil. Tesis Doctoral, University of Chicago, Illinois, USA.
- Moskovits, D. K. and A. R. Kiester. 1987. Activity levels and ranging behaviour of the two Amazonian tortoises, *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata,* in north-west Brazil. *Functional Ecology* 1: 203-214.
- Moskovits, D. K. 1988. Sexual dimorphism and population estimates of the two Amazonian tortoises (*Geochelone carbonaria* and *G. denticulata*) in northwestern Brazil. *Herpetologica* 44: 209-217.
- Moskovits, D. y K. A. Bjorndal. 1990. Diet and food preferences of the tortoises *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* in northwestern Brazil. *Herpetologica* 46: 207-218.
- Müller, L. 1939. Über die Verbreitung der Chelonier auf dem Sudamerikanischen Kontinent. *Physis* 16: 89-102.
- Müller, L. 1940. Über *Pseudemys callirostris* (Gray). Tier und Umwelt Sudamerika. *Ibero-americanische Studien* 13: 108–126.
- Múnera-I., C. y A. Regalado-T. 2009. Distribución y abundancia relativa actual de la tortuga pímpano (*Chelydra acutirostris* Peters 1862) Phillips *et al.*, 1996 en los ríos Roble y Espejo, sistema río La Vieja, departamento del Quindío, Colombia. Tesis de Grado, Universidad del Quindío. 79 pp.
- Nickl, S. 2011. Plege und Vermehrung der Rotwangen-Klappschild-kröte, *Kinosternon scorpioides cuentatum*. *Marginata* 31: 44-50.
- Nóbrega-A., R. R. da., W. L. da Silva-V. y G. G. Santana. 2008. Reptiles used in traditional folk medicine: Conservation implications. *Biodiversity and Conservation* 17: 2037-2049.
- Norman, D. R. l994. Amphibians and reptiles of the Paraguayan Chaco, Volume 1. Impresión privada, San José, Costa Rica. 281 pp.
- Novelle, S. M. H. 2006. Caracterização do micro-habitat dos ninhos e predação dos ovos de *Podocnemis erythrocephala* em áreas de desova no Rio Ayuanã. Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal DO Amazonas – UFAM. Manaus, Brasil. 82 pp.
- Nowak-K., M. y U. Fritz. 2010. Chelonian type specimens at the Oxford University Museum. *Zootaxa* 2604: 1-19.
- Ojasti, J. 1971. La tortuga Arrau del Orinoco. *Defensa de la Naturaleza* 1: 3-9.
- Ojasti, J. y F. Dallmeier (Ed.). 2000. Manejo de fauna silvestre Neotropical. SI/MAB Series # 5. Smithsonian Institution/MAB Diversity Program, Washington, D. C., USA. 304 pp.
- Oliviera, D., L. Barreto, M. Nascimento, A. B. Nunes, L. E. Sousa, L. A. Bacelar y I. L. Fonseca. 2005. Estrutura populational e razao sexual de *Kinosternon scorpioides scorpioides* e *Trachemys adiutrix* em zona costeira do Estado do Maranhão. VII Congresso de Ecologia de Brasil, Caxambu, Mato Grosso 116: 1-2.
- Ortega, A. M., B. C. Bock y V. P. Paéz. 2000. Efecto del estado de desarrollo en el momento de la transferencia de nidos sobre la tasa de eclosión de la tortuga teracay, *Podocnemis unifilis*. *Vida Silvestre Neotropical* 7: 126-131.
- Ortega-G, A. F. 2005. Determinación del área de actividad y uso del hábitat de la tortuga bache *Chelydra serpentina acutirostris* reintroducida y silvestre en las madreviejas de La Trozada, El Madrigal, y La Herradura utilizando la técnica de radiotelemetría. Informe Técnico presentado a la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Fundación EcoAndina/ WCS Colombia, Cali, Colombia.
- Ortiz, A. P. y A. Massiris-C. 1993. Bases para el ordenamiento territorial. Pp. 848-872. *En*: Leyva, P. (Ed.). Colombia Pacífico, Tomo II. Proyecto Biopacífico INDERENA - DNP - GEF - PNUD – COL/92/G31. Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis" - FEN COLOMBIA. Bogotá, Colombia.
- Ortiz, M. L., P. A. Rodríguez y M. L. Bueno. 2005. Caracterización citogenética de la tortuga sabanera *Podocnemis vogli* (Rep-

P. Sánchez-D.

tilia: Testudinata: Podocnemididae). *Acta Biológica Colombiana* 10 (1): 19-33.

- Oversluijs-V., M. R. 2003. Animales de caza en la zona reservada Allpahuayo-Mishana. *Folia Amazónica* 14: 7-11.
- Pádua, L. F. M. 1981. Biología da reprodução, conservação e manejo da tartaruga-da-Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata, Pelomedusidae), na reserva Biológica do rio Trombetas, Pará, Tesis de Grado, Universidad de Brasilia. 133 pp.
- Pádua, L. F. M. y C. J. R. Alho. 1984. Avaliação do comportamento de nidifição em *Podocnemis expansa* (Testidinata, Pelomedusidae), durante cinco anos en área de proteção. *Brasil Forestal* (59): 59-61.
- Padial, J. M. y I. de la Riva. 2006. Taxonomic inflation and the stability of species lists: The perils of ostrich's behavior. *Systematic Biology* 55: 859-867.
- Páez V. P. y B. C. Bock. 1997. Nesting ecology of the yellow-spotted river turtle in the Colombian Amazon. Pp. 219-224. *En*: van Abemma J. (Ed.) Proceedings: Conservation, restoration, and management of tortoises and turtles - an international conference. New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York, USA.
- Páez, V. P. y B. C. Bock. 2004. Pre and post-hatching factors affecting juvenile growth rates in the yellow-spotted river turtle (*Podocnemis unifilis*). *Actualidades Biológicas* 26: 137-151.
- Páez, V. P., J. C. Correa-H., y A. M. Cano. 2009a. A comparison of maternal and temperature effects on sex, size and growth of hatchlings of the Magdalena River turtle (*Podocnemis lewyana*) incubated under field and laboratory conditions. *Copeia* 2009: 698-704.
- Páez, V. P., A. Restrepo, M. Vargas-R. y B. C. Bock. 2009b. *Podocnemis lewyana* Duméril 1852 - Magdalena river turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 024.1-024.6.
- Palacios-R., I. D., J. T. Bakker y A. Guevara-V. 1999. Tráfico y aprovechamiento de iguana e hicotea en la zona Caribe de Colombia. Latin American Environmental Society, Bogotá, Colombia. 81 pp.
- Pantoja-L., J. 2007. Aspectos da biologia reprodutiva de *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812, *Podocnemis sextuberculata* Cornalia, 1849 e *Podocnemis unifilis* Troschel, 1848 (Testudines, Podocnemididae) na Reserva Biológica do Abufari, Amazonas, Brasil. Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil. 73 pp.
- Pantoja-L., J., J. C. B. Pezzuti, A. S. Teixeira, D. Félix-S., G. H. Rebêlo, L. A. S. Monjelo y A. Kemenes. 2009. Selección de locales de nidificación y sobrevivencia de los nidos de las tortugas *Podocnemis* del bajo río Purus, Amazonas, Brasil. *Revista Colombiana de Ciencias Animal* 1: 37-59.
- Paolillo, A. 1982. Algunos aspectos de la ecología reproductiva de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en las playas del Orinoco Medio. Tesis de Grado, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Paredes-L., R., L. García-P., C. Guzmán-C., V. León-R. y T. M. Pérez. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. *Zootaxa* 1904: 1-166.
- Parham, J. F., C. R. Feldman y J. L. Boore. 2006. The complete mitochondrial genome of the enigmatic bigheaded turtle (*Platysternon*): Description of unusual genomic features and the reconciliation of phylogenetic hypotheses based on mitochondrial and nuclear DNA. *BMC Evolution and Biology* 6: 11.
- Pearse, D. E., A. D. Arndt, N. Valenzuela, B. A. Miller, V. Cantarelli y J. W. Sites, Jr. 2006a. Estimating population structure under nonequilibrium conditions in a conservation context: Continent-wide population genetics of the giant Amazon river turtle, *Podocnemis expansa* (Chelonia; Podocnemididae). *Molecular Ecology* 15: 985-1006.
- Pearse, D. E., R. B. Dastrup, O. Hernandez y J. W. Sites, Jr. 2006b. Paternity in an Orinoco population of endangered Arrau river turtles, *Podocnemis expansa* (Pleurodira; Podocnemididae), from Venezuela. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 232-238.
- Peñaloza, C. L. 2010. Towards sustainable harvest of sideneck river turtles (*Podocnemis spp*) in the middle Orinoco, Venezuela. Tesis Doctoral, Duke University, Durham, North Carolina, USA. 108 pp.
- Pereira, L. A., A. L. de Sousa, M. V. J. Cutrim y P. E. Moreira. 2007. Caracteristicas ecológicas do habitat de *Kinosternon scorpioides scorpioides* Linnaeus, 1766 (Reptilia, Chelonia, Kinosternidae) no municipio de São Bento-Baixada Maranhense (Maranhão, Brasil). *Boletin do Laboratório de Hidrobiologia* 20: 9-14.
- Pérez, J. V. 2007. Tasa de crecimiento y rango habitacional de *Rhinoclemmys nasuta* en isla Palma, Pacífico colombiano. Trabajo de Grado, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 40 pp.
- Pérez, J. V., A. Giraldo, J. L. Carr y J. Alegría. En prensa. Growth in *Rhinoclemmys nasuta* (Cryptodira: Geoemydidae) from isla Palma on the Pacific coast of Colombia. *Chelonian Conservation and Biology*.
- Pérez-E., J. L. y A. O. Paolillo. 1997. Diet of the pelomedusid turtle *Peltocephalus dumerilianus* in the Venezuelan Amazon. *Journal of Herpetology* 31: 173-179.
- Peters, W. C. H. 1862. Über einen neuen *Phyllodactylus* aus Guayaquil. Monatsberichte der Königlichen Preußiche Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1862: 626-627.
- Pezzuti, J. C. B. 1998. Reprodução da iaçá, *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Pelomedusidae), na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. Tesis de Maestría, PPG-BTRN, INPA/UFAM. Manaus, Brasil. 78 pp.
- Pezzutti, J. C. B. 2003. Ecologia e etnoecología de quelônios no Parque Nacional do Jaú, Amazonas, Brasil. Tesis de Doctorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 187 pp.
- Pezzuti, J. C. B. y R. C. Vogt. 1999. Nesting ecology of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Pelomedusidae) in the Japura river, Amazonas, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 419-424.
- Pezzuti, J. C. B., G. H. Rebêlo, D. Félix da Silva, J. Pantoja y M. C. Ribeiro. 2004. A Caça e a Pesca no Parque Nacional do Jaú. Pp. 213-229. *En*: Borges, S. H., S. Iwanaga, C. C. Durigan y M. R. Pinheiro (Eds.). Janelas Biodiversidade - Parque Nacional Jaú. Ed. Ipiranga, Brasília, Brasil.
- Phillips, C. A., W. W. Dimmick y J. L. Carr. 1996. Conservation genetics of the common snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Conservation Biology* 10: 397–405.
- Platt, T. R. 2000. *Neopolystoma fentoni* n. sp. (Monogenea: Polystomatidae) a parasite of the conjunctival sac of freshwater turtles in Costa Rica. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 95: 833-837.
- Plimmer, H. G. 1913. Report on the details which occurred in the Zoological Gardens during 1912, together with the blood parasites found during the year. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1913: 141-149.
- Portal, R. R., M. A. S. Lima, V. L. F. Luz, Y. S. L. Bataus y I. J. Reis. 2002. Espécies utilizadas na alimentação de *Podocnemis unifilis*, Troschel 1948 (Reptilia, Testudinae, Pelomedusidae) na região do Pracuúba – Amapá-Brasil. *Ciência Animal Brasileira* 3: 11–19.
- Portocarrero, M. 2008. Tortugas del género *Podocnemis*. Pp. 77-89. *En:* Trujillo, F. M. Portocarrero y C. Gómez (Eds.). Plan de manejo y conservación de especies amenazadas de la Reserva de Biosfera El Tuparro: delfines de río, manatíes, nutrias, jaguares y tortugas del género *Podocnemis*. Proyecto Pijiwi Orinoco. Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Forest Conservation Agreement. Bogota, Colombia.
- Pritchard, P. C. H. 1964. Turtles of British Guiana. *Journal of the British Guiana Museum of Zoology* 39: 19-45.
- Pritchard, P. C. H. 1979. Encyclopedia of turtles. T. F. H. Publications, Inc., Neptune, USA. 895 pp.
- Pritchard, P. C. H. 1984. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. *Symposium of Zoological Society of London* 52: 87–110.
- Pritchard, P. C. H. 2008. *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) – Matamata turtle. *Chelonian Research Monographs* 5: 020.1-020.10.
- Pritchard, P. C. H. y P. Trebbau. 1984. Turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 414 pp.
- Proyecto ATSAPANI 2012. Programa de conservación de tortugas amenazadas de

P. Sánchez-D.

los humedales llaneros. Fundación Omacha, Bogotá, Colombia.

- Raeder, F. L. 2003. Elaboração de Plano para Conservação e Manejo de Aves e Quelônios na Praia do Horizonte, Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, AM. Tesis de Maestría, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil. 55 pp.
- Ramírez, M. V. 1956. Estudio biológico de la tortuga "arrau" del Orinoco, Venezuela. *Agricultor Venezolano* 21: 44-63.
- Ramírez-P., J. 2005. Ciclos de postura anual ex situ de *Rhinoclemmys melanosterna, R. diademata* y de sus híbridos (Reptilia: Tetudines: Emydidae: Batagurinae). *Acta Biológica Colombiana* 10 (2): 113.
- Ramo, C. 1980. Biología del galapago (*Podocnemis vogli* Muller 1935), en el Hato del río Frío, llanos de Apure, Venezuela. Tésis doctoral, Universidad de Navarra, Pamplona, España. 161 pp.
- Rebêlo, G. H. 1991. Um novo habitat e localidade para *Podocnemis erythrocephala* (Spix 1824) (Testudines: Pelomedusidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica* 7: 71-75.
- Rebêlo, G. y J. B. C. Pezzuti. 2000. Percepções sobre o consumo de quelônios na Amazônia. Sustentabilidade e alternativas ao manejo atual. *Ambiente y Sociedade* 6/7: 85-104.
- Reid, B. N., M. Le, W. P. McCord, J. B. Iverson, A. Georges, T. Bergmann, G. Amato, R. Desalle y E. Naro-M. 2011. Comparing and combining distance-based and character-based approaches for barcoding turtles. *Molecular Ecology Resources* 11: 956-967.
- Renjifo, J. M., C. Lasso y M. Morales-B. 2009. Herpetofauna de la Estrella Fluvial de Inírida (ríos Inírida, Guaviare, Atabapo y Orinoco), Orinoquia colombiana: lista preliminar de especies. *Biota Colombiana* 10: 171-178.
- Rentería-M. y Forero-M. Range extension of *Kinosternon dunni* Schmidt, 1947 (Reptilia, Testudines, Kinosternidae) in Chocó, Colombia. Check List. (En prensa).
- Restrepo, A. 2008. Diferencias poblacionales y estado de conservación de la tortuga de río, *Podocnemis lewyana*, en la Depresión Momposina, Colombia. Tesis de Maestría, Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 109 pp.
- Restrepo, A., V. J. Piñeros y V. P. Páez. 2006. Nest site selection by female *Trachemys callirostris* (Testudinata: Emydidae) in the Mompos Depression of Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 249–253.
- Restrepo, A., V. J. Piñeros y V. P. Páez. 2007. Características reproductivas de la tortuga *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata: Emydidae) en isla León, Depresión Momposina, Colombia. *Caldasia* 29: 1–17.
- Restrepo, A., V. P. Páez, C. López y B. C. Bock. 2008a. Distribution and status of *Podocnemis lewyana* in the Magdalena river drainage of Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 45-51.
- Restrepo, A., B. C. Bock y V. P. Páez. 2008b. Genetic variability in the Magdalena River turtle, *Podocnemis lewyana* (Duméril, 1852), in the Mompos Depresion, Colombia. *Actualidades Biológicas* 30: 151-159.
- Rhodin, A. G. J., R. A. Mittermeier, A. L. Gardner y F. Medem. 1978. Karyotypic analysis of the *Podocnemis* turtles. *Copeia* 1978: 723-728.
- Rhodin, A. G. J., F. Medem, y R. A. Mittermeier. 1981. The occurrence of neustophagia among podocnemine turtles. *British Journal of Herpetology* 6: 175-176.
- Rivera, M. 2010. Análisis de una estrategia de conservación para *Podocnemis unifilis* en la Estación de Biodiversidad Tiputini. Tesis de Grado, Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador. 30 pp.
- Rivas, G., W. McCord, T. Barros y C. Barrios-A. 2007. *Rhinoclemmys diademata (*Mertens, 1954) or "Galapago de Maracaibo" (Testudines: Geoemydidae): An unprotected turtle in the Maracaibo Basin, Venezuela. *Radiata* 16 (1): 16-23.
- Rivas, G., F. Rojas-R., W. McCord y C. Molina. 2008. Galápago del Maracaibo. *Rhinoclemmys diademata*. Pp. 164. *En:* Rodríguez, J. P. y F. Rojas-S. (Eds.). Libro rojo de la fauna venezolana. Tercera edición. Provita y Shell Venezuela, S. A. Caracas Venezuela.
- Rocha, M. B. da y F. de Barros-M. 1990. Reproductive biology of *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) in captivity. Tortoises and Turtles (IUCN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group) 5: 8.
- Rodríguez, L. y M. K. Rylander. 1984. Notes on the biology of the tortoise *Geochelone denticulata* in Peru. *Amphibia-Reptilia* 5: 323-327.
- Rodríguez-M., J. V., F. Arjona-H., T. Muto, J. N. Urbina-C., P. Bejarano-M., C. Ruiz-A., M. C. Diaz Granados, E. Palacios, M. I. Moreno, A. Gómez Rodríguez y Geothinking Ltda. 2010. Ara Colombia. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de la Gestión Institucional Estatal (Módulo OtusColombia) y la Afectación a la Biodiversidad Sensible y al Patrimonio Cultural (Módulo Tremarctos-Colombia). Versión 1.0 (03; 06; 2011) Conservación Internacional-Colombia y Contraloría General de la República e Instituto Nacional de Vías - INVIAS. Bogotá Colombia. Sistema de información en línea disponible en http://www.tremarctoscolombia.org/
- Rojas-R., F., A. Ferrer y J. Señaris. 2011. Tortugas continentales de la Orinoquia venezolana. Situación actual e iniciativas para su conservación y uso sustentable. Pp. 175-206. *En:* Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-P., G. Corzo, y A. Machado-A. (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.
- Roze, J. A. 1964a. Pilgrim of the river. *Natural History* 73: 35-41.
- Roze, J. A. 1964b. Pilgrim of the Orinoco. *Animals Magazine* 1964: 430-433.
- Rudloff, H. W. 1990. Vermehrung von Terrarientieren-Schildkröten. Urania-Verlag, Leipzig, Alemania.
- Rueda-A., J. V. 1999. Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Volumen suplemento especial): 475-498.
- Rueda-A., J. V., P. A. Galvis, C. López y G. Y. Lozano. 2004. Estudio sobre la distribución geográfica y el estatus ecológico de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en el bajo Sinú, departamento de Córdoba. Conservación Internacional, Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge. Diagnóstico y acciones de conservación de especies acuáticas amenazadas en la ecoregión del bajo Sinú. Informe final CI-CVS, Colombia. 53 pp.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M., R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. de La Ossa-V., J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Bogotá. 538 pp.
- Ruiz-P., O., O. V. Castaño-M., G. Cárdenas-A. y N. Gallego-G. 2006. *Batrachemys dahli* (Zangerl y Medem 1958) (Testudines: Chelidae), en el departamento de Córdoba, Colombia. *En:* Andrade-C., M. G., J. Aguirre y J. V. Rodríguez-M. (Eds.). Programa y resúmenes del Segundo Congreso Colombiano de Zoología, Conocer, Conservar y Utilizar Sosteniblemente la Fauna de Colombia. Santa Marta, Colombia.
- Runjaic, F. R. y E. Marin. 2005. *Podocnemis expansa* (Amazonian giant river turtle). Predation. *Herpetological Review* 36: 168.
- Salera-J., G., A. Malvasio y T. C. G. Portelinha. 2009. Avaliação da predação de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Javaés, Tocantins. *Acta Amazonica* 39: 207-214.
- Salizar, P. 2004. Primer registro para el Perú de *Nematophilia grandis* (Diesing, 1839) Travassos, 1934 (Trematoda, Diplodiscidae) en *Podocnemis unifilis* (Troschel, 1848) (Testudines, Pelomedusidae). *Revista Peruana de Biología* 11: 37-40.
- Salizar, P. y L. Sánchez. 2004. Primer registro para el Perú de *Nematophila grandis* (Diesing, 1839) Travassos, 1934 (Trematoda, Diplodiscidae) en *Podocnemis unifilis*

P. Sánchez-D.

(Troschel, 1848) (Testudines, Pelomedusidae). *Revista Peruana de Biología* 11: 37-40.

- Sampedro-M., A., M. Ardila-M. y S. Fuentes-O. 2003. Aspectos de la morfometría de la jicotea colombiana (*Trachemys scripta callirostris*: Chelonia, Emydidae) y sus posibles ventajas para la supervivencia. *Revista Biológica* 17: 114–119.
- Sánchez, N., M. Tantalean, D. Vela, y A. Méndez. 2006. Parásitos gastrointestinales de la taricaya, *Podocnemis unifilis* (Troschel, 1848) (Testudines: Podocnemididae) de Iquitos, Perú. *Revista Peruana de Biología* 13: 119-120.
- Santos, P. L. y B. M. Huertas-A. (Eds.). 2003. Programa de desarrollo sostenible de la región de La Mojana. Departamento Nacional de Planeación, Bogotá, Colombia. 567 pp.
- Santos, R. C. 2008. Estrutura genética das populações de irapuca (*Podocnemis erythrocephala*, Podocnemididae) da Amazônia brasileira: implicações para a conservação. Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal do Amazonas – UFAM. Manaus, Brasil. 64 pp.
- Santos-J., L. B. 2009. Dieta de *Podocnemis erythrocephala* (Testudines: Podocnemididae) no Parque Nacional do Jaú, Amazonas, Brasil. Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Manaus, Brasil. 29 pp.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. A herpetofauna between two Continents, between two Seas. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 934 pp.
- Schmidt, K. P. 1941. The amphibians and reptiles of British Honduras. *Field Museum of Natural History, Zoology Series* 22: 475-510.
- Schmidt, K. P. 1946. Turtles collected by the Smithsonian Biological Survey of the Panamá Canal Zone. Smithsonian Miscellaneous Collections. Washington 106: 1-9.
- Schmidt. K. P. 1947. A new kinosternid turtle from Colombia. *Fieldiana Zoology* 31: 109-112.
- Schneider, L., L. Belger, J. Burger, R. C. Vogt y C. R. Ferrara. 2010a. Mercury levels in muscle of six species of turtles eaten by people along the río Negro of the Amazon basin. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 58: 444-450.
- Schneider, L, C. R. Ferrara y R. C. Vogt. 2010b. Description of behavioral patterns of *Podocnemis erythrocephala* (Spix 1824) (Testudines: Podocnemididae) (Red-headed river turtle) in captivity, Manaus, Amazonas, Brazil. *Acta Amazônica* 40: 763-770.
- Schneider, L., C. R. Ferrara, R. C. Vogt y A. V. Guilhon. 2011. Nesting ecology and nest predation of *Phrynops geoffroanus* (Testudines, Chelidae) in the Guaporé River of the Brazilian and Bolivian Amazon. *Chelonian Conservation and Biology*, 10: 206-212.
- Schneider, L., J. B. Iverson y R. C. Vogt. 2012. *Podocnemis unifilis*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 890: 1-33.
- Schweigger, A. F. 1812. Monographiae Cheloniorum. Königsberg. Königsberger Archiv für Naturwissenschaft und Mathematik 1: 271–368, 406–462.
- Seidel, M. E. 2002. Taxonomic observations on extant species and subspecies of slider turtles, genus *Trachemys*. *Journal of Herpetology* 36: 285–292.
- Siedel, M. E., J. B. Iverson y M. D. Adkins. 1986. Biochemical comparisons and phylogenentic relationships in the family Kinosternidae (Testudines). *Copeia* 1986: 285-294.
- Seddon, J. M., A. Georges., P. R. Baverstock y W. Mccord. 1997. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7 : 55–61.
- Sexton, O. J. 1960. Notas sobre la reproducción de una tortuga Venezolana, la *Kinosternon scorpioides*. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 20: 189-197.
- Shaffer, H. B., P. Meylan y M. L. McKnight. 1997. Tests of turtle phylogeny: Molecular, morphological and paleontological approaches. *Systematic Biology* 46: 235-268.
- Shaffer, H. B., D. E. Starkey y M. K. Fujita 2008. Molecular insights into the systematics of the snapping turtles (Chelydridae). Pp. 44-49. *En*: Brooks, R. J., A. C. Steyermark y M. S. Finkler (Eds.). Biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Shain, D. H., M. I. A. Guevara, A. L. Coral, W. G. R. Crampton y J. S. Albert. 2007. A survey of freshwater annelids in the Peruvian Amazon, South America. *Acta Hydrobiologica Sinica* 31: 47-51.
- Shiau, T.-W., P.-C. Hou, S.-H. Wu y M.-C. Tu. 2006. A survey on alien pet reptiles in Taiwan. *Taiwania* 51: 71-80.
- Siebenrock, F. 1909. Synopsis der rezenten Schildkröten, mit Berucksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* Supplement 10: 427-618.
- Silva, T. J., L. A. S. Monjeló, M. N. S. Viana, J. C. Pezzuti, P. C. M. Andrade, R. C. Vogt y I. P. Farias. 2011. Population genetics analysis of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemidae): Lack of population structure in the central Amazon basin. *Genetics and Molecular Research* 10: 1393-1402.
- Sites, J. W. y K. A. Crandall. 1997. Testing species boundaries in biodiversity studies. *Conservation Biology* 11: 1289–1297.
- Sites, J. W., Jr., J. W. Bickham, M. W. Haiduk y J.B. Iverson. 1979. Banded karyotypes of six taxa of kinosternid turtles. *Copeia* 1979: 692-698.
- Sites, J. W., Jr., N. N. FitzSimmons, N. J. da Silva y V. H. Cantarellli. 1999. Conservation genetics of the giant Amazon river turtle (*Podocnemis expansa*; Pelomedusidae): Inferences from two classes of molecular markers. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 454-463.
- Smith, N. J. H. 1979. Quelônios aquáticos da Amazônia: um recurso ameaçado. *Acta Amazonica* 9: 87-97.
- Smith, N. J. H. 1979. Aquatic turtles of Amazonia: An endangered resource. *Biological Conservation* 16: 165-176.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. "1979" 1980. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. VI. Guide to Mexican turtles. Johnson Publishers, North Bennington, Vermont, USA.
- Snedigar, R. y E. Rokosky. 1950. Courtship and egg laying of captive *Testudo denticulata*. *Copeia* 1950: 46-48.
- Soini, P. 1995. Bioecología de la taricaya (*Podocnemis unifilis*): datos nuevos y actualizaciones. Pp. 353-361. *En*: Soini P., A. Tovar y U. Valdez (Eds.). Reporte Pacaya-Samiria. Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana, 1979-1994. Centro de Datos para la Conservación, Universidad Nacional Agraria La Molina. Iquitos, Perú.
- Soini, P. 1996. Reproducción, abundancia y situación de quelonios acuáticos en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Perú. *Folia Amazónica* 8: 147-164.
- Soini, P. 1997. Biologia y manejo de la Tortuga *Podocnemis expansa* (Testudines, Pelomedusidae). Secretaria Pro Tempore Venezuela, Caracas, Venezuela. 56 pp.
- Soini, P. 1999. Un manual para el manejo de los quelonios acuáticos en la Amazonía Peruana (charapa, taricaya y cupiso). Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Iquitos, Perú. 68 pp.
- Souza, R. R. y R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *Journal of Herpetology* 28: 453-464.
- 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., H. B. Shaffer, J. B. Iverson y W. P. McCord. 2004. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 164-182.
- Spix, J. B. von. 1824. Animalia nova; sive, Species novae Testudinumet Ranarum, quas in itinere per Brasiliamannis 1817-20 collegit et descripsit. F. S. Hübschmann, Múnich, Alemania. 53 pp.
- Stafford, P. J. y J. R. Meyer. 2000. A guide to the reptiles of Belize. Academic Press, New York, New York, USA. 356 pp.
- Stephens, P. R. y J. J. Weins. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 577-610.
- Stevenson, P. R., C. A. Borda, A. M. Rojas y M. Alvarez. 2007. Population size, habitat choice, and sexual dimorphism of the

P. Sánchez-D.

Amazonian tortoise (*Geochelone denticulata*) in Tinigua Park, Colombia. *Amphibia-Reptilia* 28: 217-226.

