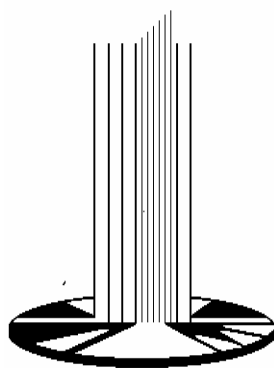


**CRESCIMENTO CORPÓREO E DINÂMICA POPULACIONAL DE *HYDROMEDUSA*  
*MAXIMILIANI* (TESTUDINES, CHELIDAE) NO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS  
BOTELHO, SÃO PAULO**



**Universidade Federal de Mato Grosso do Sul**

**Fernando Ibanez Martins**

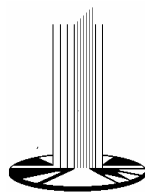
**Orientador: Franco Leandro de Souza**

**CRESCIMENTO CORPÓREO E DINÂMICA POPULACIONAL DE *HYDROMEDUSA*  
*MAXIMILIANI* (TESTUDINES, CHELIDAE) NO PARQUE ESTADUAL DE CARLOS  
BOTELHO, SÃO PAULO**

**Fernando Ibanez Martins**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação, área de concentração ECOLOGIA.

Orientador: Franco Leandro de Souza



**Universidade Federal de Mato Grosso do Sul**

**Campo Grande**

**2006**

### ***Agradecimentos:***

Agradecimentos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; processo nº 471036/2003-0) e à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pelo apoio financeiro, ao Parque Estadual de Carlos Botelho e toda sua equipe de funcionários pelo apoio logístico, ao Ibama por permitir a captura dos cágados (Licença nº 125/04; Processo: 02010.005860/03-05). Agradecimentos especiais ao orientador desta Dissertação, Franco Leandro de Souza, quem me iniciou ao estudo de quelônios e me forneceu seus dados para que eu pudesse conduzir minhas análises, apresentando-me ao Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB) e ao cágado *Hydromedusa maximiliani*, aos meus pais, que muito me auxiliaram e estiveram presentes em mais esta importante fase de minha vida, Sarah J. Converse pelos valiosos auxílios durante a condução das análises no programa MARK e Felimon Gayanilo pela ajuda com o programa FiSAT. E como não poderia deixar de ser, finalizo agradecendo humildemente à população de cágados do PECB, sem eles esse trabalho jamais sairia de nossas cabeças, obrigado amigos!

## ***Índice:***

**Capítulo 1:** Padrões de crescimento de *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) no Parque Estadual de Carlos de Botelho, SP.

---

|                                   |           |
|-----------------------------------|-----------|
| <b>Abstract</b>                   | <b>5</b>  |
| <b>Resumo</b>                     | <b>6</b>  |
| <b>Introdução</b>                 | <b>6</b>  |
| <b>Metodologia</b>                | <b>9</b>  |
| <b>Resultados</b>                 | <b>12</b> |
| <b>Discussão</b>                  | <b>15</b> |
| <b>Referências Bibliográficas</b> | <b>22</b> |

**Capítulo 2:** Dinâmica populacional de *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP.

---

|                                   |           |
|-----------------------------------|-----------|
| <b>Abstract</b>                   | <b>27</b> |
| <b>Resumo</b>                     | <b>28</b> |
| <b>Introdução</b>                 | <b>28</b> |
| <b>Metodologia</b>                | <b>30</b> |
| <b>Resultados</b>                 | <b>34</b> |
| <b>Discussão</b>                  | <b>39</b> |
| <b>Referências Bibliográficas</b> | <b>44</b> |

## Capítulo 1

### Body growth of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) at the Parque Estadual de Carlos de Botelho, São Paulo, Brasil.

**Abstract:** Here is reported the growth of *Hydromedusa maximiliani*, showing distinct patterns among males, females, and juveniles individuals. This research represents the first long-term growth study on the subject of a non-Amazonian neotropical freshwater turtle. Juveniles exhibited growth rate (body size and mass) significantly higher than for adult males and females. A significant negative relationship was verified between growth rate and mean body size, with was best defined by linear equations for males and females. Growth constant ( $k$ ) estimated from the von Bertallanfy model was 0.094 for females and 0.073 for males while the parameter  $b$  was 0.75 for females and 0.77 for males. By the von Bertallanfy equation, species estimated age at maturity was 14 years (ranging from 11.6 to 16.6) for males and 9 years (ranging from 5.7 to 11.9) for females, while longevity was around 100 years for both sexes, that can be considered the larger expected life spam for a Chelidae species. *Hydromedusa maximiliani* has a geographical distribution restricted to Atlantic rainforest mountainous regions, one of the world hotspots and exhibits growth rate, body size dimorphism, and age at maturity that makes species distinct among the Chelidae. The association between these stochastic and demographical factors can be harmful for those *H. maximiliani* populations inhabiting areas not encompassed by conservation unities. These results emphasize the importance of long-term researches as conservation and management tools for long-lived organisms.

**Key Words:** Chelidae, longevity, life history

Padrões de crescimento de *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) no Parque Estadual de Carlos de Botelho, SP.

**Resumo:** Os quelônios são organismos longevos e a realização de pesquisas de longo prazo que contemplem os padrões de crescimento, maturação e longevidade são informações importantes para o manejo e a conservação destes animais. O presente estudo teve por objetivo descrever os padrões de crescimento do cágado *Hydromedusa maximiliani* através de dados de captura e recaptura obtidos ao longo de mais de uma década de acompanhamento populacional, em uma área de Mata Atlântica no sudeste do estado de São Paulo. Foi verificado que os jovens crescem significativamente mais que os adultos (machos e fêmeas). Houve relação negativa significativa, para ambos os sexos, entre a taxa de crescimento e o tamanho dos cágados. A constante de crescimento ( $k$ ), estimada a partir do modelo não linear de von Bertalanffy foi de 0,073 para os machos e de 0,094 para as fêmeas, estando dentro daqueles valores já observados para a família Chelidae. Através dos modelos de crescimento foram estimadas idades aproximadas de maturação em torno de 14 anos para os machos e 9 anos para as fêmeas além de idades próximas de 100 anos para as maiores biometrias obtidas na população estudada. *Hydromedusa maximiliani* apresenta características de crescimento particulares, as quais a diferenciam de inúmeras outras espécies de Chelidae. Entretanto, assim como os demais quelônios, a espécie estudada mostrou-se longeva, apresentou crescimento lento e maturidade tardia. Estas características de história de vida tornam as populações dos quelônios mais sensíveis aos efeitos causadores de declínios populacionais, tais como a perda e a fragmentação ambiental, processos que afligem constantemente o hábitat da espécie estudada.

**Palavras chave:** Chelidae, longevidade, história de vida

### Introdução

Entende-se por história de vida o conjunto de características coevoluídas que influenciam diretamente nas características das populações naturais (Congdon & Gibbons, 1990), estas características podem incluir sobrevivência idade-específica e sexo-específica, esforço reprodutivo, tamanho e idade de maturação e longevidade (Wilbur & Morin, 1988; Chen & Lue, 2002). Entre os tetrápodos, os Testudineos são exemplos clássicos de longevidade e iteroparidade (repetidos ciclos reprodutivos) e estes aspectos da história de vida do grupo são reflexos diretos do desenvolvimento e presença da carapaça em seu plano corpóreo (Gibbons, 1987; Wilbur & Morin, 1988; Congdon & Gibbons, 1990). Apesar de esta estrutura ser um eficiente mecanismo de defesa, ela demanda uma série de recursos energéticos essenciais para a sua formação, conferindo aos quelônios um crescimento lento e influenciando em diversos aspectos do desenvolvimento destes animais (Congdon & Gibbons, 1990).

Estudos de crescimento corpóreo propiciam a obtenção de uma série de informações relevantes sobre a biologia dos quelônios. Por exemplo, as relações entre tamanho e idade podem evidenciar o tempo de maturação das espécies estudadas e ainda subsidiar informações para estudos populacionais futuros (Dunham & Gibbons, 1990). Estas pesquisas elucidam padrões de crescimento, relações entre tamanho e idade estimada e até mesmo a eventual existência de maturação diferencial entre os indivíduos de uma mesma população (Dunham & Gibbons, 1990; Frazer *et al.*, 1990; Kennet, 1996; Magnusson *et al.*, 1997; Spencer, 2002). Além disso, pesquisas sobre os padrões de crescimento são importantes para a compreensão da história natural das espécies de quelônios, uma vez que o crescimento corpóreo pode ser influenciado por inúmeros fatores extrínsecos, como temperatura ambiental, clima e disponibilidade de recursos e intrínsecos, tais como condição maternal e tamanho de ninhada (Chen & Lue, 2002).

De modo geral, pesquisas têm demonstrado que os quelônios exibem um padrão de crescimento comum entre os répteis, apresentando um rápido crescimento juvenil, seguido por um declínio nas taxas de crescimento conforme os animais atingem a maturidade (Wilbur, 1975; Dunham & Gibbons, 1990; Frazer *et al.*, 1990; Shine & Iverson, 1995; Kennet, 1996; Magnusson *et al.*, 1997; Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002). Uma das explicações biológicas para tal processo deriva do fato que, enquanto jovens, os indivíduos alocam a energia excedente somente em crescimento, enquanto que os adultos passam a alocar tal excedente energético na produção de tecidos reprodutivos (Georges *et al.*, 1993; Day & Taylor, 1997; Spencer, 2002). Além disso, a presença da carapaça nos quelônios pode intensificar ainda mais essa alocação diferencial de energia entre diferentes faixas etárias. Os indivíduos juvenis são mais vulneráveis à predação que os adultos, uma vez que suas carapaças não foram totalmente ossificadas (Wilbur & Morin, 1988; Spencer, 2002). Deste modo, os quelônios juvenis precisam investir uma grande parte de seus recursos energéticos em crescimento para que sua principal estrutura de defesa se torne mais eficaz em menor tempo (Wilbur & Morin, 1988; Congdon & Gibbons, 1990; Georges *et al.*, 1993).

Os padrões de crescimento da carapaça e de maturação de alguns quelônios podem ser diferentes entre machos e fêmeas de uma mesma espécie, até dentro de uma mesma população (Kennet, 1996; Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002). Para os quelônios o dimorfismo sexual no tamanho é bastante comum e esta característica pode ser um dos

fatores que influenciam no crescimento e na maturação diferencial entre os sexos de uma mesma espécie (Wilbur & Morin, 1988). Dentre os Testudines existem tanto espécies onde os machos são maiores do que as fêmeas, um padrão comum nos grupos terrestres onde ocorrem embates entre os machos (Berry & Shine, 1980), quanto espécies em que as fêmeas são maiores do que os machos, característica esta geralmente relacionada ao maior sucesso reprodutivo (tamanho de ninhada) apresentado pelas fêmeas de maior tamanho corpóreo na maioria dos quelônios de água doce (Gibbons & Greene, 1990; Lindeman, 1998; Rowe *et al.*, 2003; Wilson & Ernst, 2005).

Devido ao longo tempo de vida apresentado por algumas espécies de quelônios, as pesquisas de longo prazo com enfoque nestes animais podem fornecer informações importantes e aplicáveis à sua conservação (Henry, 2003; Litzigus, 2006; Smith *et al.*, 2006). Cerca de 55% das espécies pertencentes à ordem Testudines existentes atualmente no Brasil pertencem à família Chelidae (atualizado de Iverson, 1992), animais popularmente conhecidos como cágados. Apesar de nas últimas décadas o número de pesquisas sobre os cágados brasileiros terem aumentado (ver revisão em Souza, 2004), alguns aspectos da história de vida destes animais, como seu crescimento e sua maturação sexual, ainda foram pouco estudados. *Hydromedusa maximiliani* é uma espécie de cágado endêmica da Mata Atlântica e sua distribuição geográfica abrange partes dos estados da Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (Souza, 2005). Uma população desta espécie que se encontra dentro da unidade de conservação Parque Estadual de Carlos Botelho vem sendo alvo de diversos estudos desde 1993. Dentre estas pesquisas encontram-se informações sobre História natural (Souza, 1995; Souza & Abe, 1995), Ecologia (Souza & Abe, 1995, 1997) e Genética molecular (Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002, 2003). Desde o início dos estudos no Parque Estadual de Carlos Botelho todos os cágados vêm sendo marcados e monitorados quanto ao seu incremento corpóreo e após mais de uma década de capturas e recapturas foi possível agregar informações para evidenciar os padrões de crescimento e da espécie estudada.

O presente estudo teve por objetivo, através de dados de captura e recaptura obtidos ao longo de uma década de acompanhamento populacional, descrever os padrões de crescimento corpóreo do cágado *Hydromedusa maximiliani*.



## Metodologia

O presente estudo foi desenvolvido entre 1993 e 2006 no Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB), região sudeste do estado de São Paulo (24°00' - 24°15'S, 47°45' - 48°10'W), uma típica região montanhosa de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Este parque é uma reserva protegida que engloba cerca de 37.000 ha de Mata Atlântica nativa. Toda sua região é composta por um complexo de vales recobertos por uma densa floresta. Estes sistemas de vales do PECB são drenados por inúmeros rios e riachos de água cristalina com fundo rochoso e arenoso, habitats comuns do cágado *H. maximilani* (Souza, 1995, 2005; Souza & Abe, 1995; Souza *et al.* 2002; Souza *et al.*, 2002). Devido ao relevo da área, estes corpos d'água são bastante heterogêneos de modo que a paisagem da área de estudo é composta por inúmeras cachoeiras, zonas de corredeiras e remansos (Souza, 1995, 2005; Souza *et al.* 2002; Souza *et al.*, 2002). A vegetação local forma ao longo dos riachos um extrato superior dominado por árvores de médio e grande porte e um sub-bosque sombreado e úmido composto principalmente por marantáceas, arecáceas, musáceas e bromeliáceas (para descrição mais detalhada da área de estudo ver Souza & Abe, 1997, 1998). A área amostrada no presente estudo compreende aproximadamente 150 ha, drenada por cinco riachos perenes, totalizando cerca de 5 km de curso d'água. Os riachos foram explorados para a captura dos animais mensalmente entre 1993-1994, em novembro de 1999 e bi ou trimestralmente entre os anos de 2003-2006. Os cágados foram capturados manualmente através de busca ativa e esporadicamente com o auxílio de armadilhas do tipo covo, que eram fixadas nas margens dos corpos d'água e iscadas com fígado bovino. Os animais capturados foram classificados como machos, fêmeas e juvenis (animais cujo sexo não podia ser determinado), de acordo a presença de características sexuais secundárias externas (Souza, 1995, Souza & Abe, 1997). Todos os cágados capturados foram individualizados, através de ranhuras feitas com o auxílio de uma lima em seus escudos marginais (Cagle, 1939), e então liberados no mesmo ponto de captura.

