

PARAMETROS POBLACIONALES DE LA TORTUGA CANÁ *Dermochelys coriacea* ANIDANTE EN LA PLAYONA, CHOCÓ, COLOMBIA.

POPULATION PARAMETERS OF LEATHERBACK TURTLE *Dermochelys coriacea*
NESTING IN LA PLAYONA, CHOCÓ, COLOMBIA.

Yessika Campiño-Posada¹, Adriana Restrepo², Claudia Molina-Zuluaga³

¹ Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. A.A. 1226,

orquideas.yessika@gmail.com

² Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA), Universidad de Antioquia,

restreopadriana78@gmail.com

³ Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA), Universidad de Antioquia,

clamozu@gmail.com

Resumen

Se estimaron algunos parámetros demográficos de las hembras adultas de la tortuga *Dermochelys coriacea* anidantes en la playa La Playona, Caribe Colombiano. Ocho años de datos de Captura-Marca-Recaptura fueron analizados en el programa MARK utilizando un Diseño Robusto Abierto con Múltiples Estados. Se encontró una alta probabilidad de supervivencia anual (0,8) y probabilidades de reproducción que dependen del estado reproductivo anterior. Se observó un aumento en el número de hembras anidantes durante un período de 10 años (1998-2008). Este es el primer estudio que evalúa cuantitativamente

el estado de una población de tortugas marinas en Colombia aportando valiosa información para dirigir las acciones de conservación para esta especie.

Palabras clave. Dinámica poblacional, Diseño Robusto Abierto Multi-Estados, Tortugas marinas, Captura-Marca-Recaptura, *Dermochelys coriácea*.

Abstract

Some demographic parameters were estimated for adult female sea turtle *Dermochelys coriacea* nesting on the beach La Playona, Colombian Caribbean. Eight years of data from Capture-Mark-Recapture were analyzed in program MARK using Multistate Open Robust Design model. We found a high annual survival probability (0.8) and breeding probabilities that depend on previous reproductive status. It was observed that this population of nesting females grew for a period of 10 years (1998-2008). This is the first study to quantitatively assess the state of a population of sea turtles in Colombia providing valuable information to guide conservation actions for this species.

Key words. Population dynamic, Multi-estate Open Robust Design, Sea turtles, Capture-Mark-Recapture, *Dermochelys coriácea*.

INTRODUCCIÓN

La supervivencia, las probabilidades reproductivas y las tasas de movimiento, se encuentran entre los parámetros de historia de vida que mayor información aportan sobre la dinámica de las poblaciones (Fujiwara y Caswell 2002, Lebreton et al. 1992, Lee et al. 2012). Comprender esta dinámica permite modelar los riesgos que enfrentan las poblaciones animales ante diversas amenazas antropogénicas y facilita interpretar las tendencias en la abundancia de la población (Prince y Chaloupka 2012). Al comprender estos procesos, las proyecciones de viabilidad a largo plazo pueden incluir las causas de variación en el estado de la población, lo que aumenta la confianza general con la que un

administrador de fauna debe tomar una decisión sobre conservación y monitoreo (Nichols y Williams 2006), y esta información permite evaluar si las estrategias de conservación implementadas hasta el momento se ven reflejadas en la tasa de crecimiento poblacional (Dutton et al. 2005, Fujiwara y Caswell 2002, Pollock 1991).

A nivel mundial se ha evidenciado el decline en un número significativo de poblaciones de tortugas marinas (Sarti 2000), por lo que varias especies están clasificadas como Críticamente Amenazada por la IUCN (IUCN 2012). Esta disminución de las poblaciones se suelen atribuir a la caza por su carne y caparazón, a la depredación de los huevos por animales salvajes, al desarrollo costero y a la captura incidental durante la pesca industrial (Meylan y Donnelly 1999, Prince y Chaloupka 2012, Rueda-Almonacid et al. 2007, Sarti 2000). Con el objetivo de comprender como estas especies marinas pueden mantener las poblaciones a pesar de las amenazas a las que se enfrentan, se han realizado estudios a largo plazo de captura marca recaptura (CMR) en las principales playas de anidación, para evaluar la dinámica general de las hembras adultas y su comportamiento reproductivo, ya que generalmente ésta es una oportunidad de acceder fácilmente a estas tortugas (Kendall y Bjorkland 2001).

Los estudios de CMR han generado información demográfica clave que permite comprender la dinámica de poblaciones en especies como la tortuga Verde (Bjorndal et al. 2005, Chaloupka y Limpus 2005), la tortuga Carey (Kendall y Bjorkland 2001, Prince y Chaloupka 2012) y la tortuga Caná (Dutton et al. 2005), y demuestran que las hembras adultas no se reproducen todos los años, debido a la alta demanda de energía que representa la migración reproductiva y la vitelogénesis (Prince y Chaloupka 2012, Santos et al. 2010). Por lo anterior, se debe tener en cuenta la emigración temporal generada por este

comportamiento reproductivo, para no sesgar las estimaciones de parámetros demográficos importantes como la probabilidad de supervivencia (Kendall et al. 1997).

La emigración temporal genera cambios en la disponibilidad de las hembras para la captura en la playa de anidación, y para ajustar los análisis a esta situación se debe realizar un diseño de muestreo robusto abierto (ORD) el cual permite la llegada y salida de las hembras reproductivas dentro y entre las temporadas de anidación, y proporciona estimaciones más precisas de los parámetros demográficos. El enfoque de modelación ORD de Kendall y Bjorkland (2001) ha sido previamente utilizado para estimar las probabilidades de supervivencia de varias especies de tortugas marinas en poblaciones del Caribe, incluyendo las tortugas Carey (Kendall y Bjorkland 2001), Caná (Dutton et al. 2005), y Verde (Troeng y Chaloupka 2007). Kendall y Nichols (2002) han propuesto un enfoque más flexible para los modelos ORD en el marco de múltiples estados (MSORD) (White et al. 2006), que además de estimar los parámetros demográficos clave como la supervivencia anual, también permite estimar las probabilidades de transición entre estados reproductivos. Este es el modelo más adecuado a la historia de vida de las tortugas marinas y las estimaciones generadas son la base para desarrollar una mejor comprensión de la dinámica de las poblaciones (Prince y Chaloupka 2012).

