



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Área de acción y variación estacional en los movimientos de hembras de *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) en el medio río Meta Orinoquia colombiana

Mónica Tatiana Nieto Vera



Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Área Curricular de Biología

Maestría en Ciencias – Biología

Bogotá D.C., Colombia

2024

Área de acción y variación estacional en los movimientos de hembras de *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) en el medio río Meta Orinoquia colombiana

Mónica Tatiana Nieto Vera

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Biología

Directora:

Olga L. Montenegro, Ph.D.

Profesora Asociada

Instituto de Ciencias Naturales

Codirector:

Germán Andrés Forero Medina, Ph.D.

Director Científico

Wildlife Conservation Society – WCS Colombia

Línea de Investigación

Manejo y Conservación de Vida Silvestre

Grupo de Investigación:

Grupo en conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Área Curricular de Biología

Maestría en Ciencias – Biología

Bogotá D.C., Colombia

2024

*A mi madre, **Gloria Vera Zamora**, por su apoyo infinito. Por su amor incondicional. Por darme la vida.*

*A mis amadas **tortugas**, que me permitieron re-conocer(me) y me han dado las mejores aventuras de la vida.*

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



Mónica Tatiana Nieto Vera

30/01/2024

Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo, la infinita paciencia y acompañamiento de **Olga Lucia Montenegro Díaz** y **Germán Andrés Forero Medina**. A ellos les agradezco por creer en mí desde el inicio y por sus palabras de aliento en los momentos difíciles. Más que sus conocimientos, me brindaron su invaluable amistad.

La **Universidad Nacional de Colombia** y el **post-grado en Ciencias – Biología** me proporcionó todo su apoyo institucional en la construcción de este proyecto investigativo, a todo su equipo de trabajo, muchas gracias. Son invaluable en su labor.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a **Wildlife Conservation Society (WCS)** programa Colombia por la financiación completa para el desarrollo de esta investigación. Fue muy valioso el apoyo de **Camila Durán Prieto** y **Mauricio Correa** durante la captura, marcaje y todo el procesamiento de las charapas. También por sus consejos y camaradería en campo. La logística y demás temas administrativos no hubieran sido posibles sin el apoyo de **Carlos Saavedra, Mara Contreras, Igor Valencia** y **demás integrantes de WCS** Colombia. Carlos, infinitas gracias por tu preocupación y palabras de aliento cuando la pandemia me cogió en medio del río Meta.

Muchas gracias **Turtle Survival Alliance (TSA)** por la co-financiación de este proyecto y por la *Travel Grant* completa para mi viaje a Tucson, Arizona, USA a presentar parte de los resultados de esta investigación. Mi asistencia al *20th Annual Symposium on the Conservation and Biology of Turtles and Freshwater Turtles*. Fue un sueño cumplido.

Así mismo, quiero agradecer al equipo **de padres adoptivos de la charapa de los años 2020 y 2021** por su ayuda en la captura y procesamiento de las hembras anidantes de esta investigación. A don **Juan Moyetón, doña Leo, “Chaguarito”, “Porras”, “Chiqui”, “Burro”, Remigio y don Manuel Caballero**. Especial agradecimiento a **Martín Cuburuco**

Burgos, quien me acompañó en mi aventura por el río Meta y sus tributarios. Por su apoyo como motorista y asistente de campo.

Mi estadía en campo durante los dos años de muestreo fue más amena gracias a la **familia Cuburuco Burgos** de la vereda La Virgen, Cravo Norte, Arauca. Muchas gracias por su hospitalidad y cariño. **Mamá Ligia**, la llevo en mi corazón.

También quiero agradecer a don **Luis Vásquez** y **doña Carmen** por su cariño, hospitalidad y por acogerme como una hija durante mis travesías por el medio río Meta. A don **Milton Vargas** y **doña Nancy** por su hospitalidad durante mis travesías por el alto río Meta.