- Strauch, A. 1862. Chelonologische Studien: Mit besonderer Beziehung auf die Schildkrötensammlung der Kaiserlichen. *Akademie der Wissenschaften zu St.-Petersburg. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg* VIIme Série 5: 1-196.
- Strong, J. M. 2005. Seed dispersal and the ecological implications of hunting *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. Tesis de Maestría, State University of New York, Syracuse, New York, USA. 121 pp.
- Strong, J. M. y J. M. V. Fragoso. 2006. Seed dispersal by *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. *Biotropica* 38: 683-686.
- Stuart, L. C. 1935. A contribution to the knowledge of the herpetology of a portion of the savanna region of central El Petén, Guatemala. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology. University of Michigan* 29: 1-56.
- Thomé-S., M. J. F. 2005. Fontes autotróficas de energia para peixes do canal principal e quelônios ao longo da bacia do médio rio Negro, Amazônia – Brasil. Tesis Doctoral, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Universidade Federal do Amazonas – UFAM. Manaus, Brasil. 78 pp.
- Thomson, R. C., A. M. Shedlock, S. V. Edwards y H. B. Shaffer. 2008. Developing markers for multilocus phylogenetics in non-model organisms: a test case with turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:514–525.
- Thomson, R. C y H. B. Shaffer. 2010. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. *Systematic Biology* 59:42–58.
- Thorbjarnarson, J. B., N. Pérez y T. Escalona. 1993. Nesting of *Podocnemis unifilis* in the Capanaparo River, Venezuela. *Journal of Herpetology* 27: 344-347.
- Thorbjarnarson J. B. y R. da Silveira. 1996. *Podocnemis unifilis* (yellow-headed side-neck). Nesting. *Herpetological Review* 27: 77-78.
- Trujillo, F., J. C. Alonso, M. C. Diazgranados y C. Gómez (Eds.). 2008. Fauna acuática amenazada en la Amazonia colombiana. Análisis y propuestas para su conservación. Fundación Omacha, Fundación Natura, Instituto Sinchi, Coorpoamazonía. Bogotá, Colombia. 152 pp.
- Trujillo, F., L. M. Jiménez-R., J. Aldana, M. V. Rodríguez-M., A. Caro y P. Rodríguez. 2011. Uso y manejo de la fauna silvestre en la Orinoquia colombiana: cacería y tráfico de especies. Pp. 149-172. *En:* Lasso C. A. , A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-P, G. Corzo, y A. Machado-A. (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas Prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia.
- TTC -Turtle Conservation Coalition. 2011. Turtles in trouble: The world´s 25+most endangered tortoises and freshwater turtles – 2011. Lunenburg, Massachusetts. 54 pp.
- TTWG-Turtle Taxonomy Working Group. 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5: 000.165-000.242.
- Tucker, J. K., D. Moll y E. O. Moll. 1999. Growth of slider turtles (*Trachemys scripta*) from temperate and tropical populations. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 464-467.
- Ulloa-D., G. 2006. Programa de conservación y manejo *ex situ*, de la tortuga morrocoy (*Geochelone carbonaria*). Formulación e implementación de una estrategia para la conservación de la biota cordobesa. Conservación Internacional, Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge- CVS. Informe interno. Montería, Córdoba, Colombia. 53 pp.
- Ushiñahua-A., M., A. Acosta-D., E. Tirado-H, N. Bendayan-A. y E. Pezo-L. 2008. Biología reproductiva de la hembra de *Geochelone* (*Chelonoidis*) *denticulata*, (Linneus, 1766) (Testudinidae), comercializada en Iquitos – Perú. *http://www.unapiquitos.edu.pe/ oficinas/iiunap/archivos/2008/biologia/ARTICULO-MeriUSHUNAHUA.pdf*
- Valenzuela, N. 2000. Multiple paternity in side-neck turtles *Podocnemis expansa*: Evidence from microsatellite DNA data. *Molecular Ecology* 9: 99-105.
- Valenzuela, N. 2001a. Constant, shift, and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa*. *Ecology* 82: 3010-3024.
- Valenzuela, N. 2001b. Genetic differentiation among nesting beaches in the highly migratory giant river turtle (*Podocnemis expansa*) from Colombia. *Herpetologica* 57: 48-57.
- Valenzuela, N., D. C. Adams, R. M. Bowden y A. C. Gauger. 2004. Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: A powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia* 2004: 735-742.
- Vanzolini, P. E. 1977. A brief biometrical note on the reproductive biology of some South American *Podocnemis* (Testudines, Pelomedusidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*. 31: 79-102.
- Vanzolini, P. E. 2003. On clutch size and hatchling success of the South American turtles *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) and *P. unifilis* Troschel, 1948 (Testudines, Podocnemididae). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 75: 415-430.
- Vanzolini, P. E., A. M. M. Ramos-C. y L. J. Vitt. 1980. Repteis das Caatingas. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, Brasil. 161 pp.
- Vargas-S., F. y M. E. Bolaños-L. 1999. Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Suplemento Especial): 499-511.
- Vargas-R., M., Y. Chiari, O. V. Castaño-M. y S. B. J. Menken. 2006. First genetic survey on the Magdalena's endemic fresh water turtle *Podocnemis lewyana* (Testudines, Podocnemididae) and its relation with human communities. Consequences for the species conservation. Final report, 49 pp. www.fundacionbiodiversa.org/proyectos_tortuga.htm.
- Vargas-R., M., Y. Chiari, O. V. Castaño-M. y S. Menken. 2007a. Low genetic variability in the endangered Colombian endemic freshwater turtle *Podocnemis lewyana* (Testudines, Podocnemididae). *Contributions to Zoology* 76: 1-7.
- Vargas-R., M., N. Meza-F., A. González-Z. y O. V. Castaño-M. 2007b. Participatory research towards the conservation of the endangered-endemic river turtle *Podocnemis lewyana* in the upper Magdalena River, Colombia. Final report, 60 pp. http://www.fundacionbiodiversa.org/proyectos_tortuga.htm.
- Vargas-R., M., O. V. Castaño-M. y U. Fritz. 2008. Molecular phylogeny and divergence times of the ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). *Organisms, Diversity and Evolution* 8: 388-398.
- Vargas-R., M., J. Maran y U. Fritz. 2010. Red- and yellow-footed tortoises, *Chelonoidis carbonaria* and *C. denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), in South American savannahs and forests: Do their phylogeographies reflect distinct habitats?. *Organisms Diversity and Evolution* 10: 161-172.
- Vargas-R., M., H. Stuckas., O. V. Castaño-M. y U. Fritz. 2011. Extremely low genetic diversity and weak population differentiation in the endangered Colombian river turtle *Podocnemis lewyana* (Testudines: Podocnemididae). *Conservation Genetics* 13:65–77.
- Vargas-R., M., J. Michels, O. V. Castaño-M., G. Cárdenas-A., N. Gallego-G. y U. Fritz. Weak genetic divergence between two South American side-necked turtles (Testudines: Pleurodira:Chelidae: *Mesoclemmys dahli* and *M. zuliae*). *Amphibia-Reptilia*. (En prensa).
- Vitt, L. J y J. P. Caldwell. 2009. *Herpetology*. Academic Press. 3ª Edición. Oxford, UK. 694 pp.
- Vogt, R. C. 1990. Reproductive parameters of *Trachemys scripta venusta* in southern Mexico. Pp. 162-168. *En*: Gibbons, J. W. (Ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

- Vogt, R. C. 1994. Temperature controlled sex determination as a tool for turtle conservation. *Chelonian Conservation and Biology* 1: 159-162.
- Vogt, R. C. 2001. Turtles of the Rio Negro. Pp. 245-262. *En*: Chao, N. L., P. Petry, G. Prang, L. Sonneschien y M. Tlusty (Eds.). Conservation and management of ornamental fish resources of the Rio Negro Basin, Amazonia, Brazil - Project Piaba. Ed. Universidade do Amazonas. Manaus, Brasil.
- Vogt, R. C. 2008. Amazon turtles. Wust Editions, Grafica Biblos, Lima, Perú. 104 pp.
- Vogt, R. C. y S. Guzmán. 1988. Food partitioning in a Neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988: 37-47.
- Vogt, R. C. y O. Flores-V. 1992. Effects of incubation temperature on sex determination in a community of Neotropical freshwater turtles in southern Mexico. *Herpetologica* 48: 265-270.
- Vogt, R. C., V. C. Cantarelli y G. A. de Carvalho. 1994. Reproduction of the cabeçudo in the Biological Reserve of Río Trombetas, Pará, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 1: 145-148.
- von Hildebrand, P. 1985. Study on the biology and conservation of *Podocnemis expansa* in the río Caquetá of eastern Colombia. Informe a WWF-US. 9 pp.
- von Hildebrand, P., N. Bermudez y M. C. Peñuela. 1997. La tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el bajo río Caquetá, Amazonas, Colombia: aspectos de la biología reproductiva y técnicas para su manejo. Disloque Editores, Bogotá, Colombia. 152 pp.
- Wagler, J. G. 1833. Descriptiones et icons Amphibiorum. Tres partes cum XXXVI tabulis. Monachii: J. G. Cottae, Múnich, Alemania. 30 plates.
- Walker, P. 1989. *Chelonoidis denticulata*. Yellow-footed Tortoise, Forest Tortoise. Pp. 22-23. *En:* Swingland, I. R. y M. W. Klemens (Eds.). The Conservation biology of tortoises. *Occasional Papers of the UICN Species Survival Commission (SSC)* 5, Gland, Suiza.
- Warwick, C. 1986. Red-eared terrapin farms and conservation. *Oryx* 20: 237–240.
- Wermuth, H. y R. Mertens. 1961. Schildkröten, Krocodile, Bruckenechsen. Gustav Fischer Verlag. Siena. 472 pp.
- Wettstein, O. 1934. Ergebnisse der österreichischen biologischen Costa Rica-Expedition 1930: Die Amphibien und Reptilien. *Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 143: 1-39.
- Williams, E. 1954a. A key and description of the living species of the genus *Podocnemis* (sensu Boulenger) (Testudinata, Pelomedusidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 111 (8): 279-295.
- Williams, E. E. 1954b. New or redescribed pelomedusid skulls from the Tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusidae). A podocnemide skull from the Miocene of Moghara, Egypt. *Breviora* 39: 1–8.
- Williams, E. E. 1956. *Pseudemys scripta callirostris* from Venezuela with a general survey of the *scripta* series. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 115: 145-160.
- Williams, E. E. 1960. Two species of tortoises in northern South America. *Breviora* 120: 1-13.
- Yamaguti, S. 1958. Systema helminthum. Volume I. The digenetic trematodes of vertebrates - Part I. New York Interscience Publishing, New York, New York. 1590 pp.
- Yntema, C. L., 1979. Temperature levels and periods of sex determination during incubation of eggs of *Chelydra serpentina*. *Journal of Morphology* 159: 17-27.
- Zangerl, R. y F. Medem. 1958. A new species of chelid turtle, *Phrynops* (*Batrachemys*) *dahli*, from Colombia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 119: 373-390.
- Zenteno-R., C. E. y C. Bouchot-C. 2001. Reproducción de la tortuga pinta (*Trachemys scripta venusta*) en una laguna de la planicie costera Veracruzana. *Revista Universidad y Ciencia* 17: 37-42.
- Zerecero, M. C. 1948. Un trematodo de la vejiga urinaria de *Kinosternon leucostomum* A. Dum., de la cuenca del Papaloapan. Anales del Instituto de Biología UNAM 19: 163-168.

Caño Guachiría (Casanare). Foto: A. Castro

Foto: O. Hernández

19. Amenazas a las poblaciones de tortugas continentales de Colombia

Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso, Fernando Trujillo, Jaime De La Ossa, Germán Forero y Vivian P. Páez.

Quinta parte: CONSERVACIÓN

Las tortugas continentales se encuentran amenazadas en la actualidad por múltiples razones, las cuales son abordadas y agrupadas en este capítulo de dos maneras. La primera, que se denominan amenazas directas, son las que tienen que ver con acciones dirigidas al uso directo de los individuos y la segunda, que se llamaran amenazas indirectas, son aquellas relacionadas con el deterioro ambiental y sus consecuencias.

Muchas poblaciones rurales en el mundo dependen de la biodiversidad para su subsistencia, la cual se basa en la pesca, la caza, los productos forestales no madereros y la agricultura (UNDP 2010). Por ejemplo, en Colombia la fauna es fuente importante de proteína para las comunidades rurales, las cuales representan aproximadamente el 27% de la población total del país. Solamente en la región amazónica colombiana se extrae anualmente un aproximado de 4'000.000 de individuos de diferentes especies de fauna silvestre, lo que representa 40.000 toneladas de carne (Gómez *et al.* 1994). Entre las especies que son extraídas se encuentran las tortugas, que sirven no sólo para el consumo humano sino que también se utilizan de forma ornamental, medicinal, como mascotas y para comercio ilegal. Respecto a este último, no hay datos que permitan establecer el impacto para cada especie, así como el impacto sobre los ecosistemas (Mancera y Reyes 2008).

En cuanto a las amenazas indirectas, las tortugas continentales colombianas han sido gravemente afectadas por la destrucción del hábitat, la cual es reportada como una de las causas principales de la disminución poblacional de tortugas terrestres y de agua dulce en el mundo (Klemens 2000). Los humedales se encuentran entre los ecosistemas más amenazados a nivel mundial y se estima que se ha perdido cerca del 50% de los humedales del planeta en el último siglo, a causa de la irrigación para agricultura, desarrollo urbano y sistemas de regulación de agua (Shine y Klemm 1999). Debido al hecho de que muchas especies de tortugas cumplen su ciclo de vida en diferentes tipos de hábitats, se ven afectadas por actividades humanas

F. Trujillo

que alteran tanto los ecosistemas terrestres, como los acuáticos. Así, aunque algún hábitat que utilice una especie se encuentre en buen estado de conservación, si alguna de las áreas dependientes de su ciclo vital es destruida o alterada, la población puede declinar.

19.1 Amenazas directas: uso y tráfico

(Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso, Fernando Trujillo y Jaime De La Ossa)

Usos de las tortugas continentales

El aprovechamiento de las tortugas acuáticas y terrestres comenzó con la llegada de los primeros grupos indígenas al continente hace más de 14 mil años, de acuerdo a la teoría del poblamiento temprano (Cooke *et al.* 2007). La literatura desde la época colonial documenta el uso de la carne y los huevos de quelonios por parte de los grupos indígenas y los colonos para el consumo (Bates 1863, La Condomine 1992, Goulding *et al.* 1996). Además, había toda una industria para el uso de huevos de tortugas amazónicas para la extracción de aceite (Smith 1979). Las crónicas de naturalistas como Gumilla (1791), Ferreira (1786), Bates (1863) y von Humboldt (1852) describen la abundancia de las tortugas charapa (*Podocnemis expansa*) y terecay (*Podocnemis unifilis*) en la Amazonia y Orinoquia, donde los indígenas cosechaban cada verano huevos y tortugas como alimento, e incluso construían corrales donde las mantenían como reserva proteica a lo largo del año. El patrón de consumo se alteró significativamente con la llegada de misioneros y comerciantes a la Amazonia en 1780, comenzando un uso muy importante de huevos y tortugas para la producción de aceite. Bates (1863) reportó que en 1860 se exportaron 6.000 barriles de aceite de tortuga equivalentes a 48 millones de huevos, es decir el esfuerzo reproductivo de cerca de 400.000 tortugas. Sin duda, esta época y este patrón de explotación cambio significativamente la estructura poblacional de estas especies en la región.

Hoy en día las tortugas siguen siendo usadas como alimento, mascotas y medicina (De La Ossa *et al.* 2011). Durante las últimas décadas muchas poblaciones de tortugas han sufrido drásticas disminuciones debido a la caza y comercio de carne y huevos para consumo humano y venta de neonatos o juveniles para mascotas. De las 27 especies de tortugas continentales reportadas en Colombia, hay evidencias de algún tipo de uso para 22 de ellas, siendo en su mayoría para el consumo (Tabla 1).

Uso para consumo (alimento)

El uso más generalizado de tortugas continentales en Colombia es el consumo, que en algunos casos tiene implicaciones socioculturales. Por ejemplo, en el Amazonas (río Caquetá), en un principio su consumo era rigurosamente restringido a los ancianos y algunos adultos preparados, y tenía para la juventud la connotación de enfermedades graves y envejecimiento. Estas restricciones culturales sobre el consumo de la charapa (*Podocnemis expansa*) se perdieron o se volvieron cada vez más laxas con el contacto con las culturas foráneas. Hoy en día las mujeres, los jóvenes y los niños comen charapa con o sin curación, lo que ha significado un aumento considerable del consumo de huevos, tortuguillos, juveniles y adultos (von Hildebrand *et al.* 1997). Igualmente pasó en otras zonas del país, determinando que el Estado colombiano en los años 60 estableciera medidas restrictivas para el uso de algunas especies (Capítulo 20), permitiendo la caza solo a nivel de subsistencia. En la actualidad en las cuencas del Amazonas y Orinoco, el consumo de las tortugas ya no es exclusivo de los indígenas, sino que ha sido adoptado por los llamados colonos y campesinos, quienes consumen (o comercian) el recurso de manera complementaria, mientras que para los indígenas es la principal fuente proteica después del pescado. Este consumo ha aumentado recientemente debido a la migración de personas a las zonas rurales y alejadas bien conservadas. Dos razones fundamentan este hecho. La primera tiene que ver con las nuevas tendencias de desarrollo promocionadas por el Estado (p. e. minería, monocultivos de palma, entre otros) y la segunda, por la presencia de los grupos armados. En ambos casos se promueve el consumo de carne de tortugas y otros productos de la fauna silvestre, frente a la dificultad de obtener otras fuentes proteicas alternativas. Esto ya es un hecho alarmante en la Estrella Fluvial de Inírida-EFI (confluencias de los ríos Orinoco, Guaviare, Inírida y Atabapo) con la llegada de la minería (Lasso, obs. pers.). Por otra parte, en la zona norte del país el consumo de este grupo es generalizado, teniendo lugar no sólo en las comunidades rurales, sino que también en las grandes ciudades como Montería, Cartagena y Barranquilla. Hay por tradición una alta demanda de carne de tortuga, la cual también ha aumentado debido al incremento demográfico (Páez obs. pers.). Alvard (1995) menciona que dentro de un sistema de subsistencia, las consecuencias del incremento poblacional se manifiestan de forma contundente, el aumento en el uso de recursos naturales crea un desequilibrio entre las comunidades nativas y el medio ambiente, pues se puede ver al recurso fauna silvestre como una vía rápida de obtener dinero relativamente fácil.

Sin embargo, a pesar de su gran e intenso consumo y la importancia que este representa para la seguridad alimentaria de muchas zonas rurales del país, no hay prácticamente información básica de esta actividad, tal que permita generar lineamientos de manejo. Por ejemplo, no se conoce cuanto es la ingesta o el aporte nutricional de estos animales en la dieta de las comunidades o el aporte en la economía local. Igualmente, Ferreira (1786) y La Condomine (1992), manifiestan que no hay en la actualidad información cuantitativa sobre los niveles de cosecha de quelonios y los efectos de esta actividad sobre las poblaciones naturales. Un punto importante en la conservación de los quelonios debe ser el conocimiento de los patrones de uso, el efecto de este sobre las poblaciones naturales, su importancia para la subsistencia comunitaria y cómo la utilización y el valor intrínseco de las tortugas puede usarse como herramienta para construir proyectos sustentables (Mittermeier 1992, Pinedo-V. *et al.* 2002), apoyando necesariamente este conocimiento sociocultural con investigaciones biológicas básicas y ecológicas, las cuales constituyen la única metodología robusta y verificable para poder establecer las tendencias demográficas de las poblaciones de estos animales en respuesta a todos los efectos antrópicos.

Frente a la falta de datos concretos sobre el uso de tortugas en Colombia, es común ver esfuerzos de estimarlo mediante entrevistas con personas locales sobre sus patrones de uso, pero esta información no siempre es de fácil acceso y además los usuarios son frecuentemente renuentes a

F. Trujillo

Tabla 1. Uso de tortugas continentales en Colombia. La fuente de esta información proviene de las fichas de especies de este volumen y la literatura consultada para el capítulo.

Taxa	Uso
Chelidae	
Chelus fimbriatus	Alimento, mascota, medicinal.
Mesoclemmys dahli	Alimento.
Rhinemys rufipes	Alimento.
Chelydridae	
Chelydra acutirostris	Alimento, mascota, ornamento, tradicional.
Emydidae	
Trachemys callirostris	Alimento, mascota, medicinal.
Trachemys venusta	Alimento, mascota.
Geoemydidae	
Rhinoclemmys annulata	Alimento, bebidas alcohólicas, mascota, ornamento.
Rhinoclemmys diademata	Alimento.
Rhinoclemmys melanosterna	Alimento, mascota, medicinal, ornamento, tradicional.
Rhinoclemmys nasuta	Alimento, bebidas alcohólicas, mascota, medicinal, ornamento.
Kinosternidae	
Kinosternon dunni	Alimento.
Kinosternon leucostomum	Alimento, bebidas alcohólicas, mascota, ornamento.
Kinosternon scorpioides	Alimento, mascota.
Podocnemidae	
Peltocephalus dumerilianus	Alimento.
Podocnemis erythrocephala	Alimento
Podocnemis expansa	Alimento, mascota, tradicional.
Podocnemis lewyana	Alimento, mascota, medicinal, tradicional.
Podocnemis sextuberculata	Alimento.
Podocnemis unifilis	Alimento, mascota, medicina, tradicional.
Podocnemis vogli	Alimento, ornamento.
Testudinidae	
Chelonoidis carbonaria	Alimento, mascota.
Chelonoidis denticulata	Alimento, mascota.

dar información confiable, especialmente porque temen que de acuerdo con esa información se tomen medidas restrictivas. Ejemplos de este tipo de estudio son los de *Podocnemis unifilis* y *Podocnemis expansa* en la Orinoquia (Duarte 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2007, Fundación Terrapleta y WWF 2009) y para el género *Podocnemis* en el Amazonas (García 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2010, Figueroa 2010). Igualmente, las comunidades Yukuna ubicadas en el bajo río Caquetá reportan seis especies de tortugas para consumo (van der Hammen 1992). Para la comunidad de La Ceiba (EFI), Cruz-A. *et al.* (en prensa), registran cinco especies de tortugas para el consumo. Para el Pacífico, específicamente para el Valle del Cauca, Galvis-R. y Corredor-L. (2006), resumen el uso de las tortugas en este departamento.

En la cuenca del Caribe en la zona de La Mojana se registra consumo de *Trachemys callirostris* (Fuentes-O. *et al.* 2003, De La Ossa *et al.* 2011). Es precisamente en esta región Caribe donde hay más datos cuantitativos sobre el uso de las tortugas proveniente de entrevistas y datos de los mercados. Por ejemplo, hay información detallada sobre el uso y el comercio de *Trachemys callirostris* en el plan de manejo para esta especie (MAVDT y Unal 2009). De La Ossa *et al.* (2011) encontraron en el municipio de Caimito (Sucre) que *Trachemys callirostris, Kinosternon scorpiodes* y *Rhinoclemmys melanosterna,* eran las especies más utilizadas, basado en datos de captura (Tabla 2). Las personas dedicadas a estas actividades cosecharon alrededor de 13.644 ind./año, de los que para la venta disponían más del 40% del total. Para *Trachemys callirostris,* se observó una extracción de un 86% por debajo de los 20 cm LRC, talla que según la legislación colombiana no es permitida. Para este mismo departamento en el municipio de San Marcos, De La Ossa y De La Ossa-L. (2011), reportaron que *Trachemys callirostris, Podocnemis lewyana* y *Rhinoclemmys melanosterna* fueron las más aprovechadas para el consumo humano en la zonaPalacios *et al.* (1999) estimaron que la extracción de hicoteas (*Trachemys callirostris*) en toda la costa Caribe de Colombia en un año se aproxima a unos 2'000.000 de individuos.

En la cuenca del Amazonas (río Caquetá medio) en el sector de Manacaru y la isla de Cahunarí, Miraña (en preparación), se encuentra desarrollando un análisis de la extracción de charapa a lo largo de 30 años. La información ha sido tomada por la comunidad indígena Miraña desde los años sesenta hasta los años noventa (Ta-

Tabla 2. Información de captura para quelonios de interés económico en Caimito (Sucre). Periodo: septiembre a octubre del 2008. Abreviaturas. ind: individuos; tem: temporada. Fuente: De La Ossa *et al.* (2011).

Especie	Captura (ind./tem.)	Esfuerzo de captura (ind./tem.)	Esfuerzo de captura (ind./cazador)
Trachemys callirostris	13.644	90,96	1,196
Kinosternon scorpiodes	135	0,9	0,012
Rhinoclemmys melanosterna	1.980	13,2	0,173

F. Trujillo

Tabla 3. Registro de capturas de charapa en el sector de Manacarú y la isla de Cahunarí. Fuente: Miraña (en preparación).

Años	Individuos		Nidos	
	Consumo	Comercio	Consumo	Comercio
1970	58	90	56	61
1971	60	95	56	58
1972	48	81	56	64
1988	19	23	23	21
1989	21	24	28	23
1990	23	24	22	20

bla 3). A partir de los años noventa el registro de esta información ha estado a cargo de los funcionarios del PNN Cahunarí. Por ejemplo, para el periodo junio de 2008 a agosto de 2009, se registró un consumo de 213 charapas y 72 terecayas en esta zona (Mendoza 2009). Miraña (en preparación) estima que en temporada de aguas bajas (momento que se pueden capturar las charapas), una familia local consume en promedio cuatro individuos adultos. Ellos dicen que sólo hay un comerciante de la comunidad, el cual vende 60 tortugas por temporada (se van capturando a medida que van aguas abajo por el río hasta llegar a La Pedrera o a Brasil, donde son comercializadas). Este número corresponde al máximo que se puede trasportar en un bote y sólo una vez por temporada. Ya que es una actividad ilegal, el transporte es bastante complicado. Por ejemplo, en las zonas donde hay control por las autoridades, deben desembarcar las tortugas y transportarlas por tierra un tramo, por lo que necesitan cinco ayudantes (el pago para cada uno de estos es el equivalente a la ganancia de una charapa) (Rodríguez com. pers.). Sin embargo, observaciones realizadas por Páez y Bock durante tres años (1992-1994), mientras desarrollaban una investigación sobre la terecay (*Podocnemis unifilis*) en el PNN Cahuinarí (río Caquetá medio), observaron que el consumo local y comercio de tortugas por las poblaciones indígenas y los colonos de la zona no concuerdan con las cifras mencionadas anteriormente. Estos investigadores observaron el aprovechamiento sin regulación de la terecay y la charapa durante todo el año, sin cuotas por familia o por pescador. Las personas realizan diferentes faenas de cosecha en un mismo mes, no sólo una por año. Las tortugas son mantenidas en encierros dentro de redes colocadas en caños pequeños ocultos por la vegetación, donde pueden permanecer vivas por meses, dándoles a los consumidores o comerciantes la oportunidad de transportarlas cuando las condiciones de seguridad sean más laxas (por ejemplo después de la estación de postura). Al menos hasta los años noventa, varios de los colonos de La Pedrera se dedicaban a la pesca, incluyendo las tortugas y utilizaban las instalaciones en sus casas para almacenarlas muertas o vivas (Páez com. pers.).

La cacería orientada específicamente a quelonios puede asociarse con una optimización direccionada de la misma, ya que se buscan aquellas especies de mejor rendimiento y con las cuales se disminuya el esfuerzo de captura y los costos de operación (De La Ossa y Vogt 2009). También se relaciona con la abundancia y con la influencia cultural en la dieta local. Existe un efecto que se puede denominar de substitución, el cual está relacionado con el agotamiento local de las poblaciones de quelonios, particularmente las preferidas para su consumo y que son reemplazadas por otras especies menos apetecidas históricamente. Así, los usuarios comienzan a utilizar otras especies que deben tener como requisito mínimo: menor o igual esfuerzo de captura al que se tenía para la especie que empieza a declinar localmente y factores comerciales favorables que dependen de la oferta y la demanda, el cual se relaciona con preferencia de consumo, cultura e ingresos económicos locales. Para el Amazonas y la depresión Momposina la declinación poblacional e inclusive la extinción local de los quelonios preferidos como *Podocnemis expansa y Podocnemis lewyana* respectivamente, está ocasionando una reorientación de la captura y consumo hacia las demás especies de tortugas, inclusive para aquellas no preferidas anteriormente, como *Peltocephalus dumerilianus* (De La Ossa y Vogt 2009) *y Kinosternon scorpiodes* (De La Ossa *et al*. 2011).

Uso tradicional (ritos, leyendas, creencias religiosas)

Las tortugas son un taxón que tiene gran importancia tradicional en las comunidades indígenas y aunque este uso no constituye una amenaza para las especies, se incluye debido a su representatividad en las comunidades, aunque en la actualidad por el contacto constante con el hombre blanco estas creencias se han ido perdiendo. Debido a esto, los trabajos de conservación de tortugas continentales realizados con comunidades indígenas pretenden, entre sus resultados, rescatar la información a nivel tradicional, lo que permitirá una sensibilización y apropiación por parte los jóvenes indígenas de sus creencias, que finalmente beneficiará el cuidado del recurso.

En las cuencas del Amazonas, Caribe, Magdalena y Orinoco, existen numerosos mitos y leyendas donde las tortugas son protagonistas. Por ejemplo, en el Amazonas, respecto a la creación de las tortugas los indígenas Tikunas dicen: "un señor labraba su canoa con madera de arupane y cada astilla que salía se convertía en tortuga, las grandes se convertían en charapas, las medianas en taricayas y las pequeñas en cupisos. Todas las demás astillas se convertían en peces" (historia narrada por Francisco Ferreira- Z. en García 2005). En el Caribe y Magdalena está el mito del hombre hicotea mitad hueso, mitad músculos y caparazón, que deambula por el río, personifica al hombre de los pueblos ribereños del San Jorge, que aguantan en silencio y sin protestar, hambre, miseria, analfabetismo y enfermedades (Gutiérrez 2005). En el Orinoco, entre los habitantes de la comunidad de Morichito, se habla de la existencia del "abuelo de la tortuga", se trata de un animal misterioso parecido físicamente a la tortuga, que protege a las hembras cuando salen en cambote a la playa para poner. Si algún hombre atrapa al "abuelo", éste lo coge por la cabeza y lo lleva dentro del río (historia narrada por Rafael Herrera en Fundación Terrapleta y WWF 2009).

Tradicionalmente también hacen parte de sus ritos o ceremonias. En el Amazonas las charapas son participes en las ceremonias religiosas, ya que son protagonistas de las letras de algunas canciones y de su capara-

F. Trujillo

zón (individuos juveniles), se construye un instrumento llamado guéj' guéje (von Hildebrand *et al.* 1997). Los Miraña y Yukuna realizan el baile de la charapa o jipu, para conmemorar a sus muertos o para celebrar el nacimiento de un niño. Este baile narra toda la postura de la tortuga, dura hasta por la mañana "cuando se van los invitados", cuando las charapas nacen y se van en dirección al río. El canto y significado de baile lo conocen únicamente las personas mayores de 60 años, el resto conocen el motivo de la celebración pero no el significado de lo que se canta (Figueroa 2010). El caparazón de la tericaya es usado en el ritual de la pelazón (ceremonia que se celebra cuando llega el primer período menstrual de las niñas) (Nimuendaju 1952, García 2005). En comunidades del Orinoco las tortugas también tienen una gran demanda en las ceremonias religiosas, siendo uno de los platos principales con un consumo histórico de alrededor de 1.000 tortugas por reunión *(Podocnemis erythrocephala* y *Peltocephalus dumerilianus)* (Castaño-M. 1997, 2002).

Uso medicinal y ornamental

Derivado al consumo primario como alimento y muy ligado al tema tradicional, está la utilización de otros subproductos o partes de las tortugas. Así se encuentran aceites y ungüentos utilizados para la preparación de cremas para la piel y el cabello y productos medicinales que se cree evitan la gripe o que curan luxaciones del cuerpo, también para la preparación de bebidas alcohólicas o supuestamente afrodisiacas (Duarte 2005, Galvis-R. y Corredor-L. *et al.* 2006, Rueda-A. *et al.* 2007). El caparazón se utiliza de forma ornamental (pintado con motivos varios), como recipiente para dar de alimento a los animales domésticos y también como fuente de calcio para el ganado (Rueda-A. *et al.* 2007, Fundación Terrapleta y WWF 2009).