La tortuga Caná *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) es la tortuga marina de mayor tamaño y la única especie viviente de la familia Dermochelyidae (Pritchard y Mortimer 2000). Se distribuye en todos los océanos, los juveniles permanecen en aguas tropicales cerca a la costa y los adultos son pelágicos y viven en mar abierto (Sarti 2000). Las hembras anidan en las playas tropicales durante la temporada de reproducción cada 2 o 3 años (Duque et al. 2000, Rivalan et al. 2006, Suarez 2004), depositan 86 huevos en promedio y luego regresan al mar, por lo general este proceso se repite cada 10 días

aproximadamente durante la temporada de anidación (Rivalan et al. 2005, Rueda-Almonacid et al. 2007). Esta especie de amplia distribución se encuentra clasificada a nivel mundial como Críticamente Amenazada (IUCN 2012), y aunque se han realizado grandes esfuerzos de conservación, las poblaciones mundiales continúa declinando (Sarti 2000).

Las principales colonias de anidación donde se han realizado estudios de CMR de la tortuga Caná están en Costa Rica (Chacón 1999), Venezuela (Hernández et al. 2005), Islas Vírgenes (Dutton et al. 2005), Guyana Francesa (Rivalan et al. 2005) y Gabón (Fossette et al. 2008), y aunque algunos de estos estudios se han enfocado solo en el proceso de reproducción, algunos han evaluado parámetros demográficos como supervivencia o probabilidades de reproducción (Dutton et al. 2005, Rivalan et al. 2005). En estos estudios se ha encontrado que la tendencia negativa de algunas poblaciones no es homogénea a lo largo de toda la distribución de la especie, ya que en el Océano Pacífico se evidencia una drástica disminución, pero algunas colonias del Atlántico permanecen estables o incluso van en aumento (Fossette et al. 2008, Girondot et al. 2007). Dutton et al. (2005) sugieren que el aumento significativo en el número de hembras anidantes y en la producción anual de neonatos en el Caribe está relacionado directamente con iniciativas concretas de investigación y conservación, llevadas a cabo en el pasado.

En Colombia se destaca la playa “La Playona” en el municipio de Acandí, Chocó, en el Golfo de Urabá, donde se encuentra la colonia de anidación más importante del país (Duque et al. 2000, Suarez 2004), y donde se han desarrollado la mayoría de estudios sobre la biología reproductiva de esta especie, (Duque et al. 2000, Higueta 2000, Restrepo et al. 2005, Suarez 2004). Sin embargo, a pesar de haber marcado las hembras anidantes en La Playona desde el año 1998, hasta el momento esta información no había sido analizada en un contexto de Captura-Marca-Recaptura. Los datos que han sido obtenidos hasta el momento

ofrecen una oportunidad única para cuantificar diferentes parámetros poblacionales (como la probabilidad de supervivencia, las tasas de movimiento y las probabilidades reproductivas) que darían cuenta del estado de la población, permitirían evaluar las tendencias poblacionales, y facilitaría evaluar si las estrategias de conservación implementadas hasta el momento se ven reflejadas en la tasa de crecimiento poblacional (Dutton et al. 2005, Fujiwara y Caswell 2002, Pollock 1991).

El objetivo de esta investigación es utilizar datos de captura marca recaptura obtenidos durante ocho años de la población de tortuga Caná, anidante en La Playona, para evaluar como la emigración temporal se manifiesta en la transición entre el estado reproductor y no reproductor, para proporcionar una estimación objetiva de la supervivencia anual de las hembras adultas aplicando el diseño robusto abierto multi-estados (MSORD, Kendall y Bjorkland 2001), y finalmente comparar las estimaciones de abundancia anual de las hembras anidantes para establecer las tendencias de la población a largo plazo.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio. En Colombia la principal playa de anidación de *D. coriacea* es La Playona, una playa de 12 Km de longitud y 30 m de ancho promedio, se encuentra localizada en el Caribe Colombiano, al sudeste del centro urbano del municipio de Acandí (8°25'57"N-8°28'16"N y 77°09'59"O-77°14'58"O), en el noroccidente del Golfo de Urabá, en el departamento de Chocó, cerca de la frontera con Panamá (Figura 1). Esta playa se caracteriza por arena de grano muy fino y altos valores de humedad y compactación, y es considerada de alta energía, muy inestable y móvil, y con alta erosión debido al fuerte oleaje, el viento y las mareas, por lo que contiene gran cantidad de material de deriva, como madera y desechos orgánicos e inorgánicos provienen del río Atrato (Ceballos-Fonseca 2004).

Toma de datos. En el año 1998 se inició un programa de Captura-Marca-Recaptura de la población de hembras de *D. coriacea* anidantes en la playa La Playona, Colombia. Cada año los datos fueron tomados entre marzo y junio, en la temporada de reproducción de la especie. Todas las hembras observadas en la playa fueron medidas y marcadas en las aletas posteriores con marcas tipo Monel en la primera ocasión de captura. Más detalles sobre la toma de datos se pueden encontrar en Duque et al. (2000). Para este análisis se utilizaron los datos desde 1998 hasta 2008 (2000, 2001 y 2006 excluidos). El programa de monitoreo usa una estructura de diseño robusto, donde se realizaron múltiples ocasiones de muestreo en la playa de anidación dentro de cada temporada reproductiva. A partir de los datos de CMR se construyeron historias de captura para cada hembra, divididas en 8 periodos primarios (años), cada uno con ocasiones secundarias que variaron entre 4 y 8 según la cantidad de semanas monitoreadas por temporada (cada ocasión de captura secundaria comprendió 2 semanas de monitoreo), con 52 ocasiones de captura en total. Cada historia de captura incluyó la covariable individual, Largo Curvo del Caparazón (LCC) como medida del tamaño corporal promedio de cada hembra.