Cuando el río Meta empezó a crecer y por él bajaban troncos de gran tamaño, varias estaciones sumergibles pasivas fueron arrastradas. Por eso, quiero expresar mi sincero agradecimiento a los pescadores “**poche**”, “**jacinto**”, “**raspa-palo**” y “**mono dormido**”. Sin su ayuda los receptores sumergibles pasivos de esas estaciones y toda la información que contenían, se hubieran perdido. **Don Roberto** y **doña Nancy**, también pescadores, muchas gracias por el café caliente de las frías madrugadas en medio de mis búsquedas de las tortugas. Mientras a “**raspa-palo**” le agradezco también por el agua fría que me brindaba con amabilidad durante dichas búsquedas, en medio del inclemente sol de la Orinoquia. “**Patón**” y **don Cristóbal** gracias por su amabilidad cuando llegaba a Agua verde. “**Biruta**” gracias por encontrar la charapa perdida de mi estudio y por dejarla viva donde la encontré.

Dani (Daniel Ramos), amigo mío, no te imaginas el aliento que me dabas con tus palabras de consuelo cuando por casi dos meses no encontraba mis tortugas, muchas gracias, amigo. Gracias también por ayudarme a inscribir materias mientras yo estaba en medio del río, buscando esas tortugas perdidas. Gracias por las trasnochadas mientras me ayudabas a analizar los datos. Qué gran amigo me regaló la maestría.

Finalmente, infinitas gracias a mi familia, en especial a **mi madre Gloria Vera Zamora** y **mi hermana Po (Paola Lara Vera)**, por su apoyo incondicional y por creer en mí y mis capacidades como profesional y persona. Las amo.

Resumen

El estudio de la ecología espacial de especies amenazadas como la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) brinda información relevante acerca de la extensión de las áreas que ocupan los individuos y del uso de recursos en dichas áreas. El objetivo de este estudio fue conocer y describir las áreas de acción o *home range* y los patrones de movimientos de hembras anidantes de *P. expansa* en la cuenca media del río Meta en Colombia, para identificar elementos útiles para su conservación en esta región del país. Para esto, durante los años 2020 y 2021 capturamos 16 hembras adultas a las cuales se les instalaron transmisores sónicos y VHF. Realizamos monitoreos activos y pasivos durante 26 meses continuos para la ubicación de los individuos de estudio mediante el método homing. Con las localizaciones georreferenciadas en el tiempo, realizamos análisis espaciales para estimar las áreas de acción bajo dos métodos: distribución de utilización de Kernel con probabilidades del 95 y 50% (K-UD 95% y K-UD 50%, respectivamente) y el intervalo lineal de uso (ILU; mencionado en otros artículos como *lineal home range*). Además, analizamos los patrones de movimientos post-anidación y su variación espacio-temporal. El área de acción promedio de las hembras anidantes fue de 8.22 km² y 1.23 km² estimada mediante K-UD 95% y K-UD 50%, respectivamente. El ILU promedio fue de 35.10 km. Durante la época de sequía (aguas bajas) las áreas de acción y los movimientos se concentraron en el canal principal del río Meta, donde se forman grandes playas de arena, recurso importante para la anidación de las charapas. En contraste en la época húmeda (aguas altas), las áreas de acción y los movimientos se concentraron en los caños y zonas forestales inundadas como bosques de galería y tributarios de menor tamaño como el caño La Balsa. Estas zonas proporcionan recursos como alimento y refugio a las hembras de *P. expansa* que anidan en La Virgen, Cravo Norte Arauca. La información anterior sobre la ecología espacial puede ser base para la complementación y/o modificación de los programas de conservación de la especie.

Palabras clave: ecología espacial, *Podocnemis expansa*, rango de hogar, rango de hogar lineal, Orinoquia, Colombia.

Abstract

Home range and seasonal movements of *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) females in the middle Meta river in the Colombian Orinoquia