O crescimento absoluto (milímetros/ano) e o incremento de massa (gramas/ano) dos animais foram calculados à partir dos valores de tamanho corpóreo (comprimento da sutura médio-ventral do plastrão) e de massa corpórea verificados no momento da recaptura subtraídos dos valores verificados para estas medidas no momento da captura divididos pelo intervalo de tempo ocorrido entre as ocasiões de captura e recaptura. Os valores de crescimento absoluto e de incremento de massa de machos, fêmeas e jovens foram comparados através de análises de variância (Zar, 1999).

As associações entre o crescimento anual e tamanho corpóreo para machos e fêmeas foram verificadas através de análises de regressão linear simples entre a taxa de crescimento exponencial  $(\log_e CP_1 - \log_e CP_2)/INT$ , onde  $CP_1$  é o tamanho (comprimento do plastrão, em milímetros) verificado no momento de captura,  $CP_2$  é o tamanho verificado no momento de recaptura e  $INT$  é o intervalo de tempo, em anos, entre as ocasiões de captura e recaptura, e o tamanho médio geométrico (raiz quadrada do produto de  $CP_1$  e  $CP_2$ ), afim de minimizar os efeitos da variação no intervalo de tempo entre as recapturas (Magnusson *et al.*, 1997). Nestes procedimentos os mesmos indivíduos juvenis foram utilizados tanto nos testes de regressão dos machos quanto das fêmeas (Spencer, 2002). Para realização de todas as análises, só foram utilizadas recapturas com intervalos maiores ou iguais a um ano (Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002). Animais com sinais de desgaste ou fraturas nos escudos do plastrão foram excluídos da amostra (Spencer, 2002). Eventuais efeitos de variação sazonal nas taxas de crescimento foram ignorados (Magnusson *et al.*, 1997; Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002).

As curvas de crescimento de *H. maximiliani* foram construídas separadamente para machos e fêmeas através do modelo não-linear de von Bertalanffy (Fabens, 1965):

$$Cp_t = a(1 - be^{-kt})$$

onde  $Cp_t$  é o tamanho corpóreo (comprimento do plastrão) na idade  $t$  (em anos),  $a$  é o tamanho assintótico (ou tamanho máximo),  $b$  é o parâmetro relacionado ao tamanho no momento do nascimento,  $e$  é a base dos logaritmos naturais e  $k$  é a constante de crescimento. Este modelo adequa-se bem ao padrão crescimento de muitas das espécies de quelônios de água doce já estudadas quanto a este aspecto (Dunhan & Gibbons, 1990; Frazer *et al.*, 1990; Kennet, 1996; Chen & Lue, 2002, Spencer, 2002).

Fabens (1965) reformulou a equação de von Bertalanffy para que os parâmetros de crescimento  $a$  e  $k$  pudessem ser obtidos a partir de animais que não podem ter sua idade conhecida (como é o caso de *H. maximiliani*). Esta modificação permite que os parâmetros de crescimento possam ser calculados através dos tamanhos verificados nos momentos de captura e recaptura e o intervalo de tempo entre estas ocasiões, através da expressão:

$$CP_2 = a - (a - CP_1) e^{-kd}$$

onde  $CP_2$  é o tamanho corpóreo no momento da recaptura,  $CP_1$  é o tamanho corpóreo inicial,  $a$ ,  $e$  e  $k$  são as mesmas variáveis da equação anterior e  $d$  o intervalo de tempo em anos entre as ocasiões de captura. As estimativas dos parâmetros de crescimento  $a$  e  $k$  foram obtidas com o auxílio do programa FiSAT II (Gayanilo *et al.*, 2002).

O programa FiSAT II permite escolher entre calcular a função de crescimento através de uma estimativa do valor de  $a$  ou fixar o valor deste parâmetro, substituindo-o por um tamanho de escolha própria, ou seja, o tamanho máximo já verificado para a espécie ou grupo de indivíduos estudados (Gayanilo *et al.*, 2002). Tal medida tem de ser adotada quando o valor estimado de  $a$  mostra-se desviado dos valores verificados em campo, pois uma vez que os parâmetros  $a$  e  $k$  são inversamente relacionados, um valor subestimado de  $a$  implica em um valor superestimado de  $k$  (Kulmiye & Mavuti, 2005). No presente trabalho o valor de  $a$  (tamanho máximo predito de comprimento do plastrão) estimado através do modelo de von Bertalanffy mostrou-se subestimado para ambos os sexos (131,3 mm para os machos e 117,4 mm para as fêmeas). Por este motivo, o valor de  $a$  necessário para o cálculo da curva de crescimento de *H. maximiliani* foi fixado como o maior tamanho corpóreo (comprimento do plastrão) já verificado para machos e fêmeas da espécie estudada ao longo de todo período de pesquisas (139,4 mm para os machos e 128,1 mm para as fêmeas).

Uma vez estimados os parâmetros  $a$  e  $k$ , resta a obtenção do parâmetro  $b$  para que possa ser construída a função que descreverá a curva de crescimento da espécie (Frazer & Ladner, 1986). A partir do valor de  $a$ , o modelo de von Bertalanffy pode ser rearranjado para calcular o valor de  $b$  se o tamanho dos indivíduos após a eclosão é conhecido (Frazer & Ladner, 1986). No momento da eclosão,  $t = 0$  e deste modo a equação original de von Bertalanffy pode ser simplificada para o cálculo de  $b$ :

$$CP_0 = a (1 - b)$$

Os aspectos reprodutivos de *H. maximiliani* na natureza permanecem desconhecidos e mesmo após mais de uma década de acompanhamentos populacionais, nunca foi observada uma ocasião de nidificação e eclosão de *H. maximiliani* no PECB ou em qualquer outro ponto da distribuição geográfica da espécie (F. L. Souza, com. pess.). Deste modo o parâmetro  $CP_0$  foi considerado como o valor de 32,9 mm, variável esta obtida através da média do comprimento do plastrão de quatro animais jovens extremamente pequenos (amplitude: 31,2 - 34,7 mm), os quais foram capturados quando ainda exibiam características de recém eclodidos, tais como carapaça mole e marcas notáveis da reabsorção do saco vitelínico no plastrão (Souza, 1995; F. I. Martins, obs. pess.). Além disso estes indivíduos juvenis foram capturados entre setembro e janeiro, períodos considerados como sendo os de recrutamento para a população de *H. maximiliani* no PECB (Souza, 1995; Souza & Abe, 1997) e as biometrias consideradas como o tamanho dos indivíduos recém eclodidos compreendem valores muito próximos aos tamanhos dos ovos já reportados para *H. maximiliani*, os quais variam de 35 a 42 mm de comprimento (Guix *et al.*, 1992; Winkler, 2006).

As funções de crescimento von Bertalanffy formuladas para *H. maximiliani* foram construídas separadamente para machos e fêmeas, sendo que os dados de incremento corpóreo obtidos a partir dos indivíduos juvenis participaram na função de crescimento de ambos os sexos. É necessária a utilização dos indivíduos juvenis nos estudos de crescimento corpóreo, uma vez que a exclusão destes leva o modelo de von Bertalanffy a superestimar o parâmetro  $a$  (quando este não é fixado) e subestimar o parâmetro  $k$ , gerando assim estimativas errôneas de idade (Spencer, 2002). Uma vez que as variáveis  $a$ ,  $b$  e  $k$  estão disponíveis, a variável  $t$  (idade em anos) pode ser estimada a partir da função original de von Bertalanffy, para então gerar a curva de crescimento da espécie estudada (Zug *et al.*, 1997; Spencer, 2002).

#### **Resultados:**

Entre 1993 e 2006 foram obtidos 42 pares de capturas-recapturas de *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho com intervalos maiores ou iguais a um ano. Destes, 36 eram compostos por indivíduos que puderam ter o sexo identificado e, portanto foram considerados como adultos (11 machos e 25

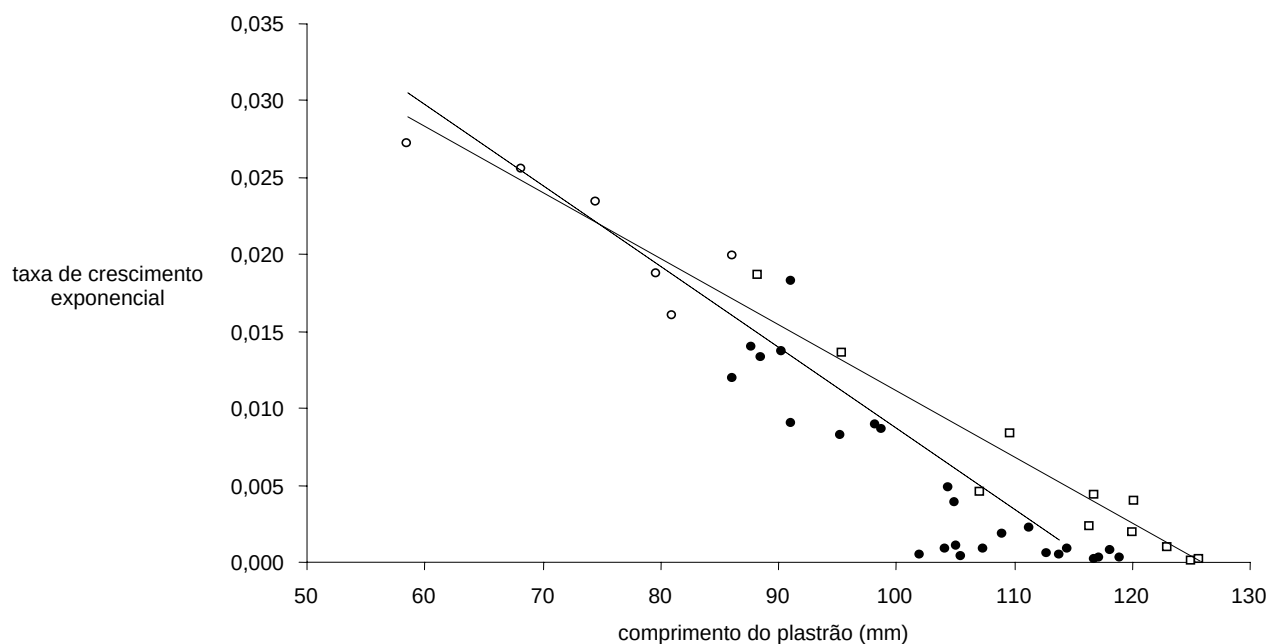
fêmeas) e 6 consistiram de jovens. Os 42 pares de recaptura-recaptura apresentaram um intervalo médio de 6,26 anos, com variação de 1 a 12 anos.

Os cágados classificados como juvenis apresentaram um crescimento absoluto aproximadamente três vezes maior do que o valor verificado para machos e fêmeas. Já o incremento de massa corpórea dos indivíduos juvenis mostrou-se aproximadamente duas vezes maior do que o valor apresentado pelos indivíduos adultos (Tabela 1). Foi encontrada uma relação negativa significativa entre a taxa de crescimento exponencial e o tamanho médio geométrico tanto para machos quanto para as fêmeas de *H. maximiliani* (Figura 1). Com base nos dados de recaptura e na relação entre a taxa de crescimento exponencial (TCE) e o tamanho médio geométrico do plastrão (CP), foi verificado que tanto as taxas de crescimento dos machos quanto das fêmeas foram melhores descritas através de equações lineares ( $TCE = 0,054 - 0,0004CP$ ;  $R^2 = 0,96$ ;  $P < 0,001$  e  $TCE = 0,06 - 0,0005CP$ ;  $R^2 = 0,90$ ;  $P < 0,001$ ) para machos e fêmeas respectivamente (Figura 1).

**Tabela 1.** Crescimento absoluto (comprimento do plastrão; mm/ano) e peso (gramas/ano) de exemplares de *Hydromedusa maximiliani* obtidos através de recapturas obtidas entre 1993 e 2006 no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP. Foram considerados apenas aqueles animais cuja recaptura ocorreu em um intervalo de tempo  $\geq 1$  ano. Os valores estão expressos em média  $\pm$  DP.