Modelo. Para el análisis de los datos se utilizó el modelo de Diseño Robusto Abierto con Múltiples Estados, (MSORD por sus siglas en inglés; Kendall y Bjorkland 2001) implementado en el programa MARK (White y Burnham 1999). El MSORD es una combinación de varios tipos de modelos de marca y recaptura. El componente de diseño robusto significa que múltiples ocasiones de captura secundaria (j) ocurren dentro de cada período de muestreo primario (t). El componente abierto significa que el modelo tiene en cuenta que la población estaba abierta durante los periodos primarios y secundarios (ocurrían nacimientos, muertes, inmigración y emigración). Y el componente de múltiples estados se debe a que las hembras de la población están en uno de dos estados posibles cada

año: Anidante (presente en la playa de reproducción y disponible para la captura) o no anidante (ausente de la playa de reproducción). Este tipo de modelo permite que las hembras marcadas puedan moverse dentro y fuera de estos estados, lo que permite producir estimaciones de la probabilidad de supervivencia y captura sin sesgos debidos a la emigración temporal de la playa de reproducción (Kendall y Nichols 2002). Como las hembras no anidantes no estuvieron presentes en la playa y por lo tanto, no estaban disponibles para la captura, el estado de "No-Anidante" es un estado no observado (Kendall y Nichols 2002).

El modelo MSORD presenta dos elementos principales: (1) los parámetros que modelan la dinámica de movimiento y la probabilidad de captura a través de las ocasiones dentro de cada período primario (es decir, al interior de cada año) y (2) los parámetros que modelan los cambios en los valores demográficos, probabilidad de supervivencia y emigración temporal entre periodos primarios, es decir, entre años (Kendall & Bjorkland 2001).

El movimiento y el proceso de muestreo dentro de los períodos primarios son modelados a partir de tres parámetros:

Probabilidad de entrada ($pent_{ij}^A$): Probabilidad de que una hembra en estado (A) entre en el área de estudio antes de la ocasión de captura (j) dentro del período primario (t), es decir, que sea detectada cuando es una recién llegada.

Permanencia (Φ_{ij}^A): Probabilidad de que una hembra permanezca en el estado (A) en el área de estudio entre las ocasiones de captura (j) y ($j+1$) dentro del período primario (t) dado que había entrado previamente al área de estudio, es decir, la probabilidad de que permanezcan en la playa de reproducción para posteriores ocasiones de captura.

Probabilidad de captura (p_{ij}^A): Probabilidad de que una hembra en estado (A) se detecte en la ocasiones (j) del período primario (t) dado que está en la playa de reproducción.

Los cambios en los parámetros demográficos entre períodos primarios son modelados a partir de tres nuevos parámetros:

Supervivencia (S_t^A): Probabilidad de que una hembra en el estado (A) sobreviva del periodo primario (t) a ($t+1$).

Probabilidades de transición ($\Psi^{A,NA}_t$): Probabilidad de transición de un estado anidante (A) a uno no anidante (NA) entre (t) y ($t+1$), y ($\Psi^{NA,A}_t$): Probabilidad de que una hembra no anidante (NA) pase a ser anidante (A) entre (t) y ($t+1$). En el modelo $\Psi^{A,NA}$ es la emigración temporal fuera de la playa de anidación y la hembra no está disponible para su captura, y $\Psi^{NA,A}$ es la migración de vuelta a la playa de anidación donde la hembra está disponible para su captura. Si los dos parámetros de Ψ son iguales, la emigración es al azar, si los dos parámetros de Ψ son diferentes, la emigración es Markoviana (la probabilidad de moverse a un estado en el tiempo (t), es condicional al estado del individuo en el tiempo ($t-1$)) (Cooch y White 2009).

El MSORD también deriva dos parámetros adicionales a partir de la información obtenida dentro de los periodos primarios:

Abundancia (\check{N}_t^A): Número de hembras que anidan en el año (t), estimado a partir de la fórmula $\check{N}_t^A = n_t^A / p_t^A$, donde el número total observado de hembras anidantes durante un periodo primario es corregido por la detectabilidad obtenida para ese periodo.

Tiempo de Residencia (\check{R}_t^A): Número promedio de ocasiones secundarias en las que una hembra anidante permanece en el área de estudio en el periodo (t), que representa el número promedio de nidos puestos por hembra en el año (t).

Análisis. Al aplicar este modelo a los datos, se asumió que las hembras no reproductoras no estarían en la playa de anidación y, por lo tanto, se establece que para las hembras en estado no anidante los parámetros pen_{tj}^{NA} , Φ_{tj}^{NA} , p_{tj}^{NA} son igual a 0.

Como los datos estaban dispersos, se evaluaron modelos con pocos parámetros, y como el modelo más parametrizado (S_t, Ψ_t) no logró estimar los valores de los parámetros, entonces la supervivencia y las probabilidades de transición fueron calculadas teniendo en cuenta las limitaciones de los datos.

Para examinar el efecto del tamaño corporal se modeló a $S, \Psi, pent, \Phi$, y p en función de la covariable individual LCC (Largo Curvo del Caparazón), la cual representa el tamaño corporal de las hembras anidantes. Cuando el coeficiente beta de un parámetro incluía cero (con un intervalo de confianza del 95%) se eliminó la covariable individual LCC de la estructura del modelo (Lee et al. 2012).

Para $pent_{ij}^A, \Phi_{ij}^A, p_{ij}^A$, se evaluaron modelos que permitían que estos parámetros variaran en todos los períodos primarios (años), pero que fueran constante dentro de las ocasiones de captura (dentro del año): $pent(a-), \Phi(a-), p(a-)$. En los casos donde $pent_{ij}^A$ era muy bajo o era cercano a cero, se evaluaron modelos donde se estableció una relación lineal en el tiempo: $pent(a- \text{-lineal})$, para obtener una mejor estimación de dicho parámetro. Por último, se probó la hipótesis de que estos tres parámetros pudieran ser iguales a través de las ocasiones de captura (j) y entre los períodos primarios (t): $pent(\cdot), \Phi(\cdot), p(\cdot)$.