The study of spatial ecology of threatened species such as the giant South American river turtle (*Podocnemis expansa*) provides relevant information about the extent of the areas occupied by individuals and the use of resources in those areas. The objective of this study was to estimate and describe the home range and movement patterns of nesting females of *P. expansa* in the middle basin of the Meta River in Colombia, in order to identify useful elements for their conservation in this region of the country. With this purpose, during the years 2020 and 2021 we captured 16 adult females to which sonic and VHF transmitters were installed. We conducted active and passive monitoring for 26 continuous months to locate the study individuals by homing method. With the locations georeferenced over time, we performed spatial analyses to estimate their home range under two methods: Kernel utilization distribution with 95 and 50% probabilities (K-UD 95% and K-UD 50%, respectively) and the linear interval of use (LIU; referred to in other articles as linear home range). In addition, we analyzed the post-nesting movement patterns and their spatiotemporal variation. The average action area of nesting females was 8.22 km² and 1.23 km² estimated by K-UD 95% and K-UD 50%, respectively. The average LIU was 35.10 km. During the dry season (low water), home ranges and movements were concentrated in the main channel of the Meta River, where large sandy beaches are formed, an important resource for nesting giant South American river turtle. During the wet season (high water), the home range and movements were concentrated in the streams and flooded forest areas such as gallery forests and smaller tributaries such as the La Balsa stream. These areas provide resources such as food and shelter to the females of giant South American river turtles that nest in La Virgen, Cravo Norte Arauca. The above information on spatial ecology can be the basis for the complementation and/or modification of conservation programs for the species.

Keywords: spatial ecology, *Podocnemis expansa*, home range, linear home range, Orinoquia, Colombia.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Abstract.....	X
Lista de figuras	XII
Lista de tablas	XIV
Introducción general	1
1. Área de acción de charapas (<i>Podocnemis expansa</i>) (Testudines: Podocnemididae) en el medio río Meta, Orinoquia colombiana	
1.1 Resumen	9
1.2 Abstract	10
1.3 Introducción.....	11
1.4 Área de estudio	13
1.5 Metodología.....	14
1.5.1 Captura de hembras e instalación de transmisores	14
1.5.2 Búsqueda, seguimiento de los individuos y colecta de la información	16
1.5.3 Análisis de la información.....	18
1.6 Resultados.....	19
1.7 Discusión	25
1.8 Conclusiones.....	29
1.9 Referencias	29
2. Movimientos de hembras anidantes de <i>Podocnemis expansa</i> (Testudines: Podocnemididae) y su variación estacional en el medio río Meta, Orinoquia colombiana	
2.1 Resumen	33
2.2 Abstract	34
2.3 Introducción.....	35
2.4 Área de estudio	38
2.5 Metodología.....	40
2.5.1 Captura de hembras e instalación de transmisores	40
2.5.2 Búsqueda, seguimiento de los individuos y colecta de la información	41
2.5.3 Análisis de la información.....	41
2.6 Resultados.....	42
2.7 Discusión	48
2.8 Conclusiones.....	53
2.9 Referencias	54

Lista de figuras

Figura 1-1: Área de estudio en la cuenca media del río Meta. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.	14
Figura 1-2: Hembra 28 (numeración consecutiva de las hembras que se han marcado en el río Meta). Foto de autoría propia.	15
Figura 1-3: Hembra con transmisor acústico y VHF lista para ser liberada en la playa de captura. Foto de autoría propia.	16
Figura 1-4: mapa con la ubicación de los receptores pasivos a lo largo del río Meta dentro del área de estudio. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.	17
Figura 1-5: mapa de las áreas de acción estimada mediante K-UD 95% de <i>P. expansa</i> , en el río Meta, Colombia. Los recuadros con relleno en la leyenda identifican a los individuos capturados en el 2020. Los que no tienen relleno, a los capturados en el 2021. A muestra detalle de la sección superior de esta figura.	21
Figura 1-6: mapa de las áreas de acción estimadas mediante K-UD 50% de <i>P. expansa</i> , en el río Meta, Colombia. Los recuadros con relleno sólido identifican a los individuos capturados en el 2020. Los de relleno texturizado, a los capturados en el 2021. A y B muestran detalles de dos secciones de la figura superior.	22
Figura 1-7: mapa de las áreas de acción K-UD95% solapadas por tres y dos individuos de <i>P. expansa</i> monitoreadas en el río Meta, Colombia.	24
Figura 1-8: mapa de las áreas de acción K-UD50% solapadas por tres y dos individuos de <i>P. expansa</i> monitoreadas en el río Meta, Colombia.	25
Figura 2-1: Área de estudio en la cuenca media del río Meta. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.	39
Figura 2-2: Nivel del agua en el medio río Meta de enero de 2020 a febrero de 2021. Datos proporcionados por (IDEAM, 2022). Gráfica de elaboración propia.	40