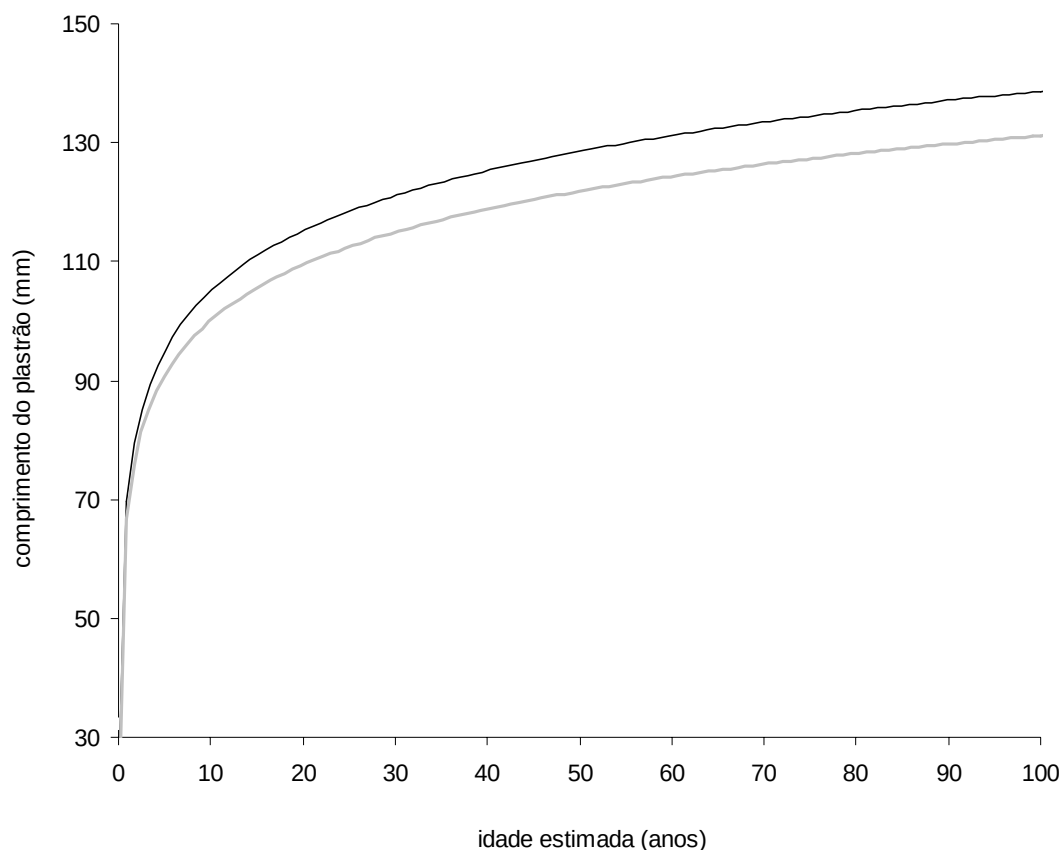
|               | <i>n</i> | Comprimento do plastrão | Peso               |
|---------------|----------|-------------------------|--------------------|
| <b>Machos</b> | 11       | 1,26 $\pm$ 1,23 a       | 7,63 $\pm$ 7,01 a  |
| <b>Fêmeas</b> | 25       | 1,09 $\pm$ 1,15 a       | 6,46 $\pm$ 5,16 a  |
| <b>Jovens</b> | 6        | 3,70 $\pm$ 0,40 b       | 12,27 $\pm$ 4,47 b |

a: não-significativo; b:  $P < 0,05$ .



**Figura 1.** Relação entre o tamanho (comprimento do plastrão, em mm) e a taxa de crescimento exponencial para machos (linha contínua;  $R^2 = 0,96$ ;  $n = 17$ ;  $P < 0,001$ ) e fêmeas (linha tracejada;  $R^2 = 0,90$ ;  $n = 31$ ;  $P < 0,001$ ), de *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP. Os círculos vazios indicam os indivíduos juvenis, os círculos cheios indicam as fêmeas e os quadrados vazios indicam os machos.

A constante de crescimento estimada através do modelo de von Bertallanfy mostrou-se mais elevada para as fêmeas ( $k = 0,094$ ) do que para os machos ( $k = 0,073$ ), enquanto que o valor do parâmetro  $b$  calculado foi de 0,77 para os machos e de 0,75 para as fêmeas. Os padrões de crescimento corpóreo estimados para machos e fêmeas de *H. maximiliani* podem ser descritos pelas equações de von Bertallanfy  $CP_t = 139,4 (1 - 0,77 e^{-0,073t})$  e  $CP_t = 128,1 (1 - 0,75 e^{-0,094t})$  para machos e fêmeas respectivamente (Figura 2).



**Figura 2.** Relação entre idade estimada e tamanho corpóreo para indivíduos de *Hydromedusa maximiliani* capturados entre 1993 e 2006 no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP. A linha negra indica a curva de crescimento estimada para jovens e machos e foi construída a partir da equação  $CP_t = 139,4 (1 - 0,77 e^{-0,073t})$ . A linha cinza indica a curva de crescimento estimada para jovens e fêmeas e foi construída a partir da equação  $CP_t = 128,1 (1 - 0,75 e^{-0,094t})$ .

### Discussão

Poucos trabalhos descreveram os padrões de crescimento das espécies brasileiras de quelônios de água doce. Para o desenvolvimento de modelos que descrevam relações entre tamanho e idade de animais de vida longa e crescimento lento, são necessários longos períodos de acompanhamentos populacionais e uma considerável taxa de recaptura (Frazer *et al.*, 1990; Dunham & Gibbons, 1990; Georges *et al.*, 1993; Spencer, 2002).

A população de *Hydromedusa maximiliani* investigada no presente trabalho foi acompanhada por mais de uma década e os cágados capturados durante o estudo mostraram-se residentes aos riachos onde foram primeiramente capturados, de modo que alguns indivíduos puderam ser recapturados, no mesmo corpo d'água, até mesmo doze anos após a sua primeira captura. Além disso, Souza *et al.* (2002) e Souza *et al.*

(2002) demonstraram haver variabilidade genética na população de *H. maximiliani* do PECEB em pequenas escalas do ambiente, como diferentes microbacias. Tal variabilidade genética pode ser explicada como decorrente do baixo deslocamento dos cágados, o que resultaria em um baixo fluxo gênico entre diferentes sistemas de riachos (Souza & Abe, 1997; Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002). Estes resultados, aliados a dados de captura e recaptura obtidos a mais de dez anos no Parque Estadual de Carlos Botelho, reforçam a alta fidelidade dos cágados às microbacias existentes no parque, o que resultou em um alto percentual de recapturas no local (ver capítulo 2). Deste modo, a população de *H. maximiliani* acompanhada no presente estudo, mostrou-se como um ótimo modelo para o desenvolvimento de pesquisas de longo prazo, incluindo estudos sobre padrões de crescimento.

*Hydromedusa maximiliani* apresentou o mesmo padrão de crescimento corpóreo exibido pelas demais espécies de quelônios, com uma elevada taxa de crescimento juvenil e baixas taxas de crescimento para os indivíduos adultos, as quais tendem a decair conforme aumenta o tamanho dos animais (Wilbur, 1975; Dunhan & Gibbons, 1990; Kennet, 1996; Magnusson *et al.*, 1997; Chen & Lue, 2002, Spencer, 2002). Esta relação negativa entre tamanho corpóreo e taxa de crescimento e a diferença entre as taxas de crescimento de indivíduos jovens e adultos, podem ser explicadas, dentre outros fatores, pela maturação sexual dos animais (Wilbur & Morin, 1988). Conforme crescem e atingem a maturidade os cágados deixam de investir uma parte de seu orçamento energético em crescimento e passam a investir tais excedentes no desenvolvimento de tecidos reprodutivos (desenvolvimento de gônadas) e deste modo a taxa de crescimento tende a declinar de modo conspícuo conforme os indivíduos passam para classes de maior tamanho corpóreo ou idade (Wilbur, 1975; Wilbur & Morin, 1988; Dunhan & Gibbons, 1990).

O rápido crescimento dos jovens observado dentre os quelônios também pode decorrer da alta vulnerabilidade dos indivíduos durante a fase juvenil (Wilbur & Morin, 1988; Spencer, 2002). De acordo com Spencer (2002), os quelônios recém eclodidos tendem a maximizar seu crescimento durante os primeiros anos de vida para atingir um tamanho corpóreo onde as pressões de predação são reduzidas. A variação ontogenética observada nas taxas de crescimento de *H. maximiliani*, e que parece ser regra para as demais espécies de quelônios (Dunhan & Gibbons, 1990; Frazer *et al.*, 1990; Shine &



Iverson, 1995; Kennet, 1996; Magnusson *et al.*, 1997; Chen & Lue, 2002, Spencer, 2002), pode ser mediada pela interação da necessidade de um rápido crescimento corpóreo enquanto jovem, com a alocação diferencial de recursos energéticos em reprodução, na medida em que os indivíduos atingem a maturidade (Wilbur & Morin, 1988).

Spencer (2002), ao analisar a relação entre tamanho corpóreo e taxa de crescimento de *Emydura macquarii* (Chelidae) no sudeste australiano, verificou que haviam fortes relações negativas entre estas duas variáveis para os animais estudados, sendo estas relações melhores descritas por equações lineares para os machos e por equações logarítmicas para as fêmeas. Tais diferenças entre as regressões de machos e fêmeas podem ser uma consequência de um padrão de crescimento diferenciado entre os sexos, o qual mostrou-se mais rápido para os machos e mais lento para as fêmeas da espécie estudada (Spencer, 2002). As análises de regressão entre tamanho e taxa de crescimento para *H. maximiliani* também demonstraram uma forte associação negativa entre estas duas variáveis, tanto para machos quanto para fêmeas. Entretanto as regressões entre tamanho e taxa de crescimento de ambos os sexos foram melhores descritas por equações lineares. De acordo com os cálculos realizados na presente pesquisa os machos de *H. maximiliani* apresentam uma constante de crescimento menor ( $k = 0,073$ ) do que as fêmeas ( $k = 0,094$ ), o que implica em um crescimento mais lento para os machos. Entretanto, ao contrário do que é verificado para *E. macquarii* (Spencer, 2002), tais diferenças nas constantes de crescimento parecem não influenciar no tipo de relação entre tamanho e taxa de crescimento para *H. maximiliani*.

Embora os valores das constantes de crescimento verificados para machos e fêmeas de *H. maximiliani* sejam baixos quando comparados com os valores já verificados em outras espécies de cágados, eles encontram-se dentro daqueles já observados para os integrantes da família Chelidae (Tabela 2). O valor de tamanho assintótico (ou tamanho máximo) mostrou-se maior para os machos do que para as fêmeas de *H. maximiliani*. Este padrão difere daquele comum às espécies de cágados já estudadas até o momento, onde as fêmeas exibem os maiores tamanhos corpóreos (Shine & Iverson, 1995; Kennet, 1996), o que provavelmente decorre da relação positiva entre tamanho do corpo e tamanho da ninhada que pode ser verificada em muitas das fêmeas da ordem Testudines (Gibbons & Greene, 1990; Lindeman, 1998;

Hays, 2001; Rowe *et al.*, 2003; Souza, 2004; Wilson & Ernst, 2005). Apesar de já ser constatado dimorfismo sexual em *H. maximiliani*, nesta espécie são os machos que atingem maiores tamanhos corpóreos (Souza, 1995; Souza & Abe, 1997), o que poderia ser decorrente da existência de combates entre os machos durante os períodos de reprodução (Berry & Shine, 1980). Entretanto comportamentos agonísticos nunca foram observados entre os machos da população estudada. Outros estudos já demonstraram diferenças entre os parâmetros de crescimento de machos e fêmeas em uma mesma população e, de modo geral, o sexo que apresenta um maior tamanho assintótico é o que cresce em uma taxa mais lenta (menor valor de  $k$ ) (Kennet, 1996; Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002). De acordo com os dados do presente estudo, esta tendência também se repetiu em *H. maximiliani* onde os machos são maiores e apresentam uma constante de crescimento inferior à das fêmeas.

**Tabela 2.** Valores dos parâmetros de crescimento do modelo não-linear de von Bertalanffy para machos e fêmeas de espécies da família Chelidae que já tiveram seu crescimento descrito. Espécies marcadas com asterisco indicam parâmetros estimados a partir do comprimento da carapaça e não do plastrão.

| Espécie                        | <i>a</i> | <i>k</i> | Local     | Referência      |
|--------------------------------|----------|----------|-----------|-----------------|
| <b>Chelidae</b>                |          |          |           |                 |
| <i>Chelodina expansa</i>       |          |          | Austrália | Spencer, 2002   |
| Machos                         | 308,0    | 0,07     |           |                 |
| Fêmeas                         | 318,0    | 0,07     |           |                 |
| <i>Chelodina rugosa</i> *      |          |          | Austrália | Kennet, 1996    |
| Machos                         | 197,5    | 0,41     |           |                 |
| Fêmeas                         | 246,2    | 0,29     |           |                 |
| <i>Elseya dentata</i> *        |          |          | Austrália | Kennet, 1996    |
| Machos                         | 258,1    | 0,20     |           |                 |
| Fêmeas                         | 307,2    | 0,16     |           |                 |
| <i>Emydura macquarii</i>       |          |          | Austrália | Spencer, 2002   |
| Machos                         | 208,0    | 0,23     |           |                 |
| Fêmeas                         | 214,0    | 0,20     |           |                 |
| <i>Hydromedusa maximiliani</i> |          |          | Brasil    | Presente estudo |
| Machos                         | 139,4    | 0,073    |           |                 |
| Fêmeas                         | 128,1    | 0,094    |           |                 |

Estudos sobre maturação sexual e comportamento reprodutivo de *H. maximiliani* na natureza são praticamente inexistentes, havendo apenas alguns relatos pontuais de fêmeas capturadas na natureza que apresentavam ovos em seus aparelhos reprodutores (Yamashita, 1990; Guix *et al.*, 1992). Guix *et al.* (1992) verificaram que uma fêmea com 120 mm de comprimento de plastrão apresentava dois ovos em seu aparelho reprodutivo. De acordo com a equação de crescimento de von Bertalanffy verificada no presente estudo para as fêmeas de *H. maximiliani*, esse tamanho corpóreo implicaria em uma idade de aproximadamente 26 anos. Estudos sobre o crescimento de cágados australianos apontaram idades de maturação entre 4 e 11 anos para os machos e 6 e 15 anos para as fêmeas (Kennet, 1996; Spencer, 2002). Através dos dados biométricos de *H. maximiliani* obtidos em mais de dez anos de acompanhamento populacional no Parque Estadual de Carlos Botelho, foi observado que os menores indivíduos a

apresentarem caracteres sexuais secundários discerníveis (como concavidade no plastrão e cauda alongada nos machos e o inverso destas características para as fêmeas) apresentavam, em média, 101,7 mm para os machos (amplitude: 93,5 - 107,6 mm;  $n = 10$ ) e 87,9 mm (amplitude: 72,2 - 97 mm;  $n = 10$ ) para as fêmeas. De acordo com as equações de von Bertalanffy desenvolvidas para *H. maximiliani*, estas biometrias indicariam uma idade estimada de 14 anos (variando de 11,6 a 16,6 anos) para os machos e 9 anos (variando de 5,7 a 11,9 anos) para as fêmeas. De acordo com Gibbons (1990), só podem ser consideradas como maduras as fêmeas que apresentam ovos em seus aparelhos reprodutores e os machos que apresentarem produção de gametas em seus ductos espermáticos. Entretanto, é provável que estas idades apontadas acima indiquem uma idade de maturação aproximada de *H. maximiliani*, pois os valores encontram-se próximos às idades de maturação dos demais chelídeos já estudados (Shine & Iverson, 1995; Kennet, 1996; Spencer, 2002). Também é importante denotar que uma idade aproximada de maturação estimada entre 11,6 e 16,6 para os machos de *H. maximiliani* está dentre as maiores estimativas já verificadas para os machos da família Chelidae (Kennet, 1996).