Después de evaluar los modelos para la estimación de los parámetros secundarios ($pent, \Phi$ y p), se continuó con la estimación de los parámetros primarios (S y Ψ). Como las hembras no anidantes no son observadas, el modelo requiere del supuesto de que la probabilidad de supervivencia de las hembras no anidantes es igual a la probabilidad de supervivencia de las anidantes ($S_{t}^{NA} = S_t^A$) (Kendall y Bjorkland 2001), este es un supuesto razonable ya que las tortugas en ambos estados son esencialmente un conjunto de animales que pueden o no estar disponibles para la captura.

Se evaluaron dos modelos para S_t^A , uno que representa una probabilidad media anual de supervivencia: $S(\cdot)$, y un modelo en el cual se incluyó el efecto del tamaño corporal en la estimación de la supervivencia: $S(\cdot\text{-LCC})$.

Para establecer si ocurría emigración temporal en la población, se evaluaron dos modelos.

En primer lugar se evaluaron dos diferentes Ψ , ($\Psi^{A,NA}$ y $\Psi^{NA,A}$), que reflejan diferencias en las probabilidades de transición entre estados, es decir, emigración temporal Markoviana.

En segundo lugar, se evaluó el modelo $\Psi(\cdot)$, donde las probabilidades de transición son iguales para los dos estados (es decir, emigración al azar).

Pruebas de bondad de ajuste. Se comprobó la sobre-dispersión de los datos mediante el uso de la prueba de bondad de ajuste que estima la variación con un factor de inflación (\hat{c}), calculado en el programa MARK. El valor estimado se utilizó para ajustar las subsiguientes estimaciones.

Selección de modelos. Se basó en el criterio de información de Akaike para pequeños tamaños de muestras, utilizando el criterio modificado de cuasi-verosimilitud ($QAIC_C$). El valor más bajo de $QAIC_C$ indica el modelo con el ajuste más parsimonioso de los datos, los modelos con valores de $\Delta QAIC_C$ que difieren en más de 2 unidades son considerados diferentes (Cooch y White 2009). Se calcularon los valores promedios ponderados para todos los parámetros en función del peso de cada modelo ($wQAIC_C$), para incorporar la incertidumbre en el proceso de selección del modelo y obtener mejores estimaciones (White et al. 2006).

Tasa de crecimiento poblacional. La estimación de la tasa de crecimiento poblacional se realizó utilizando la siguiente ecuación: $\lambda = N_{t+1} / N_t$. Donde N_{t+1} fue la cantidad de hembras esperadas en el año $(t+1)$ (\check{N} , calibrado con los valores de recaptura p) y N_t fue la cantidad de hembras esperadas en el año anterior.

RESULTADOS

Se marcaron 736 hembras de tortuga Caná durante ocho años en La Playona desde 1998 hasta 2008 (2000, 2001 y 2006 excluidos), con un promedio de 92 hembras por año, y se recapturaron al menos una vez 346 individuos. El tamaño corporal de las hembras anidantes se encontró entre 1,10-1,80 m. Los resultados de la prueba de bondad de ajuste indicaron un moderado ajuste del modelo a los datos ($\hat{c} = 1,5$). El modelo 3 fue el que obtuvo más apoyo de los datos (Tabla 1). En este modelo la supervivencia, la probabilidad de emigrar fuera de la playa de anidación y la probabilidad de inmigrar dentro de la playa de anidación son constantes en el tiempo, y esta última está en función del tamaño corporal de las hembras. La probabilidad de entrar a anidar en la playa durante la temporada es constante dentro de una temporada pero varía cada año y además presenta un efecto lineal, y la probabilidad de permanencia y la probabilidad de recaptura son constantes dentro de una temporada, pero varían cada año.

Del conjunto de modelos que exploraron las diferentes estructuras de $pent$, Φ y p , el mejor modelo, apoyado por los datos en un 81% ($wQAIC_C = 0,81$) fue aquel donde los tres parámetros no varían dentro de la temporada pero eran diferentes cada año (modelo 3, Tabla 1).

Se obtuvieron promedios anuales para la probabilidad de entrada $pent$, con valores entre 0,1-0,5, indicando que la probabilidad de detectar a las hembras cuando ellas recién llegan a la playa es muy baja.

La probabilidad de que una hembra permanezca en la playa (Φ) en posteriores ocasiones de captura es alta, con un promedio anual que varió cada año entre 0,5-0,8 (Figura 2). Lo que demuestra que una proporción significativa de las hembras reproductoras se encontraba todavía en la playa de estudio al final de cada temporada. La probabilidad de captura

promedio para las hembras es 0,5, y varió ampliamente a través de los años entre 0,2-0,7 (Figura 3). La probabilidad de supervivencia anual fue de 0,8 (SE = 0,03) siendo constante entre los años.

Se obtuvieron diferentes probabilidades de transición entre el estado anidante y no anidante [$\Psi^{A,NA} \neq \Psi^{NA,A}$], y estas probabilidades de movimiento fueron constantes entre años. Además, la probabilidad de transición de una hembra no anidante al estado anidante $\Psi^{NA,A}$ fue el único parámetro que se vio afectado por el tamaño corporal de las hembras [$\Psi^{NA,A}(-LCC)$, en el modelo mejor ajustado].

Las estimaciones de las tasas de transición indican que la probabilidad de que una hembra anidante no anide en la siguiente temporada $\Psi^{A,NA}$ fue muy alta: 0,86 (SE = 0,02), demostrando una alta probabilidad de no anidar en ciertas temporadas reproductivas. Una vez que la hembras no estaban anidando, fue mayor la probabilidad de continuar no anidando $\Psi^{NA,NA} = 0,65$ (SE = 0,03), que la probabilidad de pasar a anidar en la siguiente temporada $\Psi^{NA,A} = 0,35$ (SE = 0,07) (Figura 4). Por lo tanto, la emigración temporal de las hembras de tortuga Caná es Markoviana, ya que una hembra puede anidar una temporada reproductiva en un año determinado, dependiendo de su condición reproductiva del año anterior.