Métodos de captura

Los métodos de captura de las tortugas varían de acuerdo con la región y la época del año (en los capítulos 13 y 18 se describen por cada especie). Para las especies acuáticas, la forma más común de capturarlas es patrullando las zonas de anidación en espera que las hembras salgan a poner. Para la extracción de los huevos, los cazadores recorren las zonas de postura en la madrugada en busca de rastros que conduzcan a los nidos o entierran una vara o chuzo en el sustrato que muestra señales de anidación reciente hasta encontrar los huevos, actividad reforzada con la compañía de perros de caza. Durante la época de aguas altas o en zonas que no son de postura, los métodos se diversifican y se utilizan diferentes tipos de mallas como atarrayas, trasmallos, redes de cercos o chinchorros, además de anzuelos cebados de una línea o de varias, llamadas palangres. También se practica captura manual con arpones, flechas o mediante inmersión y uso de mascaras de buceo. La captura por inmersión se reporta desde 1740, con pescadores sumergiéndose hasta 12 metros (Gumilla 1791). Son comunes las trampas como la catanga tortuguera, la racita o nasa y los "cacures" o trampas de empalizada. Las flechas empleadas para captura de tortugas son de punta metálica y se separan del cuerpo de la flecha cuando logran un impacto. El disparo se hace en hipérbola para lograr una mejor penetración pero requiere gran experticia del cazador para hacer el cálculo correcto (Smith 1974). Para las especies terrestres o semi-acuáticas, en especial en las zonas de bosque seco y bosques secundarios, se practica la quema del rastrojo, lo que hace que las tortugas salgan de sus refugios.

Tráfico ilegal

Los volúmenes de fauna en el tráfico internacional representan movimientos de dinero de alrededor de 20 billones de dólares anuales (Hemley 1994, Wyler y Sheikh 2008) y se calcula que la mortalidad asociada a esta actividad es muy alta. Por ejemplo, de cada animal vivo que llega al mercado en Estados Unidos, se estima que diez fueron extraídos del medio silvestre (Aguirre 2000). Este tráfico total se concentra productos como marfil de elefante y cuernos de rinoceronte, y en aves y reptiles exóticos. Con relación a estos últimos, se estima que cerca de 7,5 millones de individuos vivos fueron movilizados entre 1996 y el 2002 (WWF 2012). En Colombia no hay estadísticas detalladas sobre el tema, pero se asume que el volumen de tráfico es significativo y las mismas autoridades estiman que el total de decomisos puede estar entre el 1 y el 10% del tráfico real. Como sucede con otros mercados ilegales, la cuantificación y control eficiente del tráfico de fauna se convierte en un problema más costoso y menos factible que el mantenimiento de estrategias de mercadeo legal (Baptiste *et al.* 2002). De manera global en Colombia, entre 1993 y 1998 se decomisaron 100.375 ejemplares de fauna silvestre (Gómez 2000) y entre 2005-2009, el número de individuos fue de 211.571 (MAVDT 2011), que correspondieron a 1.639 procesos de investigación, de los cuales sólo 45 terminaron en multas, lo que muestra el alto nivel de impunidad (Trujillo 2009). Entre los grupos más representativos se encuentran las aves, los mamíferos y los reptiles.

El tráfico de las especies de tortugas está dirigido principalmente para su uso como mascotas. Para determinar cómo fue y es la evolución del tráfico ilegal de tortugas continentales, se compilaron las estadísticas de los decomisos de las corporaciones ambientales y de desarrollo sostenible de los últimos seis años. De las 33 corporaciones existentes, 25 enviaron la información solicitada (Tabla 4), siendo la CVS y Corpocaldas las más notables en cuanto al número de animales decomisados (Figura 1). Un problema con estos datos es que algunas corporaciones todavía no registran la información de forma estandarizada. Por eso, la calidad y utilidad de los datos es diferente para cada corporación y no pueden establecerse relaciones estadísticas significativas entre las diferentes variables, obligando un análisis netamente descriptivo.

Para los seis años de toma de información, se registraron 61.275 individuos (asumiendo que cada huevo se convertirá en un individuo y que cada caparazón igualmente representa una tortuga). La mayoría de los decomisos fueron animales vivos, seguidos de huevos, caparazones y en algunas ocasiones carne (Figura 2). Si se sigue la proporción mencionada por Baptiste *et al.* (2002), quienes mencionan que el número de los decomisos es el 10% de lo comercializado, se estaría hablando de una cantidad estimada de 612.750 individuos en este periodo.

La información obtenida de los decomisos para estos análisis es afectada por la voluntad policial y cantidad de policías ambientales por territorio (Trujillo *et al.* 2011), medidos como el número de operativos realizados y los lugares donde se hacen los patrullajes (www.CSV.gov.co en MAVDT y Unal 2009). Reconociendo estas limitaciones, se observa un aumento en los registros para el 2006 y 2010 (Figura 3a) y al analizar el número de los decomisos, se muestra una tendencia de aumento en los decomisos entre diciembre a abril y luego otro pico en agosto (Figura 3b), por lo que se sugiere aumentar los controles para estos meses.

F. Trujillo

Tabla 4. Registro de las Corporaciones Ambientales y años que han tomado información sobre decomisos de tortugas. Abreviaturas. CAR: Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, CDA: Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y el Oriente Amazónico, CDMB: Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga, CRA: Corporación Autónoma Regional del Atlántico, CRC: Corporación Autónoma Regional del Cauca, CVC: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVS: Corporación de los Valles del Sinú y San Jorge, DAGMA Cali: Departamento Administrativo de Gestión del Medio Ambiente.

Corporación	2006	2007	2008	2009	2010	2011
CAR				x	x	
CDA		x	x	x	x	x
CDMB	x	x	x	x	x	x
Codechoco		x	x	x	x	x
Corantioquia		x	x	x	x	x
Cormacarena	x	x	x	x	x	
Cornare	x	x	x	x	x	
Corpoamazonia	x	x	x	x	x	
Corpoboyaca		x	x	x	x	x
Corpocaldas	x	x	x	x	x	
Corpocesar	x	x	x	x	x	x
Corpochivor	x	x	x			
Corpoguajira	x	x	x	x	x	x
Corpoguavio	x					
Corpomag						x
Corponariño	x	x	x	x	x	x
Corponor		x	x	x	x	x
Corporinoquia	x	x	x	x		
Corpouraba			x	x	x	x
Cortolima						x
CRA	x	x		x	x	x
CRC	x	x	x	x		
CVC	x	x	x	x		
CVS			x	x	x	x
DAGMA Cali	x	x		x	x	

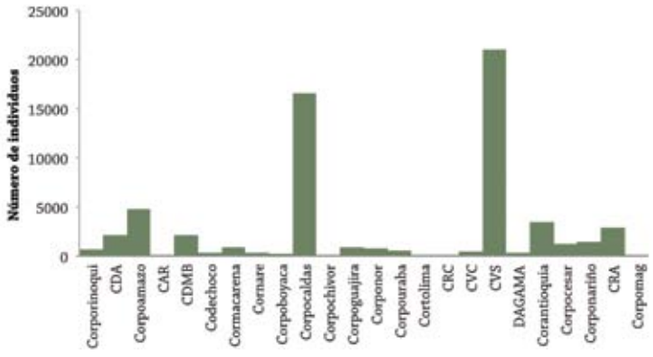


Figura 1. Número de tortugas decomisadas en cada de corporación ambiental. Periodo: 2006-2011. Abreviaturas ver tabla 4.

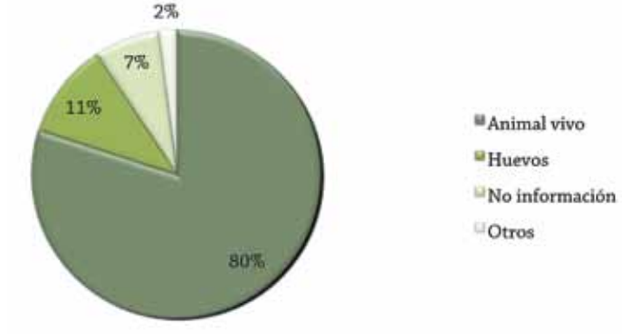


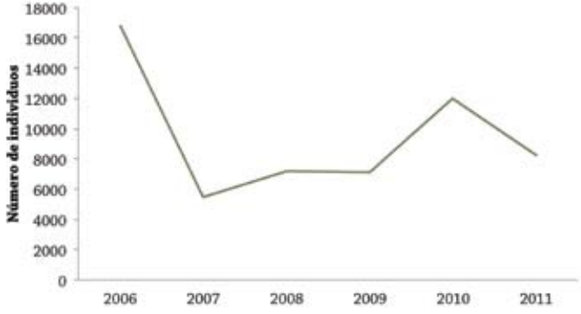
Figura 2. Porcentaje de los diferentes ítems de los decomisos de tortugas continentales.

A nivel de taxones, todas las familias y géneros de tortugas son objeto de tráfico y 24 de las 27 especies de tortugas continentales colombianas han sido producto de decomiso por lo menos una vez (Tabla 5), como el caso de *Rhinemys rufipes* que presenta sólo un individuo durante el tiempo de análisis.

Del total, es evidente la presión intensa sobre la hicotea (*Trachemys callirostris*), que representa el 50% de los decomisos, siguiendo en orden de importancia *Podocnemis unifilis* (6%), *Chelonoidis carbonaria* (5%) y *Podocnemis expansa* (3%) (Figura 4). En el informe de la Procuraduría General de la Nación-PGN (2006), se reporta que

F. Trujillo

a.



b.

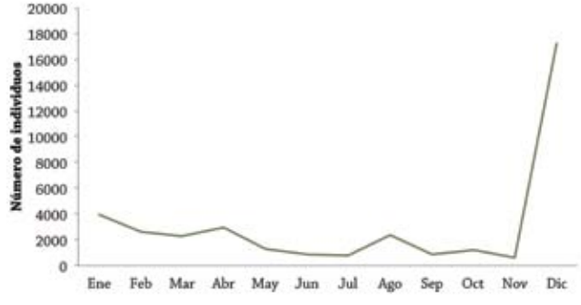


Figura 3. Magnitud y estacionalidad de los decomisos de tortugas. a) Número de individuos por año (n= 56.922); b) número de individuos por meses (n=36.906). Periodo: 2006-2011.

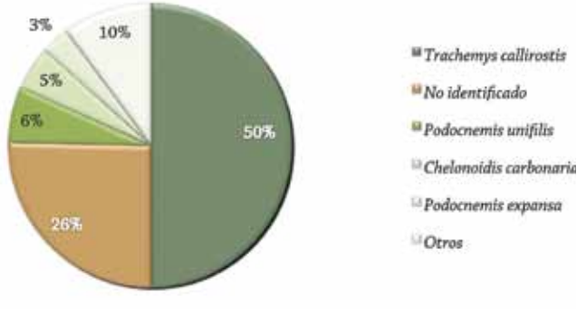


Figura 4. Porcentaje de los decomisos de las especies de tortugas continentales de Colombia.

Tabla 5. Lista de las especies de tortugas continentales registradas en las bases de datos de los decomisos realizados por las corporaciones y su categoría de amenaza según el Libro rojo de reptiles de Colombia (Castaño-M. 2002).

Taxa	Categoría de amenaza
Chelidae	
Chelus fimbriatus	
Mesoclemmys gibba	
Phrynops geoffroanus	
Platemys platycephala	
Rhinemys rufipes	VU
Chelydridae	
Chelydra acutirostris	
Emydidae	
Trachemys callirostris	
Trachemys venusta	
Geoemydidae	
Rhinoclemmys annulata	
Rhinoclemmys diademata	VU
Rhinoclemmys melanosterna	
Rhinoclemmys nasuta	
Kinosternidae	
Kinosternon dunni	VU
Kinosternon leucostomum	
Kinosternon scorpioides	VU
Podocnemidae	
Peltocephalus dumerilianus	
Podocnemis erythrocephala	VU
Podocnemis expansa	CR (Orinoco), EN (Amazonas)
Podocnemis lewyana	EN
Podocnemis sextuberculata	
Podocnemis unifilis	CR (Orinoco), EN (Amazonas)
Podocnemis vogli	
Testudinidae	
Chelonoidis carbonaria	CR
Chelonoidis denticulata	EN (Orinoco), VU (Amazonas)

F. Trujillo

los decomisos de *Trachemys callirostris* en el Caribe para el periodo 1996-2004 representaron más del 80% de los registros de los decomisos de fauna de Corpomojana, CBS y CVS. El análisis presentado aquí para la hicotea es un subestimado, ya que no se contó con la información de Corpomojana ni de la CBS. Igualmente, hay un registro de un decomiso de 14.730 individuos de tortugas no identificado en el departamento de Caldas, que seguramente por la tendencia y el número de individuos tan alto, podría atribuirse a neonatos de esta especie. Según varios autores (MAVDT y Unal 2009, De La Ossa *et al.* 2011), las tallas comercializadas de *Trachemys callirostris* están por debajo de los 20 cm LRC, lo que incluye tanto hembras como machos reproductivos (ver Capítulos 14 y 18).

Del análisis de los decomisos totales disponibles, se concluye que un 26% aproximadamente de la información se está perdiendo, ya que no hay una identificación precisa de las especies y sólo se refiere de manera genérica como "tortugas". De esta manera, es urgente elaborar guías de fácil identificación y llevar a cabo capacitaciones o cursos breves y sencillos sobre la identificación de tortugas a los funcionarios de las corporaciones ambientales que registran la información.

Hay especies que por su particularidad y vistosidad (llamativa por su morfología) son objeto de tráfico como mascotas y muy codiciadas en el mercado internacional. Este es el caso de la matamata (*Chelus fimbriatus*), especie que a pesar de que en la literatura se mencionan grandes cantidades de individuos para acuarios comerciales (Castaño-M. 2002), los datos en el país muestran que el volumen de decomisos no es significativo (12,6 ind./año). Esta contradicción se puede originar en los siguientes hechos: a) que el tráfico se está haciendo por una ruta desconocida y no detectada por las autoridades; b) que el registro en las bases de datos no se hace de forma rigurosa; c) que la extracción se está haciendo de forma legal (puesto que no existe una veda para esta especie) y d) que se ha disminuido el tráfico. Sin embargo, según las inspecciones realizadas por el Incoder en Inírida, es una práctica frecuente transportar juveniles de matamata como contrabando debajo de las bolsas plásticas donde sale los peces ornamentales para exportación (L. G. Rojas, com. pers.). Esta misma situación ocurre para las especies *Kinosternon leucostomum* (176,5 ind./año), *Rhinoclemmys annulata* (7 ind./año) y *R. melanosterna* (32,8 ind./año), las cuales son objeto de aprovechamiento comercial como mascotas (Galvis-R. y Corredor-L. 2006) y en las estadísticas no se ve reflejado.

Al mirar la estacionalidad de captura de las especies más representativas, se observa que *C. carbonaria* no presenta alguna estacionalidad, esto debido probablemente al hecho de que es una especie terrestre. Si existe una relación entre la tasa de decomisos y la época climática (lluvias-sequía o aguas altas-bajas) para las especies acuáticas (Figura 5), con el mayor número de decomisos durante la época seca o de aguas bajas, cuando las tortugas están en la época de anidación, dando la oportunidad a los cazadores para recolectar las tortugas que anidan. También hay un incentivo de aumentar las capturas en los primeros meses del año (antes de la Semana Santa) para satisfacer las demandas locales y regionales de carne blanca, especialmente en la costa Caribe.

El 85% de los decomisos reportados corresponden a animales vivos. De estos, el

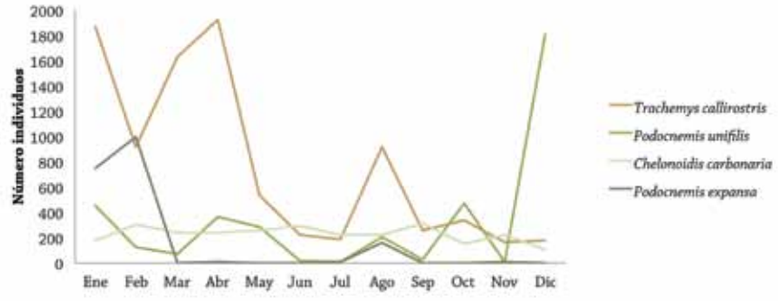


Figura 5. Estacionalidad del número de individuos decomisados de *Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria* y *Podocnemis expansa*.

10% son liberados (no se especifica dónde), el 4% son enviados a zoocriaderos y desafortunadamente, hay un 80% para el que no se conoce el destino final, al no hacerse un seguimiento, o simplemente al no reportar la acción posterior al decomiso (Figura 6). En la figura 7 se muestra un esquema de cómo es la ruta de custodia en el control del tráfico de fauna silvestre en Colombia. Con la liberación de individuos decomisados, normalmente no se sabe si se hace de una manera concienzuda (en el área de distribución natural, de la misma población, etc.), con las consecuencias pertinentes en la estructura genética de las poblaciones nativas. La premura en las liberaciones se debe a que no todas las corporaciones ambientales tienen a disposición un centro de atención y valoración de fauna silvestre (CAV), o si los tienen, no disponen de medios logísticos (personal y espacio) para el confinamiento. Esta situación es evidente en la Orinoquia, donde los individuos decomisados por Cormaca-

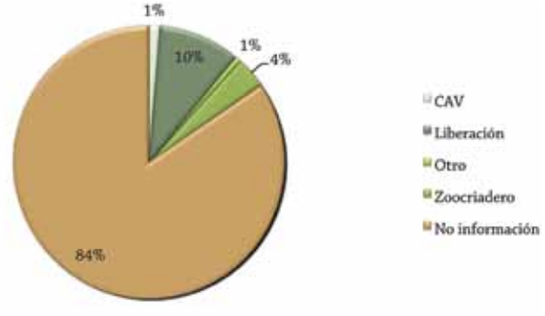


Figura 6. Porcentaje de la acción efectuada sobre los individuos vivos decomisados.

F. Trujillo

rena (que no cuenta con un CAV) son liberados sin un protocolo adecuado (Trujillo *et al.* 2011).

El aporte de las tortugas al mercado local

La comercialización de las tortugas tiene lugar en toda Colombia. Los individuos capturados en las cuencas del Caribe, Magdalena y Pacífico tienen un mercado principalmente al interior del país, mientras que los que se distribuyen en zonas fronterizas como las cuencas del Orinoco y Amazonas, su comercio es transfronterizo, lo cual genera un aumento en el precio muy considerable. Por ejemplo, desde el punto de vista de su uso como alimento, una charapa en La Pedrera cuesta (pesos colombianos) entre $60.000 a $80.000, mientras que puesta en Brasil (a solo unos minutos en lancha), su precio aumenta de $500.000 a $700.000 (Figueroa 2010). De manera comparativa, cuando se habla de mascotas, como neonatos de la hicotea (*Trachemys callirostris*), un individuo en la zona de captura tiene un precio de $2.000 (utilizando un valor aproximado promedio), mientras que en Bogotá se comercializa en $15.000 (Morales-B. y Lasso, obs. pers.). Existen evidencias de contrabando

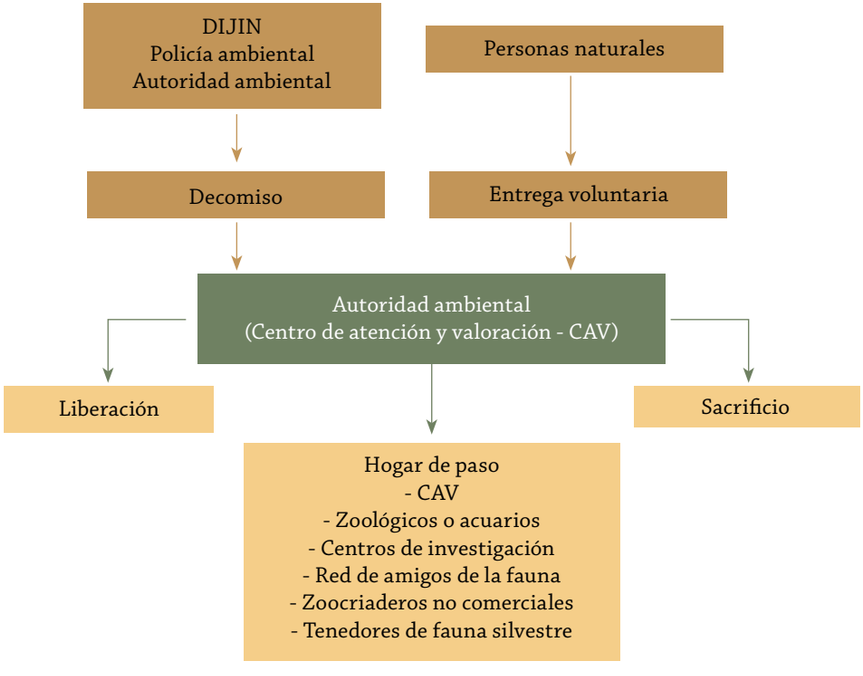


Figura 7. Esquema de la cadena de custodia del tráfico de fauna silvestre. DIJIN: Dirección de Investigación Criminal e INTERPOL.

de juveniles de la hicotea desde Colombia hacia Venezuela. Según Ferrer (com. pers.) en el 2011 se realizó un decomiso muy importante de esta especie en el Estado Zulia, con ejemplares provenientes de Maicao, los cuales fueron liberados posteriormente en un parque recreativo de la ciudad de Maracaibo que se comunica directamente con el Lago de Maracaibo. Los precios para tortugas varían dependiendo de la época del año, del tamaño del individuo, si es hembra grávida o no y de la cercanía a punto de extracción (Tabla 6). Por ejemplo, en el Caribe en el municipio San Marcos (Sucre), el precio de la hicotea puede variar desde $2.000 en el inicio de la temporada, hasta $9.000 a $12.000 en Semana Santa (MAVDT y Unal 2009).

En una temporada (diciembre-abril) en la costa Caribe, un comerciante puede vender entre $40.000 a $60.000 diarios en hicotea, es decir $2'000.000 por temporada (MAVDT y Unal 2009). Igualmente lo mostró Corpoica (1999), donde en un supuesto de que si las hicoteas en La Mojana (Sucre) fueran vendidas al precio más conservador (unos $1.000 por individuo, que en dólares equivale a $0,50), el precio total de estos animales representaría para 1998, aproximadamente $1'000.000.000 de pesos ó $5'000.000 de dólares, ya sea por consumo o por venta, mostrando el papel representativo de esta especie para la economía de la comunidad local. Sin embargo, la fauna no es contemplada de manera relevante en el sector económico formal, dado su carácter informal y de ilegalidad, pero estas cifras indican que la actividad bien puede proveer ingresos estables equivalentes a un salario mínimo mensual vigente a una familia dedicada parcialmente a la actividad en muchas zonas del país. Esta posibilidad económica implicaría un fuerte incentivo para alcanzar un manejo adecuado de las especies para que su cosecha sea sostenible a largo plazo (Baptiste *et al.* 2002). Vale la pena mencionar que no todas las especies de tortugas pueden ser utilizadas de forma sostenible, por las características de sus historias de vida y/o el deterioro actual de sus poblaciones (ver Capítulo 14).

Consideraciones finales

Las dos formas principales de uso directo de las tortugas son el autoconsumo (caza de subsistencia) y la explotación ilegal. El autoconsumo anteriormente pudo haber sido una forma de aprovechar el recurso de manera sostenible, cuando la densidad poblacional humana por área de ocupación era muy baja y los métodos de extracción eran menos impactantes en las poblaciones. Sin embargo, en la actualidad hay una mayor migración y crecimiento poblacional en las zonas rurales. Eso trae una mayor presión sobre la fauna silvestre, incluyendo las tortugas. En contraste con muchas especies de "carne de monte" (Milner *et al.* 2003), las tortugas se pueden transportar y mantener vivas durante mucho tiempo. Esto ha generado en cierta medida una mayor predilección por ellas, tanto a nivel de caza de subsistencia como por tráfico. Por eso, es indispensable generar información en cuanto al aporte de estas especies a la seguridad alimentaria de las comunidades rurales e indígenas, al igual que determinar el aporte a la economía local, ya que desafortunadamente el sistema económico actual ha ido penetrando a las comunidades y cambiando su estructura y costumbres. Así, es fundamental definir los límites del concepto de caza de subsistencia, ya que según la legislación vigente un cazador puede vender parte de su cacería para suplir sus necesidades básicas inmediatas y esta venta tendría que estar regulada por las autoridades ambientales.

F. Trujillo

Tabla 6. Información sobre los precios comerciales de las tortugas continentales (en pesos colombianos).

Especie	Zona	Huevos ($ docena)	Individuo ($)	Referencia
Podocnemis expansa	Trapecio Amazónico	8.000-12.000		García (2005)
	Bajo Putumayo		100.000- 300.000	Morales-B. (obs. pers.)
	Bajo Caquetá		25.000-50.000 (Curare)	Figueroa (2010)
		12.000-24.000 (La Pedrera)	60.000-80.000 (La Pedrera)	Figueroa (2010)
	Orinoco	10.000-15.000	15.000-50.000	Trujillo *et al.* (2011)
Podocnemis unifilis	Trapecio Amazónico	8.000-12.000	100.000	Morales-B. (obs. per.)
	Bajo Putumayo	3.000	40.000-50.000	Morales-B. (obs. per.)
	Bajo Caquetá	5.000 (Curare)	8.000-20.000 (Curare)	Figueroa (2010)
		12.000-19.000 (La Pedrera)		Figueroa (2010)
Podocnemis lewyana	Bajo Magdalena y río Sinú	8.400 a 14.400	10.000 - 35.000	Páez *et al.* (2012)
Trachemys callirostris	Córdoba		1.500 - 4.500	De La Ossa *et al.* (2011)
	Isla Los Cocos (Sucre)		300 - 2.500 (< 20 cm)	Fuentes-O. *et al.* (2003)
	Canal del Dique		3.000 - 30.000	MAVDT y Unal (2009)
	Magdalena		2.000 - 15.000	MAVDT y Unal (2009), Bock *et al.* (2012)
	Sur de Bolívar		1.000 - 10.000	MAVDT y Unal (2009)
	Bogotá		15.000-20.000	Morales-B. y Lasso (obs. pers.)
Chelonoidis denticulata	Bajo Putumayo		10.000-12.000	Morales-B. (obs. pers.)

Es decir, que las corporaciones ambientales y de desarrollo sostenible, puedan autorizar la venta de los productos de la caza de subsistencia que por su naturaleza no puedan ser consumidos por el cazador o su familia (Decreto Ley 2811 de 1974, art. 258). Es de anotar que este aspecto no cuenta con ningún tipo de regulación a nivel nacional, de manera que se desconoce qué requisitos deben cumplirse y qué procedimiento debe aplicarse para este efecto (Negrete 2011).

Igualmente, es importante establecer cuántas comunidades realmente dependen de las tortugas para su seguridad alimentaria y en cuales casos el patrón de consumo es de tipo cultural asociado con la Semana Santa o con creencias sobre sus poderes curativos o afrodisiacos, y si el prohibirlo o regularlo afectaría a estas comunidades. Este aspecto es clave para definir una estrategia clara de manejo de las poblaciones de varias especies en el país.

Por otro lado, en cuanto al tráfico ilegal de especies, se observa una fuerte presión sobre cuatro especies (*Trachemys callirostris, Podocnemis unifilis, Chelonoidis carbonaria* y *Podocnemis expansa*), por lo que urge generar información base así como mantener monitoreos de las poblaciones silvestres con el fin de plantear medidas de manejo para estas o impulsar la ya existentes. Se han realizado diferentes actividades de concientización y educación para los comerciantes en el marco de la estrategia nacional para la prevención y control del tráfico ilegal de especies silvestres. Sin embargo, sigue existiendo este mercado negro a escala grande. También se evidenció que los vendedores son conscientes de la ilegalidad de la actividad, pero como en cualquier mercado si hay demanda hay oferta, por lo que es fundamental que las actividades de educación tengan una mayor cobertura, realizando campañas para los consumidores. Es indispensable que la toma de información en cuanto a los decomisos se haga de manera sistemática, completa y estandarizada entre corporaciones ambientales, para así poder realizar un análisis más representativo y comparativo, con el objeto de buscar patrones y tendencias de esta actividad. Se está perdiendo una gran cantidad de información ya que hay un alto porcentaje de registros sin identificación taxonómica. Tampoco hay seguimiento a los post-decomisos. Se sugiere incluir en la toma de datos información de los individuos como la talla, el sexo y el peso, la cual puede dar indicios de la presión sobre las poblaciones, al igual que la causa de la extracción (si es para consumo o si es para mascotas). También se recomiendan campañas de capacitación a los funcionarios de las CAR para la identificación taxonómica, al igual que generar guías de fácil identificación de las especies.

Se puede sugerir también que al haber un número tan alto de decomisos, es indispensable que cada corporación ambiental cuente con un CAV y personal suficiente e idóneo para poder dar un manejo adecuado a los ejemplares decomisados. De la misma forma hacer en su debido caso, las liberaciones siguiendo un protocolo adecuado y oportuno (siguiendo la resolución 2064 de 2010, con modificaciones específicas para este grupo las cuales se tendrían que diseñar), por lo que se debe aumentar el porcentaje en este rubro en los presupuestos anuales de las corporaciones ambientales.

Por último, es recomendable evaluar las experiencias exitosas de países vecinos (Perú y Venezuela), relativas al aprovechamiento sostenible de las tortugas, por ejemplo cría en cautiverio de *Chelonoidis spp* como mascotas.

a. Baile de La Pelazón, ritual de los indígenas Tikunas en la Amazonia colombiana. Foto: F. Trujillo.
b. Crías de tortuga hicotea (*Trachemmys callirostris*), como mascota en una casa de la ciudad de Bogotá. Foto: M. Morales-B.
c. Caparazón decorado. Orocué, Casanare. Foto: M. Cárdenas.
d. Consumo de huevos de tortuga. Foto: F. Omacha.
e. Aprovechamiento de tortuga. Foto: J. De La Ossa.
f. Decomiso de hicoteas incautadas en el departamento de Córdoba. Foto: archivo de El Universal.

F. Trujillo

19.2 Amenazas indirectas: degradación del hábitat

(Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso, Germán Forero y Vivian P. Páez)

En este tema en particular no existe prácticamente información concreta. Hay impactos ambientales sobre las poblaciones de tortugas derivados de las actividades antrópicas, pero no se conoce claramente cómo operan. En este apartado se contemplan las actividades económicas principales desarrolladas en el país y se describen de manera general los impactos ambientales identificados hasta el momento de dichas actividades. Igualmente, se reseñan cuales son las áreas donde se desarrollan y tienen mayor efecto. De esta manera, se trato de hacer un análisis descriptivo de cuáles son las áreas que presentan mayor afectación ambiental en relación a la deforestación y a las actividades productivas como principales causantes de la pérdida de hábitat para las tortugas continentales. Se incluye también información sobre el Índice de Calidad Ambiental (ICA) y datos de contaminación con metales pesados, para a partir de ahí, relacionarlas con las áreas de distribución de las tortugas e inferir las amenazas potenciales sobre las áreas de distribución.