- Figura 2-3:** Localizaciones de las hembras de *P. expansa* que se movieron distancias cortas. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos (la flecha roja representa la dirección río abajo del id. 15, única hembra que se desplazó en esa dirección durante el estudio). 44
- Figura 2-4:** Localizaciones de las hembras de *P. expansa* que se movieron distancias largas. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos. 46
- Figura 2-5:** Localizaciones de la hembra id. 13 que mostró diferencia estacional en los movimientos. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos. Se muestra en detalle las localizaciones al interior del caño La Balsa. 47

Lista de tablas

Tabla 1-1: Áreas de acción de hembras reproductoras de <i>P. expansa</i> , monitoreadas en el río Meta. ID: código del individuo; Días: días de monitoreo hasta la última localización del individuo n: número de localizaciones; Tamaño: longitud recta del caparazón (cm; LRC); Peso: (gr); K-UD 95%: distribución de uso de kernel basado en 95% de las localizaciones (km ²); K-UD 50%: distribución de uso de kernel basado en 50% de las localizaciones (km ²). ILU: Intervalo lineal de uso (km).	20
Tabla 1-2: Probabilidad de solapamiento del área de acción K-UD 95%, entre hembras reproductoras de <i>P. expansa</i> , monitoreadas en el río Meta.....	23
Tabla 1-3: Probabilidad de solapamiento del área de acción K-UD 50%, entre hembras reproductoras de <i>P. expansa</i> , monitoreadas en el río Meta.....	24
Tabla 2-1: resumen del seguimiento a los movimientos de hembras reproductoras de <i>P. expansa</i> en el río Meta, monitoreadas mediante telemetría acústica y VHF. Id: código del individuo; LRC: longitud recta del caparazón; Días: número total de días en los que se registraron individuos; Loc: número de localizaciones; Reloc: número de días hasta la primera relocalización; Dreloc: distancia hasta la primera relocalización; Dmes: distancia recorrida por mes; Dseco: distancia recorrida durante el periodo de aguas bajas; Dlluvias: distancia recorrida durante el periodo de aguas altas; Dtotal: distancia total recorrida; sr: sin registro. LRC en cm. Todas las distancias se muestran en km.....	43

Introducción general

El área de acción, rango de hogar o *home range* en su sentido más amplio es el área que ocupa un individuo en sus actividades diarias como forrajeo, apareamiento y cuidado de las crías (Burt 1943). Este concepto fue desarrollado con base en los comportamientos de mamíferos y desde su primera descripción formal (Burt 1943), se ha adoptado a otros taxones y ha ido complementándose (Slaght et al. 2013).

En las últimas décadas, el concepto de área de acción ha pasado de ser un concepto mecánico sobre el área que se estima (cuantitativamente) mediante diferentes herramientas, a ser una representación de la interacción entre el entorno y la comprensión de un animal de dicho entorno, o sea, su mapa cognitivo (Börger, Dalziel, y Fryxell 2008; Powell 2000). Por lo tanto, las áreas de acción pasaron a cuantificarse como probabilidades de uso del espacio en el tiempo, calculadas a partir de la ubicación de los animales en un paisaje (Powell 2000; Powell y Mitchell 2012; van Winkle 1975). Uno de los modelos que busca explicar tal probabilidad de uso del espacio es la distribución de utilización (UD), la cual se refiere a la distribución bidimensional (x,y) de frecuencias relativas de los puntos de localización de los individuos de estudio en un periodo de tiempo dado (van Winkle 1975).

Así pues, el área de acción puede ser vista como una expresión espacial del comportamiento de los animales, resultado de un gran número de movimientos individuales que dan paso a patrones comunes del uso del espacio (Börger et al. 2008). A su vez, estos movimientos individuales son el resultado de las interacciones entre las capacidades individuales de movimiento y navegación de los organismos, su estado interno y los factores del entorno que afectan el movimiento (Nathan et al. 2008). Por lo tanto, las áreas de acción son los patrones resultantes de procesos dinámicos que influyen y tienen consecuencias en procesos ecológicos como la distribución y abundancia de los organismos (Börger et al. 2008; Nathan et al. 2008), la regulación de poblaciones (Wang y Grimm 2007), la dinámica entre depredadores y presas, entre otros (Börger et al. 2008).