El tiempo promedio que las hembras “residen” en La Playona es de 42,6 días, es decir 1,4 meses. De esta estimación se derivó también el número promedio de nidos puestos por hembra, el cual es de aproximadamente 3 nidos por hembra por año.

El número de hembras anidantes estimadas, indica que hay una diferencia marcada en el número de hembras que anidan cada año, observando un patrón bianual (Figura 5). Es decir, en La Playona en los años impares llegan a anidar el doble de hembras (257 hembras en promedio) que en los años pares (118 hembras en promedio).

Dado el patrón bianual observado en las abundancias λ se calculó teniendo en cuenta que N_{t+1} realmente correspondía a N_{t+2} . λ solo se calculó para tres periodos de tiempo entre 2002-2004, 2003-2005 y 2005-2007, obteniendo los siguientes valores: 1,41, 0,96 y 1,32 respectivamente. El promedio geométrico de λ fue 1,21 (VAR = 0,06), que demuestra que la colonia de hembras anidantes en La Playona aumento en un 21% entre 1998 y 2008.

DISCUSION

Las estimaciones de parámetros demográficos permite comprender la dinámica de las poblaciones (Lebreton et al. 1992), lo cual es de vital importancia para las especies que se encuentran en peligro crítico o están seriamente amenazadas (Dinsmore et al. 2003), en el caso de las tortugas marinas, obtener estas estimaciones es un gran desafío por ser especies de larga vida que se distribuyen en grandes hábitats oceánicos y costeros (Prince y Chaloupka 2012). Sin embargo, gracias al monitoreo continuo de una población de tortugas Caná mediante un estudio de CMR, se obtuvieron los primeros datos de supervivencia y emigración temporal para las tortugas que anida en la playa La Playona, Caribe Colombiano, basados en un enfoque de diseño robusto (MSORD) en donde se integran los datos de anidación de las hembras que visitan la playa por varias temporadas.

El enfoque MSORD para estudios de CMR desarrollado por Kendall y Bjorkland (2001) ofrece una gran flexibilidad para modelar la demografía de las especies de larga vida como las tortugas marinas, y nos permitió evaluar la dinámica de reproducción para esta especie migratoria, y el movimiento de entrada y salida de la playa de anidación. Sin embargo, el uso de la estructura del modelo MSORD requiere cantidades relativamente grandes de datos de CMR para no limitar el rango de la dinámica que puede ser explorado (Holmberg et al. 2009), por lo tanto los esfuerzos de investigación en La Playona deben mantener o

aumentar los niveles actuales de recopilación de datos, y así mejorar la detección de los cambios en el tiempo para algunos parámetros.

Supervivencia

La probabilidad de supervivencia anual de las hembras anidantes en La Playona se estimó como constante en el tiempo, lo que sucede también en otras poblaciones de tortuga Caná en el Atlántico (Dutton et al. 2005, Rivalan et al. 2005), estas estimaciones son consistentes con la probabilidad de supervivencia anual prevista para otras especies marinas, de larga vida, maduración tardía y con gran movilidad, como manatíes adultos (Kendall et al. 2004, Langtimm et al. 1998), delfines adultos (Silva et al. 2009), tiburones ballena adultos (Holmberg et al. 2009), y otras especies de tortugas marinas como tortugas Boba adultas (Chaloupka y Limpus 2002), tortugas Verde adultas (Troeng y Chaloupka 2007), y tortugas Carey adultas (Kendall y Bjorkland 2001, Prince y Chaloupka 2012).

Aunque la supervivencia de las hembras es alta ($0,8 \pm 0,03$), sigue siendo menor a la reportada para otras poblaciones de tortuga Caná, 0,89 en St. Croux en el Caribe (Dutton et al. 2005), o 0,91 en Guyana Francesa (Rivalan et al. 2005). Hay dos factores principales que pueden estar afectando las estimaciones demográficas al utilizar la metodología CMR en La Playona, y son la pérdida de marcas y la emigración permanente (Cooch y White 2009, Lebreton et al. 1992). Aunque no hay evidencia de la pérdida de marcas para esta población, creemos que, la supervivencia es subestimada principalmente por la falta de acceso a las hembras que emigran permanentemente. Sin embargo, como la recolección de datos se realizó a escala local (es decir, en La Playona) estas son estimaciones fiables para esta población local.

Con el modelo MSORD se asume que la probabilidad de supervivencia para las hembras anidantes es igual que la de las hembras no anidantes (porque la supervivencia es

inestimable para el estado no observado) (Kendall y Nichols 2002). Este supuesto debe ser comprobado debido a que las hembras no anidantes no asumen el costo de la reproducción (migrar y poner huevo) (Rivalan et al. 2005) y por lo tanto pueden tener una supervivencia mayor. Aunque, también se puede argumentar que sólo las hembras en muy buena forma se reproducen, de modo que incluso con el costo reproductivo, la supervivencia en las hembras anidantes es aproximadamente igual a la de las hembras no anidantes (Muths et al. 2010); esto es relevante para la forma en que se interpretan las estimaciones de supervivencia de esta especie.

Emigración Temporal

Las probabilidades de reproducción son uno de los parámetros demográficos más importantes para comprender la dinámica de las poblaciones, sin embargo, son pocas las estimaciones del movimiento entre estados reproductivos para las especies de tortugas marinas (Troeng y Chaloupka 2007). Se ha demostrado que la proporción de hembras sexualmente maduras que se reproducen en un año dado, es un parámetro demográfico importante que influye en la dinámica poblacional en especies marinas iteróparas, como mamíferos marinos (Fujiwara y Caswell 2002, Kendall et. al 2004, Langtimm et al. 1998), aves marinas (Converse et al. 2009, Kendall et al. 2009) y tortugas marinas, como tortugas Cabezona (Chaloupka y Limpus 2002), Verdes (Troeng y Chaloupka 2007) y Carey (Kendall y Bjorkland 2001, Prince y Chaloupka 2012).