Cambio climático

El cambio climático ha sido señalado como una de las grandes amenazas indirectas para el mantenimiento de las poblaciones de tortugas en todo el mundo, porque afecta su fenología reproductiva, su sobrevivencia y sus áreas de distribución (Mitchell y Janzen 2010). El hecho de ser animales ectotérmicos, de obligatoria anidación en tierra y de que muchos de ellos presentan determinación sexual dependiente de la temperatura de incubación, los hace particularmente vulnerables a los cambios climáticos, así el aumento en la temperatura puede causar una feminización drástica de las poblaciones y un aumento de la mortalidad embrionaria que conllevaría a la disminución del potencial reproductivo y eventual extinción (Capítulo 8). La elevación en la temperatura, el aumento en el nivel del mar y el incremento en la frecuencia de tormentas e inundaciones no solo amenazan a las poblaciones de tortugas porque pueden crear sesgos en las proporciones sexuales, sino que también pueden conllevar a cambios aleatorios en las tasas de sobrevivencia de las primeras clases de edad. Por otra parte, la temperatura y condiciones de humedad de los sitios de anidación afectan un gran número de rasgos fenotípicos del individuo además del sexo (Capítulo 11). En resumen, la temperatura ambiental es de gran importancia para el mantenimiento de las poblaciones naturales de las tortugas, ya que para la mayoría de las especies de tortugas continentales la determinación sexual en su etapa embrionaria está determinada por esta.

También los cambios en los patrones de precipitación derivados del cambio climático, traen consigo alteraciones en los niveles hidrométricos de los ríos. Así, cualquier subida de los niveles de los ríos en la época de anidación puede generar la pérdida de todas las nidadas al ser las playas inundadas antes de tiempo.

Actividades productivas *versus* distribución de las especies

Desarrollos hidroeléctricos

Los embalses en Colombia son infraestructuras que se han instalado en la ma-

G. Forero-M.

yoría de municipios del país, como medio para la producción de energía, acueducto, abastecimiento y/o recreación. Colombia cuenta actualmente con 82 embalses, donde la mayor concentración se encuentra en el departamento de Bolívar, seguido de Antioquia, Cundinamarca y Santander. La mayor área inundada se encuentra en los departamentos del Atlántico, Antioquia, Cundinamarca, Córdoba, Huila y Santander. En términos altitudinales, la gran mayoría se ubican entre los 0 a 500 m s.n.m. (Urrea 2010). Las represas o embalses tienen efectos muy marcados sobre las poblaciones de tortugas, aunque son muy pocos trabajos los que se han adelantado en este ámbito. El primer efecto inmediato está asociado al manejo de los caudales después de la cola del embalse, que trae consigo la inundación repentina de las áreas de anidación en las playas de las partes bajas de los ríos, lagunas y ciénagas. Al romper la conectividad fluvial longitudinal se favorece el aislamiento reproductivo (genético), la pérdida de vías de dispersión, en especial en el sistema río-planicie de inundación (conectividad transversal). Por ejemplo, con la construcción del embalse de Úrra I se alteraron las condiciones del caudal, las cuales provocaban inundaciones repentinas de las playas de anidación de la tortuga *Podocnemis lewyana* en el río Sinú (CVS y CI 2008). Con caudales medidos aguas abajo del embalse de aproximadamente 400 m^3/s, se inundaban las playas de altura media y con aproximadamente 500 m^3/s, se inundaban las playas altas (Gallego-G. y Castaño-M. 2008). En contraste, caudales por debajo de los 300 m^3/s pueden significar el afloramiento de playas principales de postura y por lo tanto un gran aumento en la oferta de sitios de postura de las tortugas.

Por petición del Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y teniendo en cuenta la obligación que tiene la empresa Urrá S.A. E.S.P. de tener un manejo adecuado del embalse, tal que sus descargas al río Sinú sean similares a su comportamiento histórico, se logró que se mantuvieran caudales bajos durante enero y febrero (los meses pico de la época reproductiva de *P. lewyana* en esa zona; CVS y CI 2008). Sin embargo, los caudales no sólo se deberían mantener bajos durante los meses de postura (enero y febrero) sino también durante los meses de incubación y eclosión. Desafortunadamente, esta última parte no se ha podido desarrollar y se ha observado que las nidadas normalmente no cumplen su periodo de incubación (Páez y Gallego-G. obs. pers.). Para esta misma especie pero en el departamento del Tolima, Vargas-R. *et al.* (2007), observaron que debido a la construcción del embalse de Hidroprado, se dividió la población de *Podocnemis lewyana*. Igualmente, estas construcciones impiden que los individuos realicen migraciones y además mantiene inundadas las pocas playas de anidación. Esto causa que el reclutamiento también se esté viendo afectado, lo que conlleva a que una población esté visible por un periodo largo de tiempo pero sólo por la presencia de adultos, por lo que en un futuro causará la extirpación de la población (ver Capítulo 14).

Deforestación

Gran parte de la deforestación en Colombia se localiza en las áreas del piedemonte de la Amazonia, en los Andes y en los extremos sur y norte del Pacífico, estimándose una deforestación promedio anual de aproximadamente 336.000 ha/año (Ideam 2010a). Para el periodo 2005-2010, las regiones con mayor tasa de deforestación fueron los Andes, con una tasa de 87.090 ha/año, y la Amazonia, con 79.797 ha/año (Cabrera *et al.* 2011). En la cuenca del Magdalena-Cauca, se estimó que cerca del 42% de los bosques en la cuenca habían sido talados durante las últimas tres décadas, a una tasa de 1,9% anual, una de las más altas de Latinoamérica y del mundo (EAFIT 2006).

Las principales causas de la deforestación en Colombia son la expansión de la frontera agropecuaria (73,3%), la extracción maderera (11,7%), el consumo de leña (11%) y los incendios forestales (2%) (DNP 2007), sumados a la construcción de obras de infraestructura, los cultivos ilícitos y la tala ilegal. En la tabla 7 se muestra la proporción del área boscosa deforestada en las cinco biorregiones de Colombia.

La pérdida de cobertura vegetal puede causar una disminución en la productividad de los ecosistemas terrestres y calidad del suelo, lo cual influye en los ecosistemas acuáticos dado la escorrentía a los cursos de agua. Por otra parte, al existir poca cobertura boscosa, no hay retención de agua en el sistema ni atenuación del escurrimiento fluvial, lo que causa una mayor acumulación y acarreo de sedimentos, que al llegar a las partes bajas de las cuencas puede causar colmatación de cauces, ciénagas y estuarios, zonas de alta importancia para las poblaciones de tortugas.

En resumen, la deforestación es la principal causa directa de la pérdida de hábitat, especialmente en los hábitats terrestres y la franja inundable de los cuerpos de agua, y trae como consecuencia efectos en la integridad biótica de los ecosistemas acuáticos mediante la alteración de las condiciones fisicoquímicas del agua, ciclos biogeoquímicos y patrones de sedimentación.

Agricultura y ganadería

La agricultura y la ganadería extensiva son actividades de alto impacto ambiental, no sólo por las técnicas inapropiadas de producción que conllevan a un agotamiento del recurso suelo y contaminación de las aguas, sino también por el acelerado avance de la frontera agrícola, que incide sobre los ecosistemas aledaños a las cuencas. Colombia es un país ganadero, siendo Antioquia el departamento con el mayor número de animales. Le sigue Córdoba, Casanare, Cesar, Santander, Meta y Magdalena. Existe además un grupo importante de departamentos con participación intermedia pero importante dentro del hato nacional, liderados por Cundinamarca y seguidos por Caquetá, Bolívar, Sucre, Boyacá, Tolima y Arauca. Los departamen-

Tabla 7. Proporción del área boscosa deforestada (ha) por biorregiones. Fuente: Cabrera *et al.* (2011).

Periodo	Indicador	Región				
		Amazonas	Caribe	Andes	Orinoco	Pacífico
1990-2000	Deforestación	1.321.728	398.271	1.009.032	295.142	202.879
	% Bosque perdido	3,2	16,7	8,1	12,7	3,9
200-2005	Deforestación	545.231	181,998	367.493	141.909	130.041
	% Bosque perdido	1,4	9,3	3,2	6,4	2,7

G. Forero-M.

tos que presentan en menor grado esta actividad son Chocó, Amazonas, Guainía, Vaupés (Fedegan 2006).

Los principales impactos de la actividad ganadera en la biodiversidad son la tala y la quema de bosques y sabanas; la erosión y compactación del suelo; la uniformidad genética al privilegiarse el monocultivo de gramíneas; la eliminación de la sucesión vegetal por medios químicos (herbicidas) o físicos; la desecación de humedales; la disminución de la capacidad amortiguadora de las ciénagas; la construcción de vías de penetración; la demanda creciente de madera para cercos, corrales de manejo y camiones ganaderos; la contaminación del agua y el suelo por fertilizantes sintéticos y plaguicidas, así como las emisiones de gases producidas por la fermentación entérica y la quema de combustibles en el transporte terrestre y fluvial de animales vivos o sus productos. La ganadería también ha contribuido a la disminución de caudales y al deterioro de la calidad de las aguas en las cuencas donde se desarrolla la actividad, debido en gran parte a la baja capacidad de planificación y de ordenamiento territorial (Maécha *et al.* 2002).

Las actividades agropecuarias en los playones de los grandes ríos y caños cambian la estructura de la cobertura vegetal natural y por ende, los microhábitats reproductivos de muchas especies de tortugas continentales (CVS 2004, CVS-Unal 2004, Rangel 2010). En el Sinú en zonas dedicadas a la agricultura comercial se nota la desaparición casi total de los cauces pequeños; el drenaje está limitado a los cauces mayores de los caños Bugre, Cotorra y Culebra (UdeA 1993, CVS 2004, CVS-Unal 2004, Rangel 2010). En la vertiente del Pacífico se ha observado como los monocultivos, la "potrerización" y la extracción de madera, modifican los pequeños cauces por represamiento para el sacado de las trozas y reducen el caudal por acumulación de material vegetal abandonado producto del corte. Además, esto trae consigo la pérdida de cobertura vegetal marginal, que es la fuente principal de nutrientes en los ríos del Pacífico y de la cual dependen las especies acuáticas por el aporte de material alóctono (hojas, frutos, insectos etc.) (Ortega-L. y Usma 2001). Éstos últimos constituyen uno de los principales ítems alimenticios de las tortugas continentales. Las quemas que se realizan para estas actividades están causando daños a las tortugas. Por ejemplo, para *Mesoclemmys dahli,* Rueda-A. *et al.* (2004) encontraron que una cuarta parte de los individuos hallados en su investigación presentaban lesiones por quemaduras.

Minería

Colombia dispone de una variada oferta de productos mineros, entre los que destacan el carbón, oro, platino, níquel, esmeraldas y caliza, así como la de otros que se producen en menor escala. Estos incluyen sal, roca fosfórica, arcillas, arenas silíceas, minerales de cobre y manganeso, magnesita, barita, yeso y varios tipos de rocas ornamentales. Hay dos modalidades de extracción de estos recursos mineros, la primera formal y de gran escala, y la segunda a menor escala, tradicional y artesanal, con una carencia reconocida de tecnología adecuada y definida, informal y de subsistencia, lo que la hace insegura, poco rentable, no competitiva y ambientalmente no sostenible (Defensoría del Pueblo-DP 2010). Más de 8,4 millones hectáreas de Colombia están concesionadas para la exploración de minerales. Algunas de estas solicitudes concedidas se encuentran en zonas protegidas como páramos, parques nacionales, territorios indígenas y territorios colectivos afro-descendientes. Hasta el 2002, las políticas del Estado fueron relativamente conservadoras en términos de la concesión de títulos mineros, pero a partir de ese año comenzaron a incrementarse las solicitudes y concesiones. Entre 1990 y 2001 se entregaron en Colombia 1.889 títulos mineros (157 por año) y en 2010 ya había 8.928 concesiones (4'839.149 hectáreas) y 20.000 solicitudes en trámite (PBI Colombia 2011). Los títulos mineros solicitados y otorgados para actividades como la extracción de carbón aumentaron en un 87% entre los años 2004-2007, concentrados en los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cesar, Cundinamarca, Norte de Santander y Santander, trayendo como resultado un aumento del 77% en la actividad entre los años 2000 y 2007. Para la actividad aurífera el número de títulos solicitados para oro se quintuplicó entre el año 2003 al año 2007 (CGR 2008).

Los principales recursos extraídos en el país son el carbón, el oro, plata y platino, y los departamentos que presentan la mayor actividad minera son Antioquia, Bolívar y Chocó. En la tabla 8 se muestra la distribución por departamentos de las extracciones según el Sistema de Información Geográfica para la Planeación y el Ordenamiento Territorial-SIG-OT, liderado por el IGAC.

Entre los impactos de la minería de carbón y oro se encuentran el aumento en la sedimentación de cuerpos de agua, la emisión de gases, material particulado y ruido, la generación de estériles y escombros, y la contaminación del suelo por metales pesados y otros químicos (CGR 2008). En las aguas con abundante materia orgánica, en particular donde hay buena sedimentación, el mercurio metálico se convierte metilmercurio, el cual a través de la cadena trófica se acumula. El contacto cutáneo con aguas contaminadas o con vapores de mercurio genera también intoxicación por absorción a través de la piel, lo cual permite que las sustancias tóxicas entren al flujo sanguíneo (DP 2010). En Brasil se han realizado estudios por la creciente actividad minera y se ha observado que varias especies de quelonios presentaron concentraciones elevadas de mercurio en sus músculos, que si bien pueden ser dañinas para el consumo humano (Schneider *et al.* 2010), se desconoce cuales son sus efectos en las tortugas. En Colombia, hay un proyecto en ejecución, el cual está documentando

Tabla 8. Tipo de extracción minera y los departamentos donde se realiza. En rojo se resaltan los departamentos más significativos en cuanto a extracción. Fuente: SIG-OT (2012).

Extracción	Departamentos
Carbón	Guajira, Cesar, Norte de Santander, Antioquia, Boyacá, Cundinamarca, Córdoba, Casanare, Santander, Valle del Cauca y Cauca.
Oro	Antioquia, Bolívar, Chocó, Nariño, Valle del Cauca, Cauca, Putumayo, Arauca, Vichada, Guainía.
Plata	Antioquia, Bolívar, Chocó, Nariño, Valle del Cauca, Cauca, Caldas, Risaralda, Quindío, Guainía, Tolima.
Platino	Chocó, Cauca, Nariño.

G. Forero-M.

los niveles de bioacumulación de mercurio en los tejidos de *Trachemys callirostris* y *Podocnemis lewyana*, que también propone examinar los efectos de la contaminación con mercurio en los juveniles de *Trachemys callirostris* en laboratorio (Bock com. pers.).

Además, para los proyectos mineros a gran escala, es necesario cambiar los cursos de los ríos y generalmente utilizan grandes explosiones con dinamita. Igualmente suele ser necesaria la construcción de infraestructuras precedidas por la deforestación del lugar (PBI Colombia 2011).

El dragado de las playas para la extracción de oro afecta la reproducción de diferentes especies de tortugas que dependen de estas zonas para poder reproducirse. Monje y Martínez (2008) reportan que para el medio Caquetá, el dragado en la explotación ilegal de oro ha removido la mayor parte de las playas importantes para anidación de tortugas charapas (*Podocnemis expansa*).

Hidrocarburos

De los 114 millones de hectáreas que componen el territorio colombiano, más de 37 millones de hectáreas están tituladas para la exploración de hidrocarburos. A febrero de 2011, el área total asignada para actividades petroleras en el país (exploración, producción, evaluación técnica y áreas reservadas), ascendía a 66'498.313 ha (41% del total del área de las cuencas sedimentarias del país), de las cuales 21'476.379 ha son continentales y 45'021.934 ha marinas (ANH 2011). Según el SIG-OT (2012), los departamentos donde se realiza principalmente esta extracción son: Córdoba, Magdalena, Sucre, Bolívar, Cesar, Norte de Santander, Arauca, Meta, Santander, Huila, Casanare y Antioquia.

El petróleo crudo y otros combustibles pesados difieren de muchas sustancias que contaminan el medio acuático, principalmente porque los hidrocarburos son altamente insolubles o forman una película sobre la superficie, o se adhieren a las playas causando daños a grandes distancias de donde es el punto de descarga (Marín 1992). La penetración de los componentes tóxicos del petróleo puede traer como consecuencia la inhibición del metabolismo, acumulación de tóxicos a nivel de la membrana celular provocando la inhibición de los intercambios entre la célula y el mundo exterior; modificación de las propiedades físicas del medio tales como la tensión superficial, el pH, la temperatura, el potencial de óxido reducción; la precipitación de elementos minerales (nitrógeno, fósforo, hormonas, oligo-elementos, vitaminas, etc.). En la tabla 9 se muestra cuales son los impactos ambientales generados en cada una de las etapas de la extracción del petróleo.

Según Bravo (2007), los efectos de los derrames petroleros en los cuerpos de agua dulce varían de acuerdo al flujo de agua y a las características específicas de los hábitats. En aguas con poco movimiento como lagunas o pantanos, los impactos de la contaminación petrolera son mucho mas severos que en ríos y esteros, porque el petróleo tiende a empozarse y permanece en el ambiente por mucho tiempo. El fondo de las aguas calmas, que frecuentemente es lodoso, constituye el hábitat para especies de lombrices, insectos y otros invertebrados; estos organismos sirven de alimento para muchas especies de tortugas. La presencia de crudo en los sedimentos puede ser muy perjudicial, porque en ellos se forman trampas de petróleo, constituyendo una fuente constante de contaminación y afectan a toda la cade-

Tabla 9. Impactos ambientales generados en cada una de las etapas de la extracción del petróleo. Fuente: Oilwatch (2011).

Etapa	Impactos
Sísmica	- Deforestación de magnitud variable en función de la cobertura vegetal encontrada a lo largo de la línea y de la construcción de helipuertos y campamentos temporales. - Creación de nuevas vías de acceso, con mayores riesgos de colonización. - Depredación de los recursos por la presencia de cuadrillas de trabajadores. - Generación de residuos sólidos. - Compactación del suelo cuando se usan camiones vibradores. - Generación o dinamización de procesos erosivos cuando la operación se realiza en terrenos susceptibles o inestables (derrumbes). - Generación de ruido y movimiento de suelo 'soplado', cuando los pozos quedan mal tapados. - Desplazamiento de fauna por efecto del ruido y muerte de peces cuando las detonaciones son en el agua. - Afectación de acuíferos.
Perforación	- Afectación de la vegetación, deforestación y pérdida de la biodiversidad. - Erosión. - Interrupción de flujos de agua. - Presencia de una gran cantidad de trabajadores con el correspondiente aumento de recursos y desechos. - Generación de residuos sólidos. - Contaminación por sustancias químicas, incluyendo radioactivas. - Ruido y vibraciones. - Desplazamiento de fauna e interrupción permanente de corredores. - Interrupción de vías de drenaje naturales.
Trasporte (ductos)	- Afectación de la vegetación, deforestación y pérdida de la biodiversidad. - Erosión y riesgos de deslaves por remoción de tierra, compactación de los suelos. - Interrupción de flujos de agua, inundaciones, estancamiento de aguas. - Perturbación de cauces de los ríos. - Contaminación del agua por aceites, lodos, desechos sólidos. - Generación de residuos sólidos. - Derrames accidentales y debidos al goteo en sitios de válvulas. - Desplazamiento de fauna por efecto del ruido y del calor. - Pérdida de la fertilidad de los suelos. - Contaminación del aire por la maquinaria. - Interrupción de drenajes de agua. - Construcción de vías para el mantenimiento del ducto. - Muerte de fauna silvestre y doméstica por diferentes tipos de accidentes, o por la contaminación.

G. Forero-M.

na trófica. En aguas abiertas, el petróleo puede ser toxico para animales que viven en el agua. La contaminación en la vegetación flotante o enraizada en el fondo de los cuerpos de agua produce impactos tanto en la vegetación como en todos los organismos que dependen de esta. La vegetación que crece en la línea de playa de los lagos y ríos, constituye un hábitat importante. Ahí varias especies buscan resguardo, se reproducen, tienen a sus crías y se alimentan y los derrames petroleros en esas áreas afectan a todos estos organismos entre los que se incluyen las tortugas. Los ambientes pantanosos son uno de los hábitats de agua dulce más afectados por derrames petroleros, debido a que el agua casi no fluye por lo que la contaminación se demanda más tiempo.

Cultivos ilícitos

La localización de cultivos ilícitos ha generado efectos ambientales como la tala y quema de bosques, para la ampliación de plantaciones, pérdida de biodiversidad, erosión y sedimentación de cauces y desequilibrios hídricos que crean peligro de desbordamiento en zonas más bajas. Las áreas escogidas para las plantaciones de estos cultivos son ecosistemas sensibles y de importancia ecológica, como son los bosques altoandinos y andinos para la amapola, y las llanuras y la selva en las regiones de la Orinoquia y Amazonia para los cultivos de coca. Se ubican en áreas que esten alejadas de los centros urbanos, con presencia de abundantes cuerpos de agua, en ecosistemas con abundante vegetación y zonas con presencia de grupos alzados en armas (los cuales cuidan los cultivos y los complejos de procesamiento, evitando la llegada de la autoridad Nacional) (Universidad de los Andes 2000). Sin embargo, estas zonas son de vocación forestal, por lo que para poder mantener la producción de estos cultivos, hay que utilizar agroquímicos en grandes cantidades. Es común que las autoridades encuentren envases de herbicidas, plaguicidas, fungicidas y abonos en los cultivos. En muchos casos los productores utilizan sustancias que son prohibidas, como es el caso del insecticida Parathion y sustancias organocloradas. Los envases y residuos de toda la gama de biocidas introducidos al medio y utilizadas en máximas concentraciones y cantidades posibles, inexorablemente terminan en los cursos de agua, absorbidos por las partículas del suelo y en el peor de los casos asimilados en las cadenas tróficas. Así, la presión sobre el medio ambiente no solamente se circunscribe al área de cultivo, sino que es exportada al todo el ecosistema (Universidad de los Andes 2000). Además de los impactos de las plantaciones en si, también hay que considerar toda la parte del procesamiento, el cual requiere de muchos productos químicos para su desarrollo, los cuales son vertidos en los cuerpos de agua.

El área sembrada con coca en Colombia hasta 2010 fue 62.000 hectáreas. De los 32 departamentos, en 23 se registran cultivos de coca; de estos, los más representativos en orden descendente fueron Nariño seguido de Cauca, Guaviare, Antioquia, Putumayo, Córdoba, Bolívar, Chocó, Meta, Vichada, Caquetá y Norte de Santander. De los 56 Parques Nacionales Naturales de Colombia, en 19 de ellos se encuentran cultivos de coca. De estos, los más afectados son: Paramillo (Antioquia-Córdoba), Nukak (Guaviare), Sierra la Macarena (Meta), Munchique (Cauca) y la Paya (Putumayo). La amapola se cultiva principalmente en Nariño y el Cauca (UNODC y Gobierno de Colombia 2011).

Calidad del agua

El impacto de todas estas actividades se ve reflejado en el ICA. Según el Ideam (2010b), hay muchas zonas afectadas y la calidad del agua no es buena, como lo muestra los valores del ICA para toda la cuenca Magdalena-Cauca, en La Guajira, el golfo de Urabá, la cuenca del río Catatumbo, en el departamento del Meta y en algunas zonas del Pacífico (Ideam 2010b).

Análisis preliminar de los impactos indirectos

Con todas estas variables y amenazas vistas previamente, el análisis que acá se presenta es una aproximación muy a grosso modo, ya que hay incompatibilidad de unidades de trabajo a nivel nacional. Por un

Tabla 10. Ítems tenidos en cuenta para el análisis, la unidad de análisis y la fuente de donde se obtuvo la información.

Actividad	Unidad de análisis	Fuente
Ganadería	Número de individuos por departamento	Fedegan (2009)
Agricultura	Departamento	SIG-OT (2012)
Deforestación	> 10.000 ha/año para el periodo 2000-2005 por CAR	Ideam (2010a)
Minería de carbón	Departamento	SIG-OT (2012)
Minería de oro	Departamento	SIG-OT (2012)
Minería de plata	Departamento	SIG-OT (2012)
Minería de platino	Departamento	SIG-OT (2012)
Extracción de petróleo	Departamento	Sánchez y Uribe (1994), SIG-OT (2012)
Cultivos ilícitos	Departamento	UNODC y Gobierno de Colombia (2011)
Industria	Departamento	Mitchell (2011)
Embalses	Departamento	Urrea (2010)
Densidad poblacional	Por departamento > 2.000 habitantes	DANE (2005)
Impactos		
Índice de Calidad del Agua-ICA	Local	IDEAM (2010b)
Presencia metales pesados	Local	Pulido (1985), UdeAntioquia (1988), Mancera-R. y Álvarez-J. (2006), Ideam (2010b), Trujillo *et al.* 2010, IAvH *et al.* (2011)
Incendios	Departamento	IAvH *et al.* (2011)

G. Forero-M.

lado, la información ambiental en cuanto a calidad de agua y de contaminación, se encuentra como unidad de análisis a nivel local; la información de deforestación está en la mayoría de los casos a nivel de regiones, las cuales no concuerdan con las regiones a nivel hidrográfico y por último, hay una aproximación a nivel de corporaciones ambientales, que es la que se utilizará para este análisis. Las actividades productivas (industria, minería, agricultura y ganadería) están reseñadas a nivel de departamento y la aproximación para tortugas se toma por departamento a pesar de que sería más apropiado realizarlo a nivel de cuenca, pero ya fueron expresadas las limitaciones del caso. Para poder realizar este análisis, es indispensable comparar el área de distribución detallada para cada especie, con las actividades económicas y los impactos generados por las mismas en las diferentes poblaciones, información que en la actualidad no está disponible de manera precisa. No obstante, en la tabla 10 se muestra qué impactos se analizaron y la unidad de análisis encontrada. Debido a que la información es muy heterogénea, se intentará dar una aproximación, extrapolando la información a nivel departamental y de ahí hacer inferencias de cuales especies de tortugas podrían estar siendo más afectadas.

En la figura 8 se muestra la distribución por departamentos y el número de impactos (o actividades) presentes. Se observa que 31 de los 32 departamentos presentan algún grado de impacto, siendo Antioquia el mayor y San Andrés el único que no presenta impactos reportados. También se observa que las regiones Amazonia y en la Orinoquia son las que están menos afectadas.

En la tabla 11 se presenta con mayor detalle por departamento, las actividades o impactos. Arbitrariamente, se tomaron los que presentaban más del 40% de las actividades, es decir 11 departamentos, y las especies que se encuentran en las mismos.

Este análisis por departamentos no sigue un criterio ecológico y/o biogeográfico, pero puede dar una aproximación de los

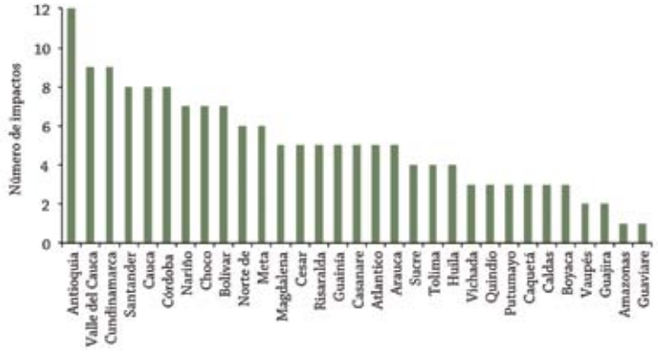


Figura 8. Departamentos y número de impactos presentes.

Tabla 11. Departamento que presentaron más del 40% de los impactos, los impactos y las especies que estarían siendo afectadas.

Dpto.	Impacto o actividad	Especies
Antioquia	Agricultura, ganadería, petróleo, embalses, minería de carbón, oro y plata, cultivos ilícitos, industria, densidad poblacional, mala calidad del agua, presencia de metales pesados.	*Chelonoidis carbonaria, Chelydra acutirostris, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Podocnemis lewyana, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Trachemys callirostris, Trachemys venusta.*
Bolívar	Petróleo, ganadería, cultivos ilícitos, minería de oro y plata, embalses, presencia de metales pesados.	*Chelonoidis carbonaria, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Mesoclemmys dahli, Podocnemis lewyana, Rhinoclemmys melanosterna, Trachemys callirostris.*
Cauca	Agricultura, minería de carbón, oro, plata y platino, cultivos ilícitos, mala calidad del agua, presencia de metales pesados.	*Chelonoidis carbonaria, Chelydra acutirostris, Kinosternon leucostomum, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Rhinoclemmys nasuta.*
Chocó	Deforestación, ganadería, minería de oro, platino y plata, cultivos ilícitos, presencia de metales pesados.	*Chelonoidis carbonaria, Chelydra acutirostris, Kinosternon dunni, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Rhinoclemmys nasuta, Trachemys venusta.*
Córdoba	Agricultura, ganadería, cultivos ilícitos, petróleo, minería de carbón, embalses, mala calidad del agua, presencia de metales pesados.	*Chelonoidis carbonaria, Chelydra acutirostris, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Mesoclemmys dahli, Podocnemis lewyana, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Trachemys callirostris.*
Cundinamarca	Agricultura, ganadería, incendios, minería de carbón, embalses, industria, mala calidad del agua, presencia de metales pesados, densidad poblacional.	*Chelonoidis carbonaria, Kinosternon leucostomum, Podocnemis lewyana, Rhinoclemmys melanosterna, Trachemys callirostris.*
Meta	Agricultura, deforestación, ganadería, cultivos ilícitos, petróleo, mala calidad del agua.	*Chelonoidis carbonaria, Chelonoidis denticulata, Chelus fimbriatus, Kinosternon scorpioides, Mesoclemmys gibba, Peltocephalus dumerilianus, Phrynops geoffroanus, Podocnemis expansa, Podocnemis unifilis, Podocnemis vogli.*

G. Forero-M.

Dpto.	Impacto o actividad	Especies
Nariño	Agricultura, deforestación, minería de oro, platino y plata, cultivos ilícitos, mala calidad del agua.	*Chelydra acutirostris, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Rhinoclemmys nasuta.*
Norte de Santander	Agricultura, cultivos ilícitos, minería de carbón, petróleo, industria, mala calidad del agua.	*Kinosternon scorpioides, Rhinoclemmys diademata.*
Santander	Agricultura, ganadería, embalses, petróleo, industria, densidad poblacional, minería de carbón, mala calidad del agua.	*Chelonoidis carbonaria, Kinosternon leucostomum, Podocnemis lewyana, Rhinoclemmys melanosterna, Trachemys callirostris.*
Valle del Cauca	Agricultura, industria, incendios, minería de carbón, oro y plata, densidad poblacional, mala calidad del agua, presencia de metales pesados.	*Chelydra acutirostris, Kinosternon leucostomum, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys melanosterna, Rhinoclemmys nasuta.*

impactos ambientales que pueden estar afectando a cada especie. De acuerdo a los 11 departamentos que se están analizando, de las 27 especies, 21 tienen algún grado de afectación. En la figura 9 se observa el número de departamentos donde se encuentra distribuida la especie *versus* el número de departamentos con afectación.