Ahora bien, el movimiento aparentemente intencionado de muchos animales es un proceso biológico de los individuos de una población que opera a diferentes escalas espacio-temporales. (Begon, Townsend, y Harper 2006; Vitt y Caldwell 2014). Sin embargo, dichos movimientos ocurren de forma no aleatoria cuando un individuo, durante sus ciclos diarios y ciclos de vida, se desplaza a un lugar con mayor disponibilidad de recursos buscando refugio, alimento, parejas sexuales, termorregulación y sitios para la reproducción (Vitt y Caldwell 2014). Más específicamente, el área recorrida por un individuo en sus actividades cotidianas como forrajeo, apareamiento y cuidado de las crías se conoce como área de acción o *home range* (Burt 1943).

En tortugas, tanto los patrones de movimiento como el área de acción puede variar con la influencia de factores intrínsecos como la edad, etapa de la historia de vida, tamaño corporal, sexo y estado reproductivo (Doody, Young, y Georges 2002; Galois et al. 2002) y extrínsecos como la calidad ambiental, la disponibilidad de recursos, estación, temperatura y humedad (Gibbons 1986; Schubauer, Gibbons, y Spotila 1990). De hecho, en tortugas dulceacuícolas, sus movimientos pueden estar asociados a características del hábitat como la temperatura del agua y el nivel del agua (Fachín-Terán, Vogt, y Thorbjarnarson 2006).

Según Gibbons (1986) y Gibbons et al., (1990), los movimientos en tortugas se pueden clasificar espacialmente en términos de si son de corta distancia o de larga distancia, y temporalmente en términos de si ocurren a diario o estacionalmente. Las tortugas realizan movimientos de corta distancia con cuatro propósitos: 1) alimentarse, 2) cortejo y apareamiento), 3) asolearse y 4) búsqueda de sitios favorables como refugio o en los cuales permanecer inactivos durante periodos prolongados. Estos movimientos conforman su *home range*. Así mismo, las tortugas realizan movimientos de larga distancia que pueden ser categorizados como: 1) excursiones hechas por las hembras hacia sitios idóneos para la anidación, 2) migraciones estacionales, 3) partida de un hábitat inadecuado y 4) movimientos de los machos en busca de hembras para aparearse.

La tortuga Charapa (*Podocnemis expansa*) es miembro de la familia Podocnemididae, la cual cuenta con tres géneros: *Erymnochelys*, *Peltocephalus* (monitípicos) y *Podocnemis*. A este último pertenecen seis especies vivientes, convirtiéndolo en el más diverso de la familia (TTWG 2017). En Colombia, la especie se encuentra distribuida en la cuenca

Amazónica y Orinoquia, donde habita ríos de gran tamaño durante la época seca (Ceballos et al. 2012).

A pesar de que las tortugas son uno de los grupos de vertebrados más amenazados del mundo, con más de la mitad de las especies en vía de extinción (Turtle Conservation Coalition 2018), los estudios sobre estimaciones del área de acción y sus movimientos aún son escasos para muchas especies de tortugas, incluyendo las de agua dulce. En el caso de *Podocnemis expansa*, resultados preliminares de un estudio realizado durante cinco meses con hembras de la especie en el río Trombetas, reporta desplazamientos estacionales relacionados con los ciclos del río (Castelblanco-Martínez, Vogt, y Klein 2005). En los periodos de aguas altas, las hembras se localizaron en caños, pequeños tributarios y bosques inundados y se desplazaron a los cuerpos de agua principales en busca de las áreas de anidación en los periodos de aguas bajas (Castelblanco-Martínez et al. 2005).

En Colombia no se han realizado estimaciones cuantitativas sobre sus áreas de acción y la estimación de sus patrones de movimientos se remontan a reportes anecdóticos en la década de los 90's, sobre hembras desplazándose más de 400 km en la cuenca del río Caquetá en la Amazonia (von Hildebrand, Bermúdez, y Peñuela 1997).