Os estudos com chelídeos australianos têm indicado como padrão reprodutivo as fêmeas atingirem a maturidade mais tardiamente que os machos e em todas as espécies avaliadas quanto a este aspecto, ocorre dimorfismo sexual com as fêmeas atingindo tamanhos corpóreos maiores do que os machos (Georges *et al.*, 1993; Shine & Iverson, 1995; Kennet, 1996; Spencer, 2002). Dentro da ordem Testudines o tamanho do corpo das fêmeas freqüentemente está relacionado com o tamanho da ninhada (Gibbons & Greene, 1990; Lindeman, 1998; Hays, 2001; Rowe *et al.*, 2003; Wilson & Ernst, 2005). Deste modo, uma fêmea que atinge a maturidade mais brevemente e em um tamanho menor pode estar limitada a produzir ninhadas menores do que uma fêmea que atrasa sua maturidade e inicia as atividades reprodutivas mais tardiamente e com um maior tamanho corpóreo (Kennet, 1996). Esta pode ser uma das explicações para o padrão de fêmeas apresentarem maiores tamanhos corpóreos do que os machos em algumas espécies de quelônios (Kennet, 1996, Rowe *et al.*, 2003). No presente trabalho foram estimadas idades de maturação mais elevadas para os machos do que para as fêmeas, uma característica aparentemente inédita para a família Chelidae e, portanto, contrária ao padrão de maturação sexual observado nas demais espécies de cágados (Georges *et*

*al.*, 1993; Shine & Iverson, 1995; Kennet, 1996; Spencer, 2002). Isso sugere que estudos envolvendo os padrões de crescimento e os aspectos reprodutivos dos integrantes da família Chelidae devem ser vistos como promissores, podendo evidenciar uma série de características até então desconhecidas para os integrantes da ordem Testudines.

Já foi constatado para *Chelydra serpentina* (Emydidae) que a idade da primeira reprodução (idade de maturação) é menos importante para o sucesso reprodutivo do que o tamanho do corpo da fêmea e tal tendência pode ser aplicável nas demais espécies de quelônios (Galbraith *et al.*, 1989). Entretanto, conhecer as relações entre tamanho de maturação e idade relacionada a esta fase pode ser importante para evidenciar aspectos da história de vida de uma população (Kennet, 1996; Chen & Lue, 2002; Spencer, 2002), além de gerar informações úteis para futuras análises demográficas (Loehr *et al.*, 2004). *Hydromedusa maximiliani* apresenta características de crescimento, diferença sexual no tamanho e maturidade particulares, as quais a diferenciam de inúmeras outras espécies dentro da sua própria família. As relações entre tamanho das fêmeas e o tamanho da ninhada, comuns entre muitas espécies de quelônios de água doce remetem inúmeras implicações na história de vida de todo grupo, particularmente para as fêmeas, as quais geralmente apresentam uma maturação tardia (e em maiores tamanhos) em relação aos machos (Wilbur & Morin, 1988). O tamanho de ninhada de *H. maximiliani* é baixo quando comparado com os tamanhos de ninhada verificados para as demais espécies brasileiras de chelídeos (Souza, 2004). Os relatos existentes sobre apontam ninhadas de 1 a 3 ovos para *H. maximiliani* (Yamashita, 1990; Guix *et al.*, 1992) e portanto, é provável que o tamanho corpóreo das fêmeas dessa espécie não seja um fator preponderante para o sucesso reprodutivo como ocorre com as espécies de cágados que apresentam ninhadas maiores que 15-20 ovos (Souza & Abe, 2001; Souza, 2004), o que tornaria desnecessário para as fêmeas desta espécie uma maturação tardia em relação aos machos. Tal hipótese poderia explicar, em parte, os padrões observados em *H. maximiliani*, onde as fêmeas atingem a maturidade sexual mais cedo (e em menores tamanhos) do que os machos.

De acordo com os cálculos realizados no presente trabalho, as maiores biometrias verificadas para machos (comprimento do plastrão = 139,4 mm) e fêmeas (comprimento do plastrão = 128,1 mm) de *H. maximiliani* indicariam idades próximas

de 100 anos, sendo esta uma das maiores expectativas de vida já estimadas dentro da família Chelidae (Kennet, 1996; Spencer, 2002). Todavia, a ocorrência de indivíduos com estas idades na população estudada parece ser um evento raro, visto que mesmo após mais de uma década de amostragem populacional, apenas alguns exemplares apresentaram comprimentos de plastrão em torno de 130 milímetros. Outra característica importante de história de vida de *H. maximiliani* é a maturação tardia. Os cálculos realizados no presente estudo apontam estimativas em torno de dez anos como a idade de maturação de *H. maximiliani* repetindo-se nesta espécie o padrão de maturidade tardia comum entre os quelônios (Shine & Iverson, 1995). *Hydromedusa maximiliani* apresenta distribuição geográfica restrita às áreas de Mata Atlântica, um bioma considerado como um dos principais *hotspots* da América do Sul (Myers *et al.*, 2000) e, portanto, as demais populações desta espécie estão susceptíveis à fragmentação e ao isolamento. A associação entre perda de habitats e as características intrínsecas verificadas para a *H. maximiliani* no presente trabalho, tais como maturidade tardia, crescimento lento e longevidade, podem ser altamente prejudiciais às populações localizadas em áreas de Mata Atlântica não contempladas por unidades de conservação.

As características intrínsecas dos quelônios, assim como as constatadas para *H. maximiliani* no presente estudo, tornam as populações destes animais mais susceptíveis a declínios populacionais (Litzigius & Mousseau, 2004; Daigle & Jutras, 2005) e ressaltam a importância da realização de pesquisas de longo prazo como ferramentas essenciais para a conservação e o manejo de animais longevos.

#### *Referências Bibliográficas*

- BERRY, J. F. & SHINE, R. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia*, 44: 185-191.
- CAGLE, F. R. 1939. A system for marking turtles for future identification. *Copeia*, 1939: 170-173.
- CHEN, T-H. & LUE, K-Y. 2002. Growth patterns of the yellow-margined box turtle (*Cuora flavomarginata*) in northern Taiwan. *Journal of Herpetology*: 36: 201-208.
- CONGDON, J. D. & GIBBONS, J. W. 1990. The evolution of turtle life histories. Pp. 45-54. In: *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. J.W. GIBBONS (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

- DAIGLE, C. & JUTRAS, J. 2005. Quantitative evidence of decline in a southern Quebec Wood Turtle (*Glyptemys insculpta*). *Journal of Herpetology*, 39: 130-132.
- DAY, T. & TAYLOR, P. 1997. Von Bertalanffy's growth model should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, 149: 381-393.
- DUNHAN, A. E. & GIBBONS, J. W. 1990. Growth of the slider turtle. Pp. 135-145. In: *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. J.W. GIBBONS (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- FABENS, A. J. 1965. Properties and fitting the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265-289.
- FRAZER, N. B., GIBBONS, J. W. & GREENE, J. L. 1990. Exploring Faben's growth interval model with data on a long-lived vertebrate, *Trachemys scripta* (Reptilia: Testudinata). *Copeia*, 1990: 112-118.
- FRAZER, N. B. & LADNER, R. C. 1986. A growth curve for green sea turtles, *Chelonia mydas*, in the U.S. Virgin Islands, 1913-14. *Copeia*, 1986: 798-802.
- GALBRAITH, D. A., BROOKS, R. J. & OBBARD, M. E. 1989. The influence of growth rate on age and body size at maturity in female snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia*, 1989: 896-904.
- GAYANILO, F.C., Jr., SPARE, P. & PAULY, D. (eds.). 2002. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT) Reference Manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries).
- GEORGES, A., LIMPUS, C. J. & PARMENTER, J. 1993. Natural history of the Chelonia. Pp. 120-128. In: GLASBY, C. J., ROSS, G. J. B. & BEESLEY, P. L. (Eds.). *Fauna of Australia. Vol. 2A Amphibia & Reptilia*. Australian Government Publishing Service, Canberra.
- GIBBONS, J. W. 1987. Why do turtles live so long ? *BioScience*, 37: 262-269.
- GIBBONS, J. W. 1990. Sex ratios and their significance among turtle population. Pp. 171-182. In: *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. J.W. GIBBONS (Ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- GIBBONS, J. W. & GREENE, J. L. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. Pp. 124-134. In: *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. J.W. GIBBONS (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

- GUIX, J. C., MIRANDA, J. R. & NUNES, V. S. 1992. Observaciones sobre la ecología de *Hydromedusa maximiliani*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 3: 23-25.
- HAYS, G. C. 2001. The implications of adult morphology for clutch size in the flatback turtle (*Natator depressa*). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 1063-1064.
- HENRY, P. F. P. 2003. The eastern box turtle at the Patuxent Wildlife Research Center 1940s to the present: another view. *Experimental Gerontology*, 38: 773-776.
- IVERSON, J. B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed. Richmond, Indiana, USA.
- KENNET, R. 1996. Growth models for two species of freshwater turtle, *Chelodina rugosa* and *Elseya dentata*, from the wet-dry tropics of northern Australia. *Herpetologica*, 52: 383-395.
- KULMIYE, A. J. & MAVUTI, K. M. 2005. Growth and moulting of captive *Paulirus homarus homarus* in Kenya, western Indian Ocean. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39: 539-549.
- LINDEMAN, P. V. 1998. Growth curves for *Graptemys*, with a comparison to other emidid turtles. *The American Midland Naturalist*, 142: 141-151.
- LITZIGUS, J. D. 2006. Sex differences in longevity in the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Copeia*, 2006: 281-288.
- LITZIGUS, D. J. & MOUSSEAU, T. A. 2004. Demography of a southern population of the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Southeastern Naturalist*, 3: 391-400.
- LOEHR, V. J. T., HENEN, B. T. & HOFMEYER, M. D. 2004. Reproduction of the smallest tortoise, the namaqualand speckled padloper, *Homopus signatus signatus*. *Herpetologica*, 60: 444-454.
- MAGNUSSON, W. E., LIMA, A. C., COSTA, V. L. & LIMA, O. P. 1997. Growth of the turtle, *Phrynops rufipes* in Central Amazônia, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*. 2:576-581.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R., MITTERMEIER, C. & DA FONSECA, G. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.



- ROWE, J. W., COVAL, K. A. & CAMPBELL, K. C. 2003. Reproductive characteristics of female midland painted turtles (*Chrysemys picta marginata*) from a population on Beaver Island, Michigan. *Copeia*, 2003: 326-336.
- SHINE, R. & IVERSON, J. B. 1995. Patterns of survival, growth and maturation in turtles. *Oikos*, 72: 343-348.
- SOUZA, F. L. 1995. História natural do cágado *Hydromedusa maximiliani* (Mikan 1820) no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, região de Mata Atlântica (Reptilia, Testudines, Chelidae). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- SOUZA, F. L. 2004. Uma revisão sobre os padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). *Phyllomedusa*, 3: 15-27.
- SOUZA, F. L. 2005. The Brazilian Snake-necked Turtle, *Hydromedusa maximiliani*. *Reptilia*, 40: 47-51.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1995. Observations on feeding habits of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines: Chelidae) in southeastern Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*, 1: 320-322.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1997. Population structure, activity, and conservation of the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*, in Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 521-525.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1998. Resource partitioning by the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*. *Journal of Herpetology*, 32: 106-112.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 2001. Population structure and reproductive aspects of the freshwater turtle, *Phrynops geoffroanus*, inhabiting an urban river in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36: 57-62.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G., PINHEIRO, H. P. & REIS, S. F. DOS. 2002. Partitioning of molecular variation at local spatial scales in the vulnerable neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae): implications for the conservation of aquatic organisms in natural hierarchical systems. *Biological Conservation*, 104: 119-126.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G. & REIS, S. F. DOS. 2002. Estimating dispersal and gene flow in the neotropical

- freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae) by combining ecological and genetic methods. *Genetics and Molecular Biology*, 25: 151-155.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G. & REIS, S. F. DOS. 2003. Preliminary phylogeographic analysis of the neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). *Journal of Herpetology*, 37: 427-433.
- SMITH, G. R., IVERSON, J. B. & RETTIG, J. E. 2006. Changes in a turtle community from a northern Indiana lake: a long-term study. *Journal of Herpetology*, 40: 180-185.
- SPENCER, R-J. 2002. Growth patterns of two widely distributed freshwater turtles and a comparison of common methods used to estimate age. *Australian Journal of Zoology*, 50: 477-490.
- WILBUR, H. M. 1975. A growth model for the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia*, 1975: 337-343.
- WILBUR, H. M. & MORIN, P. J. 1988. Life history evolution in turtles. Pp. 387-439. In: *Biology of Reptilia*, vol 16. Ecology B. C. GANS (ed.). Alan R. Liss Inc. New York.
- WILSON, G. L. & ERNST, C. H. 2005. Reproductive ecology of the *Terrapene carolina carolina* (Eastern Box Turtle) in Central Virginia. *Southeastern Naturalist*, 4: 689-702.
- WINKLER, J. D. 2006. Testing phylogenetic implications of eggshell characters in side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). *Zoology*, 109: 127-136.
- YAMASHITA, C. 1990. Natural history notes. *Hydromedusa maximiliani*. Ecology. *Herpetological Review*, 21: 19.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice hall, New Jersey, USA.
- ZUG, R. G., KALB, H. J. & LUZAR, S. J. 1997. Age and growth in wild Kemp's Ridley seaturtles *Lepidochelys kempii* from skeletochronological data. *Biological Conservation*, 80: 261-268.