La emigración temporal es un comportamiento asociado con los costos de la reproducción (Muths et al. 2013), por ejemplo en St. Croux se observó que las hembras de *D. coriacea* pasan generalmente dos años sin anidar después de reproducirse (Dutton et al. 2005). En La Playona se encontró que las probabilidades de transición entre estados reproductivos son diferentes ($\Psi^{A,NA} > \Psi^{NA,NA}$), es decir, es más probable convertirse en hembras no anidantes

una vez que las hembras han anidado. Esto indica que el comportamiento reproductivo anual de las hembras adultas de tortuga Caná en La Playona es estado-dependiente, es decir, que el estado reproductivo depende del estado reproductivo anterior, el cual es un proceso Markoviano (es decir, no aleatorio) (Kendall y Nichols 2002).

A diferencias de lo reportado para otras especies de tortugas marinas, en La Playona se observó que el reposo de las hembras (es decir, pasar una temporada o mas sin reproducirse) no es obligatorio, ya que el 14% de las hembras pueden permanecer en estado reproductivo.

Según Troeng y Chaloupka (2007) son estos intervalos de anidación cortos (1 o 2 años) en el Atlántico lo que ha logrado mantener las poblaciones de tortugas Caná estables o en aumento, mientras que en el Pacífico los periodos de reanidación de 3 años o más han disminuido las poblaciones.

Para las tortugas Caná anidantes en La Playona la probabilidad de migrar para reproducirse después de estar en las áreas de alimentación, es un factor que está en función del tamaño corporal de las hembras, esto se debe a que como otras tortugas marinas, las tortugas Caná se consideran “reproductores capitales”, es decir, los individuos deben superar el umbral de condición corporal para participar en la reproducción, y la energía invertida en dicha reproducción se reúne con anterioridad (Prince y Chaloupka 2012, Rivalan et al. 2005). En estas tortugas, existe un cierto nivel de flexibilidad en la adquisición de recursos, y las hembras que no alcanzan la condición corporal umbral en un año después de la temporada de anidación anterior, deben permanecer en las zonas de alimentación acumulando la energía necesaria para la reproducción (vitelogénesis) y para la migración reproductiva (Prince y Chaloupka, 2012, Santos et al. 2010), mientras que las hembras en mejor

condición pueden comenzar la migración a las zonas de anidación. Este reposo reproductivo maximiza el fitness de las hembras (Rivalan et al. 2005).

Entender la emigración temporal y reconocer las diferencias en la frecuencia de reproducción entre poblaciones prepara el escenario para preguntas evolutivas sobre la fecundidad y la influencia de las restricciones ambientales (Muths et al. 2010).

Estrategias de anidación

En La Playona la mayoría de las hembras estuvieron presentes en el primer momento de captura, y permanecieron suficiente tiempo para ser detectadas en cada temporada, y gracias a esto se pudo estimar el tiempo de permanencia y el número promedio de nidos puestos por hembra. El esfuerzo reproductivo no vario mucho anualmente con un promedio de 3 nidos por hembra por año, este es el número mínimo de nidos, ya que no se observan todos los eventos de puesta de huevos, porque la primera y la última captura dentro de una temporada no son los verdaderos tiempos de llegada y de salida, lo que lleva a subestimar la frecuencia promedio de nidadas (Rivalan et al. 2006), pero al corregir el número de nidos con base en el tiempo de permanencia promedio en la playa de estudio de 40 días, y como las hembras ponen huevos cada 10 días durante la temporada (Duque et al. 2000, Rivalan et al. 2005, 2006), entonces se espera que cada hembras ponga realmente un promedio de 4 nidos por temporada.

Cuando las hembras están presentes en la playa anidando, pueden o no ser detectadas y la variación anual en esta probabilidad de captura, puede ser explicada por dos razones, una es el esfuerzo de muestreo desigual en cada temporada, debido a las diferencias en el número de observadores cada año, y por esta razón en los años 1998 y 2004 donde ocurrió mayor esfuerzo de muestreo (Suárez, com. pers.), la probabilidad de captura de las hembras anidantes fue mayor. El otro factor, es la falta de fidelidad de las hembras a la playa de

anidación, común para esta especie (Dutton et al. 2013), y así como en La Playona se han encontrado hembras marcadas en playas de anidación de Costa Rica y Panamá (Suárez, com. pers.), algunas hembras marcadas en La Playona pueden anidar en otras playas cercanas en el Caribe y por esta razón no son detectadas.

Abundancia

La diferencia observada en las abundancias estimadas para cada año podría responder al comportamiento reproductivo bianual, ya que hay una sincronía en el grupo de hembras que se reproducen en un año, y que omiten la siguiente temporada reproductiva, formándose un grupo de hembras diferentes al año siguiente. Esta variación bianual, con el doble de hembras anidantes en un año que al siguiente, también se debe a que el número de hembras que anidan en una temporada depende de las condiciones ambientales imperantes en los años anteriores, por ejemplo, las condiciones de forrajeo que varían en relación a eventos ambientales como la NAO (Oscilación del Atlántico Norte) afectan los intervalos de remigración de las hembras (Fossette et al. 2008), entonces si hay cambios en la productividad en el mar y hay más alimento disponible en un año que en otro, habrán más hembras reproductivas que alcancen el umbral corporal en el año con más recursos disponibles que al año siguiente, y esto genera las diferencias anuales en la cantidad de hembras anidantes, estas dos hipótesis deben ser probadas para determinar cuáles son las condiciones principales que están generando este patrón bianual.

Las estimaciones de abundancia anual (\check{N}), permiten ver la tendencia de un aumento del 21% en la abundancia de hembras anidantes en La Playona, $\lambda=1,21$ (VAR = 0,06), durante un período de 10 años. El crecimiento de esta población puede estar relacionada con el aumento de la abundancia total de hembras de tortuga Caná reportado por Dutton et al. (2005) para el Caribe, ya que esta colonia de hembras anidantes hace parte de grandes

colonias de alimentación de tortugas Caná del Atlántico que anidan en varias playas del mar Caribe.