Históricamente, las tortugas de agua dulce han sido aprovechadas como una fuente secundaria de proteína desde hace varios siglos (Lovich et al. 2018; Moll y Moll 2004). Particularmente, especies del género *Podocnemis* se han identificado como el alimento preferido en la Amazonía brasileña (Santos Brito y Ferreira, 1978 revisado en: Conway-Gómez, 2007), el este de Bolivia (Conway-Gómez 2007) y los Llanos venezolanos (Lee 2004). Tal es el caso de *Podocnemis expansa*, conocida por su comportamiento social durante la anidación (anida en grandes grupos conocidos como cambotes) y por las alarmantes cifras de explotación y disminución de sus poblaciones en el pasado. Sólo en el río Orinoco en su parte venezolana, las poblaciones de esta tortuga disminuyeron de más de 330.000 hembras anidantes en el año 1800 a 700-1300 en el año 2010 (Forero-Medina et al. 2019; Peñaloza et al. 2013).

Dada esta situación, comunidades locales, biólogos y organizaciones no gubernamentales han implementado actividades de conservación para *P. expansa*, y los primeros intentos

de manejar y proteger la especie *in situ* comenzaron en la década de 1960. Estas iniciativas han aumentado en número a lo largo de los años, y al menos un programa de conservación de tortugas de río se puede encontrar en todos los países del área de distribución de la especie (Forero-Medina et al. 2019).

En el caso particular de Colombia, existe el Proyecto Vida Silvestre (PVS), coordinado por Wildlife Conservation Society e implementado por 15 organizaciones nacionales. Este proyecto nació en el 2014 y tiene como objetivo la conservación de la biodiversidad en tres regiones estratégicas de Colombia que son el Magdalena Medio, los Llanos Orientales y el piedemonte Andino-Amazónico, por medio de proyectos de conservación de 15 especies paisaje (fauna y flora). Una de estas especies es la tortuga charapa, *P. expansa*, y su proyecto de conservación se desarrolla en el paisaje de los Llanos Orientales, específicamente sobre el medio río Meta. En éste, se llevan a cabo actividades de monitoreo de nidos, protección de playas de anidación, sensibilización a partir de talleres con autoridades ambientales (Coorporinoquia, AUNAP, etc.) y encuentros recreativos y de educación ambiental como el Festival de la Tortuga Charapa, todo orientado a la conservación de esta especie de tortuga acuática.

Sin embargo, un aspecto desconocido sobre *P. expansa* es el comportamiento de las hembras una vez que se sumergen en el río luego de la postura de los huevos. La información sobre el uso del espacio y sus movimientos son críticos para entender su ecología de movimientos y para su conservación, ya que atributos como el tamaño del área de acción, las velocidades de movimiento y la estacionalidad de los movimientos determinan, en parte los, costos y ganancias que luego pueden traducirse en una mayor supervivencia, crecimiento y éxito reproductivo (Swingland y Greenwood, 1983).

El análisis de estos movimientos y la información que proporcionan son herramientas fundamentales para fortalecer programas de conservación e implementar acciones explícitas para su manejo. Con lo anterior se pueden identificar áreas necesarias para su reproducción y supervivencia, como por ejemplo conocer en dónde se encuentran durante diferentes épocas del año, cuáles áreas del río Meta usan a lo largo de este tiempo, qué otros recursos, además de las playas de anidación, son usados por las hembras (lagunas, caños, rebalses, etc.). Esta información nos acercará a la comprensión de su ecología y permitirá mejorar sus programas de conservación en esta zona del país.

Por lo anterior, la presente investigación buscó estudiar la ecología del movimiento de *Podocnemis expansa* en la cuenca media del río Meta en Colombia, para identificar elementos útiles en su manejo y conservación en esta región.

En consecuencia, se formularon tres objetivos específicos enfocados en: 1) estimar el área de acción de hembras de *P. expansa* en la cuenca media del río Meta. 2) identificar y cuantificar los movimientos de hembras de *P. expansa* a lo largo de un ciclo hidrológico en el río Meta y su variación espacio-temporal y 3) explorar la relación entre algunas características ambientales del río Meta y el movimiento de las hembras de *P. expansa*.

Los resultados de esta investigación se presentan en los dos capítulos siguientes. En el capítulo uno se presenta la estimación del área de acción de charapas anidantes en el área de estudio, mediante varias técnicas. En el capítulo dos se describen y cuantifican los movimientos de las charapas que anidan en el área de estudio, así como la asociación entre los movimientos y el cambio en el nivel del medio río Meta. Estos dos capítulos están escritos en formato de artículos independientes, por lo que tienen información común en ambos.