## Capítulo 2

### Population dynamics of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) at the Parque Estadual de Carlos Botelho, São Paulo, Brasil.

**Abstract:** This is the first long-term (1993-2006) study on a neotropical Chelidae species, *Hydromedusa maximiliani*, and can be useful for future comparisons with other species. The estimated population size for a 250 ha area apparently was stable, with a tendency to increase (from 235 to 318 individuals) as verified after more than one decade. Results on population structure showed a significant small number of intermediate (80 – 100 mm plastron length) body sizes individuals for the 1993-1994 period in relation to the 2003-2006 period. Population was female biased with a sex ratio around 2:1 female:male. Adult females *H. maximiliani* survival rate ( $\phi$ ) was significantly larger (0.920) than males (0.906) that, in turn, exhibited a larger mortality rate (0.098) than females (0.083). Mean-life span was also significant larger for females (12 years) in relation to males (10 years). The estimated population growth rate ( $\lambda$ ) was 1.012 and the estimated temporal process variance was practically null. The demographical parameters analyzed showed a healthy population, probably reflecting the high conservation status of the studied area resulted from a combination of factors including political actions, local people environmental education efforts, and an effective vigilance system. However, more information are necessary to verify the influence of other age classes on population dynamics and how an *Hydromedusa maximiliani* population can be affected when faced to areas with human impact. These are the first records on the subject for a neotropical Chelidae species and emphasize the importance of long-term researches for long-lived organisms.

**Key words:** Survival, Mortality, Chelidae.

Dinâmica populacional de *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP.

**Resumo:** Assim como os demais répteis, os quelônios também vêm sofrendo com os distúrbios globais de origem antrópica e tais processos geralmente acarretam em declínios nas populações destes animais. Devido ao longo tempo de vida apresentado pelos quelônios, informações populacionais aplicáveis à conservação do grupo, tais como demografia, sobrevivência e mortalidade, só podem ser obtidos através de pesquisas de longo prazo. O presente trabalho teve por objetivo descrever a dinâmica populacional do cágado *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho entre os anos de 1993 e 2006. Os resultados apontam uma certa estabilidade no tamanho populacional, sendo estimados 235 animais para o período 1993-1994 e 318 animais para o período 2003-2006, em uma área de aproximadamente 150 ha. Todavia, foi verificada diferença significativa na estrutura da população entre os intervalos amostrados. A razão sexual mostrou-se continuamente desviada em favor das fêmeas durante todo estudo, com uma proporção de duas fêmeas para cada macho. A média da sobrevivência aparente ( $\phi$ ) para os machos adultos foi de 0,906 enquanto que para as fêmeas foi de 0,920. O tempo de vida médio foi estimado em aproximadamente 10 anos para os machos e aproximadamente 12 anos para as fêmeas, indicando padrões demográficos diferenciados entre os sexos. A estimativa da taxa média de incremento da população ( $\lambda$ ) foi de 1,012 e variou de 1,052 a 1,106 ao longo do presente estudo e a estimativa do processo de variância temporal de  $\lambda$  foi praticamente nula. Os resultados indicaram que a população estudada de *H. maximiliani* encontra-se em condições apropriadas para a sua persistência ao longo do tempo, uma vez que apresenta sinais de estabilidade e está aparentemente livre de impactos antrópicos. Entretanto, as populações desta espécie presentes em áreas não contempladas por unidades de conservação podem merecer atenções especiais.

**Palavras chave:** sobrevivência, mortalidade, Chelidae.

### Introdução

Assim como os demais répteis, os quelônios também vêm sofrendo com os distúrbios globais de origem antrópica, e em muitos casos, tais problemas acabam acarretando em declínios nas populações destes animais (Hailey *et al.*, 1988; Gibbons *et al.*, 2000; Litzig & Mousseau, 2004; Daigle & Jutras, 2005). Alguns fatores, como a perda ou fragmentação de habitats, introdução de espécies exóticas, poluição ambiental, doenças e parasitas, superexploração e mudanças climáticas globais, podem ser pontuados como os principais causadores de declínios em populações naturais de répteis (Gibbons *et al.*, 2000). Dentre estes fatores, a perda ou fragmentação de habitats é uma das mais alarmantes, visto o constante crescimento populacional humano e a

conseqüente destruição e invasão de áreas naturais para o desenvolvimento de atividades antrópicas (Primack, 2002). Deste modo, aquelas espécies endêmicas de locais que vêm sofrendo impactos das ações humanas e que requerem condições ambientais particulares para sua sobrevivência, encontram-se relativamente mais ameaçadas que as demais (Gibbons *et al.*, 2000; Primack, 2002).

As características de história de vida dos quelônios, tais como longevidade e maturidade tardia, fazem com que as populações destes animais recuperem-se com dificuldade de eventuais impactos causadores de declínios (Congdon *et al.* 1994; Litzig & Mousseau, 2004; Daigle & Jutras, 2005), o que reforça ainda mais a fragilidade deste grupo de répteis mediante as constantes alterações ambientais de origem antrópicas. Os quelônios são componentes importantes da biodiversidade e atuam frequentemente como espécies-chave nos ecossistemas, podendo participar tanto como predadores de topo, quanto como principal fonte de alimento nas cadeias tróficas onde estão inseridos (Turtle Conservation Found, 2002). Deste modo, o desenvolvimento de pesquisas sobre populações naturais de quelônios pode auxiliar não somente na preservação destes animais, mas também propicia a manutenção de todo ecossistema onde eles estão inseridos.

Estudos sobre dinâmica de populações permitem a obtenção de uma série de informações biológicas importantes e aplicáveis à conservação da vida silvestre (Caughley, 1994; Tucker *et al.*, 2001; Converse *et al.*, 2005; Litzig, 2006), dentre elas, o acompanhamento de oscilações nos tamanhos de populações silvestres (número de indivíduos) (Cooley *et al.*, 2003; Litzig & Mousseau, 2004; Daigle & Jutras, 2005) e a variação de determinados parâmetros populacionais, como probabilidade de captura e de sobrevivência e taxa de incremento da população ao longo de intervalos amostrais (Tucker *et al.*, 2001; Converse *et al.*, 2005; Verdon & Donnelly, 2005). Tais estudos populacionais são particularmente relevantes para os quelônios, pois, devido à baixa capacidade de dispersão apresentada por algumas espécies, suas populações podem estar estruturadas em uma pequena escala do ambiente, o que torna este grupo ainda mais sensível aos efeitos de perda ou fragmentação de hábitat (Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002; Fritz *et al.*, 2005). Dentre os parâmetros demográficos, a razão sexual é um importante atributo de uma população devido à influência potencial que a proporção

relativa dos sexos pode exercer sobre a capacidade reprodutiva das populações naturais (Gibbons, 1990; Primack, 2002).

Devido ao longo tempo de vida apresentado pelos quelônios (Gibbons, 1987), informações populacionais aplicáveis a conservação do grupo, tais como crescimento demográfico, sobrevivência e mortalidade, só podem ser obtidos através de pesquisas de longo prazo (Tucker *et al.*, 2000; Henry, 2003; Converse, 2005; Litzig, 2006; Smith *et al.*, 2006). Aproximadamente 55% dos integrantes da Ordem Testudines existentes atualmente no Brasil pertencem à família Chelidae (atualizado de Iverson, 1992), animais popularmente conhecidos como cágados. Embora nas últimas décadas o número de pesquisas sobre os cágados brasileiros tenha aumentado (ver revisão em Souza, 2004), estudos populacionais de longo prazo são praticamente inexistentes para estes animais.

*Hydromedusa maximiliani* é uma espécie de cágado endêmica da Mata Atlântica e sua distribuição geográfica abrange partes dos estados da Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (Souza, 2005). Uma população desta espécie que se encontra dentro da unidade de conservação Parque Estadual de Carlos Botelho vem sendo alvo de diversos estudos desde 1993 (Souza, 1995b; Souza & Abe, 1995; Souza & Abe, 1997; Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002, 2003). Desde então, dados populacionais vêm sendo coletados e após mais de uma década de estudos foi possível agregar informações sobre a dinâmica populacional da espécie.

O presente trabalho teve por objetivo descrever a dinâmica populacional do cágado *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho entre os anos de 1993 e 2006.

### *Metodologia*

O presente estudo foi desenvolvido entre 1993 e 2006 no Parque Estadual de Carlos Botelho (PECB), região sudeste do estado de São Paulo (24°00' - 24°15'S, 47°45' - 48°10'W), uma típica região montanhosa de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Este parque é uma reserva protegida que engloba cerca de 37.000 ha de mata atlântica nativa. Toda sua região é composta por um complexo de vales os quais são recobertos por uma densa floresta. Estes sistemas de vales do PECB são drenados por inúmeros rios e riachos de água cristalina com fundo rochoso e arenoso, habitats

comuns do cágado *H. maximiliani* (Souza, 1995b, 2005; Souza & Abe, 1995; Souza *et al.* 2002; Souza *et al.*, 2002). Devido ao relevo da área, estes corpos d'água são bastante heterogêneos de modo que a paisagem da área de estudo é composta por inúmeras cachoeiras, zonas de corredeiras e remansos (Souza, 1995b, 2005; Souza *et al.* 2002; Souza *et al.*, 2002). A vegetação local forma ao longo dos riachos um extrato superior dominado por árvores de médio e grande porte e um sub-bosque sombreado e úmido composto principalmente por marantáceas, arecáceas, musáceas e bromeliáceas (para descrição mais detalhada da área de estudo ver Souza & Abe, 1997, 1998). A área amostrada no presente estudo compreende aproximadamente 150 ha, drenada por cinco riachos perenes, totalizando cerca de 5 km de curso d'água.

Os dados de captura e recaptura dos cágados foram obtidos mensalmente entre junho de 1993 e julho de 1994, em novembro de 1999 e bi ou trimestralmente entre janeiro de 2003 e janeiro de 2006, contabilizando ao todo 25 amostras ao longo de 13 anos de pesquisas. Os animais foram capturados manualmente, individualizados através ranhuras feitas com o auxílio de uma lima em seus escudos marginais (Cagle, 1939) e liberados no mesmo ponto de captura. Alguns cágados amostrados esporadicamente através de armadilhamento não foram considerados nas análises populacionais. A sexagem deu-se através da observação de características sexuais secundárias, como concavidade no plastrão e cauda alongada nos machos e o inverso destas características para as fêmeas (Souza, 1995 a,b).

Com o intuito de comparar o tamanho e a estrutura populacional de *H. maximiliani*, foram considerados as amostras populacionais obtidas entre 1993-1994 (13 amostras) e 2003-2006 (11 amostras). O mês de novembro de 1999 não foi considerado nestas comparações. O tamanho da população de cágados foi estimado para ambos os períodos através do método de Jolly-Seber de capturas múltiplas para populações abertas (Caughley, 1980), com o auxílio do software Krebs/Win versão 0.94 (disponível em <ftp://gause.biology.ualberta.ca/pub/jbrzusto/krebs>). A estrutura da população foi estabelecida a partir de classes de tamanho corpóreo, considerando-se como esta medida o comprimento da sutura médio-ventral do plastrão (mm). Para a comparação das estruturas populacionais entre os dois períodos foi utilizado o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999). O teste de Chi-quadrado, foi utilizado para verificar a existência

de desvio na razão sexual macho:fêmea da parcela amostrada da população para os períodos de 1993-1994 e 2003-2004 (Zar, 1999).

Uma vez que as populações de quelônios são mais sensíveis a sobrevivência dos indivíduos adultos (Congdon *et al.*, 1994; Bowen *et al.*, 2004), os parâmetros demográficos sobrevivência aparente ( $\phi$ ), probabilidade de captura ( $p$ ) e taxa intrínseca de crescimento ( $\lambda$ ) foram estimados para a população adulta de cágados amostrada entre 1993 e 2006 a partir do modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) de captura-marcação-recaptura, generalizado por Lebreton *et al.* (1992). No modelo CJS a sobrevivência aparente é igual a sobrevivência real quando a emigração é igual a zero (Converse *et al.*, 2005), situação semelhante a verificada para a população de *H. maximiliani* residente na área estudada, uma vez que estudos anteriores demonstraram que os cágados apresentavam uma baixa capacidade de dispersão e uma elevada fidelidade aos riachos onde eram encontrados (Souza, 1995b; Souza & Abe, 1997; Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002). Os parâmetros demográficos verificados a partir do modelo CJS foram calculados com o auxílio do programa MARK 4.3 (White & Burnhan, 1999). Este aplicativo permite a estimativa dos parâmetros demográficos e suas variâncias sob a influência de diferentes covariáveis (como sexo). Além disso, também pode ser utilizado para situações onde os intervalos de amostragem são desiguais entre as ocasiões de captura (Converse *et al.*, 2005), como verificado no presente estudo. Deste modo, nossos dados permitiram a obtenção de estimativas anuais de sobrevivência dos adultos e da taxa de crescimento populacional a partir de seis intervalos onde estão distribuídas as 25 amostras realizadas durante todo período de estudos: 1993-1994, 1994-1999, 1999-2003, 2003-2004, 2004-2005 e 2005-2006.

As análises dos parâmetros populacionais foram iniciadas com a realização de testes de aderência (programa RELEASE, TEST 2 e TEST 3), com o intuito de verificar a existência de superdispersão nos dados analisados (Burnhan *et al.*, 1987). O valor total de  $\chi^2$  foi de 2,72 (gl = 21;  $P > 0,05$ ), indicando que os dados não apresentavam superdispersão.