De especial interés es el caso de *Kinosternon dunni,* especie endémica de Colombia, con una distribución restringida, cuyas amenazas indirectas determinaron su inclusión en el Libro rojo de reptiles de Colombia como vulnerable (Castaño-M. 2002) y como con este análisis, se evidencia que toda su área de distribución se encuentra afectada. También *Rhinoclemmys annulata*, *Rhinoclemmys diademata*, *Rhinoclemmys nasuta* y *Trachemys venusta* son especies de distribución restringida y en toda su área de distribución hay afectación, por lo que serían de especial interés realizar estudios más a fondo sobre estas especies.

De las 21 especies, ocho de ellas, distribuidas en las cuencas del Amazonas y Orinoco (*Chelonoidis denticulata, Chelus fimbriatus, Mesoclemmys gibba, Peltocephalus dumerilianus, Phrynops geoffroanus, Podocnemis expansa, Podocnemis unifilis* y *Podocnemis vogli*), tienen afectación sólo en un departamento de su área de distribución (Meta). Por ello, podría especularse que no se está ejerciendo una gran presión por la parte ambiental. Sin embargo, hay que considerarlo con precaución, ya que las declaraciones realizadas por el Estado en la conferencia de Río +20 establecen que los departamentos de Amazonas, Guaviare, Guainía, Vaupés y Vichada son las denominadas "áreas de reserva minera

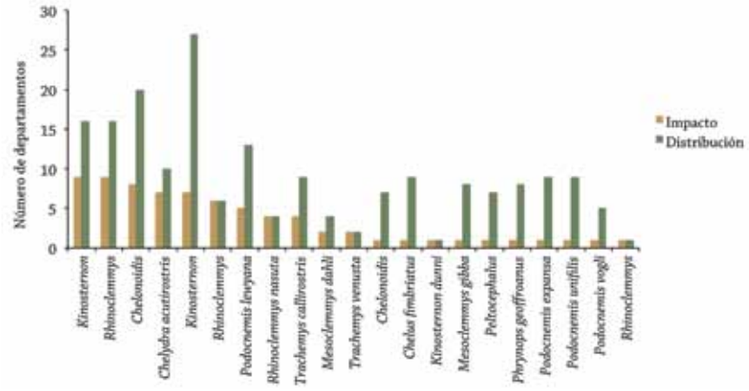


Figura 9. Distribución de las especies por departamentos y número de departamentos con impactos ambientales (sólo las identificadas en los departamentos con más impactos).

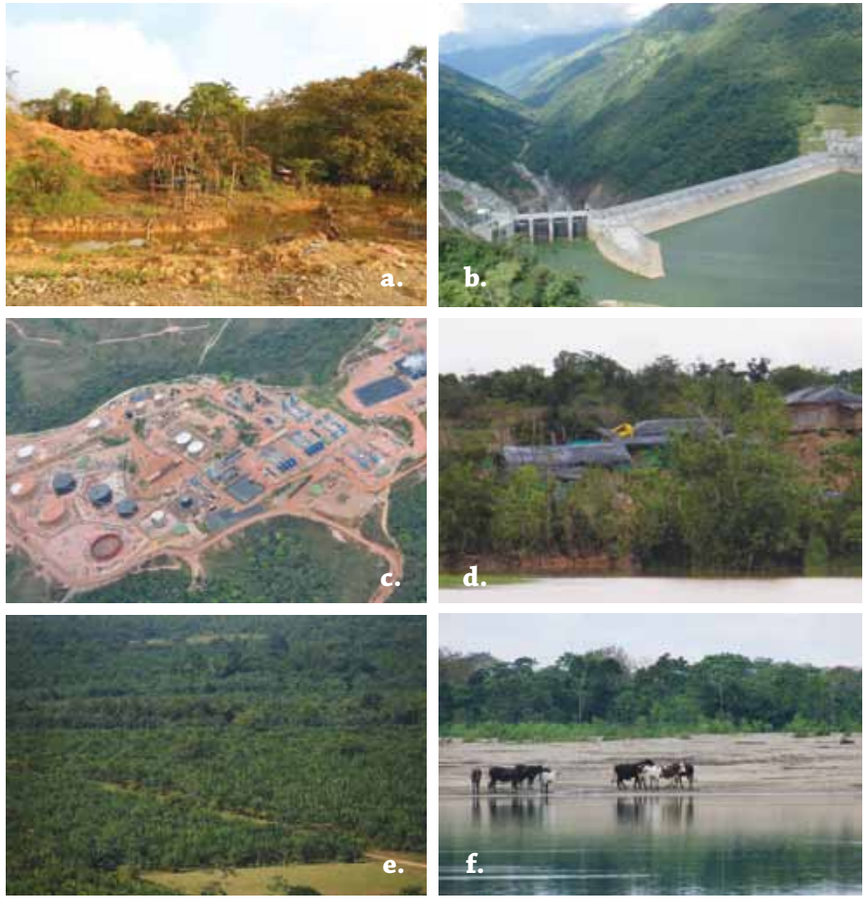
estratégicas" (http://moir.org.co/Reserva-minera-estrategica-para.html). Igualmente, esto se aprecia en el documento "Áreas con potencial mineral para definir áreas de reserva estratégica del Estado" (SGC 2012). Estas zonas se consideran especiales por sus grandes potencialidades en minerales y el gobierno nacional, a través de la Agencia Nacional Minera-ANM, las organizan en bloques o polígonos alinderados y las ofrece en rondas o subastas al mejor postor entre las empresas mineras interesada (http://moir.org.co/Reserva-minera-estrategica-para.html).

Al revisar la información consignada en este libro en las fichas de especies (Capítulo 18), el 81,5% de las especies (22) presentan como amenaza la alteración de su hábitat, estas son: *Chelonoidis carbonaria, Chelonoidis denticulata, Chelydra acutirostris, Kinosternon dunni, Kinosternon leucostomum, Kinosternon scorpioides, Mesoclemmys dahli, Mesoclemmys gibba, Platemys platycephala, Podocnemis erythrocephala, Podocnemis lewyana, Podocnemis unifilis, Rhinemys rufipes, Rhinoclemmys annulata, Rhinoclemmys diademata, Rhinoclemmys melanosterna, Rhinoclemmys nasuta, Trachemys callirostris* y *Trachemys venusta.*

Conclusiones y recomendaciones

La deforestación y la construcción de hidroeléctricas son las actividades que están impactando más a las poblaciones de tortugas. Igualmente, están siendo afectadas probablemente por problemas de contaminación, situación que no se ha corroborado con datos detallados. Por ello, es de suma importancia realizar estudios ecotoxicológicos para determinar si la presencia de los contaminantes generados por las actividades antrópicas está generando algún tipo de alteración fisiológica en las tortugas. También hay que determinar si hay bioacumulación de mercurio en estos organismos, ya que para peces y humanos se han encontrado valores altos. Los pri-

G. Forero-M.



a. Deforestación en Chocó. Foto: G. Forero-M.
b. Embalse de Porce III. Departamento de Antioquia. Foto: L. F. Jiménez.
c. Instalación petrolera. Foto: F. Trujillo.
d. Minería ilegal en el medio Atrato. Foto: M. Morales-B.
e. Monocultivo de palma. Magdalena medio. Foto: F. Nieto.
f. Presencia de ganado en playas de postura. Río Amazonas. Foto: M. Morales-B.

meros indicios corroboran niveles altos en los tejidos de *Podocnemis lewyana* y *Trachemys callirostris* (Zapata com. pers.).

Es indispensable que se realicen estudios a fondo en este tema, prioritariamente para las especies que tienen distribución restringida, objeto de establecer si es necesario declarar áreas de conservación, sobre todo para las especies distribuidas en las cuencas Caribe y Magdalena, dónde una de las principales amenazas es que no hay áreas protegidas en sus áreas de distribución (Capítulo 18). Por otro lado, se evidencia que hay vacíos de información en cuanto a la parte ambiental, por lo que es fundamental que se empiece a integrar la información que se está tomando en el sector privado con el ambiental. Se debe aprovechar la información generada en los diagnósticos ambientales y en las licencias ambientales de las empresas. Por último, es indispensable que exista una articulación más ajustada entre las decisiones del sector productivo con el sector ambiental.

Bibliografía

- Aguirre, A. 2000. El comercio ilegal de fauna silvestre y técnicas forenses aplicadas. Pp. 249-254. *En*: F. Nassar-M. y R. Crane (Eds.). Actitudes hacia la fauna en Latinoamérica. Humane Society Press, Washington, D. C., USA.
- Alvard, M. 1995. Shotguns and subsistence hunting in the Neotropics. *Oryx* 29: 58-66.
- ANH-Agencia Nacional de Hidrocarburos. 2011. Indicadores de gestión y estadísticas de la industria. Consultado en: http://www.anh.gov.co/es/index.php?id=8
- Baptiste, L. G., R. Polanco, S. Hernández y M. P. Quiceno. 2002. Fauna silvestre de Colombia: historia económica y social de un proceso de marginalización. Pp. 295-340. *En*: G. Ulloa (Ed.). Rostros culturales de la fauna. Las relaciones entre los humanos y los animales en el contexto colombiano. Instituto Colombiano de Antropología e Historia, Bogotá. 343 pp.
- Bates, H. W. 1863. The naturalist on the River Amazons. John Murray, London, UK. 407 pp.
- Bermúdez-R., A. L., N. García, A. Méndez, D. M. Velasco, A. A. Moreno, V. J. Pineros y J. G. López. 2007. Evaluación del estado de las poblaciones de quelonidos del género *Podocnemis* (*P. expansa* charapa, *P. unifilis* terecay, *P. erythrocephala* chipiro y *P. vogli* galápago) en la cuenca baja del río Guaviare en el departamento del Guainía. Corporación Para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazonico, C.D.A. Fundación Salvemos al Medio Ambiente FUNAMBIENTE. Inírida. 55 pp.
- Bravo, I. 2007. Los impactos de la explotación petrolera en ecosistemas tropicales y la biodiversidad. Acción ecológica. 61 pp. Consultado en: http://www.oilwatch.org/doc/documentos/impactos_explotacion_petrolera-esp.pdf
- Cabrera, E., D. M. Vargas, G. Galindo, M. C. García y M. F. Ordóñez. 2011. Memoria técnica: cuantificación de la tasa de deforestación para Colombia, Periodo 1990-2000, 2000-2005. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Bogotá. 22 pp.
- Castaño-M., O. V. 1997. La situación de *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824) (Testudinata: Pelomedisidae) en Colombia. *Caldasia* 19: 55-60.
- Castaño-M., O. V. (Ed.). 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá. 160 pp.
- CGR-Contraloría General de la República. 2008. Informe sobre el estado del medio ambiente y los recursos naturales en Colombia. Bogotá, Colombia. 162 pp.
- Cooke, R. G., M. Jiménez y A. J. Ranere. 2007. Influencia humanas sobre la vegetación y fauna de vertebrados de Panamá: actualización de datos arqueozoológicos y su relación con el paisaje antrópico durante la época precolombina. Pp. 562-593. *En*:

G. Forero-M.

Leigh E. G. , Jr., E. A. Herre, J. B. C. Jackson y F. Santos-G. (Eds.). Ecología y evolución en los trópicos. Editora Nova Art, Panamá.

- Corpoica. 1999. Caracterización biofísica, socioeconómico y tecnología de los sistemas de producción agropecuarios de la región de La Mojana. Sistemas de producción de pesca y caza, caracterización del uso de fauna y flora. Proyecto Sisac. SANE. Encuesta Nacional Agropecuaria. Informe final técnico.
- Cortés-D., J. 2005. Aproximación al conocimiento del morrocoy *Geochelone denticulata* (Testudinata: Testudinidae) en tres sectores cercanos en la Amazonía nororiental colombiana. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 57 pp.
- Cruz-A., D. 2012. Transformaciones en el manejo indígena local de la fauna de cacería en la Estrella Fluvial de Inírida. *En*: Trujillo F., J. S. Usma y C. A. Lasso (Eds.). Biodiversidad en la Estrella Fluvial de Inírida. WWF Colombia, Fundación Omacha, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Corporación Para el Desarrollo del Norocidente Amazonico-CDA, Bogotá, Colombia. (en prensa).
- CVS-Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge. 2004. Diagnóstico ambiental de la cuenca hidrográfica del río Canalete, delimitación, extensión, localización y situación ambiental. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge. Montería, Colombia. 320 pp. + 25 mapas.
- CVS y Unal-Universidad Nacional de Colombia. 2004. Caracterización de flora y fauna de los humedales de Córdoba. Corporación Autónoma Regional de los valles del Sinú y San Jorge. Universidad Nacional de Colombia. Informe final. Montería, Colombia. 204 pp.
- CVS y CI-Conservación Internacional Colombia. 2008. Programa de Manejo y conservación de fauna amenazada en el bajo Sinú. Convenio de cooperación Nº 036 CVS-CI de 2008. 324 pp.
- DANE-Departamento Administrativo Nacional de Estadísticas. 2005. Censo General 2005, nivel Nacional. DANE, Bogotá, Colombia. 501 pp.
- De La Ossa V. J. y R. C. Vogt. 2009. Efecto de sustitución: una expresión del agotamiento poblacional de quelonios en Barcelos, Amazonas, Brasil. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biologicas* 21: 143-154.
- De La Ossa, J. y A. De La Ossa-L. 2011. Cacería de subsistencia en San Marcos, Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 3: 213-224.
- De La Ossa, J., G. Olivero-G. y J. G. Ruiz. 2011. Utilización de quelonios de interés económico en el municipio de Caimito, Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 3: 3-14.
- DNP-Departamento Nacional de Planeación. 2007. Plan Nacional de Desarrollo 2006 – 2010, Estado comunitario desarrollo para todos. Bogotá, Colombia. 135 pp.
- DP-Defensoría del Pueblo. 2010. Minería de hecho en Colombia. Imprenta Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 285 pp.
- Duarte, A. 2005. Recopilación de información preliminar sobre aspectos ecológicos de la especie *Podocnemis unifilis* terecaya. Corporinoquia. Informe interno. Arauca. 61 pp.
- EAFIT-Escuela de Administración, Finanzas y Tecnología. 2006. Los sedimentos del río Magdalena: reflejo de la crisis ambiental. Restrepo J. D. (Ed.). Escuela de Administración, Finanzas y Tecnología. Medellín, Colombia. 265 pp.
- Fedegan-Federación Colombiano de Ganaderos. 2006. Plan estratégico de la ganadería colombiana 2019. Federación Colombiano de Ganaderos, Bogotá, Colombia. 296 pp.
- Ferreira, A. 1786. Viagem filosófica pelas capitaniaza de Grão Pará, rio Negro, Mato Grosso, e Cuibá. Memórias: Zoología, Botânica. Reprint Conselho Federal de Cultura. Rio de Janeiro, Brasil. 1974.
- Figueroa, A. 2010. Saber local, uso y manejo de las tortugas charapa *Podocnemis expansa* y taricaya *Podocnemis unifilis* (Testudines: Podocnemididae) en el Resguardo Curare-Los Ingleses. La Pedrera: Amazonas: Colombia. Tésis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 286 pp.
- Fuentes-O., S., A. Sampedro-M. y M. Ardila-M. 2003. Importancia de la jicotea (*Trachemys scripta callirostris*: Chelonia, Emydidae) como recurso natural en la comunidad de Isla de Coco, región de La Mojana, Departamento de Sucre, Colombia. *Revista Biológica* 17: 126–133.
- Fundación Terrapleta y WWF-World Wildlife Fund –Colombia. 2009. Conservación y áreas estratégicas para la conservación de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el departamento de Casanare. Convenio QY 85. Informe final. Bogotá. 67 pp.
- Gallego-G., N. y O. Castaño-M. 2008. Ecology and status of the Magdalena River turtle *Podocnemis lewyana* a Colombian endemic. *Chelonian Conservation and Biology* 7: 37-44.
- Galvis-R., C. A. y G. Corredor-L. 2006. Evaluación del uso de las tortugas continentales en la costa Pacífica del Departamento del Valle del Cauca. Fundación Zoológica de Cali, Cali, Colombia. 13 pp.
- García, N. 2005. Biología reproductiva y conservación de las tortugas charapa *Podocnemis expansa*, cupiso, *Podocnemis sextuberculata* y taricaya *Podocnemis unifilis* en las playas aledañas al municipio de Puerto Nariño (Amazonas).Tesis de Grado, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 209 pp.
- Gómez, M. 2000. Estadísticas del uso ilegal de fauna silvestre en Colombia. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia. 13 pp.
- Gómez, M., R. Polanco y A. Villa. 1994. Uso sostenible y conservación de la fauna silvestre en los países de la cuenca del Amazonas. Colombia. En: Informe para la FAO. Bogotá, Colombia. 86 pp.
- Goulding, M., N. J. H. Smith y D. J. Mahar. 1996. Floods of fortune: Ecology and economy along the Amazon. Columbia University Press, New York, New York, USA. 321 pp.
- Gumilla, J. 1791. El Orinoco ilustrado. Historia natural, civil y geográfica de las naciones situadas en las riveras del río Orinoco. Tomo I. Imprenta de Carlos Gilbert y Tutó. Barcelona. 288 pp.
- Gutierrez, J. C. 2005. Las santas carnes de las tortugas del Magdalena. Vanguardia Liberal. Bucaramaga. Santander. http://www.biodiversityreporting.org/article.sub?docId=13346&c=Colombie&cRef=Colombia&year=2005&date=March%202005
- Hemley, G. 1994. Internacional wildlife trade: A CITES sourcebook. Island Press, Washington, D. C., USA. 150 pp.
- IAvH, IDEAM, IIAP, INVEMAR, SINCHI, 2011. Informe del estado del medio ambiente y de los recursos naturales renovables 2010. Instituto de Hidrologia, Meteorologia y Estudios Ambientales – Ideam. Bogota D. C., Colombia. 384 pp.
- Ideam-Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2010a. Informe anual sobre el estado del medio ambiente y los recursos naturales renovables en Colombia: bosques-2009. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá D. C., Colombia. 236 pp.
- Ideam. 2010b. Informe anual sobre el estado del medio ambiente y los recursos naturales renovables en Colombia – Estudio Nacional del Agua 2010. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá D. C., Colombia. 421 pp.
- Klemens, M. W. (Ed.). 2000. Turtle conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA. 344 pp.
- La Condomine, C. M. 1992. *Viagem pelo Amazonas 1735-1745*. Univ. De São Paulo. Edit. Nova Fronteira. Río de Janeiro, Brasil. 156 pp.
- Lee, D. 2004. Cultural harvest of the llanos side-neck turtle, *Podocnemis vogli*, in the Venezuelan llanos. Turtle and Tortoise Newsletter. 8: 5-8.
- MADVT- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 2011.Diagnóstico nacional del tráfico ilegal de fauna 2005 – 2009. En: avances en la implementación de la estrategia nacional para la prevención y control del tráfico ilegal de especies silvestres. (en preparación).
- MAVDT y Unal-Universidad Nacional de Colombia. 2009. Plan de manejo orientado

G. Forero-M.

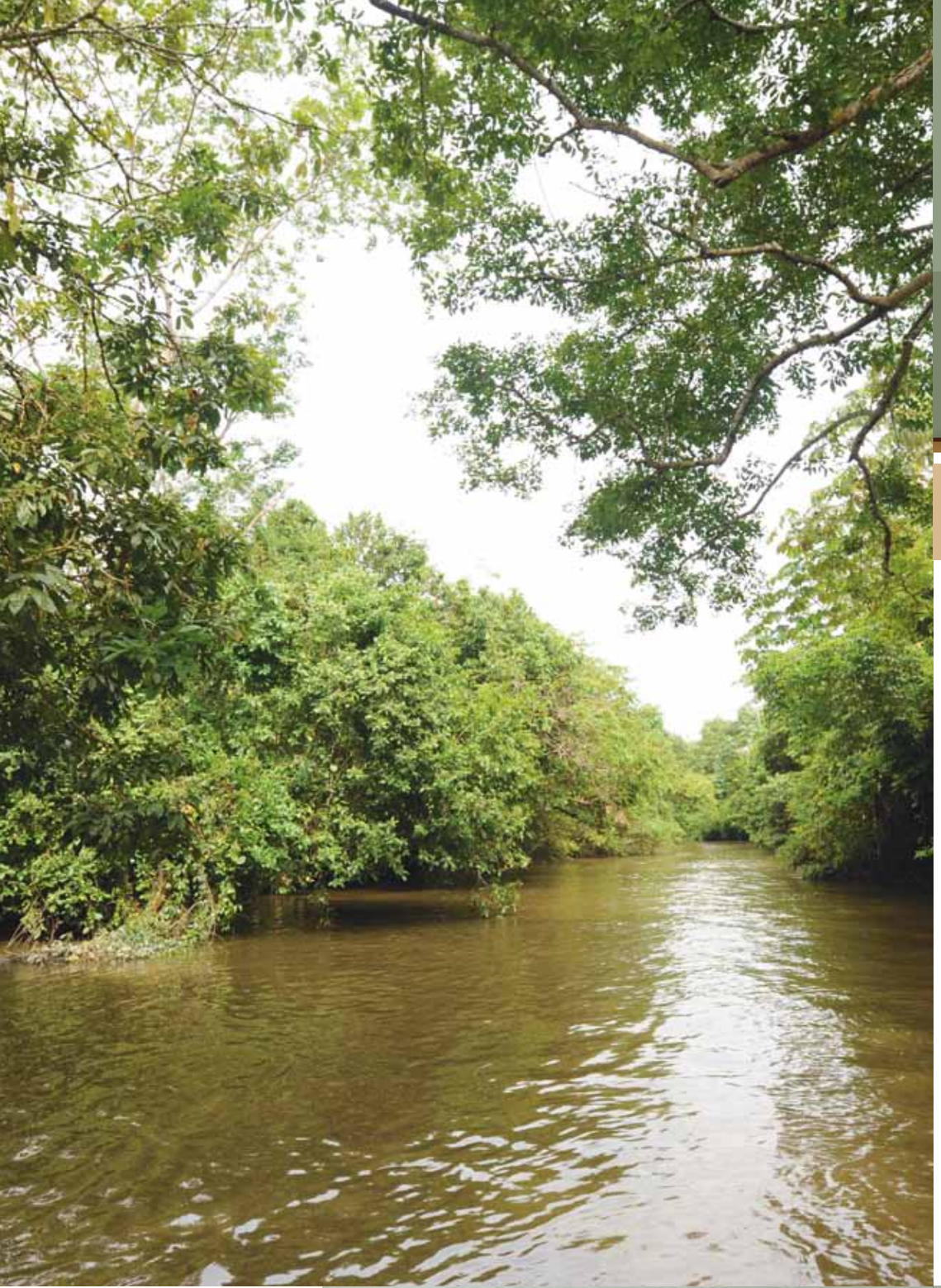
al uso sostenible de la tortuga hicotea en Colombia. MAVDT, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 76 pp.

- Mahécha, L., L. A Gallego y F. J. Peláez. 2002. Situación actual de la ganadería de carne en Colombia y alternativas para impulsar su competitividad y sostenibilidad. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 15: 213-225.
- Mancera-R., N. J. y R. Álvarez-L. 2006. Estado del conocimiento de las concentraciones de mercurio y otros metales pesados en peces dulceacuícolas de Colombia. *Revista Acta Biológica Colombiana* 11: 3-23.
- Mancera, N. y O. Reyes. 2008. Comercio de fauna silvestre en Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 61: 4618-4645.
- Marín, R. 1992. Estadísticas sobre el recurso agua en Colombia. Ministerio de Agricultura, Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras. Bogotá, Colombia. 412 pp.
- Mendoza, A. 2009. Monitoreo e investigación Parque Nacional Natural Cahuinarí. CPS N° G-064/09. Documento interno. Informe final. Leticia. 58 pp.
- Milner, E. J., E. L. Bennett y SCB. 2003. Wild meat: The bigger picture. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 351-357.
- Miraña, E. Estudio local del uso de la tortuga charapa y sus huevos en el sector de Manacaru y la isla de Cahunari. Beca de investigación propia Tropenbos Internacional Colombia. (en preparación).
- Mitchell, D. 2011. Balance sector industrial 2011. Departamento Nacional de Planeación. Bogotá, Colombia. 86 pp.
- Mitchell, N. J. and F. J. Janzen. 2010. Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development* 4: 129-140.
- Mittermeier, R. A. 1992. A new species of marmoset, genus Callithrix Erxleben, 1777 (callithrichidae). Pri Geldiana Zoologia 14: 1-17.
- Monje, C. y E. Martínez. 2008. La tortuga charapa: del plan de manejo a su implementación. Pp. 91-108. *En*: Trujillo F., J. C. Alonso, M. C. Diazgranados y C. Gomez (Eds.), Fauna acuática amenazada en la amazonía colombiana: análisis y propuestas para su conservación. Fundación Omacha, Fundación Natura, Instituto Sinchi, Corpoamazonía. Bogotá, Colombia. 152 pp.
- Negrete, R. E. 2011. Análisis y formulación de lineamientos y recomendaciones de ajuste a la normativa nacional, relacionada con fauna silvestre (incluyendo recursos hidrobiológicos). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe interno. 66 pp.
- Nimuendaju, C. 1952. The Tukuna. University of California Press, Los Angeles, California. 209 pp.
- Oilwatch. 2011. Manual de monitoreo ambiental para la industria petrolera. Consultado 6 de mayo. Disponible en: http://www.oilwatch.org/doc/documentos/manual-esp.pdf.
- Ortega-L., A. y J. S. Usma-O. 2001. Composición y estructura comunitaria de los peces del río Cubarradó. Cuenca del río Purrichá, Chocó, Colombia. *Cespedecia* 24: 27-37.
- Páez, V. P., A. Restrepo, M. Vargas-R., B. C. Bock y N. Gallego-G. 2012. *Podocnemis lewyana*. *En*: Páez, V. P., M. A. Morales-B., C. A. Lasso, O. V. Castaño-M. y B. Bock (Eds.). V. Biología de la 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.
- Palacios-R., I. D., J. T. Bakker y A. Guevara-V. 1999. Tráfico y aprovechamiento de iguana e hicotea en la zona Caribe de Colombia. Latin American Environmental Society, Bogotá, Colombia. 80 pp.
- PBI Colombia. 2011. La minería en Colombia ¿A qué precio? PBI Colombia. Boletín informativo no 18. Bogotá D. C. 48 pp.
- PGN-Procuraduría General de la Nación. 2006. Informe preventivo: diagnostico del manejo y disposición de especimenes decomisados de fauna silvestre en Colombia. Procuraduría General de la Nación. Bogotá D. C. 148 pp.
- Pinedo-V., M., P. J. Barlehi, T. D. del Castillo y K. A. Coffy. 2002. Tradition of change: The dinamic relatioship between biodiversity and society in sector Muyuy, Perú. *Environmental Science and Policy* 5: 43-53.
- Portocarrero, M. 2008. Tortugas del género *Podocnemis*. Pp. 77-89. *En*: Trujillo F., M. Portocarreño y C. Gómez (Eds.). Plan de manejo y conservación de especies amenazadas de la Reserva de Biosfera El Tuparro: delfínes de río, manaties, nutrias, jaguars y tortugas del género *Podocnemis*. Proyecto Pijiwi Orinoco. Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Forest Conservation Agreement. Bogota, Colombia.
- Pulido, A. 1985. Estudio de algunos parámetros ambientales de la explotación aurífera de Mineros de Antioquia en la cuenca del río Nechí: impacto ambiental preliminar. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 35 pp.
- Rangel, O. (Ed.). 2010. Colombia Diversidad Biótica IX: Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge. Bogotá, Colombia. 816 pp.
- Rueda-A., J. V. 1999. Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Volumen Suplemento Especial): 475-498.
- Rueda-A., J. V., P. A. Galvis, C. López y G. Y. Lozano. 2004. Estudio sobre la distribución geográfica y el estatus ecológico de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en el bajo Sinú, departamento de Córdoba. C. I. C. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge. Diagnóstico y acciones de conservación de especies acuáticas amenazadas en la ecoregión del bajo Sinú. Informe final CI-CVS, Colombia. 53 pp.
- Rueda-A., J. V., J. L. Carr, R. A. Mittermeier, J. V. Rodríguez-M, R. B. Mast, R. C. Vogt, A. G. J. Rhodin, J. de La Ossa-V, J. N. Rueda y C. G. Mittermeier. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo Nº 6. Conservación Internacional. Bogotá. 538 pp.
- Sánchez, E. y E. Uribe. 1994. Contaminación industrial en Colombia. DNP, PNUD. Tercer mundo editores. Bogotá, Colombia. 185 pp.
- Schneider, L., L. Belger, J. Burger, R. C. Vogt y C. R. Ferrara. 2010. Mercury levels in muscle of six species of turtles eaten by people along the río Negro of the Amazon basin. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 58: 444-450.
- SGC-Servicio Geológico Colombiano. 2012. Áreas con potencial mineral para definir áreas de reserva estratégica del estado. República de Colombia. Ministerio de Minas y Energía, Servicio Geológico Colombiano. Bogota, Colombia. 54 pp.
- Shine, C. y C. de Klemm. 1999. Wetlands, water and the law. Using law to advance wetland conservation and wise use. IUCN, Gland, Switzerland, Cambridge, UK and Bonn, Germany. xvi + 330 pp.
- SIG-OT-Sistema de Información Geográfica para la Planeación y el Ordenamiento Territorial. 2012. http://sigotn.igac.gov.co/sigotn/. Consultado: marzo 16 de 2012.
- Smith, N. J. H. 1979. Quelônios aquáticos da Amazônia: Um recurso ameaçado. *Acta Amazônica* 9: 87-97.
- Trujillo, F. 2009. Biodiversidad colombiana y tráfico de especies. Plan Lector Voluntad. Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Editorial Voluntad, Bogotá, Colombia. 96 pp.
- Trujillo, F., C. A. Lasso, M. C. Diazgranados, O. Farina, L. E. Pérez, A. Barbarino, M. González y J. S. Usma. 2010. Evaluación de la contaminación por mercurio en peces de interés comercial y de la concentración de organoclorados y órgano fosforados en el agua y sedimentos de la Orinoquia. Pp. 339-355. *En*: Lasso C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biologicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación

Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia de la Universidad Nacional de Colombia. Bogota, Colombia.