Perspectivas

Los estudios de CMR a largo plazo proporcionan datos de referencia fundamentales para realizar comparaciones de las historias de vida de las poblaciones (Pfaller et al. 2013) y también permiten desarrollar programas eficaces de monitoreo y conservación de vida silvestre (Nichols y Williams 2006), basados en la tendencia general de las poblaciones para evitar conclusiones erróneas que tendrían un profundo efecto sobre la viabilidad a largo plazo de especies ya amenazadas y en peligro (Prince y Chaloupka 2012).

Debido a la naturaleza migratoria de las tortugas Caná, es necesario continuar con el análisis MSORD para futuras temporadas en La Playona (además el enfoque lo permite fácilmente) y así poder informar cuales serían las decisiones de manejo adecuadas para esta colonia de anidación. También es necesario que este enfoque de modelación sea replicado y probado en otros puntos de agregación de tortugas Caná, en donde se han llevado a cabo estudios de MCR durante varios años y que también puede beneficiarse del análisis de MSORD tal como se presenta aquí.

Estos estudios que van más allá de las fronteras, permitirían en el futuro conciliar las tendencias en la abundancia, y facilitarían la integración de las trayectorias de poblaciones locales en los análisis regionales y mundiales. Porque si bien la trayectoria de la población local puede ser constante o moderadamente creciente, la explicación de la dinámica general es incierta, y por lo tanto la coordinación regional de la investigación es imprescindible para entender las presiones más grandes en esta y otras especies altamente migratorias. (Holmberg et al. 2009).

CONCLUSIONES

Este estudio destaca la importancia de la adquisición de estimaciones específicas para los parámetros demográficos críticos de especies catalogadas como en peligro debido a la perturbación de los sistemas ecológicos. Entender el comportamiento reproductivo, como la emigración temporal y sus efectos sobre la supervivencia, es necesario para comprender a fondo la demografía de las especies. Aquí se proporciona un ejemplo aplicado de la utilización del modelo de diseño robusto abierto para dilucidar la dinámica de la población de tortugas Caná que anidan en La Playona, y este análisis indica, que las hembras tienen altas probabilidades de supervivencia y un patrón de emigración temporal no aleatorio (Markoviano), y proporciona evidencia cuantitativa de que las hembras no se reproducen todos los años, lo que es consecuente con los gastos energéticos que implica esta fase de la historia de vida de los individuos. La colonia de anidación de tortugas Caná presentó un aumento en un periodo de 10 años en la costa Caribe Colombiana.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todas las personas que tomaron los datos en campo (Angela María Higueta, Verónica Duque, Grupo Coriacea, Fundación Darién) y los facilitaron para ser incluidos en esta publicación. A la Doctora Viviana Ruiz-Gutiérrez por su ayuda en el análisis de los datos. Agradezco especialmente a Ilduara Posada y a Jai Batista por toda la ayuda que me brindaron para culminar esta etapa de mi vida.

REFERENCIAS

Bjorndal KA, Bolten AB, Chaloupka MY. 2005. Evaluating Trends in Abundance of Immature Green Turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. *Ecological Applications*, 15(1):304-314.

- Ceballos-Fonseca C.** 2004. Distribución de playas de anidación y áreas de alimentación de tortugas marinas y sus amenazas en el Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 33:79-99.
- Chacón D.** 1999. Anidación de la tortuga *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) en playa Gandoca, Costa Rica (1990 a 1997). *Revista de Biología Tropical*, 47(1-2):225-236.
- Chaloupka M, Limpus C.** 2002. Survival probability estimates for the endangered loggerhead sea turtle resident in southern Great Barrier Reef waters. *Marine Biology*, 140:267-277.
- Chaloupka M, Limpus C** 2005. Estimates of sex- and age- class-specific survival probabilities for a southern Great Barrier Reef green sea turtle population. *Marine Biology*, 146:1251-1261.
- Converse SJ, Kendall WL, Doherty PFJ, Ryan PG.** 2009. Multistate models for estimation of survival and reproduction in grey-headed albatross (*Thalassarche chrysostoma*). *Auk*, 126:77-88.
- Cooch E y White G.** 2009. Program MARK “A Gentle Introduction” [Internet]. Séptima Edición. 800pp. Disponible en: < <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>>.
- Dinsmore SJ, White GC, Knopf FL.** 2003. Annual Survival and Population Estimates of Mountain Plovers in Southern Phillips County, Montana. *Ecological Applications*, 13(4):1013-1026.
- Duque VM, Páez VP, Patiño JA.** 2000. Ecología de anidación y conservación de la tortuga Caná, *Dermochelys coriacea*, en La Playona, Golfo de Urabá Chocoano (Colombia), en 1998. *Actualidades Biológicas*, 22(72):37-53.

Dutton DL, Dutton PH, Chaloupka M, Baulon RH. 2005. Increase of a Caribbean leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biological Conservation*, 126:186-194.

Dutton PH, Roden SE, Stewart KR, LaCasella E, Tiwari M, Formia A, Thome JC, Livingstone SR, Eckert S, Chacon-Chaverri D, Rivalan P, Allman P. 2013. Population stock structure of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in the Atlantic revealed using mtDNA and microsatellite markers. *Conservation Genetics*, 14:625-636.

Fossette S, Kelle L, Girondot M, Goverse E, Hilterman ML, Verhage B, de Thoisy B, Georges JY. 2008. The world's largest leatherback rookeries: A review of conservation-oriented research in French Guiana/Suriname and Gabon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 356:69-82.

Fujiwara M, Caswell H. 2002. A General Approach to Temporary Emigration in Mark-Recapture Analysis. *Ecology*, 83(12):3266-3275.

Girondot M, Godfrey MH, Ponge L, Rivalan P. 2007. Modeling Approaches to Quantify Leatherback Nesting Trends in French Guiana and Suriname. *Chelonian Conservation and Biology*, 6(1):37-46.