Baseado nos conhecimentos prévios sobre a ecologia e a história natural de *H. maximiliani* (Souza, 1995b; Souza & Abe, 1997; Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002; Souza & Martins, 2006), foram selecionados nove modelos para verificar a influência do sexo sobre os parâmetros  $\phi$  e  $p$ :  $\phi(.) p(t)$ ,  $\phi(s) p(t)$ ,  $\phi(.) p(s^*t)$ ,  $\phi(s) p(s^*t)$ ,  $\phi(t) p(s)$ ,



$\phi(t)$   $p(t)$ ,  $\phi(.)$   $p(s)$ ,  $\phi(s)$   $p(s)$  e  $\phi(t)$   $p(s*t)$ , onde  $(t)$ ,  $(s)$ ,  $(s*t)$  e  $(.)$  indicam, respectivamente, que o modelo foi estruturado com a estimativa do parâmetro analisado ( $\phi$  ou  $p$ ) variando com o tempo entre as amostragens, variando com o sexo dos indivíduos, com a interação entre os dois fatores e sem a variação de nenhum dos dois fatores. Cada modelo forneceu um valor estimado para os parâmetros analisados e, através de uma das rotinas do programa MARK (média dos modelos ou *model-averaging*), foi obtido um valor médio para  $\phi$  e  $p$ , que sintetiza as estimativas destes parâmetros (e de seus respectivos erros-padrão e intervalos de confiança de 95%) geradas para cada um dos nove modelos analisados.

Durante a condução das análises de sobrevivência foi verificado que os valores de  $\phi$  estimados para o último intervalo (2005-2006) mostravam-se substancialmente abaixo das taxas verificadas para os demais intervalos. De acordo com Converse *et al.* (2005), uma causa potencial para verificação de baixas taxas de sobrevivência nos últimos intervalos de uma análise de CJS é a emigração temporária de indivíduos da área de estudo. Portanto, de modo a evitar a apresentação de estimativas desviadas devido às particularidades referidas acima, as taxas de sobrevivência referentes ao intervalo 2005-2006 não constam neste estudo.

Uma vez estimada a probabilidade de sobrevivência anual de cada sexo, pôde-se derivar a estimativa da mortalidade instantânea ( $M$ ) para os machos e fêmeas adultas da população estudada através da equação  $S = e^{-M}$  (Shine & Iverson, 1995; Tucker *et al.*, 2001), onde  $S$  é a probabilidade de sobrevivência (equivalente ao  $\phi$ ) e  $e$  é a base dos logaritmos naturais. A estimativa de sobrevivência média (tempo de vida médio) para cada uma das taxas de mortalidade obtidas foi calculada como  $1/M$  (Tucker *et al.*, 2001). Análises de variância foram utilizadas para verificar eventuais diferenças dos parâmetros  $S$ ,  $M$ , e  $1/M$  entre machos e fêmeas adultas (Zar, 1999).

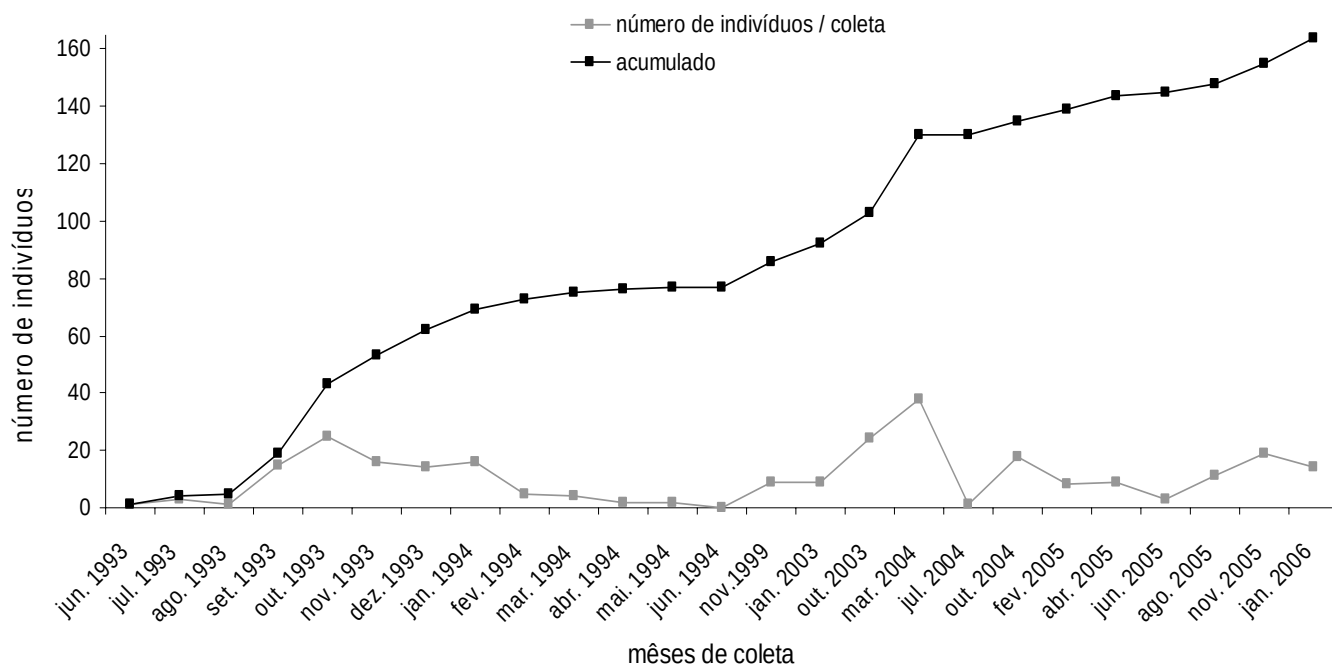
Para o cálculo do parâmetro  $\lambda$  (taxa de variação ou de incremento) da população adulta de cágados (machos e fêmeas analisados em conjunto), foi utilizado o modelo de Pradel (Pradel, 1996) implementado no programa MARK. Este modelo é uma extensão do modelo de Jolly-Seber, onde o valor de  $\lambda$  é estimado em conjunto com  $\phi$  e  $p$  (Cooch & White, 2006). Para a obtenção das estimativas de  $\lambda$  em cada um dos intervalos amostrais, foram gerados modelos com todas as combinações possíveis de variações para os parâmetros  $\phi$  e  $p$ , ou seja,  $\phi$  e  $p$  variando com  $(t)$ ,  $(s)$ ,  $(s*t)$  e  $(.)$ . Aos 16 modelos

possíveis foi adicionado o parâmetro  $\lambda$  variando somente com o tempo entre as amostragens,  $\lambda(t)$  para que pudessem ser obtidos os valores de taxa de incremento populacional entre os diferentes períodos analisados. Nesta análise as estimativas da taxa de incremento populacional são consideradas para toda população adulta, ou seja, machos e fêmeas em conjunto. Através do Critério de Informação de Akaike (AIC, *Akaike Information Criterion*) foi selecionado o modelo mais parcimonioso (Converse *et al.*, 2005) que, para o presente estudo foi aquele onde a sobrevivência foi mantida constante e a probabilidade de captura variou ao longo do tempo [ $\phi(.)$   $p(t)$   $\lambda(t)$ ].

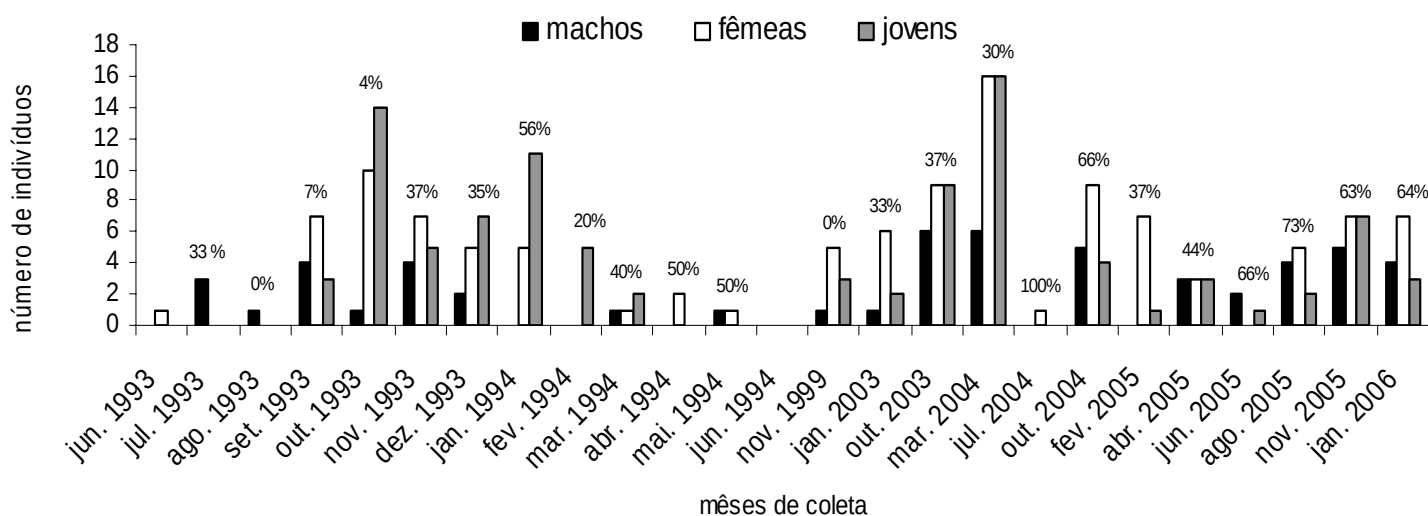
Posteriormente foi conduzida uma análise de componentes de variância para estimar o processo de variância temporal ( $\sigma^2$ ) de  $\lambda$ , ou seja, para verificar como se comporta a variabilidade deste parâmetro ao longo do tempo (Burnham *et al.*, 1987). Este procedimento permite a decomposição da estimativa de variância do parâmetro escolhido, neste caso  $\lambda$ , fornecendo assim estimativas de relevância biológica da variabilidade do parâmetro analisado (Link & Nichols, 1994; Converse *et al.*, 2005). As estimativas de  $\lambda$  para diferentes intervalos amostrais através do modelo de Pradel não fornecem valores válidos para o primeiro e para último intervalo de tempo (Converse *et al.*, 2005). Assim o presente trabalho apresenta as estimativas geradas pelo melhor modelo segundo AIC para quatro dos seis intervalos amostrais existentes em nosso estudo.

## Resultados

No decorrer das 25 amostragens realizadas durante o intervalo de 13 anos, foram realizadas 267 capturas de 164 indivíduos (29 machos, 59 fêmeas e 76 jovens) (Figura 1). Ao longo de todo período de acompanhamento populacional, um indivíduo foi recapturado seis vezes, quatro foram recapturados quatro vezes, nove foram recapturados três vezes, 19 foram recapturados duas vezes e 131 animais foram recapturados apenas uma vez. Ao longo das 25 amostras a taxa média de recaptura foi de 39% e variou de 0 a 100% (Figura 2).

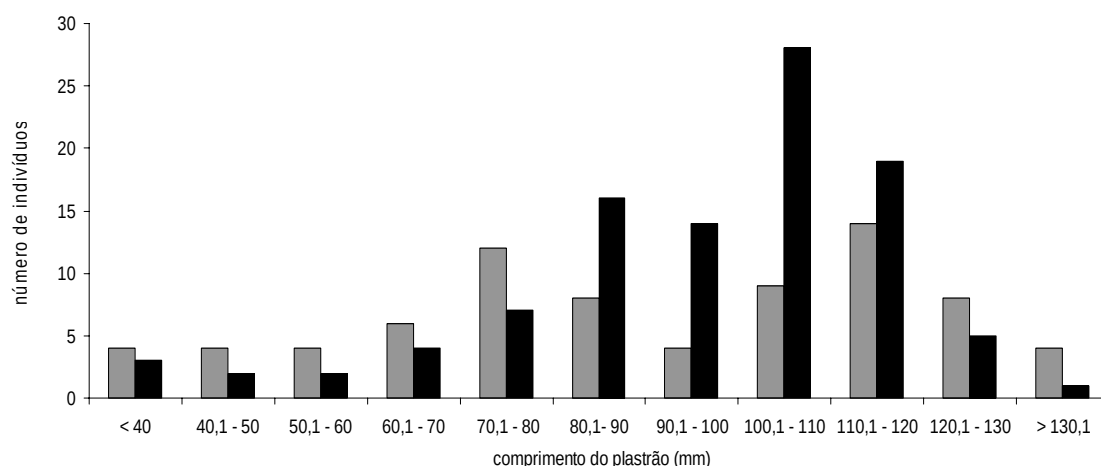


**Figura 1.** Número de exemplares de *Hydromedusa. maximiliani* capturados no sistema de riachos do Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, entre os meses de junho/1993 e janeiro/2006.



**Figura 2.** Distribuição do número de indivíduos de *Hydromedusa maximiliani* pertencentes a cada categoria sexual (machos, fêmeas e jovens) encontrados no sistema de riachos estudados do Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, durante o período de junho de 1993 a janeiro de 2006. Os valores acima das barras indicam a porcentagem de indivíduos recapturados em cada ocasião.

O tamanho estimado da população de *H. maximiliani* na área de estudo foi de 235 indivíduos (95% IC = 92 - 1016) para o período de 1993-1994, e de 318 indivíduos (95% IC = 101 - 1842) para o período de 2003-2006. A estrutura populacional de *H. maximiliani* apresentou variação significativa entre 1993-1994 e 2003-2006 ( $D = 0,122$ ;  $P < 0,01$ ), sendo que as mudanças mais conspícuas ocorreram nas frequências de animais encontrados entre as classes de tamanho corpóreo 80 e 110 mm (Figura 3). A razão sexual da população adulta amostrada apresentou desvio significativo em direção às fêmeas em 1993-1994 ( $\chi^2 = 5,48$ ;  $P < 0,05$ ), em 2003-2006 ( $\chi^2 = 7,56$ ;  $P < 0,01$ ) e ao longo de todo o período de amostragens, 1993-2006 ( $\chi^2 = 10,22$ ;  $P < 0,01$ ), sendo que em todos os casos, foi verificada uma proporção de aproximadamente 2 fêmeas para cada macho.