- Trujillo F., L. M. Jiménez-R., J. Aldana, M. V. Rodríguez-M., A. Caro y P. Rodríguez. 2011. Uso y manejo de la fauna silvestre en la Orinoquia colombiana: cacería y tráfico de especies. Pp. 149-172. *En:* Lasso C. A. , A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-P, G. Corzo, y A. Machado-A. (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia.
- UNDP-Programa de Desarrollo de las Naciones Unidas. 2010. América Latina y el Caribe: Una Superpotencia de Biodiversidad. Un Documento de Política. UNDP. *ciudad?* 20 pp.
- Universidad de Antioquia. 1988. Estudio del impacto ambiental por minería en el bajo Cauca y nordeste antioqueño. *Universidad de Antioquia. Centro de Investigaciones* 4: 29-39.
- Universidad de Antioquia. 1993. Estudio ecológico y ambiental de la Ciénaga Grande de Lorica-Massi. Universidad de Antioquia -Centro de Investigaciones Ambientales y de Ingeniería. Informe Final. Medellín, Colombia. 108 pp.
- Universidad de los Andes. 2000. Cultivos ilícitos en Colombia. Memorias del foro realizado el 17 y 18 de agosto de 2000. Universidad de los Andes, Fundación Compartir, Programa de las Naciones Unidas para la Fiscalización Internacional de drogas-UNDCP. Bogotá, Colombia. 264 pp.
- UNODC-Oficina de las Naciones Unidas de Contra la Droga y el Delito y Gobierno de Colombia. 2011. Colombia monitoreo de cultivo de coca 2010. Consultado en: http://www.biesimci.org/Documentos/archivos/Censo_Cultivos_Coca_2010_SIMCI.pdf
- Urrea, C. 2010. Inventario de las características geográficas de los embalses colombianos y su área de influencia directa. Tesis de Grado, Universidad de la Salle, Bogotá D. C. 212 pp.
- van der Hammen, M. C. 1992. El Manejo del Mundo. Naturaleza y Sociedad entre los Yukuna de la Amazonia Colombiana. Tropenbos Colombia. Bogotá, Colombia. 376 pp.
- Vargas-R., M., N. Mesa-F., A. González-Z. y O. V. Castaño-M. 2007. Participatory research towards the conservation of the endangered-endemic river turtle *Podocnemis lewyana* in the upper Magdalena River, Colombia. Biological component. Fundación Biodiversa. Final report. 60 pp.
- von Hildebrand, P., N. Bermúdez y M. C. Peñuela. 1997. La tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el río Caquetá, Amazonas, Colombia. Union Europea, Coama. Colombia. 152 pp.
- von Humboldt, A. 1852. Viaje a las regiones Equinocciales del Nuevo Continente. Monte Avila Editores, segunda edición, Vol 1-4. 1992, Caracas, Venezuela.
- Wyler, L. S. y P. A. Sheikh. 2008. International Illegal Trade in Wildlife: Threats and U.S. Policy. CRS Report for Congress. Code RL34395, Washington, D. C., USA. 51 pp.
- WWF. 2012. Wildlife crime scorecard. Assessing compliance with and enforcement of CITES commitments for tigers, rhinos and elephants. WWF Report. 34 pp.

Márgenes del río deforestado, Magdalena medio. Foto: F. Nieto



Caño Chucurí, San Rafael de Chucurí (Santander). Foto: F. Nieto

Foto: Facuam

20. Estrategias para la conservación de las tortugas continentales de Colombia

Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso, Vivian Páez, Fernando Trujillo, Mario Vargas-Ramírez, Germán Forero-Medina, Omar Hernández y Gustavo Trujillo

Debido a la declinación de las poblaciones de tortugas por la extracción que se ejerce sobre las mismas para el consumo, la tenencia como mascotas, contaminación y factores ambientales como degradación y pérdida del hábitat y el cambio climático, en Colombia se están o se han tomado medidas generales para proteger este patrimonio natural, como la designación de áreas protegidas, la adopción de normas para prohibir la cosecha de tortugas y la generación de programas o planes de manejo. Éstas iniciativas desafortunadamente aún no son suficientes, lo cual se evidencia en la declinación de los tamaños poblacionales, la reducción de las áreas de distribución y en consecuencia, en la inclusión de especies que se listan en alguna de las tres categorías de amenazas de la UICN.

Para la conservación del patrimonio natural, Colombia se ha adherido a nivel internacional a diferentes convenios y tratados. Para la conservación de los ecosistemas continentales, se encuentra el Convenio para la Protección del Patrimonio Mundial, Cultural y Natural- UNESCO (1972), el Tratado de Cooperación Amazónica (1978), la Convención relativa a los Humedales de Importancia Internacional-Ramsar (1981), la Convención Marco de las Naciones Unidas contra el Cambio Climático-UNFCCC (1992) y la Convención para la Lucha contra la Desertificación y la Sequía-UNCCD (1994). A nivel de especies, en los años 70 se firma el tratado sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres – CITES, con lo cual Colombia asumió compromisos en el ámbito internacional para facilitar el comercio legal de especies y productos y simultáneamente, implementar medidas que permitan un control más eficiente del tráfico ilegal. A nivel genético, Colombia hace parte de la Decisión 391 de la Comunidad Andina (CAN), sobre el Régimen Común de Acceso a los Recursos Genéticos (1996). De forma general está el Convenio de Diversidad Biológica firmado en Río de Janeiro en 1992.

M. Vargas-R.

A nivel nacional se han realizado esfuerzos generales para la conservación de las tortugas continentales. Así, en primera instancia, se evaluó el estado de conservación de estas especies, donde de las 27 tortugas continentales, 11 se clasificaron bajo alguna categoría de amenaza a nivel nacional (Castaño-M. 2002). Debido a este número tan elevado y por la importancia de las tortugas en la seguridad alimentaria de las comunidades rurales e indígenas y su rol a nivel ecosistémico, en el 2002 el Ministerio del Medio Ambiente publica el Programa Nacional de Conservación de Tortugas Marinas y Continentales en Colombia (MMA 2002), el cual buscaba garantizar la supervivencia de todas las especies de tortugas presentes en nuestro país, implementando estrategias de conservación, investigación, valoración, uso y manejo, a través de un trabajo coordinado interinstitucionalmente y con la participación de la comunidad. Las líneas de acción de este programa fueron: 1) investigación y monitoreo de poblaciones; 2) manejo sostenible; 3) educación ambiental y participación comunitaria; 4) información y divulgación y 5) gestión y fortalecimiento institucional. A pesar de ser un programa que abarca las principales áreas a tener en cuenta, su implementación ha sido en la mayoría de los casos parcial y a cargo de iniciativas individuales, más que bajo la coordinación de los entes implementadores.

Nueve años después de publicado el programa y en vista de no haberse consolidado el grupo de trabajo que impulsaría la implementación de éste, como lo menciona el plan: "Para la implementación del Programa Nacional para la Conservación de las Tortugas en Colombia, se pretende consolidar a nivel nacional el grupo coordinador constituido por el Ministerio del Medio Ambiente, representantes de los institutos de investigación, delegados del Ministerio de Educación y el Ministerio de Agricultura y representantes de las Unidades de coordinación regional de las áreas andina, Caribe insular, Pacífica, Orinoquia y Amazonia", surgió una iniciativa de la Asociación Colombiana de Herpetología-ACHerpetología con el apoyo de varias instituciones, que reunió al sector académico y algunas ONG, para estructurar la primera fase del plan estratégico de conservación para las tortugas continentales colombianas, cuyo periodo de ejecución sería de enero 2012 a noviembre 2013. Las acciones planteadas en este Plan son concretas, viables, verificables y tienen responsables. No se requieren de grandes sumas de dinero para realizar estas acciones, sólo es imprescindible la voluntad y la coordinación de sus actores. El objetivo de este Plan no es garantizar la supervivencia de estas especies en el país, sino obtener información esencial para saber cómo hacerlo en un futuro próximo e iniciar acciones concretas de investigación y educación con miras a la conservación (ACHerpetología 2011). El presente libro y este capítulo en particular, responden a los avances en varios de los objetivos del Plan.

En Colombia a nivel regional se han realizado algunos trabajos puntuales sobre la conservación de las especies de tortugas, sin embargo mucha de esta información no está publicada o disponible para su consulta (informes, consultorías, tesis). Entonces, para poder abordar este tema, se revisaron (dependiendo la disponibilidad), los planes de manejo o de acción de las corporaciones autónomas regionales, así como los de Parques Nacionales Naturales, los documentos de algunas ONG y conceptos de expertos para determinar que especies estaban contempladas en los mismos.

A continuación se presentan cada uno de estos aportes, organizados para las cinco cuencas hidrográficas de Colombia. Luego se abarcaran los temas más representativos que se encuentran enmarcados -o deberían estarlo- dentro de estos planes, como los son la educación ambiental y el trabajo comunitario, modelos poblacionales y monitoreo, la zoocría, protección de nidadas y levantamiento de neonatos y normativa ambiental. Finalmente, se discute la efectividad de los mismos y se plantean recomendaciones al respecto.

20.1 Planes de manejo y/o acción

(Mónica A. Morales-B., Carlos A. Lasso, Fernando Trujillo y Vivian P. Páez)

Amazonas

Los principales trabajos de investigación y manejo en esta cuenca corresponden a la charapa (*Podocnemis expansa*). En la década de los 80, la Fundación Biológica Puerto Rastrojo y la Corporación Araracuara desarrollaron trabajos en la zona baja del río Caquetá, con el fin de proteger, conservar y realizar estudios enfocados a la biología reproductiva de la charapa, investigaciones realizadas en conjunto junto con las comunidades indígenas allí establecidas (von Hildebrand *et al.* 1997). Los resultados de estos estudios promovieron la creación en 1987 del PNN Cahunarí que incluye los principales sitios de refugio para la charapa en el área de influencia del parque. En la actualidad esta especie es considerada como objeto de conservación del parque, al igual que para el PNN Chiribiquete (Mendoza 2009, Páez 2009).

A partir de 1994, el PNN Cahunarí y la Fundación Natura bajo la filosofía del manejo participativo, formularon el Plan Charapa, constituido por cinco componentes: protección, monitoreo, manejo, capacitación e investigación. De esta forma, las comunidades indígenas se involucraron en la conservación de la especie mediante la participación de representantes indígenas, y definieron los lineamientos que enmarcaron las acciones en las temporadas reproductivas (Bello *et al.* 1996). En 1998 se finaliza el Plan Charapa y se interrumpe el trabajo con la comunidad. Esta ha sido una de las pérdidas más lamentables en la gestión del parque por la falta de recursos desde Parques para la Territorial. Luego en junio de 2001, se firmó el "Convenio Inter-administrativo para la Coordinación de la Función Pública de la Conservación y Manejo del Área del Parque Nacional Natural Cahuinarí, entre el Ministerio de Ambiente y la Autoridad Pública Miraña". Llegar a la firma del convenio fue el resultado de un proceso de diez años, donde los espacios de diálogo entre las dos visiones han sido vitales y han arrojado resultados tan valiosos como el establecimiento de acuerdos de manejo, visión intercultural del manejo de la tortuga charapa, discusión sobre el sentido del plan de manejo y su significado local y zonificación del manejo del territorio del Parque por parte del pueblo Miraña – Bora, entre otros (Muñoz *et al.* 2009).

Por otro lado, para el río Amazonas en el área de influencia de Puerto Nariño, la Fundación Omacha ha llevado a cabo labores de recuperación de nidos y educación ambiental para las especies del género *Podocnemis*. Como empezaron a escasear las charapas se empezó a generar presión sobre las terecayas (*Podocnemis unifilis*), que es la especie que le sigue en tamaño a la charapa. Esta labor fue continuada desde el 2003 por la Fundación Natutama, la cual generó un programa para su conservación con tres componentes principales:

M. Vargas-R.

1) monitorear y proteger las playas nidos y adultos de las tres especies (incluyendo *Podocnemis vogli*); 2) involucrar a los habitantes y las autoridades de la zona, realizar programas de educación que busquen desestimular la extracción de huevos y la captura de adultos y 3) a través de este proceso, recopilar información biológica, ecológica y cultural que permitan a alimentar y guiar los procesos de conservación (García *et al.* 2008).

En 2005, Corpoamazonia junto con Fundación Natura, extendieron el Plan Charapa para toda la Amazonia colombiana y en particular en el río Caquetá, el Trapecio Amazónico y el medio Putumayo, lo que terminó con la generación del Plan de manejo para cada uno de estos tres sectores (Monje y Martínez 2008). Sin embargo, al revisar el plan, éste no fue más que un ejercicio de diagnóstico de la situación del recurso en las áreas estudiadas.

Dando continuidad a este proceso, en el 2008 se crea una alianza interinstitucional entre Corpoamazonia, el Instituto Sinchi, la Fundación Omacha y la Fundación Natura, donde el área de estudio fue el Trapecio Amazónico (municipio de Puerto Nariño y su área de influencia), el alto y bajo Putumayo (Puerto Leguizamo y Tarapacá y sus áreas de influencia) y el bajo Caquetá (Pedrera y su área de influencia). El objetivo fue que las comunidades generaran acciones de manejo para al menos seis especies de fauna acuática (*Inia geoffrensis, Sotalia fluviatilis, Pteronura brasiliensis, Trichechus inunguis, Melonosuchus niger* y *Podocnemis spp*). Un resultado importante de este trabajo fue que de las especies estudiadas, las tortugas fueron reconocidas como prioritarias tanto por las comunidades locales como las instituciones ambientales de la región. Esto es debido a que por un lado en los cuatro sectores se reconoció la disminución de las poblaciones y por otro, se reconoció la importancia de estos animales como recurso alimenticio y tradicional para las comunidades locales, por lo que se sugirió realizar acciones de manejo y conservación en la Amazonia colombiana (Arévalo *et al.* 2008, Bermúdez-R. *et al.* 2010a, b). Específicamente para el área de influencia de Tarapacá se identificaron playas de anidación importantes para realizar un programa de monitoreo y conservación. Además, por ser un área tri-fronteriza (Perú-Brasil-Colombia), se firmó un acuerdo de cooperación entre las comunidades peruanas, brasileñas y colombianas allí asentadas, para la protección de las tortugas. Estos últimos trabajos vienen enmarcados en el Plan de Acción Regional en Biodiversidad del Sur de la Amazonia Colombiana 2007-2027 de Corpoamazonia, en donde se considera a *P. expansa* como especie de importancia para promover la implementación de acciones estratégicas y mecanismos de seguimiento que garanticen el manejo sostenible (Arévalo *et al.* 2008).

Caribe

En la cuenca del río Sinú las especies objeto de trabajos de conservación son *Chelonoidis carbonaria* (morrocoy), *Trachemys callirostris* (hicotea), *Mesoclemmys dahli* (carranchina) y *Podocnemis lewyana* (tortuga de río). La principal iniciativa para la región es el trabajo realizado por la Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge-CVS, junto con Conservación Internacional-CI, que desarrollaron el proyecto Manejo y Conservación de Especies Amenazadas del Bajo Sinú, donde se incluye un plan de manejo para cada una de las tortugas: *Chelonoidis carbonaria, Trachemys callirostris, Mesoclemmys dahli* y *Podocnemis lewyana* (CVS y CI 2006).

Después de dos años, se han realizado varias actividades las cuales han quedado plasmadas en el informe de la CVS y CI (2008). Para el caso de la hicotea y la tortuga de río, se formularon acciones enfocadas al mantenimiento de las poblaciones naturales de las especies mediante la mitigación de los impactos que las afectan, el mejoramiento de su hábitat y el fortalecimiento de los procesos comunitarios. Dentro de este marco, se han desarrollado acciones de rescate e incubación artificial de nidos de hicotea durante la temporada reproductiva, se han realizado actividades de restauración y reforestación de las áreas críticas dentro de la Ciénaga de Bañó con la intención de mejorar los hábitat y se fortaleció el programa comunitario mediante la capacitación en temas inherentes al plan de manejo de hicotea. De igual manera, como parte del programa de alternativas económicas, se fortalecieron las acciones de promoción del proyecto ecoturístico comunitario.

La carranchina es considerada emblema regional de conservación (Rueda-A. *et al.* 2004). En la comunidad de Ceiba Pareja del municipio de Lorica se realizó el IV Festival Ecológico de la Tortuga Carranchina, donde a través de actividades lúdicas y expresiones culturales propias del folclor cordobés, se llama la atención a los participantes sobre el cuidado de la tierra, las plantas y sus animales. Este tipo de evento ha permitido generar conciencia sobre la importancia de conservar a la tortuga carranchina y el cuidado del medio ambiente. A raíz de estos esfuerzos, se han impuesto una serie de autorregulaciones para disminuir las amenazas para la tortuga carranchina, las cuales consisten en no maltratar o sacrificar las tortugas que quedan enganchadas accidentalmente en los anzuelos, revisar cuidadosamente los barbechos durante el verano a fin de retirar las tortugas que allí estivan y llevarlas a un ambiente más seguro para reducir de esta manera la mortalidad provocada por las quemas de estos rastrojos, a la vez que incrementan la oferta de hábitat mediante la reforestación de las riberas de los arroyos temporales que constituye el hábitat de la tortuga (CVS y CI 2008).

Para el morrocoy, varias de las comunidades del bajo Sinú se han vinculado al programa "Salvafauna" que busca mejorar las condiciones de mantenimiento de las tortugas cautivas e incrementar las tasas de eclosión a través de pequeñas unidades familiares de manejo *ex situ*, con las que se espera iniciar en un futuro cercano y si las condiciones técnicas así lo determinan, el reforzamiento poblacional de la especie en su ambiente natural (CVS y CI 2008). Hay que recordar que esta es una especie que las comunidades mantienen confinadas en sus patios y solares, lo que en la práctica constituye una de las principales amenazas para la conservación de la especie, a tal punto que algunos investigadores han llegado a afirmar que "existen más morrocoyes cautivos que en libertad", en esta región del país. Para el fortalecimiento del trabajo comunitario se han publicado cartillas didácticas que brindan información sobre la biología y ecología de la especie, al igual que de manejo de las nidadas *ex situ* (De La Ossa y Riaño 1999, De La Ossa *et al.* 2002).

Otro esfuerzo muy importante es el trabajo realizado por la Universidad Nacional junto con el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (2009), los cuales generaron el plan de manejo orientado al uso sostenible de la tortuga hicotea (*Trachemys callirostris*) en toda su área de distribución. Este plan incluye las

M. Vargas-R.

áreas prioritarias para el monitoreo de la especie, así como las líneas principales de acción: uso y manejo sostenible; restauración, recuperación y conservación del hábitat; participación comunitaria y divulgación; educación ambiental; gestión del conocimiento científico y tradicional y fortalecimiento de la gestión institucional, política y legislación.

Por otro lado, Corpomojana en su plan de acción 2010-2011 identificó entre sus proyectos a ejecutar, elaborar el Plan de manejo integral de la especie hicotea (*Trachemys callirostris*) (Corpomojana 2009). Para el departamento del Cesar hay un convenio de cooperación interinstitucional Corpocesar-Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, para un proyecto titulado "Caracterización de la biota y del medio físico en áreas bajo la jurisdicción de Corpocesar". En este trabajo, dentro de las actividades a desarrollar, está el monitoreo de las poblaciones de la tortuga montañera (*Mesoclemmys dahli*) y morrocoy (*Chelonoidis carbonaria*). Adicional a esto, se están realizando esfuerzos de reforzamiento poblacional para *Chelonoidis carbonaria* en el Santuario de Vida Silvestre Los Besotes (Corpocesar com. pers.).

Para el departamento del Atlántico, la Corporación Autónoma del Atlántico-CRA en 2008 propuso el programa de conservación para las especies *Trachemys callirostris* y *Podocnemis lewyana* en la ciénaga del Uvero. Para el 2010 la CRA y la Fundación de Hidrobiología George Dall-Fungdhall, realizan un programa de conservación de *C. carbonaria* con participación de la comunidad en el corregimiento de Chorreras, municipio de Juan de Acosta (CRA com. per.). Por último, en el plan de acción 2007-2011 de Codechocó, se plantean campañas de protección para la especie *Trachemys venusta* (Mosquera 2009).

Magdalena-Cauca

Para esta cuenca se han adelantado algunas acciones para la conservación de la tortuga de río (*Podocnemis lewyana*) y la hicotea (*Trachemys callirostris*). Para la hicotea está el trabajo ya mencionado anteriormente, realizado por la Universidad Nacional junto con el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (2009), que también incluye esta cuenca.

Para *Podocnemis lewyana,* Cornare, Corantioquia y la Asociación Ambientalista Futuro Verde-AAFUVER, realizaron, un proyecto denominado "Manejo y conservación de la tortuga de río (*Podocnemis lewyana*), en la cuenca baja del río Claro Contorna sur, zona limítrofe entre los municipios de puerto Nare y Puerto Triunfo, Antioquia". Este fue un proyecto con un gran componente comunitario, apoyados por instituciones de carácter gubernamental y académico, el cual tuvo resultados muy positivos en cuanto al manejo *ex situ* de las nidadas (Romero 2011).

En el 2011 se crea un programa de educación ambiental y monitoreo dirigido a la conservación de las especies de tortugas en la región del Magdalena medio (*Trachemys callirostris*, *Podocnemis lewyana*, *Rhinoclemmys melanosterna* y *Kinosternon leucostumun*), específicamente en la zona de influencia de la central térmica Termocentro en el municipio de Cimitarra, Santander, en el marco del convenio de cooperación interinstitucional entre la empresa Isagen S.A.E.S.P., la Universidad de Antioquia y el Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA). El proyecto se tituló: "Educación ambiental para los pescadores del área de influencia de la central Termocentro, a través de la implementación de un plan de monitoreo de la comunidad de tortugas de agua dulce presentes en las ciénagas". Esta estrategia está diseñada y orientada al aumento de los niveles de conciencia y sensibilidad que tienen los pescadores de la región y la comunidad en general, frente a la importancia de la conservación, protección y el manejo de las especies de tortugas dulceacuícolas presentes en la zona. A este proyecto se encuentran vinculadas tres asociaciones de pescadores de la región Asomilla, Asopesca y Asoambiental, quienes han participado activamente en los talleres educativos y en los monitoreos. Los resultados de esta iniciativa se encuentran en evaluación para determinar si se lograron cumplir sus objetivos (Páez com. pers.).

Orinoco

En la cuenca del Orinoco al igual que en el Amazonas, las especies objeto de estudio son la terecaya o terecay (*Podocnemis unifilis*) y la charapa (*Podocnemis expansa*), que están catalogadas en Peligro Crítico (Castaño-M. 2002), para las cuales existen algunas acciones encaminadas a su conservación. Para toda la Orinoquia las tortugas del género *Podocnemis* están catalogadas como especies focales en el Plan de acción de biodiversidad en la cuenca del Orinoco-Colombia 2005-2015 (Correa *et al.* 2006).

Corporinoquia en 2005 después de realizar la recopilación de información preliminar sobre los aspectos ecológicos de la terecay (Duarte 2005a), elaboró el plan de manejo para esta especie. En este plan se determinan acciones para cada uno de los siguientes aspectos: 1) importancia sociocultural; 2) comportamientos y etapas biológicas y 3) manejo y control (Duarte 2005b). En este mismo año, para la charapa se desarrolla el proyecto "Nociones de la biología y plan de manejo de la tortuga charapa (*P. expansa*)" (Corporinoquia 2005). En 2009 la Fundación Terrapleta y WWF desarrollaron un trabajo junto con la comunidad sobre la conservación de áreas estratégicas para la protección de la tortuga charapa (*P. expansa*), donde se identificaron las áreas claves para la conservación, se caracterizaron las playas de anidación, se tomó información sobre la biología reproductiva así como de uso tradicional y se trasladaron nidos para luego liberar los tortuguillos (Fundación Terrapleta y WWF 2009).

En el departamento de Guainía en 1997 se realizó un estudio sobre la situación del chipiro (*Podocnemis erythrocephala*) (Castaño-M. 1997) y sólo hasta 2007, la CDA promueve el tema de las tortugas con la evaluación del estado de las poblaciones de quelonios del género *Podocnemis* (*P. expansa* - charapa, *P. unifilis* - terecay, *P. erythrocephala* -chipiro y *P. vogli* - galápago, en la cuenca baja del río Guaviare (Bermúdez-R. *et al.* 2007), para luego realizar una experiencia piloto para el cuidado de playas y nidadas como estrategia de conservación (Bermúdez-R. 2008).

Para el Vichada, la Fundación Omacha realizó una evaluación de la terecay y la charapa en 1998, cubriendo 200 km desde Puerto Carreño por el río Meta y 50 km por el Bita, aportando registros de tortugas y nidadas (Martínez-S. *et al.* 2004). Posteriormente, en el 2008 la Fundación Omacha y la Fundación Horizonte Verde en colaboración con otras instituciones, elaboraron el Plan de manejo y conservación de especies amenazadas en la Reserva de Biosfera El Tuparro, incluyendo a *Podocnemis expansa, Podocnemis unifilis* y *Podocnemis vogli.* Las líneas de acción

M. Vargas-R.

de este plan fueron: investigación y monitoreo de las poblaciones, manejo sostenible, educación ambiental y participación comunitaria, información y divulgación y por ultimo gestión y fortalecimiento institucional (Trujillo *et al.* 2008). En el marco de este proyecto se evaluó la biología reproductiva de la charapa y la terecay en el río Bita y se implementó un programa piloto de manejo de nidadas en playas artificiales, liberando más de 1.200 tortuguillos e involucrando a reservas de la sociedad civil como Nimajay y Bojonawi (Echeverry 2009, Quinche 2010). Esta iniciativa se conectó con la existente en Venezuela en Puerto Ayacucho y Santa María del Orinoco, participando de la liberación de más de 50.000 tortuguillos.

Más recientemente (2012), la Fundación Omacha y la Fundación Palmarito iniciaron un programa de conservación de la tortuga charapa y la terecay en el río Meta, desde Orocué hasta Puerto Carreño y a lo largo del río Bita, con el apoyo de Ecopetrol. En esta iniciativa se registraron las coordenadas geográficas de todas las playas de anidación de las tortugas, identificándose las áreas claves para su protección. Se implementó un fuerte componente social, trabajando con las comunidades de pescadores a lo largo del río Meta y se detectaron las principales amenazas para estas tortugas. Igualmente, se comenzó un programa de manejo de huevos en playas cuidadas para aumentar la tasa de supervivencia de los tortuguillos. En febrero de 2012 se colectaron 2.248 huevos de *Podocnemis expansa* y 111 de *Podocnemis unifilis*, de los cuales al eclosionar 500 fueron mantenidos en Wisirare (Casanare) y el resto liberados.

La cuenca Orinoco es de carácter binacional por lo que la conservación de las especies debe ser compartida como se reconoció en el 2003, durante la cumbre entre Venezuela y Colombia en Puerto Ordaz, y en especial para el caso de *Podocnemis expansa*. Acciones de esta índole incluyen el acto de liberación de *Podocnemis expansa* de 2003, en el cual los Ministros del Ambiente de ambos países plantearon la liberación de ejemplares en zonas limítrofes entre ambos países (Periódico El Nacional, 28 de abril de 2003 en Hernández *et al.* 2011). Con *Podocnemis expansa* se han realizado algunas actividades binacionales conjuntas. En el 2007 la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Matemáticas y Naturales-Fudeci fue invitada por la Fundación Omacha al "Taller de capacitación No. 1, Protección, monitoreo y manejo de nidadas de tortugas continentales, Fundación Omacha en Puerto Carreño, Colombia". Asimismo, ese mismo año Fudeci invitó a la Fundación Omacha a las liberaciones de tortuguillos en el Refugio de Fauna Silvestre de la Tortuga Arrau-RFSTA y en la Reserva de Fauna Silvestre los Esteros de Camaguán-RFSEC. Adicionalmente, en varias oportunidades esta Fundación colombiana ha visitado el zoocriadero de Fudeci en Puerto Ayacucho (Venezuela) (Hernández *et al.* 2011). Estas iniciativas han sido muy valiosas para intercambiar experiencias y estandarizar métodos de manejo de los huevos y los tortuguillos, pero es necesario formalizarlas y darles continuidad en el tiempo.

En el IV Taller binacional para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad en la cuenca del Orinoco: avances, perspectivas y propuestas de trabajo conjunto bajo el contexto de cambio global, se propusieron acciones conjuntas para las tortugas *P. expansa* y *P. unifilis* (Lasso y Matallana 2012).

Después de revisar los planes de manejo disponibles de Parques Nacionales Naturales (los cuales están en proceso de actualización en estos momentos), para determinar que especies de tortugas son objetos de conservación o entran en el monitoreo de consumo se encontró que el PNN Tiningua tiene como especie objeto de conservación a *Podocnemis unifilis* (Arébalo y Sarmiento 2009) y el PNN Puinawai registra dentro del monitoreo de consumo a *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erytrocephala*, *Chelonoidis denticulata* y *Chelus fimbriatus* (Ospino *et al.* 2005).

Pacífico

Para esta cuenca la CVC junto con la Fundación Zoológica de Cali y el Centro de Investigación para el Manejo Ambiental y el Desarrollo-CIMAD, construyeron en el 2006, el Plan de acción para la conservación de las tortugas continentales y marinas del departamento del Valle del Cauca (Corredor-L. *et al.* 2006).

20.2 Educación ambiental y trabajo comunitario

(Mario Vargas-R. y Germán Forero-M.)

Como bien es conocido en los planes de manejo, la educación ambiental y el trabajo comunitario es una de las líneas de acción que se propone y casi la única que se ejecuta, la otra sería la protección de nidadas, tema que se abordará más adelante. La educación ambiental es una de las líneas que se incluye en todos los planes de conservación, ya que incrementa el grado de conciencia ecológica, promueve valores y actitudes positivas frente al medio y promueve la conservación de recursos naturales (Jacobson 1995). Adicionalmente, produce cambios significativos de comportamiento en la audiencia objetivo (Jacobson 1987, Padua 1994) y en algunos casos podría ser más importante para la conservación a largo término que la investigación científica (Jacobson y McDuff 1998). El establecimiento temprano de un programa de educación ambiental constituye las bases sobre las cuales planes de conservación a largo plazo, involucrando comunidades locales, pueden ser construidos (Trewhella *et al.* 2001).