Hernández R, Buitrago J, Guada H. 2005. Evaluación de la anidación de la tortuga cardón, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) (Reptilia: Dermochelyidae), en playa parguito, isla de Margarita, durante la temporada 2001. *Memoria de la fundación la Salle de ciencias naturales*, 161-162:77-89.

Higuita AM. 2000. Proporciones sexuales y demografía de la población de tortuga Caná *Dermochelys coriacea*, anidante en Playona en 1999. Tesis de pregrado. Biología, Universidad de Antioquia. Medellín (Antioquia), Colombia.

Holmberg J, Norman B, Arzoumanian Z. 2009. Estimating population size, structure, and residency time for whale sharks *Rhincodon typus* through collaborative photo-identification. *Endangered Species Research*, 7:39-53.

Kendall WL, Nichols JD, Hines JE. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology*, 78:563-578.

Kendall WL, Bjorkland R. 2001. Using Open Robust Design Models to Estimate Temporary Emigration from Capture-Recapture Data. *Biometrics*, 57:1113-1122.

Kendall WL, Nichols JD. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture–recapture/resighting data. *Ecology*, 83:3276-3284.

Kendall WL, Langtimm CA, Beck CA, Runge MC, 2004. Capture-recapture analysis for estimating manatee reproductive rates. *Marine Mammal Science*, 20:424-437.

Kendall WL, Converse SJ, Doherty PF, Jr., Naughton MB, Anders A, Hines JE, Flint E. 2009. Sampling Design Considerations for Demographic Studies: a Case of Colonial Seabirds. *Ecological Applications*, 19(1):55-68.

Langtimm CA, O'Shea TJ, Pradel R, Beck CA. 1998. Estimates of annual survival probabilities for adult Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Ecology*, 79:981-997.

Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*, 62(1):67-118.

Lee DE, Bettaso JB, Bond ML, Bradley RW, Tietz JR, Warzybok PM. 2012. Growth, Age at Maturity, and Age-Specific Survival of the Arboreal Salamander (*Aneides lugubris*) on Southeast Farallon Island, California. *Journal of Herpetology*, 46(1):64-71.

- Meylan AB, Donnelly M.** 1999. Status justification for listing the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) as critically endangered on the 1996 IUCN red list of threatened animals. *Chelonian Conservation and Biology*, 3:200-224.
- Muths E, Scherer RD, Lambert BA.** 2010. Unbiased survival estimates and evidence for skipped breeding opportunities in females. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2):123-130.
- Muths E, Scherer RD, Bosch J.** 2013. Evidence for plasticity in the frequency of skipped breeding opportunities in common toads. *Population Ecology*, 1-10.
- Nichols JD, Williams BK.** 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(12):668-673.
- Pfaller JB, Bjorndal KA, Chaloupka M, Williams KL, Frick MG, Bolten AB.** 2013. Accounting for imperfect detection is critical for inferring marine turtle nesting population trends. *PloS one*, 8(4):e62326.
- Pollock KH.** 1991. Modeling Capture, Recapture, and Removal Statistics for Estimation of Demographic Parameters for Fish and Wildlife Populations: Past, Present, and Future. *Journal of the American Statistical Association*, 86(413):225-238.
- Prince RI, Chaloupka M.** 2012. Estimating demographic parameters for a critically endangered marine species with frequent reproductive omission: hawksbill turtles nesting at Varanus Island, Western Australia. *Marine biology*, 159(2):355-363.
- Pritchard PCH, Mortimer JA.** 2000. Taxonomía, Morfología Externa e Identificación de las Especies. Pp. 23-44. En: Eckert KL, Bjorndal KA, Abreu-Grobois FA, Donnelly M. (Eds.) (Traducción al español), *Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas*. Grupo Especialista en Tortugas Marinas UICN/CSE Publicación No. 4.

- Rivalan P, Prévot-Julliard AC, Choquet R, Pradel R, Jacquemin B, Girondot M.** 2005. Trade-off between current reproductive effort and delay to next reproduction in the leatherback sea turtle. *Oecologia*, 145:564-574.
- Rivalan P, Pradel R, Choquet R, Girondot M, Prévot-Julliard AC.** 2006. Estimating clutch frequency in the sea turtle *Dermochelys coriacea* using stopover duration. *Marine Ecology Progress Series*, 317:285-295.
- Restrepo A, Jaramillo U, Aubad P, Páez VP, López S, Suárez AM, Cano A.** 2005. Efecto de la profundidad y la distancia entre nidadas trasladadas de *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766), sobre la temperatura de incubación y supervivencia de neonatos, en la Playona, Chocó (Colombia). *Actualidades biológicas*, 27(83):179-188.
- Rueda-Almonacid JV, Carr JL, Mittermeier RA, Rodríguez-Mahecha JV, Mast RB, Vogt RC, Rhodin AG, de la Ossa-Velásquez J, Rueda JN, Mittermeier CG.** 2007. *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Serie de guías tropicales de campo N°6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana. Bogotá, Colombia.
- Santos AJB, Freire EMX, Bellini C, Corso G.** 2010. Body mass and the energy budget of gravid hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) during the nesting season. *Journal of Herpetology*, 44:352-359.
- Sarti AL.** 2000. Marine Turtle Specialist Group. *Dermochelys coriacea*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Fecha de consulta: 28 de Junio de 2012.
- Silva MA, Magalhães S, Prieto R, Santos RS, Hammond PS.** 2009. Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. *Marine Ecology Progress Series*, 392:263-276.

Suarez AM. 2004. Patrones reproductivos de anidación de *Dermochelys coriácea* en Playona 98-03. Tesis de pregrado. Biología, Universidad de Antioquia. Medellín (Antioquia), Colombia.

Troeng S, Chaloupka M. 2007. Variation in adult annual survival probability and remigration intervals of sea turtles. *Marine Biology*, 151:1721-1730.

White GC, Burnham KP. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations or marked animals. *Bird Study*, 46(Supl.):120-139.

White GC, Kendall WL, Barker RJ. 2006. Multistate Survival Models and Their Extensions in Program MARK. *The Journal of Wildlife Management*, 70(6):1521-1529.