**Figura 3.** Estrutura da população de *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho para os períodos de 1993-1994 (barras cinzas) e 2003-2006 (barras negras).

A média dos modelos (*model averaging*) forneceu estimativas de sobrevivência que variaram de 0,905 (EP = 0,025) para machos e 0,919 (EP = 0,019) para fêmeas no intervalo 1994-1999 a 0,907 (EP = 0,025) para machos e 0,921 (EP = 0,019) para fêmeas no intervalo de 1999-2003. As probabilidades de captura variaram de 0,099 (EP = 0,054) para machos e 0,115 (EP = 0,061) para fêmeas no intervalo 1994-1999 a 0,534 (EP = 0,106) para machos e 0,533 (EP = 0,100) para fêmeas no intervalo 2003-2004 (Tabela 1). As análises de variância indicaram diferenças significativas entre machos e fêmeas para os parâmetros  $S$ ,  $M$  e  $1/M$  (Tabela 2). Os machos apresentaram estimativas de sobrevivência ( $S$ ) e de tempo de vida médio ( $1/M$ ) significativamente menores do que as das fêmeas, enquanto essas apresentaram uma estimativa da taxa de mortalidade ( $M$ ) 18% menor do que os machos (Tabela 2).

**Tabela 1.** Média dos modelos (*model averaging*) para os parâmetros populacionais  $\phi$  (sobrevivência aparente) e  $p$  (probabilidade de captura) e seus respectivos erros padrão (EP) e intervalos de confiança (95% IC) para machos e fêmeas adultas de *Hydromedusa maximiliani*, durante os diferentes intervalos de amostras populacionais realizadas no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, entre 1993 e 2006. As estimativas obtidas entre 2005 e 2006 não foram consideradas (ver texto).

| Intervalo   | Machos        |               |               |               | Fêmeas        |               |               |               |
|-------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|             | $\phi$ (EP)   | 95% IC        | $p$ (EP)      | 95% IC        | $\phi$ (EP)   | 95% IC        | $p$ (EP)      | 95% IC        |
| 1993 - 1994 | 0,906 (0,028) | 0,790 - 0,961 | 0,298 (0,077) | 0,139 - 0,527 | 0,920 (0,022) | 0,821 - 0,966 | 0,331 (0,079) | 0,186 - 0,517 |
| 1994 - 1999 | 0,905 (0,025) | 0,826 - 0,950 | 0,099 (0,054) | 0,025 - 0,320 | 0,919 (0,019) | 0,864 - 0,953 | 0,115 (0,061) | 0,031 - 0,340 |
| 1999 - 2003 | 0,907 (0,025) | 0,829 - 0,953 | 0,316 (0,106) | 0,145 - 0,556 | 0,921 (0,019) | 0,864 - 0,955 | 0,323 (0,100) | 0,161 - 0,542 |
| 2003 - 2004 | 0,906 (0,026) | 0,813 - 0,956 | 0,534 (0,106) | 0,316 - 0,739 | 0,920 (0,020) | 0,848 - 0,959 | 0,533 (0,100) | 0,337 - 0,718 |
| 2004 - 2005 | 0,906 (0,026) | 0,791 - 0,961 | 0,443 (0,088) | 0,266 - 0,635 | 0,920 (0,210) | 0,822 - 0,966 | 0,457 (0,085) | 0,297 - 0,627 |

As taxas de incremento populacional ( $\lambda$ ) estimadas a partir do modelo mais parcimonioso segundo AIC forneceram um valor médio de 1,012 e variaram de 0,902 a 1,106, (Tabela 3). Baseado na análise dos componentes de variância, o  $\lambda$  médio para os quatro intervalos analisados foi 1,012 (EP = 0,02) e a estimativa do processo de variância temporal de  $\lambda$  ( $\sigma^2$ ) foi praticamente nula e variou de -0.0024 a 0.0917.

**Tabela 2.** Valores dos parâmetros  $S$  (sobrevivência),  $M$  (mortalidade) e  $1/M$  (tempo de vida médio) estimados para machos e fêmeas de *Hydromedusa maximiliani* no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, ao longo de 13 anos de acompanhamento populacional. Os valores representam a média ( $\pm$  EP) dos cinco intervalos amostrais considerados (ver texto).

|                | Machos         | Fêmeas         | $P$      |
|----------------|----------------|----------------|----------|
| $S$ ( $\phi$ ) | 0,906 (0,0003) | 0,920 (0,0003) | < 0,0001 |
| $M$            | 0,098 (0,0003) | 0,083 (0,0003) | < 0,0001 |
| $1/M$          | 10,204 (0,032) | 12,048 (0,045) | < 0,005  |

**Tabela 3.** Valores do parâmetro  $\lambda$  (taxa intrínseca de crescimento ou variação populacional) e seus respectivos erros padrão (EP) e intervalos de confiança (95% IC), segundo o modelo  $\phi(.) p(t) \lambda(t)$ , para a população estudada de *Hydromedusa maximiliani* do Parque Estadual de Carlos Botelho, SP.

| Intervalos  | $\lambda$ | EP    | 95% IC        |
|-------------|-----------|-------|---------------|
| 1994 - 1999 | 1,106     | 0,110 | 0,428 - 1,344 |
| 1999 - 2003 | 0,902     | 0,116 | 0,911 - 1,161 |
| 2003 - 2004 | 1,052     | 0,274 | 0,701 - 1,740 |
| 2004 - 2005 | 1,079     | 0,169 | 0,794 - 1,467 |

## Discussão

A fragmentação ambiental e a perda de habitats vêm se mostrando como uma das principais causas de declínio em populações de quelônios de água doce (Gibbons *et al.*, 2000; Litzigus & Mousseau, 2004; Daigle & Jutras, 2005; Moore & Seigel, 2006). O rápido crescimento humano nos arredores dos habitats onde estes animais podem ser encontrados em associação com suas características intrínsecas, tais como crescimento lento e maturidade tardia, tornam os quelônios um dos grupos de vertebrados mais susceptíveis às alterações ambientais mediadas pelas ações antrópicas (Daigle & Jutras, 2005). O tamanho da população de *H. maximiliani* na área estudada mostrou-se aparentemente constante e indica um leve aumento no número de indivíduos ao longo de um intervalo de aproximadamente uma década. Provavelmente esta estabilidade deve-se ao alto grau de preservação da área de estudo, que se encontra dentro de uma unidade de conservação com bons sistemas de vigilância e proteção. Entretanto é importante salientar que *H. maximiliani* é uma espécie endêmica de um dos biomas

mais ameaçados do planeta, a Mata Atlântica, e a sua área de ocorrência distribui-se por outras regiões não protegidas, fora de parques ou reservas (Souza, 1995b). Deste modo seria importante que mais informações populacionais sobre esta espécie fossem obtidas em outras regiões, de modo a verificar se este é um padrão local ou se há variações ao longo de sua distribuição geográfica.

A estrutura de uma população de quelônios pode variar por diferentes motivos, dentre eles já foram citadas a migração de indivíduos adultos para outras populações, a pressão de predação diferencial exercida sobre um determinado tamanho corpóreo ou a pressão mediada pela ação antrópica, quando alguns indivíduos maiores e, portanto mais visíveis, são capturados para serem utilizados como animais domésticos (Hailey *et al.*, 1988; Hall *et al.*, 1999, Moore & Seigel, 2006). Quando comparadas as estruturas populacionais verificadas para os períodos de 1993-1994 e 2003-2006, pôde-se perceber que o número de indivíduos presentes entre as classes de tamanho 80 a 110 milímetros foi aparentemente menor para o primeiro período. A variação verificada na estrutura da população de *H. maximiliani* pode ter sido o resultado de causas naturais, pois devido ao considerável nível de preservação do local, as interferências antrópicas são pouco prováveis. Entretanto só podemos especular sobre os processos mediadores da alteração verificada na estrutura da população de *H. maximiliani* do Parque Estadual de Carlos Botelho. Eventos migratórios podem ter uma baixa influência sobre a estrutura da população em questão. Estudos genéticos sobre esta espécie, realizados na mesma área onde a presente pesquisa foi conduzida, indicaram um baixo fluxo gênico entre as diferentes microbacias existentes na região, o que indica que se os processos migratórios ocorrem, eles são raros (Souza *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2002) e, deste modo, não seriam os responsáveis pela variação observada na estrutura populacional. Uma maior pressão de predação sobre os indivíduos de tamanho intermediário durante os anos de 1993 e 1994 pode ser uma causa possível para a diferença verificada na estrutura populacional. Apesar do tamanho do corpo e a rigidez da carapaça fornecerem proteção aos quelônios adultos, estes animais estão susceptíveis a ação de diversos predadores, inclusive grandes felinos (Emmons, 1987, 1989) e lontras (Martuscelli, 1995).

As razões sexuais observadas podem ser indicadoras de processos ecológicos, resultantes de fatores naturais ou de origem antrópica, que estão ocorrendo em uma população (Smith & Iverson, 2002). Gibbons (1990) sugere que a razão sexual em populações de quelônios pode ser mediada pela razão sexual diferencial de indivíduos



recém eclodidos, diferenças na idade de maturação sexual, diferenças nas taxas de movimentação e migração entre os sexos e diferenças nas taxas de mortalidade e sobrevivência entre machos e fêmeas. Além destes fatores, Freedberg & Wade (2004) apontam que a ocorrência de combate entre machos pode induzir a desvios na razão sexual de uma população em favor das fêmeas, entretanto mesmo após mais de uma década de acompanhamento populacional nunca foram observadas interações agonísticas entre os machos da população estudada. Problemas com a metodologia também são apontados como causadores de desvios nas razões sexuais observadas em populações de quelônios (Gibbons, 1990). Todavia, o método de captura utilizado no presente trabalho (busca ativa) buscou minimizar este problema, de modo que todos os microhabitats existentes no interior dos corpos d'água analisados foram vasculhados de forma potencialmente similar durante as incursões de campo.

Alguns trabalhos têm demonstrado desvios nas razões sexuais de populações de quelônios, existindo relatos tanto de desvios em favor das fêmeas (Verdon & Donnely, 2005) quanto em favor dos machos (Smith & Iverson, 2002; Gibbs & Steen, 2005). No presente trabalho foi verificado um desvio significativo em favor das fêmeas, de modo que tanto nos períodos de 1993-1994 e 2003-2006, quanto em todo período de acompanhamento populacional (1993-2006) foi verificada uma proporção de cerca de duas fêmeas para cada macho na população estudada de *H. maximiliani*. Desvios em populações de quelônios algumas vezes são atribuídos a um fator intrínseco, comum em algumas espécies da ordem Testudines denominado determinação do sexo pela temperatura de incubação dos ovos, ou TSD (Bull & Charnov, 1989; Smith & Iverson, 2002). A TSD pode influenciar diretamente na razão sexual dos indivíduos recém eclodidos e portanto, de acordo com Gibbons (1990) pode ocasionar desvio na razão sexual de toda uma população. Dentro das espécies de quelônios que apresentam TSD existem aquelas onde uma maior proporção de fêmeas se desenvolve em temperaturas de incubação mais elevadas (Freedberg & Wade, 2004). Também existem alguns poucos casos onde as fêmeas são formadas em temperaturas extremas, tanto extremo frio quanto extremo calor, enquanto que uma maior proporção de machos se desenvolve em temperaturas intermediárias (Freedberg & Wade, 2004). Entretanto, é importante ressaltar que dentro da família Chelidae nunca foi constatado TSD e estudos com espécies de quelônios australianos demonstraram que nesta família a determinação do sexo é genética e, portanto não é mediada por fatores ambientais (Bull *et al.*, 1985; Georges, 1988). Apesar das baixas temperaturas verificadas na região onde se encontra

a população de cágados estudada (Souza & Martins, 2006), provavelmente a temperatura de incubação dos ovos não exerça influência sobre a razão sexual verificada na população de *H. maximiliani*.

A migração e a movimentação diferencial de machos e fêmeas já foram descritos na literatura como fatores capazes de influenciar na razão sexual de populações de quelônios (Hall *et al.*, 1999; Gibbs & Steen, 2005). Em trabalho recente, Gibbs & Steen (2005) demonstraram que a razão sexual está se tornando desviada em direção aos machos para muitas espécies de quelônios norte americanos e segundo estes autores tal desvio está associado ao aumento do número de rodovias pavimentadas que cruzam os habitats naturais das espécies. A associação entre o desvio em direção aos machos e o aumento do número de rodovias provém de uma movimentação diferencial por parte da fêmeas, as quais se deslocam por grandes distâncias a procura de locais para nidificação, e acabam por cruzar as rodovias pavimentadas, expondo-se assim a um maior risco de mortalidade que os machos (Gibbs & Steen, 2005). Além disso se um dos sexos se engaja em eventos migratórios, tal como machos à procura de fêmeas durante os períodos reprodutivos, a razão sexual pode apresentar-se desviada em determinados períodos do ano (Gibbons, 1990). Durante mais de uma década de acompanhamento populacional não foi verificado nenhuma movimentação diferencial entre machos e fêmeas de *H. maximiliani* na área de estudo (Souza, 1995b; Souza & Abe, 1997).

Diferenças nas taxas de mortalidade e sobrevivência entre os sexos também são considerados como fatores chave que levam ao desvio da razão sexual em populações de quelônios (Girondot & Pieau, 1993; Bowen *et al.*, 2004). De acordo com Girondot & Pieau (1993), pequenas diferenças nas taxas de mortalidade e sobrevivência entre machos e fêmeas de uma população onde os indivíduos apresentam uma alta sobrevivência anual são mais importantes e exercem um maior efeito sobre a razão sexual observada do que fatores como maturação diferencial entre os sexos ou desvios na razão sexual dos recém eclodidos. No presente trabalho pôde-se observar que as fêmeas apresentavam uma sobrevivência significativamente maior do que os machos e o inverso pôde ser verificado com o parâmetro mortalidade (Tabela 2). Esta pode ser uma explicação natural para o desvio em favor das fêmeas observado na população de *H. maximiliani* avaliada no presente estudo.