Sin embargo, los proyectos de educación ambiental no deben confundirse con programas de socialización o de divulgación, ni deben limitarse a transmitir conocimientos biológicos sobre una especie o ecosistema. La educación ambiental debe ser entendida como un proceso largo, que no difiere de otros procesos educativos. Por lo tanto, el objetivo es formar personas íntegras, ciudadanos con nuevos valores y paradigmas frente a la percepción del medio ambiente, y con actitudes responsables. Entendiendo como actitudes unas disposiciones que se deben despertar en las personas para adquirir y asimilar un valor y entendiendo como valor, un objetivo de la educación que parte de la idea que se tenga del hombre, y que le ayuda a ser más persona, la convicción razonada de que algo es bueno o malo para llegar a ser más humano (Carreras *et al.* 1999). En este sentido, la educación ambiental es una cuestión de valores, son estos los que realmente llevan a una persona a actuar de determinada forma frente a su entorno y a concebirse como parte integral de éste mismo, permitiéndole una participación crítica y responsable en la toma de decisiones relacionadas con el medio ambiente (Forero-M. y Mahecha-G. 2006). De la misma forma, si bien muchos proyectos de conservación de quelonios contienen componentes educativos, pocas veces se realizan evaluaciones de su efectividad. El

uso sistemático de técnicas de evaluación es importante para determinar el éxito de los proyectos o las actividades que deben ser reformuladas para cumplir los objetivos planteados (Machado-P. 1997).

El conocimiento de las comunidades locales en muchos casos es rico y variado, con un gran potencial para ser utilizado en el manejo de recursos naturales. Entender entonces el papel que las comunidades humanas juegan sobre las poblaciones naturales y sus hábitats, es fundamental para llevar a cabo esfuerzos de conservación, particularmente para organismos de larga vida como las tortugas (Dunham *et al.* 1989, Congdon *et al.* 1994). Se debe proveer los medios a las comunidades para que jueguen un papel primario en las fases del proyecto con la cual se identifican, de tal modo que puedan participar y beneficiarse directamente, de una manera consistente con sus valores, tiempos, espacios y procesos de toma de decisiones (McNeely y Pitt 1985). Involucrar comunidades locales en el desarrollo e implementación de estrategias de conservación, incrementa considerablemente el potencial para alcanzar los objetivos propuestos (McNeely y Pitt 1985). Como se describe en este capítulo, recientemente en Colombia se han llevado a cabo proyectos de investigación y conservación de especies de tortugas continentales que han involucrado diferentes estrategias de educación ambiental y trabajo comunitario.

Debido a la estrecha relación existente entre comunidades humanas y tortugas continentales, la educación ambiental y el trabajo comunitario constituyen dos de las más importantes estrategias hacia su conocimiento y conservación. El trabajo comunitario acompañado de educación ambiental constituye un proceso largo que requiere de planeación y recursos. Sin embargo, incluir dichas actividades en la búsqueda de alternativas reales que minimicen el impacto de las comunidades humanas sobre las poblaciones de tortugas continentales colombianas, debe ser una prioridad de cada proyecto de investigación y/o conservación.

20.3 Monitoreos y modelos demográficos poblacionales

(Vivian P. Páez)

Las tortugas, por ser especies longevas, constituyen un reto particularmente difícil para los programas de conservación, porque requieren de programas de monitoreo a largo plazo para documentar de forma confiable tendencias demográficas poblacionales que vayan más allá de posibles fluctuaciones naturales en respuesta a la variabilidad natural en las condiciones ambientales y/o en la dinámica misma de la población (Spencer y Janzen 2010). Desafortunadamente, es frecuente que de existir una declinación real, ésta sea detectada demasiado tarde para poder revertir efectivamente dicha tendencia (Crouse *et al.* 1987). En otros países, los programas de conservación para especies de tortugas continentales se sustentan cada vez más en datos robustos obtenidos de poblaciones silvestres para evaluar el estado de conservación y la eficiencia del programa (Loehr *et al.* 2004, Baruah 2010, Sirsi 2010, Walker *et al.* 2012).

Hoy en día, existen métodos que facilitan una estimación confiable del estado demográfico de una especie longeva, incluyendo la habilidad de hacer retrospecciones sobre el estado pasado y proyecciones sobre el estado futuro, con base en el análisis de datos obtenidos en periodos de tiempo relativamente cortos, en términos de la expectativa de vida de estas especies (Crouse

M. Vargas-R.

a. Niños con cartilla para colorear parte del programa de educación ambiental. Proyecto hacia el conocimiento y conservación de *Podocnemis lewyana* en el alto Magdalena. Foto: M. Vargas-R.
b. Traslado de nidos de tortuga en el río Bita, Orinoco. Foto: F. Omacha.
c. Taller con líderes indígenas en Tarapacá. Foto: Proyecto Facuam.
d. Taller de cartografía social con las comunidades en la zona de frontera Colombia-Perú en el bajo río Putumayo. Foto: Proyecto Facuam.
e. Talla en madera de la tortuga tericaya. Puerto Nariño, Amazonas. Foto: M. Morales-B.
f. Zoocriadero de morrocoy, Llanos de Apure, Venezuela. Foto: O. Lasso-Alcalá.

M. Vargas-R.

et al. 1987, Doak *et al*. 1994, Heppell 1998, Benton y Grant 1999, Spencer y Janzen 2010, Walker *et al*. 2012). Por otra parte, es posible utilizar la teoría de coalescencia con base en análisis de datos de microsatélites de ADN, para tratar de inferir el pasado demográfico histórico de cada población (Emerson *et al*. 2001, Capítulo 15) y así poder inferir cuales podrían haber sido los tamaños poblacionales históricos de estas especies antes del contacto humano, si el propósito es poder revertir las tendencias demográficas actuales hasta niveles en donde las especies puedan desempeñar nuevamente sus funciones ecológicas.

Los análisis de conjuntos de datos obtenidos a través de las técnicas de captura-marca-recaptura, proveen estimativos rigurosos de las tasas de sobrevivencia y crecimiento ontogénico de las diferentes clases de edad, tamaño o categoría en que se haya estructurado su población de estudio y entre los sexos; estimativos que se requieren para determinar el tamaño y las tendencias demográficas en las poblaciones naturales (Spencer y Janzen 2010). En el capítulo 13 se describen diferentes técnicas para la captura, marcación, medición, sexaje, determinación del estado reproductivo y seguimiento de las tortugas dulceacuícolas y terrestres. Empleando modelos como el de Pradel en Program MARK, se puede estimar las tasas de reclutamiento y la tasa de incremento poblacional finita (λ) para la población. Además, para cada análisis, se pueden formular múltiples modelos, en los cuales las tasas de los parámetros puedan ser constantes sobre los intervalos de muestreo, variables sobre el tiempo, o funciones lineales sobre el tiempo. El programa MARK, emplea métodos de verosimilitud logarítmica basados en la teoría de la información para evaluar cada modelo (Anderson *et al*. 2000). Con una estrategia multi-modelo se emplean los pesos Akaike para calcular estimaciones de los parámetros demográficos (Burnham y Anderson 1998). Para calcular las tasas de fertilidad, se puede multiplicar el número de individuos en cada clase de edad, tamaño o estadio por el estimado del promedio de producción de huevos en cada una (número de hembras residentes por el tamaño promedio de la nidada, Begon y Mortimer 1986).

Una vez se hayan estimado los valores de las tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de las clases en que se haya estructurado la población, es posible construir matrices de transición para modelar la dinámica de la población y determinar el impacto que tendría en (λ) cambios proporcionales en el valor de estos parámetros para una categoría específica (aumentar la fecundidad/disminuir la mortalidad) a través de la implementación de diferentes escenarios de manejo (de Kroon *et al*. 2000). Hay que tener en cuenta que para las tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad estimadas sean biológicamente representativas de la población (y no de una pequeña sub-población en un periodo de tiempo particular), se requiere una repetición de las estimaciones a una escala temporal y espacial que contemple la variación natural de las mismas (Bertolero 2002).

En este momento, es reconocible por la comunidad vinculada a la conservación de los quelonios a nivel mundial, la necesidad de establecer programas de monitoreo al tiempo que se ejecutan estudios de la biología, genética y ecología, para permitir la formulación de programas de manejo no solo rigurosos metodológicamente, sino efectivos en términos demográficos. Aunque para las especies de tortugas continentales colombianas no hay datos sobre sus expectativas de vida o tiempo generacional, se puede aprovechar la existencia de herramientas analíticas de conservación utilizando el valor estimado de las tasas vitales y la edad/tamaño de madurez sexual. En la tabla 1 del capítulo 14 se resumen las estimaciones de las edades y/o tamaños de madurez sexual, el cual es un parámetro demográfico fuerte y positivamente asociado con la expectativa de vida (Congdon y Gibbons 1990). El valor práctico de estos modelos es que permiten hacer exploraciones sobre cuales estrategias podrían ser más efectivas dependiendo de la biología de la especie y luego evaluar el éxito o fracaso de esa estrategia a través de los monitoreos, para así hacer un manejo adaptativo.

En Colombia deberían iniciarse planes de manejo adecuados, los cuales deben basarse en una comprensión del estado demográfico de las poblaciones remanentes y del efecto de los principales factores de amenaza (Ojasti 2000). En las 27 fichas de especies (Capítulo 18), dentro de las amenazas y prioridades de conservación, se menciona la necesidad urgente de obtener información demográfica de las poblaciones colombianas de estas especies, lo cual refuerza la prioridad antes mencionada.

20.4 Zoocría (Gustavo Trujillo)

La zoocría puede ser concebida como una alternativa para la demanda de especies de fauna silvestre y acuática bajo el principio que ésta sería una herramienta para el uso sostenible del recurso (Ley 611 de 2000). Las autoridades ambientales colombianas sólo conciben los procesos de zoocría mediante el sistema de ciclo cerrado (se produce en cautiverio lo que se aprovecha económicamente o biológicamente). Según el "Programa Nacional para la Conservación de Tortugas Marinas y Continentales de Colombia" (MMA 2002a), en Colombia sólo existen criaderos de tortugas continentales en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco de Villavicencio y otro dedicado a la especie *Podocnemis expansa* de la Corporación Araracuara de en la Amazonía. También existe un zoocriadero de morrocoy (*Chelonoidis carbonaria*) en la jurisdicción de Corpocesar en fase comercial (http://tortugamorrocoy.com/index-1.html acceso marzo 25 de 2012).

La cría de tortugas continentales en Colombia, ya sea con fines comerciales, de repoblamiento o científicos es incipiente y no hay evaluaciones rigurosas de su eficiencia o del cumplimiento de las normas operativas de los zoocriaderos. Adicionalmente, se desconoce el número de criaderos no reglamentados, las especies sometidas a este tipo de procesos y la fase, ya sea comercial y/o experimental, en la que se encuentran, al igual que los aportes a la conservación.

20.5 Protección de nidadasy levantamiento de neonatos

(Omar Hernández y Vivian P. Páez)

El Grupo de Especialistas en Reintroducción de Especies de la IUCN recomienda que antes de iniciar programas de manejo que intente ayudar en la recuperación de poblaciones, se deben identificar los factores que causaron la disminución en primer lugar, para así eliminarlos o aminorar su efecto (IUCN 1998). Desafortunadamente, en los países del tercer mundo es difícil reducir los problemas fundamentales que las poblaciones de tortugas continentales enfrentan, debido a factores socioeconómicos, por lo que frecuentemente se inician programas de recuperación de especies aunque todavía estén presentes los

M. Vargas-R.

factores subyacentes en la disminución de estas poblaciones.

Frente las dificultades de reducir el consumo humano de huevos y adultos de tortugas continentales, varios proyectos han intentado compensar estas pérdidas por medio de programas de rescate de nidos que se pierden por causas naturales (como inundaciones o depredación) o antrópicas. Ojasti y Rutkis (1965) quizás han sido los primeros en tratar de minimizar la pérdida de nidos por inundación, cuando en 1965 rescataron a 80.000 neonatos de *P. expansa* en el Orinoco medio, sacándolos directamente de los nidos próximos a inundarse y liberándolos en caños cercanos para evitar su depredación por aves y peces. Fernández-Y. (1968) empleó la misma técnica usada por Ojasti y Rutkis (1965) para rescatar a 105.460 neonatos de la misma especie unos años después. Los programas que trasfieren nidos hasta nidos artificiales en la parte alta de la playa con el fin de reducir pérdidas por inundaciones son comunes (Paolillo 1982, Soini 1986, Thorbjarnarson *et al.* 1993, von Hildebrand *et al.* 1997, Ortega *et al.* 1998, Rojas-R. 2004, García 2005, Echeverry-A. 2008, Hernández *et al.* 2010). A veces las tasas de éxito de eclosión de los nidos artificiales es inferior a la tasa en nidos naturales (Hernández *et al.* 2010) y a veces son superiores (Ortega *et al.* 1998).

Un paso más allá de la simple protección de nidos es criar los neonatos obtenidos un tiempo antes de su liberación en su medio natural. En Venezuela desde 1992 el Ministerio del Ambiente inició la cría en cautiverio de neonatos de *P. expansa* y *P. unifilis* para reforzar las poblaciones (Hernández *et al.* 2011). En los años 1998, 2000 y 2001, un total de 269 ejemplares de *P. expansa* fueron capturados en este zona, de los cuales el 41,26% provenían del proyecto de levantamiento, mostrando un efecto positivo del proyecto en el reclutamiento de juveniles en esta población y se encontró que la estructura de tallas de la población cambió en los tres años de captura, aumentando la cantidad de ejemplares de las clases de tamaño intermedias. Se considera que debido a las liberaciones de ejemplares de *P. expansa* criados en cautiverio, se ha logrado aumentar las clases juveniles de la población y con ello se aumentó la generación de relevo, mientras que para *P. unifilis*, la gran proporción de la población son ejemplares adultos (98,65 %), asumiéndose que al no haber liberaciones de juveniles de *P. unifilis*, la población está integrada principalmente por adultos, con poca generación de relevo (Hernández y Espín 2006). En el Brasil, la mayoría de los sitios que han mantenido por más de diez años la protección combinada de hembras y nidos en las playas, han experimentado aumentos significativos en el número de adultos anidando cada año. Ambos tipos de programas son evidencia que la protección de áreas de anidación puede tener un impacto positivo medible, aunque no necesariamente suficiente para compensar el efecto de una cosecha intensa dirigida a las hembras adultas.

Algunas recomendaciones para esfuerzos futuros de refuerzo de poblaciones explotadas sonlas siguientes. 1) Todo programa de manejo de especies con determinación sexual dependiendo la temperatura-DST debe tener en cuenta la dependencia térmica del sistema de determinación sexual durante la evaluación de planes que involucren la traslocación de nidos o incubación artificial de huevos (Capítulo 8). 2) En ausencia de estudios genéticos, las nidadas de cada playa deben considerarse como unidades independientes de manejo y los neonatos deben ser liberados en su playa natal para preservar al máximo la identidad genética de las poblaciones (Capítulo 15). 3) Dado que el principal factor natural causante de pérdidas de nidos para algunas especies son las crecidas repentinas de los ríos, es importare evaluar cómo el cambio climático podría influir este factor, para poder tomar medidas de mitigación cuando sean necesarias (Capítulo 19). 4) En los programas de protección de nidos o cría de neonatos, es importante marcar los juveniles liberados para poder medir el impacto de la actividad en aumentar la generación de relevo y en recuperar las poblaciones. 5) Igualmente, es importante cuantificar para cada especie sujeta a programas de esfuerzo las tasas de supervivencia de las diferentes clases de edad y la edad/talla de madurez, para poder establecer con mayor precisión el impacto de las diferentes estrategias de conservación sobre la demografía de la población (Capítulo 14). 6) Se debe determinar para otras especies de tortugas aún no estudiadas, los índices de pérdida de nidos, factibilidad de incubación artificial y el reforzamiento poblacional mediante la liberación de juveniles criados en cautiverio. 7) Para algunas especies de tortugas se ha demostrado que a través de un proceso complejo llamado impronta ("imprinting"), el cerebro de los recién nacidos temporalmente es sensible a las señales magnéticas, térmicas y/o químicas del área donde se incubaron, las cuales ayudarán parcialmente a reconocer las rutas y los sitios de postura una vez alcance la madurez sexual. El confinarlos a los criaderos de levantamiento puede impedir que se efectúe este proceso. 8) Involucrar a los organismos de seguridad en las labores de guardería ambiental para minimizar el saqueo de nidos y la captura de ejemplares.

20.6 Normativa (Mónica A. Morales-B., Gustavo Trujillo y Carlos A. Lasso)

La normativa relacionada con la conservación de los recursos naturales se encuentra enmarcada en los principios generales del Código Nacional de los Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente (1974) y la Constitución Nacional (1991), que son los dos grandes instrumentos normativos que rigen la Nación. De estos, se derivan numerosas leyes, decretos y resoluciones entre otros, que velan por la conservación de la diversidad biológica del país. En este apartado se tratarán las más representativas e importantes para las tortugas, en particular las que hacen referencia al uso, del recurso ya que es una de las principales fuentes de presión sobre sus poblaciones. También se abordaran algunas referentes a la prevención del deterioro ambiental e igualmente, se tratará el tema de los permisos de investigación científica puesto que este es un punto clave para el conocimiento y la conservación de la biodiversidad.

Aprovechamiento de la fauna

Debido a los niveles preocupantes de extracción de algunas especies en los años 60, se han expedido numerosas normas orientadas al control de dichas actividades y al fomento de métodos alternativos de aprovechamiento con base en el principio de sostenibilidad. Para las especies de tortugas continentales, se cuenta la resolución 219 de 1964 expedida por el Ministerio de Agricultura, la cual establece una veda nacional para la caza de *Podocnemis expansa* (menores de 80 cm), *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana* y *Trachemys callirostris*; así como también la recolección de huevos, captura y explotación de tortuguitas (ejemplares recién nacidos). Para el área de Magdalena y Sinú, la Corporación Autónoma Regional de los Valles

M. Vargas-R.

del Magdalena y del Sinu –CVM, expide la resolución 126 de 1965 por la cual se reglamenta la caza *Podocnemis lewyana* (se prohíbe la caza de tallas inferiores a 40 cm) y *Trachemys callirostris* (menores de 20 cm) y la recolección de huevos de las dos especies. Todos estos tamaños incluyen las categorías reproductivas y para este grupo que son especies longevas, las vedas deben ser de cierto tamaño para arriba, no para abajo y siempre protegiendo los adultos reproductivos.

Luego en el Decreto Ley 2811 de 1974-Código Nacional de los Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente (CNRNR), se desarrolla lo concerniente al manejo, administración, protección, control, uso y aprovechamiento de los recursos naturales renovables, y de manera particular de la fauna silvestre y los recursos hidrobiológicos. Igualmente, se estableció la necesidad de que el Estado efectuara la planificación y ordenamiento de los recursos naturales renovables y estableciera los mecanismos e instrumentos administrativos a través de los cuales se puede realizar el uso y aprovechamiento de dichos recursos, reconociendo la necesidad de la participación social y su uso racional, para garantizar la supervivencia actual de la humanidad y de las generaciones futuras.

Según el artículo 250 y siguientes, la forma de aprovechar la fauna silvestre nativa en el país, es a través de las actividades de caza (subsistencia, comercial, fomento, científica, deportiva, control) y para realizar esta actividad se requiere de la obtención de permiso o licencia ambiental que debe ser otorgada por la respectiva corporación autónoma regional con jurisdicción en el sitio donde pretende realizarse la actividad. Se exceptúala lo dispuesto para la caza de subsistencia (sin ánimo de lucro, tiene como objeto exclusivo proporcionar alimento a quien la ejecuta y a su familia). Debe señalarse que la citada norma expresa que dicha actividad no requiere permiso (art. 259) e igualmente dispone que corresponde a la administración, es decir, a las corporaciones autónomas regionales y de desarrollo sostenible (CAR), autorizar la venta de los productos de la caza de subsistencia que por su naturaleza no puedan ser consumidos por el cazador o su familia (art. 258). Es de anotar que este aspecto no cuenta con ningún tipo de regulación a nivel nacional, de manera que se desconoce qué requisitos deben cumplirse y qué procedimiento debe aplicarse para este efecto (Negrete 2011). Si bien la caza de subsistencia no requiere de la obtención de un permiso previo, no puede realizarse con individuos de las especies sobre las cuales las autoridades ambientales hayan determinado que exista prohibición, aspecto que según Negrete (op. cit.), no se ha cumplido, porque se ha interpretado que esta prohibición sólo aplica con respecto a las especies sobre las cuales existe veda. La caza de subsistencia al no estar sujeta a permiso alguno y no existir estrategias y acciones concretas por parte de las autoridades ambientales sobre el desarrollo de esta actividad, no existe información documentada del alcance e incidencia de la misma, así como tampoco se conoce con certeza el impacto que genera esta actividad sobre la biodiversidad (Negrete op. cit.).

Adicionalmente a las regulaciones nacionales, Colombia se adhirió mediante la Ley 17 de 1981 a la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres – CITES, con lo cual ha asumido compromisos en el ámbito internacional para facilitar el comercio legal de especímenes y productos y, simultáneamente, implementar medidas que permitan un control más eficiente del tráfico ilegal. Esta convención promueve reglamentar de manera estricta el comercio de especies. En Colombia se aplica mediante la coordinación que ejerce la autoridad administrativa, en cabeza del Ministerio del Medio Ambiente y el apoyo de la autoridad científica, constituida por los institutos del Sina, con el apoyo científico y técnico de las universidades. De las especies de tortugas continentales colombianas, todas las especies de la familia Podocnemididae (*P. expansa, P. unifilis, P. erythrocephala, P. sextuberculata, P. vogli, P. lewyana* y *Peltocephalus dumerilianus*) y las dos de la familia Testudinidae (*Chelonoidis carbonaria* y *C. denticulata*), están incluidas en el apéndice II. En este apéndice se incluyen las especies que no se encuentran necesariamente en peligro de extinción, pero cuyo comercio debe controlarse a fin de evitar una utilización incompatible con su supervivencia. En este sentido sólo se podrán exportar individuos que provengan de zoocriaderos y el número permitido será dependiendo de la cuota que el Ministerio adjudique. Como se mencionó anteriormente estos temas son aún incipientes en el país. Sólo desde 2009 se establece anualmente una cota de exportación para *Chelonoidis carbonaria*.

Con la Ley 84 de 1989 se adopta el Estatuto Nacional de Protección de los Animales. Con este estatuto se llegó al punto de prohibir la caza comercial en el territorio nacional, de tal manera que las únicas actividades comerciales permitidas se limitan a aquellas relacionadas con especímenes o productos derivados de la zoocría o cría en cautiverio. La prohibición de la caza con fines comerciales, se mantuvo vigente hasta el año 2000, cuando a través de la Ley 611, se levantó dicha prohibición. La presente ley tiene por objeto regular el manejo sostenible de la fauna silvestre y acuática, y el aprovechamiento de las mismas y de sus productos, el cual se podrá efectuar a través de cosecha directa del medio o de zoocría de ciclo cerrado y/o abierto. Para este mismo año, el Ministerio del Medio Ambiente mediante la resolución 1317 estableció unos criterios para el otorgamiento de la licencia de caza con fines de fomento y para el establecimiento de zoocriaderos entre otras determinaciones.

Con el decreto 4688 de 2005 se reglamenta el Código Nacional de Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente, la Ley 99 de 1993 y Ley 611 de 2000 en materia de caza comercial. En este se establece que el interesado en realizar caza comercial deberá tramitar y obtener licencia ambiental ante la corporación autónoma regional con jurisdicción en el sitio donde se pretenda desarrollar la actividad; esta situación necesariamente conlleva a que el interesado debe presentar un estudio de impacto ambiental. La licencia ambiental citada se otorgará por un término de cinco años, y anualmente se deben asignar los cupos de aprovechamiento por parte de la corporación respectiva, lo cual se traduce en la necesidad de que el titular de la licencia ambiental presente los resultados del monitoreo de las poblaciones silvestres que serán objeto de aprovechamiento. Dicho monitoreo deberá haberse realizado dentro de los tres meses anteriores a la fecha de presentación de la solicitud. Sin embargo, un monitoreo debe hacerse en el continuo del tiempo, puesto al realizarlo en tres meses no brinda información contundente de la estructura y estado de la población que permita dar directrices para el manejo del recurso. Las corporaciones autónomas re-

M. Vargas-R.

gionales solamente podrán otorgar licencias ambientales para actividades de caza comercial, en los casos que previamente el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial haya fijado las especies y los cupos globales de aprovechamiento. Según Negrete (2011), a la fecha el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, no ha señalado las especies que pueden ser objeto de esta actividad, y tampoco los volúmenes (cupos) de aprovechamiento de cada especie, conforme dispone en numeral 42 del artículo 5 de la Ley 99 de 1993 y el artículo antes citado, por lo que hoy en día no puede autorizarse esta actividad.

Para lograr ejecutar todo esto, el país cuenta con instrumentos de apoyo tales como el creado por medio de la resolución 3438 de 2011 de la Fiscalía General de la Nación, que dio vida a la Unidad Nacional de Delitos contra los Recursos Naturales y el Medio Ambiente. También existe la policía ambiental y una dependencia de la dirección de investigación criminal e Interpol-Dijin, entre otros, que en conjunto monitorean, controlan, vigilan y sancionan a quienes incumplan con la normativa existente en Colombia en materia de fauna silvestre (MMA 2002b).

Biodiversidad

Por otro lado, en cuanto a la conservación de la biodiversidad del país, por medio de la Ley 165 de 1994 se aprueba el Convenio sobre la Diversidad Biológica. En este se determinan medidas generales a efecto de la conservación y la utilización sostenible de la biodiversidad. Para lograr esto, primero que todo hay que identificar los componentes de la diversidad biológica (especies o ecosistemas) que sean importantes para su conservación y utilización sostenible. Se incluyen especies amenazadas, especies con valor cultural, social o económico, entre otros. Las tortugas continentales cumplen con estos criterios. Ya identificadas las especies, la ley dice que se "elaborarán estrategias, planes o programas nacionales para la conservación y la utilización sostenible de la diversidad biológica o adaptará para ese fin las estrategias, planes o programas existentes". En este sentido como se menciona en la primera parte de este capítulo, el país elaboró una serie de estrategias (planes, programas, etc.) para la conservación de algunas tortugas continentales. Sin embargo, no han sido efectivas puesto que la ejecución de los mismos es incipiente. Adicional a esto, se plantea para estas especies que se "procederá, mediante muestreo y otras técnicas, al seguimiento de los componentes de la diversidad biológica identificados, prestando especial atención a los que requieran la adopción de medidas urgentes de conservación y a los que ofrezcan el mayor potencial para la utilización sostenible". Esta parte no se cumple, ya que los monitoreos deben hacerse de forma continua en el tiempo y para esto se debe contar con un buen presupuesto y una metodología estandarizada y en el país no se invierte lo suficiente para cumplir con esta necesidad. La ausencia de monitoreo genera por un lado el desconocimiento del estado de las poblaciones de las especies objeto de uso y por otro, no se puede evaluar la implementación de los planes o programas.

En cuanto a las especies amenazadas, mediante la resolución 584 de 2002 el Ministerio declaró las especies silvestres que se encuentran amenazadas en el territorio nacional, con fundamento en la información consignada en la serie de Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Esta resolución fue modificada por el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, a través de la Resolución 572 de 2005, con el propósito de adicionar el listado de especies silvestres amenazadas. Nuevamente se vuelve a revisar este listado para la expedición de la resolución 383 de 2010 del Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. En esta se encuentran 11 de las 27 especies de tortugas continentales.

Deterioro ambiental

Por otra parte están las normas que velan por el mantenimiento del medio ambiente en general, como lo es la ya mencionada Ley 165 de 1994. Se encuentra también el Decreto 1791 de 1996 por el cual se regula el aprovechamiento forestal y el Decreto 2340 de 1997 por el cual se dictan unas medidas para la organización en materia de la prevención y mitigación de incendios forestales. Ya más enfocado al deterioro ambiental, se cuenta con el Decreto 1443 de 2004 en donde se reglamenta parcialmente el Decreto Ley 2811 de 1974, Ley 253 de 1996 y la Ley 430 1998 en relación con la prevención y control de la contaminación ambiental por el manejo de plaguicidas y desechos o residuos peligrosos. El Decreto 2820 de 2010 por el cual se reglamenta el título VIII de la Ley 99 de 1993 sobre licencias ambientales. La licencia ambiental, es la autorización que otorga la autoridad ambiental competente para la ejecución de un proyecto, obra o actividad, que de acuerdo con la ley y los reglamentos pueda producir deterioro grave a los recursos naturales renovables o al medio ambiente, o introducir modificaciones considerables o notorias al paisaje, la cual sujeta al beneficiario de ésta, al cumplimiento de los requisitos, términos, condiciones y obligaciones que la misma establezca en relación con la prevención, mitigación, corrección, compensación y manejo de los efectos ambientales del proyecto, obra o actividad autorizada. Es indispensable que los planes de manejo ambiental generados por las empresas presentes en áreas de distribución de las especies de tortugas endémicas, así como las especies que se encuentran en categorías de amenaza alta, incluyan estas especies en sus actividades de monitoreo. Igualmente, se debe tomar esta medida como un apoyo a la toma de información ambiental, por lo que la información generada por la empresa privada debe ser de fácil acceso.

Investigación científica

Como se ha podido evidenciar en los apartados anteriores, el país cuenta con instrumentos jurídicos para la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, para poderle dar un manejo que esté acorde con los principios de sostenibilidad, es necesario tener un conocimiento completo del recurso a evaluar. En este sentido la investigación científica es quien debe dar lineamientos al uso de los recursos tal como lo plantea la ley. La investigación científica está regulada por el Decreto 309 de 2000 con una modificación en el Decreto 302 de 2003. El decreto 309 dictamina que las personas naturales o jurídicas que pretendan adelantar un proyecto de investigación científica en diversidad biológica que involucre alguna o todas las actividades de colecta, recolecta, captura, caza, pesca, manipulación del recurso biológico y su movilización en el territorio nacional, deberán obtener permiso de estudio, el cual incluirá todas las actividades solicitadas. Estos permisos son otorgados por la corporación autónoma regional o de desarrollo sostenible o los grandes centros urbanos, cuando las actividades de investigación se desarrollen exclusivamente en sus respectivas jurisdicciones. Cuando el estudio se abarque más de una jurisdicción el procedimiento para el otorgamiento del permiso será adelantado por el Ministerio

M. Vargas-R.

del Medio Ambiente o por la autoridad ambiental que éste determine. Cuando las actividades de investigación se desarrollen dentro de las áreas del Sistema de Parques Nacionales Naturales, el otorgamiento del permiso de estudio se efectuará a través de la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales.