O estudo de parâmetros populacionais tais como sobrevivência, probabilidade de captura, mortalidade e taxa de incremento populacional conferem uma série de

informações ecológicas relevantes às populações de quelônios, uma vez que estas informações são essências para o delineamento de estratégias de manejo e conservação (Tucker *et al.*, 2001; Fonnesebeck & Dodd, 2003; Bowen *et al.*, 2004; Converse *et al.*, 2005; Litzigus, 2006). No presente trabalho, foram verificadas estimativas altas de sobrevivência para ambos os sexos da população estudada (Tabela 1). Outros trabalhos com enfoque em quelônios de água doce já demonstraram probabilidades de sobrevivência próximas às verificadas para a população estudada (Bowen *et al.*, 2004; Converse *et al.*, 2005) e, de acordo com estas pesquisas, os altos valores de sobrevivência estariam relacionados à estabilidade das populações e indicariam que estas sofrem pouca ação de fatores negativos externos, tais como impactos ou superexploração, como parece ser o caso da população estudada. É importante citar ainda que as estimativas de sobrevivência ( $\phi$ ) apresentaram diferenças significativas entre machos e fêmeas na população estudada (Tabela 2). Tucker *et al.* (2001) relacionaram a menor sobrevivência verificada dentre as fêmeas aos processos de migração que ocorriam durante a nidificação, período em que estas fêmeas mostravam-se mais expostas à riscos de atropelamento. Uma vez que a população estudada de *H. maximiliani* encontra-se em um ambiente aparentemente livre de pressões externas, é provável que a mortalidade diferencial possa ser algo intrínseco à população ou mediado por uma maior pressão de predação sobre os machos. Entretanto não se pode fazer afirmações concretas sobre tal influência e futuros estudos sobre populações de *H. maximiliani* provenientes de outras áreas, ou com enfoque em populações dos demais chelídeos brasileiros, poderiam elucidar os padrões verificados para a população de cágados estudada no Parque Estadual de Carlos Botelho, fornecendo informações relevantes para a conservação do grupo.

No presente trabalho foram verificadas probabilidades de captura maiores para as fêmeas, à semelhança de outros estudos (Tucker *et al.*, 2001; Fonnesebeck & Dodd, 2003). Fonnesebeck & Dodd (2003) relacionaram a maior probabilidade de captura de fêmeas em uma população de *Sternotherus depressus* à maior movimentação exibida por estas fêmeas durante os eventos reprodutivos. Esta possibilidade também pode ser aplicada à população de *H. maximiliani*, ou então a maior probabilidade de captura observada para as fêmeas é simplesmente um reflexo do maior número de indivíduos pertencentes à esta categoria sexual na população estudada.

Tucker *et al.* (2001), ao estimarem o tempo de vida médio de *Malaclemys terrapin* na América do Norte, verificaram que as valores obtidos não eram suficientes

para que os animais atingissem a maturidade reprodutiva e portanto a população estudada por estes autores merecia atenções conservacionistas. Através dos cálculos do tempo de vida médio para a população de *H. maximiliani* (Tabela 2) pôde-se verificar que tanto machos quanto fêmeas atingiam, em média, uma idade estimada de aproximadamente 10 anos. De acordo com as estimativas de crescimento geradas para *H. maximiliani* (ver capítulo 1), este seria o tempo necessário para que os indivíduos adquirissem a maturidade e iniciassem suas atividades reprodutivas. Estes resultados reforçam a hipótese de que a população estudada encontra-se em condições apropriadas para a sua persistência ao longo do tempo, uma vez que além de encontrar-se em uma região altamente preservada, os indivíduos atingem as idades necessárias para que a população persista no local estudado.

No presente trabalho foi verificada uma taxa de incremento populacional média maior do que 1 ( $\lambda = 1,012$ ) e a estimativa do processo de variância temporal de  $\lambda$  foi praticamente nula. De acordo com Bowen *et al.* (2004) estimativas de  $\lambda$  maiores do que 1 indicam uma população saudável e que não está passando por processo de declínio (situação observada quando  $\lambda < 1$ ). O considerável nível de preservação do local onde os indivíduos estudados encontravam-se em associação com as estimativas de  $\lambda$  levam a crer que a população de *H. maximiliani* do Parque Estadual de Carlos Botelho encontra-se em um estado saudável (estável) e aparentemente não está sujeita ao declínio, algo reforçado pelas estimativas de tamanho populacional citadas anteriormente.

Após mais de uma década de acompanhamento, este estudo evidenciou características intrínsecas a uma população de quelônio onde alguns aspectos demográficos como razão sexual, mortalidade e sobrevivência provavelmente decorreram de processos naturais. Além disso as estimativas obtidas indicaram uma população saudável e sem sinais de declínio aparente. Os dados aqui apresentados fornecem informações importantes para uma espécie brasileira de quelônio, as quais são fundamentais para a realização de futuros planos de manejo que considerem inclusive outras espécies de cágados e enfatizam a importância de estudos de longo prazo envolvendo organismos longevos, como é o caso de *Hydromedusa maximiliani*.

#### *Referências Bibliográficas*

BOWEN, K. D., PAUL L. C. & JANZEN, F. J. 2004. Survival and recruitment in a human-impacted population of ornate box turtles, *Terrapene ornata*, with

- recommendations for conservation and management. *Journal of Herpetology*, 38: 562-568.
- BULL, J. J. & CHARNOV, E. L. 1989. Enigmatic reptilian sex ratios. *Evolution*, 43: 1561-1566.
- BULL, J. J., LEGLER, J. M. & VOGT, R. C. 1985. Non-temperature sex determination in two suborders of turtles. *Copeia*, 1985: 784-786.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., WHITE, G. C., BROWNIE, C. & POLLOCK, K. H. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph*, 5: 1-437.
- CAGLE, F. R. 1939. A system for marking turtles for future identification. *Copeia*, 1939: 170-173.
- CAUGHLEY, G. 1980. *Analysis of Vertebrate Populations*. Wiley, New York. ix+234pp.
- CAUGHLEY, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63: 215-244.
- CONGDON, J. D., DUNHAM, A. E. & VAN LOBEN SELS, R.C. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist*, 34: 397-408.
- CONVERSE, S. J., IVERSON, J. B. & SAVIDGE, J. A. 2005. Demographics of an ornate box turtle population experiencing minimal human-induced disturbances. *Ecological Applications*, 15: 2171-2179.
- COOCH, E. & WHITE, G. C. 2006. Program MARK - a gentle introduction. Disponível em <http://canuck.dnr.cornell.edu/mark/>
- COOLEY, C. R., FLOYD, A. O., DOLINGER, A. & TUCKER, P. B. 2003. Demography and diet of the painted turtle (*Chrysemys picta*) at high-elevation sites in southwestern Colorado. *The Southwestern Naturalist*, 48: 47-53.
- DAIGLE, C. & JUTRAS, J. 2005. Quantitative evidence of decline in a southern Quebec Wood Turtle (*Glyptemys insculpta*). *Journal of Herpetology*, 39: 130-132.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 20: 271-283.
- EMMONS, L. H. 1989. Jaguar predations on chelonians. *Journal of Herpetology*, 23: 311-314.

- FONNESBECK, C. J. & DODD, C. K. J. 2003. Estimation of flattened musk turtle (*Sternotherus depressus*) survival, recapture and recovery rate during and after a disease outbreak. *Journal of Herpetology*, 37: 602-607.
- FREEDBERG, S. & WADE, M. J. 2004. Male combat favours female-biased sex ratios under environmental sex determination. *Animal Behaviour*, 67: 177-181.
- FRITZ, U., BARATA, M., BUSACK, S. D., FRITZSCHI, G. & CASTILHO R. 2005. Impacts of mountain chains, sea straits and peripheral populations on genetic and taxonomic structure of freshwater turtle, *Mauremys leprosa* (Reptilia, Testudines, Geoemydidae). *Zoologica Scripta*, 35: 97-108.
- GEORGES, A. 1988. Sex determination is independent of incubation temperature in another chelid turtle species, *Chelodina longicollis*. *Copeia*, 1998: 248-254.
- GIBBONS, J. W. 1987. Why do turtles live so long ? *BioScience*, 37: 262-269.
- GIBBONS, J. W. 1990. Sex ratios and their significance among turtle population. Pp. 171-182. In: *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. J.W. GIBBONS (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- GIBBONS, J. W., SCOTT, D. E., RYAN, T. J., BUHLMANN, K. A., TUBERVILLE, T. D., METTS, B. S., GREENE, J. L., MILLS, T., LEIDEN, Y., POPPY, S. & WINNE, C. T. 2000. The global decline of reptiles, *déjà vu* amphibians. *BioScience*, 50: 653-666.
- GIBBS, J. P. & STEEN, D. A. 2005. Trends in sex ratios of turtles in the united states: implications of road mortality. *Conservation Biology*, 19: 552-556.
- GIRONDOT, M. & PIEAU, C. 1993. Effects of sexual differences of age at maturity and survival on population sex ratio. *Evolutionary Ecology*, 7: 645-650.
- HAILEY, A., WRIGHT, J. & STEER, E. 1988. Population ecology and conservancy of tortoises: the effects of disturbance. *Herpetological Journal*, 1: 294-301.
- HALL, R. J., HENRY, P. F. P. & BUNCK, C. M. 1999. Fifty-year trends in a box turtle population in Maryland. *Biological Conservation*, 88: 165-172.
- HENRY, P. F. P. 2003. The eastern box turtle at the Patuxent Wildlife Research Center 1940s to the present: another view. *Experimental Gerontology*, 38: 773-776.
- IVERSON, J. B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed. Richmond, Indiana, USA.
- LEBRETON, J. -D., BURNHAM, K. P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.

- LINK, W. A. & NICHOLS, J. D. 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. *Oikos*, 69: 539-544.
- LITZIGUS, J. D. 2006. Sex differences in longevity in the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Copeia*, 2006: 281-288.
- LITZIGUS, D. J. & MOUSSEAU, T. A. 2004. Demography of a southern population of the spotted turtle (*Clemmys guttata*). *Southeastern Naturalist*, 3: 391-400.
- MARTUSCELLI, P. 1995. Natural history notes. *Hydromedusa tectifera* (South American snake-necked turtle). Predation. *Herpetological Review*, 26: 34-35.
- MOORE, M. J. C. & SEIGEL, A. 2006. No place to nest or bask: effects of human disturbance on the nesting and basking habits of yellow-blotched map turtles (*Graptemys flavimaculata*). *Biological Conservation*, 130: 386-393.
- PRADEL, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52: 703-709.
- PRIMACK, R.B. 2002. *A Primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- SHINE, R. & IVERSON, J. B. 1995. Patterns of survival, growth and maturation in turtles. *Oikos*, 72: 343-348.
- SMITH, G. R. & IVERSON, J. B. 2002. Sex ratio of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*) in a North-Central Indiana lake: a long-term study. *American Midland Naturalist*, 148: 185-189.
- SMITH, G. R., IVERSON, J. B. & RETTIG, J. E. 2006. Changes in a turtle community from a northern Indiana lake: a long-term study. *Journal of Herpetology*, 40: 180-185.
- SOUZA, F. L. 1995a. Natural history notes. *Hydromedusa maximiliani* (Maximilian's Snaked-necked Turtle). Juvenile morphology. *Herpetological Review*, 26: 34.
- SOUZA, F. L. 1995b. História natural do cágado *Hydromedusa maximiliani* (Mikan 1820) no Parque Estadual de Carlos Botelho, SP, região de Mata Atlântica (Reptilia, Testudines, Chelidae). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- SOUZA, F. L. 2004. Uma revisão sobre os padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). *Phyllomedusa*, 3: 15-27.
- SOUZA, F. L. 2005. The Brazilian Snake-necked Turtle, *Hydromedusa maximiliani*. *Reptilia*, 40: 47-51.

- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1995. Observations on feeding habits of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines: Chelidae) in southeastern Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*, 1: 320-322.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1997. Population structure, activity, and conservation of the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*, in Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 521-525.
- SOUZA, F. L. & ABE, A. S. 1998. Resource partitioning by the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*. *Journal of Herpetology*, 32: 106-112.
- SOUZA, F. L. & MARTINS, F. I. 2006. Body temperature of free-living freshwater turtles, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae). *Amphibia-Reptilia*, 27: 464-468.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G., PINHEIRO, H. P. & REIS, S. F. DOS. 2002. Partitioning of molecular variation at local spatial scales in the vulnerable neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae): implications for the conservation of aquatic organisms in natural hierarchical systems. *Biological Conservation*, 104: 119-126.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G. & REIS, S. F. DOS. 2002. Estimating dispersal and gene flow in the neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae) by combining ecological and genetic methods. *Genetics and Molecular Biology*, 25: 151-155.
- SOUZA, F. L., CUNHA, A. F. DA, OLIVEIRA, M. A. DE, PEREIRA, G. A. G. & REIS, S. F. DOS. 2003. Preliminary phylogeographic analysis of the neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). *Journal of Herpetology*, 37: 427-433.
- TURTLE CONSERVATION FOUND. 2002. *A Global Action Plan for Conservation of Tortoises and Freshwater Turtles*. Strategy and Founding Prospectus 2002–2007. Washington, DC: Conservation International and Chelonian Research Foundation, 30 pp.
- TUCKER, A. D., GIBBONS, J. W. & GREENE, J. L. 2001. Estimates adult survival and migration for diamond terrapins: conservation insight from local extirpation within a metapopulation. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2199-2209.
- VERDON, E. & DONNELLY, M. A. 2005. Population structure of Florida box turtles (*Terrapene carolina bauri*) at the southernmost limit of their range. *Journal of Herpetology*, 39: 572-577.



- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(Supplement): 120-138.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice hall, New Jersey, USA.