Aunque parece un trámite muy sencillo, en la realidad la gestión de estos permisos es muy dispendiosa, tardando varios años en otorgarlos. Se espera que esta situación se vea mejorada con la creación de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (Resolución 260 de 2011), que se encargará del otorgamiento de los permisos de investigación científica en diversidad biológica, entre otros. El acceso a los recursos genéticos está regulado por el Decreto 730 de 1997 donde el Ministerio del Medio Ambiente actuará como autoridad nacional competente sobre acceso a los recursos genéticos y por la Resolución 620 del mismo año en la cual se delegan algunas funciones y se establece el procedimiento interno para tramitar las solicitudes de acceso a los recursos genéticos y sus productos derivados, estos dos enmarcados dentro de la Decisión de la Comunidad Andina 391 de 1996. La obtención de permiso de acceso al recurso genético es mucho más demorada, dispendiosa y costosa que la de permisos de estudio, más aún, cuando el estudio requiere consulta previa con las comunidades indígenas o afrodescendientes.

20.7 Conclusiones y recomendaciones

Para las cinco grandes cuencas hidrográficas de Colombia se han llevado a cabo diferentes iniciativas que van desde trabajos de investigación, acciones de conservación, planes de acción, festivales, talleres, declaración de áreas protegidas, convenios, etc., que en algunos casos han contribuido en parte a la conservación de las tortugas. La región del Caribe es la que ha llevado adelante más iniciativas de este tipo, seguida por el Amazonas, Orinoquia, Magdalena-Cauca y finalmente Pacífico.

Respecto a los Planes de Acción elaborados y/o implementados, destaca en primer lugar la Orinoquia, seguida de Amazonia, Caribe y Pacífico. A pesar de que se han realizado estos importantes esfuerzos mencionados anteriormente en la conservación de las especies, no han sido suficientes para mostrar la recuperación de alguna de las poblaciones, de hecho las mismas siguen disminuyendo, lo cual puede atribuirse a diferentes factores que se enumeran a continuación:

Factores biológicos

1. Normalmente, hay un enorme desconocimiento de la biología básica de las tortugas (se concibe erróneamente su manejo bajo el esquema de otras especies cosechadas como peces o babillas), lo cual se refleja en el hecho que la mayoría de los recursos humanos y económicos de estos programas se enfocan casi en su totalidad al rescate e incubación de huevos y posterior liberación de neonatos, en vez de atender e intentar remediar la causa más factible de declinación poblacional que es el aumento en las tasas de mortalidad de los adultos (principalmente hembras reproductivas, Capítulo 14). Si los esfuerzos se concentraran en el verdadero problema, tendrían mayor eficiencia.
2. Antes de implementar cualquier programa de manejo, no se realizan estudios poblacionales que permitan evaluar eventualmente cual fue la incidencia o el efecto del trabajo de conservación, sin importar la naturaleza del mismo.
3. Los esfuerzos realizados son puntuales, tanto en términos espaciales (localidades) como temporales (continuidad a mediano y largo plazo), lo que imposibilita que el programa de conservación tenga algún impacto poblacional, en vista que éstas son especies longevas y que utilizan hábitats por fuera de los límites del área de incidencia del programa de conservación.
4. En conjunto con lo mencionado en los puntos anteriores, las liberaciones tanto de neonatos provenientes de nidos "rescatados" como de adultos y juveniles decomisados, se hacen sin preocuparse de las consecuencias para la población receptora de efectos de contagio genético o de enfermedades que surgen del proceso de cría en cautiverio.
5. Tampoco se hace un seguimiento o monitoreo a las poblaciones de interés para corroborar que las acciones (cualquier sea su naturaleza) tengan un impacto positivo en las condiciones demográficas y de no ser así, diseñar un cambio en la estrategia de conservación.
6. Las poblaciones de tortugas enfrentan una multitud de amenazas antrópicas directas e indirectas (Capítulo 19), que las afectan de forma sinérgica. Las amenazas indirectas aún no han sido adecuadamente evaluadas para poder proponer acciones concretas y eficaces que ayuden a mitigar su efecto deletéreo.

Factores institucionales

1. Para lograr la conservación de una población, es indispensable un trabajo a largo plazo, lo que es difícil cuando hay una falta de continuidad institucional, tanto a nivel presupuestal como de personal. Esto trae consigo la perdida de los pocos avances que se realizan. Hay un olvido también de la memoria institucional y colectiva.
2. La información obtenida es muy dispersa y de difícil acceso, dado la falta de incentivos en las ONG y entidades gubernamentales, de divulgar los datos detallados de sus proyectos en revistas o en internet.
3. Ligado a las dificultades de acceder a información previa hay una falta de coordinación y cooperación entre las diferentes entidades estatales, la academia, los zoológicos y las ONG, lo que genera que se dupliquen esfuerzos, perdiendo tiempo y recursos.
4. Los planes de manejo, tan populares, son en la mayoría de los casos demasiados generales y no existe una ruta de trabajo que permita orientar cuales son las acciones prioritarias para realizar por especie o las formas de evaluar el éxito de cumplimiento de los objetivos.
5. La implementación de los planes está enfocado principalmente en el trabajo comunitario y de educación, olvidando la importancia de la investigación científica y el monitoreo de las especies. Así mismo, no se incentivan las alternativas de manejo para las especies como el caso de la zoocría o cuotas de extracción para las especies permitidas.

Factores culturales

1. Las tortugas son fuente importante en la alimentación de las comunidades rurales (indígenas, campesinos y afrodescendientes) y al no generarles alternativas que les permitan suplir esta necesidad, cualquier esfuerzo de disminuir el consumo de tortugas será en vano.
2. Aunque una de las variables importantes en el consumo de tortugas es

M. Vargas-R.

la seguridad alimentaria, en muchos casos corresponde a arraigos culturales asociados a la Semana Santa o a creencias sobre supuestos poderes medicinales o afrodisiacos. En este sentido, la extirpación de poblaciones no ha atentado la seguridad de las comunidades que la consumen, sino que se han cambiado hábitos culturales.

3. La mayoría de acuerdos generados en las comunidades indígenas carecen de consecuencias al momento de su incumplimiento, lo que genera que no exista respeto por dichos acuerdos. Esto es particularmente evidente en zonas de fronteras donde existen múltiples actores (colonos, mineros) que contribuyen a que las comunidades no mantengan sus acuerdos motivados por retribuciones económicas.

Por otra partes, las áreas de distribución de las tortugas son en muchos casos, zonas de difícil acceso, utilizadas inclusive por los grupos armados al margen de la ley. Esto genera por un lado que el consumo del recurso se eleve y por otro, que no se pueda realizar investigación por parte de los científicos.

Así como se mencionó ya hace diez años en el Programa Nacional de Conservación de Tortugas Marinas y Continentales en Colombia, es sorprendente comprobar como las especies de quelonios endémicos en Colombia (que deberían tener las máximas prioridades para su protección y conservación), carecen de poblaciones protegidas dentro del sistema de parques nacionales, ni han sido objeto de medidas especiales de protección por parte del Estado. Ante eso surge la pregunta: ¿porqué no hay un grupo de trabajo coordinado por las entidades oportunas que impulse la ejecución del Programa Nacional de Conservación de Tortugas Marinas y Continentales en Colombia y que coordine el trabajo interinstitucional e intersectorial, agrupando a todos los actores, generando los escenarios jurídicos y financieros apropiados para esto?.

Después de revisar los planes de manejo disponibles de Parques Nacionales Naturales, para ver cuales presentan especies de tortugas como objeto de conservación o son consideradas en el monitoreo de especies consumo, se encontró que algunos de los parques que se ubican en las cuencas Amazonas y Orinoco, los incluyen.

En cuanto a la normativa del país, se puede decir de manera general que las especies cuentan con herramientas jurídicas para su conservación. Sin embargo, su aplicación y puesta en marcha, no es efectiva. Por otra parte, al revisar la normativa especifica para las tortugas (vedas), se observa que estas ignoran las características biológicas de las especies y el conocimiento científico, por lo que se sugiere a la luz de las investigaciones realizadas en los últimos 50 años, sean reevaluadas.

Por último, es indispensable que los permisos de investigación se puedan gestionar de manera rápida, puesto que el desarrollo económico del país no da espera. La información científica es la base para que el Estado pueda tener herramientas para la toma de decisiones en la planeación de la Nación.

Bibliografía

- Anderson, D. R., K. P. Burnham y W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64: 912-923.
- Asociación Colombiana de Herpetología. 2011. Plan estratégico de conservación para las tortugas continentales colombianas. Medellín, Colombia. 26 pp.
- Arévalo, L. M., S. L. Ruiz, y E. Tabares (Eds.). 2008. Plan de Acción en biodiversidad del sur de la Amazonia colombiana. Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN. Bogotá D. C. Colombia. 196 pp.
- Arévalo, J. y P. Sarmiento. 2009. Plan de manejo básico Parque Nacional Natural Tinigua, Parques Nacionales Naturales de Colombia, Dirección Territorial Amazonia-Orinoquia. Documento interno. La macarena. Meta. 178 pp.
- Baruah, C. 2010. *In situ* conservation of endangered freshwater turtles through community participation programmes in the Riverine Chars (islands) of Brahmaputra, Assam, India. Informe final, Rufford Small Grant, London, UK. 36 pp.
- Bello, J. C., E. Martínez, E. Rodríguez, A. Ortega, N. Pérez y C. Flórez. 1996. Plan Charapa 1995/1996. Programa Parques en peligro. Fundación Natura, USAID, TNC, UAESPNN. Informe Interno. 136 pp.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population ecology: A unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Benton, T. G. y A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 467-471.
- Bermúdez-R., A. L. 2008. Experiencia piloto para el cuidado de las playas y nidadas como estrategia de conservación de la tortuga terecay, *Podocnemis unifilis* en la cuenca baja del río Guaviare-departamento de Guainía. Corporación Para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazonico-C.D.A. Documento interno. 47 pp.
- Bermúdez-R., A. L., N. García, A. Méndez, D. M. Velasco, A. A. Moreno, V. J. Pineros y J. G. López. 2007. Evaluación del estado de las poblaciones de quelonidos del genero Podocnemis *(P. expansa*-charapa – *P. unifilis* terecay, *P. erythrocephala* chipiro *y P. vogli* galápago*)* en la cuenca baja del río Guaviare en el departamento del Guainía. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazonico, C.D.A., Fundación Salvemos al Medio Ambiente FUNAMBIENTE. Documento interno. 55 pp.
- Bermúdez-R., A. L., F. Trujillo, C. Solano, J. C. Alonso y B. L. Ceballos-R. (Eds.). 2010a. Retos locales y regionales para la conservación de la fauna acuática del sur de la Amazonia colombiana. Corpoamazonía, Instituto Sinchi, Fundación Omacha, Fundación Natura. Bogotá, Colombia. 189 pp.
- Bermúdez-R., A. L., M. H. Rodríguez, D. Álape, M. A. Morales-B. y C. Solano. 2010b. tortugas charapa y taricaya (*Podocnemis expansa* y *Podocnemis unifilis*) un recurso de conservación prioritario. Pp. 108-127. *En*: Bermúdez-R., A. L., Trujillo, F., Solano, C., Alonso, J. C. y B. L. Ceballos-R. (Eds.). 2010. Retos locales y regionales para la Conservación de la fauna acuática del sur de la Amazonia colombiana. Corpoamazonía, Instituto Sinchi, Fundación Omacha, Fundación Natura. Bogotá, Colombia. 189 pp.
- Bertolero, A. 2002. Biología de la tortuga Mediterránea *Testudo hermanni* aplicada a su conservación. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, España.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Carreras, Ll., P. Eijo, A. Estany, M. T. Gómez, R. Guich, V. Mir, F. Ojeda, T. Planas y M. G. Serrats. 1999. Cómo educar en valores. Nancea. Madrid.
- Castaño-M., O. V. 1997. La situación de *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824) (Testudinata:Pelomedisidae) en Colombia. *Caldasia* 19 (1-2): 55-60.
- Castaño-M., O. V. (Ed.). 2002. Libro rojo de reptiles de Colombia. Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá, Colombia. 160 pp.
- Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1990. The evolution of turtle life histories. Pp. 45-54. *En*: Gibbons, J. W. (Ed). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian

M. Vargas-R.

Institution Press. Washington, D. C., USA. 368 pp.

- Congdon, J. D., A. E. Dunham and R. C. van Loben-S. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): Implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist* 34: 397–408.
- Corpomojana. 2009. Plan de acción trienal 2010-2011. Corporación para el Desarrollo Sostenible de la Mojana y el San Jorge-Corpomojana. 112 pp.
- Corporinoquia. 2005. Nociones de la biología y plan de manejo de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el departamento de Casanare. Corporinoquia. Informe interno. 41 pp.
- Correa, H. D., S. L. Ruíz y L. M. Arévalo (Eds.). 2006. Plan de acción en biodiversidad en la cuenca del Orinoco-Colombia 2005/2015-Propuesta técnica. Corporinoquia, Cormacarena, IAvH, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF-Colombia, GTZ-Colombia. Bogotá D. C. 330 pp.
- Corredor-L., G., D. Amorocho y C. A. Galvis-R. 2006. Plan de acción para la conservación de las tortugas continentales y marinas del departamento del Valle de Cauca. Santiago de Cali, Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca-CVC, Santiago de Cali, Colombia. 28 pp.
- Crouse, D. T., L. B. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- CVS - Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge y CI - Conservación Internacional Colombia. 2006. Manejo y conservación de especies amenazadas del bajo Sinú, Córdoba. Convenio de cooperación técnica Nº 034 CVS-CI. Informe interno. 53 pp.
- CVS-2008. Programa de manejo y conservación de fauna amenazada en el bajo Sinú. Convenio de cooperación Nº 036 CVS-CI de 2008. Informe interno. 342 pp.
- de Kroon. H., J. van Groenendael y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 617-618.
- De La Ossa, J. y R. Riano. 1999. Guía para el manejo, cría y conservación de la hicotea o jicotea *Tracemis scripta callirostris*. Convenio Andrés Bello. 40 pp.
- De La Ossa, C. Martínez y E. Guzmán. 2002. Conozcamos la hicotea. Universidad de Sucre, Pronata. Sincelejo. 27 pp.
- Doak, D., P. Kareiva y B. Klepetka. 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4: 446–460.
- Duarte, A. 2005a. Recopilación de información preliminar sobre aspectos ecológicos de la especie *Podocnemis unifilis* terecaya. Corporinoquia. Informe interno. 61 pp.
- Duarte, A. 2005b. Plan de manejo para la especie *Podocnemis unifilis* terecaya. Corporinoquia. Informe interno. 25 pp.
- Dunham, A. E., B. W. Grant and K. L. Overall. 1989. The interface between biophysical ecology and population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62: 335–355.
- Echeverry-A., A. M. 2008. Ecología reproductiva de la tortuga arrau *Podocnemis expansa* (Testudinata: *Podocnemididae*) en el bajo río Bita, Víchada, Colombia. Trabajo de Grado, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. 108 pp.
- Emerson, B. C., E. Paradis y C. Thebaud. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 707-716.
- Fernández-Y., A. 1968. La tortuga arrau. *Revista El Lago* 10: 148-151.
- Forero-M., G. y M. A. Mahecha. 2006. Una estrategia de conservación en San Andrés Isla: proyectos escolares y valores en la educación ambiental. *Gestión y Ambiente* 9 (3): 115-127.
- Fundación Terrapleta y WWF-Colombia. 2009. Conservación y áreas estratégicas para la conservación de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el departamento de Casanare. Convenio QY 85. Informe final. 67 pp.
- García, N. 2005. Biología reproductiva y conservación de las tortugas charapa *Podocnemis expansa*, cupiso *Podocnemis sextuberculata* y taricaya *Podocnemis unifilis* en las playas aledañas al Municipio de Puerto Nariño (Amazonas). Trabajo de Grado, Pontificia Universidad Javeriana. Colombia. 209 pp.
- García, M., D. L. Orozco-T., S. Kendall y F. Silva. 2008. Manejo y conservación de las tortugas *Podocnemis expansa*, *Podocnemis sextuberculata* y *Podocnemis unifilis* en las playas aledañas de Puerto Nariño. Pp. 109-123. *En:* Trujillo, F., J. C. Alonso, M. C. Diazgranados y C. Gómez (Eds.). 2008. Fauna acuática amenazada en la Amazonia colombiana. Análisis y propuestas para su conservación. Fundación Omacha. Fundación Natura. Instituto Sinchi. Coorpoamazonia. Bogota, Colombia.
- Heppell, S. S. 1998. An application of life history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 1998: 367-375.
- Hernández, O. y R. Espín. 2006. Efectos del reforzamiento sobre la población de tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en el Orinoco medio, Venezuela. *Interciencia* 31: 424-430.
- Hernández, O., A. Espinosa-B., C. May-L., M. Jiménez-O. y A. E. Seijas. 2010. Artificial incubation of yellow-headed sideneck turtle *Podocnemis unifilis* eggs to reduce losses to flooding and predation, Cojedes and Manapire Rivers, southern Venezuela. *Conservation Evidence* 7: 100-105.
- Hernández, O., A. E. Seijas, E. O. Boede, R. Espín, A. Machado-A., L. Mesa y A. Soto. 2011. FUDECI y la conservación de la tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*), la terecay (*Podocnemis unifilis*) y el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Resultados y propuesta de acciones binacionales. Pp. 208-219. *En*: Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-P., G. Corzo y A. Machado-A. (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia de la Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia.
- IUCN. 1998. Guidelines for Re-introductions, Prepared by the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. IUCN, Gland & Cambridge. UK. 10 pp.
- Jacobson, S. K. 1987. Conservation education programmes: Evaluate and improve them. *Environmental Conservation* 14:201–206.
- Jacobson, S. K. 1995. Introduction: Wildlife conservation through education. Pp. xxiii–xxxi. *In*: Jacobson, S. K. (Ed.). Conserving wildlife. International education and communication approaches. Columbia. University Press, New York.
- Jacobson, S. K. y M. D. McDuff. 1998. Conservation education. Pp. 237–255. *In*: Sutherland, W. J. (Ed.). Conservation science and action. Blackwell Science Limited, Oxford, United Kingdom.
- Lasso, C. A. y Matallana C. (Eds.). 2012. IV Taller binacional para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad en la cuenca del Orinoco. Avances, perspectivas y propuestas de trabajo conjunto bajo el contexto del cambio global. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. 99 pp.
- Loehr, V. J. T., B. T. Henen y M. D. Hofmeyr. 2004. Reproduction of the smallest tortoise, the Namaqualand speckled padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica* 60: 444-454.
- Machado, S. 1997. Uma pesquisa em educação ambiental: a conservação do mico-leão-preto (*Leonthopithecus chrysopygus*). *En:* Valladares-P., C., R. E. Bodmer y L. Cullen Jr. (Organizadores). Manejo e conservação de vida silvestre no Brasil. CNPq y Sociedade Civil Mamirauá. Brasília y Belém.
- Martínez-S., A. M., M. C. Diazgranados, F. Trujillo y R. Alvarez-L. 2004. Censo de tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) y terecay (*P. unifilis*) (Reptilia:Testudinata:Pelomedusidae) en los ríos Meta y Bita durante la época de aguas bajas, Orinoquia colombia-

M. Vargas-R.

na. Pp. 188-200. *En*: Diazgranados, M. C. y F. Trujillo (Eds.). Fauna acuática en la Orinoquia colombiana. Pontificia Universidad Javeriana, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo-IAvH-GTZ. Bogotá

- McNeely, J. A. and D. Pitt. (Ed.). 1985. Culture and conservation: The human dimension in environmental planning. Croom Helm Ltd. UK. 336 pp.
- Mendoza, A. 2009. Monitoreo e investigación Parque Nacional Natural Cahuinarí. CPS N° G-064/09. Documento interno. 58 pp.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial-MAVDT y Universidad Nacional de Colombia. 2009. Plan de manejo orientado al uso sostenible de la tortuga hicotea en Colombia. MAVDT, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 76 pp.
- MMA-Ministerio del Medio Ambiente. 2002a. Programa Nacional para la Conservación de las Tortugas Marinas y Continentales de Colombia. Bogotá, Colombia. 63 pp.
- MMA-Ministerio del Medio Ambiente. 2002b. Estrategia Nacional para la Prevención y el Control del Tráfico Ilegal de Especies Silvestres. Ministerio del Medio Ambiente, Dirección General de Ecosistemas. 36 pp.
- Monje, C. y E. Martínez. 2008. La tortuga charapa: del plan de manejo a su implementación. Pp. 91-108. *En*: Trujillo, F., J. C. Alonso, M. C. Diazgranados y C. Gómez (Eds.). 2008. Fauna acuática amenazada en la Amazonia colombiana. Análisis y propuestas para su conservación. Fundación Omacha. Fundación Natura. Instituto Sinchi. Coorpoamazonía. Bogota, Colombia.
- Mosquera, H. 2009. Plan de acción 2007-2011. Corporación Autónoma Regional para el Desarrollo Sostenible del Chocó-Codechoco. 148 pp.
- Muñoz, D., E. Leal y E. Castro. 2009. Línea base para la planeación de acciones en el Parque Nacional Natural Cahuinarí. Parques Nacionales Naturales de Colombia, Dirección Territorial Amazonia-Orinoquia. Documento interno. Leticia. Amazonas. 117 pp.
- Negrete, R. E. 2011. Análisis y formulación de lineamientos y recomendaciones de ajuste a la normativa nacional, relacionada con fauna silvestre (incluyendo recursos hidrobiológicos). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe interno. 66 pp.
- Ojasti, J. y E. Rutkis. 1965. Operación tortuguillo: un planteamiento para la conservación de la tortuga del Orinoco. *El Agricultor Venezolano* 228: 32-37.
- Ojasti, J. 2000. Manejo de fauna silvestre neotropical. SIMAB Series No. 5 Smithsonian Institution/MAB Program, Washington, D. C., USA.
- Ospino, H. A., M. Contreras, C. Vargas y J. Plazas. 2005. Línea base para la planificación del manejo en la Reserva Nacional Natural Puinawai. Parques Nacionales Naturales de Colombia, Dirección Territorial Amazonia-Orinoquia. Documento interno. Inírida. Guainía. 69 pp.
- Ortega, A. M., B. C. Bock y V. P. Páez. 1998. Efecto del estado de desarrollo embrionario en el momento de la transferencia de nidos sobre la tasa de eclosión de la tortuga terecay, *Podocnemis unifilis*. *Vida Silvestre Neotropical* 7: 126-131.
- Padua, S. M. 1994. Conservation awareness through an environmental education programme in the Atlantic forest of Brazil. *Environmental Conservation* 21:145–151.
- Paéz, C. A. 2009. Plan de Manejo del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. Parques Nacionales Naturales de Colombia, Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. Documento interno. 115 pp.
- Paolillo, A. 1982. Algunos aspectos de la ecología reproductiva de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en las playas del Orinoco medio. Trabajo de Grado, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 132 pp.
- Rojas-R., F. 2004. Éxito de eclosión en nidadas trasplantadas de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en una playa del Orinoco medio, estado Apure. Trabajo de Grado, Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela. 81 pp.
- Romero, I. 2011. Proyecto de conservación de la tortuga de río *Podocnemis lewyana* en la cuenca baja del río Claro, Cocorna Sur. Corantioquia, Cornare, Asociación Ambietnalista Futuro Verde AAFUVER. 36 pp.
- Rueda-A., J. V., P. Galvis, C. López y G. Lozano. 2004. Estudio sobre la distribución geográfica y el estatus ecológico de la tortuga carranchina (*Batrachemys dahli*) en el bajo Sinú, depeartametno de Cordoba. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge, Conservación Internacional Colombia. Informe interno. 53 pp.
- Sirsi, S. 2010. A progress report on reconnaissance of softshell turtles in the states of Karnataka and Andhra Pradesh. Turtle Survival Alliance and Madras Crocodile Bank Trust. 8 pp.
- Soini, P. 1986. Estudio e incubación de los huevos de quelonios acuáticos. Informe de Pacaya N° 22. Ministerio de Agricultura. Loreto. Dirección Forestal y Fauna. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. Iquitos Perú. 7 pp.
- Spencer, R. J. y F. J. Janzen. 2010. Demographic consequences of adaptive growth and the ramifications for conservation of long-lived organisms. *Conservation Biology* 44: 467-470.
- Thorbjarnarson, J., N. Pérez y T. Escalona. 1993. Nesting of *Podocnemis unifilis* in the Capanaparo River, Venezuela. *Journal of Herpetology* 27: 344-347.
- Trewhella, W. J., K. M. Rodriguez-C., J. G. Davies, P. F. Reason and S. Wray. 2001. Sympatric fruit bat species (Chiroptera: Pteropodidae) in the Comoro Islands (Western Indian Ocean): Diurnality, feeding interactions and their conservation implications. *Acta Chiropterlogica* 3:135–147.
- Trujillo, F., M. Portocarrero y C. Gómez. 2008. Plan de manejo y conservación de especies amenazadas en la Reserva de Biósphera El Tuparro: delfines de río, manatíes, nutrias, jaguares y tortugas del género *Podocnemis*. Proyecto Pijiwi Orinoco, (Fundación Omacha, Fundación Horizonte Vede),Forest Conservation Agreement. Bogotá. Colombia. 143 pp.
- Vogt, R. C. 2008. Amazon turtles. Gráfica Biblos, Lima, Perú. 104 pp.
- von Hildebrand P, N. Bermudez y M. C. Peñuela. 1997. La tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el río Caquetá, Amazonas, Colombia: aspectos de la biología reproductiva y técnicas para su manejo. Disloque Editores, Bogotá. 165 pp.
- Walker, R. C. J., N. Whitmore, T. H. Rafeliarisoa y S. Hamylton. 2012. The effect of habitat degradation on the long term survival of the critically endangered Madagascar spider tortoise (*Pyxis arachnoides*). *Biological Conservation* 152: 152-158.

ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS

ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS			
Chelidae	**241**	*Phrynops geoffroanus*	266
Chelonoidis carbonaria	406	*Platemys platycephala*	261
Chelonoidis denticulata	412	**Podocnemididae**	**351**
Chelus fimbriatus	243	*Podocnemis erythrocephala*	361
Chelydra acutirostris	275	*Podocnemis expansa*	367
Chelydridae	**273**	*Podocnemis lewyana*	375
Emydidae	**281**	*Podocnemis sextuberculata*	382
Geoemydidae	**299**	*Podocnemis unifilis*	387
Kinosternidae	**325**	*Podocnemis vogli*	399
Kinosternon dunni	327	*Rhinemys rufipes*	269
Kinosternon leucostomum	332	*Rhinoclemmys annulata*	300
Kinosternon scorpioides	340	*Rhinoclemmys diademata*	305
Mesoclemmys dahli	247	*Rhinoclemmys melanosterna*	308
Mesoclemmys gibba	254	*Rhinoclemmys nasuta*	315
Mesoclemmys heliostemma	257	**Testudinidae**	**405**
Mesoclemmys raniceps	259	*Trachemys callirostris*	283
Peltocephalus dumerilianus	353	*Trachemys venusta*	292

Neonatos de *Podocnemis unifilis* para proxima liberación, Orinoco. Foto: F. Omacha

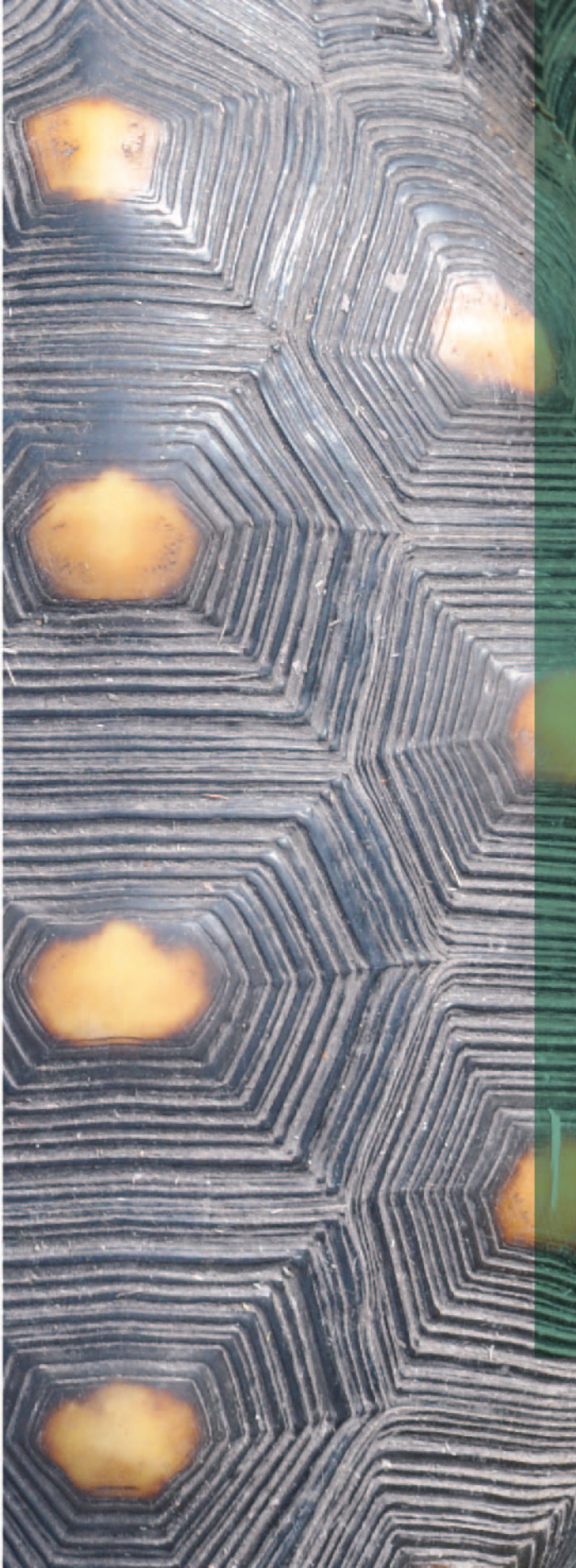
ANOTACIONES DE CAMPO

F. Trujillo

ANOTACIONES DE CAMPO

F. Trujillo

ANOTACIONES DE CAMPO



FUNDACIÓN BIODIVERSA COLOMBIA

Universidad del Valle

Fundación Palmarito Casanare

WILDLIFE CONSERVATION SOCIETY

AHA Associação de Ictiologos e Herpetologos da Amazônia

TSA turtle survival alliance

CALIFORNIA STATE POLYTECHNIC UNIVERSITY POMONA 1938

INPA INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

ciimar Centro Interdisciplinar de Investigação Marinha e Ambiental

Chelonia

FUDECI Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales

IVIC INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Grupo de Investigación en Ecología Animal

CIEM

UNIVERSITY OF LOUISIANA MONROE

SMITHSONIAN TROPICAL RESEARCH INSTITUTE

FUNDACIÓN ZOOLÓGICA DE BARRANQUILLA

FACULDADE DE CIÊNCIAS UNIVERSIDADE DO PORTO

FUNDACIÓN LA SALLE de Ciencias Naturales

NC STATE UNIVERSITY

Fundación Zoológica de Cali