Referencias

- Begon, Michael, Colin R. Townsend, y John L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Vol. 7. Fourth edi. Victoria, Australia: Blackwell Publishing.
- Börger, Luca, Benjamin Dalziel, y John M. Fryxell. 2008. "Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research". *Ecology letters* 11:637–50.
- Burt, William Henry. 1943. "Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals". *Journal of Mammalogy* 24(3):346.
- Castelblanco-Martínez, D. N., Richard C. Vogt, y G. Klein. 2005. *Resultados preliminares do estudo de telemetria em Tartaruga da Amazônia Podocnemis expansa na ReBio do Rio Trombetas, Pará-Brasil*.

- Ceballos, Claudia P., Omar Hernández, M. A. Morales-Betancourt, y F. Trujillo. 2012. "Podocnemis expansa". Pp. 367–75 en *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*, editado por V. P. Páez, Mónica A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-mora, y B. C. Bock. Bogotá D.C: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Conway-Gómez, Kristen. 2007. "Effects of Human Settlements on Abundance of Podocnemis unifilis and P. expansa Turtles in Northeastern Bolivia". *Chelonian Conservation and Biology* 6(2):199.
- Doody, J. S., J. E. Young, y A. Georges. 2002. "Sex differences in activity and movements in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*, in the wet-dry tropics of Australia". *Copeia* (1):93–103.
- Fachín-Terán, Augusto, Richard C. Vogt, y John B. Thorbjarnarson. 2006. "Seasonal movements of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae) in the Mamirauá sustainable development reserve, Amazonas, Brazil". *Chelonian Conservation and Biology* 5(1):18–24.
- Forero-Medina, German, Camila R. Ferrara, Richard C. Vogt, Camila K. Fagundes, Rafael Antônio M. Balestra, Paulo C. M. Andrade, Roberto Lacava, Rafael Bernhard, Alison J. Lipman, Ana Julia Lenz, Arnaldo Ferrer, Arsenio Calle, Andres F. Aponte, Bayron R. Calle-Rendón, Cássia Santos Camilo, Elis Perrone, Esteban Miraña, Fabio A. G. Cunha, Eva Loja, Jennifer Del Rio, Jorge Luiz Vera Fernandez, Omar E. Hernández, Rafael Del Aguila, Rafael Pino, Ruben Cueva, Sindy Martinez, Virgínia Campos Diniz Bernardes, Lila Sainz, y Brian D. Horne. 2019. "On the future of the giant South American river turtle *Podocnemis expansa*". *Oryx* 1–8.
- Galois, Patrick, Martin Léveillé, Lyne Bouthillier, Claude Daigle, Steve Parren, y Martin Leveille. 2002. "Movement Patterns, Activity, and Home Range of the Eastern Spiny Softshell Turtle (*Apalone spinifera*) in Northern Lake Champlain, Québec, Vermont". *Journal of Herpetology* 36(3):402.
- Gibbons, J. Whitfield. 1986. "Movement Patterns among Turtle Populations : Applicability to Management of the Desert Tortoise". *Herpetologica* 42(1):104–13.

- Gibbons, J. Whitfield, Judith L. Greene, y Justin D. Congdon. 1990. "Temporal and Spatial Movement Patterns of Sliders and Other Turtles". Pp. 201–15 en *Life History and Ecology of the Slider Turtle*, editado por J. W. Gibbons. Washington D.C: Smithsonian Institution Press.
- von Hildebrand, Patricio, Nicolas Bermúdez, y María Cristina Peñuela. 1997. *La Tortuga Charapa (Podocnemis expansa) en el bajo río Caquetá, Amazonas, Colombia*. Primera ed. Bogotá D.C: COAMA y UNIÓN EUROPEA.
- Lee, David S. 2004. "Cultural harvest of the llanos side-neck turtle, *Podocnemis vogli*, in the Venezuelan llanos". *Turtle And Tortoise Newsletter* December 2(8):5–8.
- Lovich, Jeffrey E., Joshua R. Ennen, Mickey Agha, y J. Whitfield Gibbons. 2018. "Where have all the turtles gone, and why does it matter?" *BioScience* 68(10):771–81.
- Moll, Don, y Edward O. Moll. 2004. *The ecology, exploitation, and conservation of river turtles*. Vol. 42. New York: Oxford University Press, Inc.
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz, y Peter E. Smouse. 2008. "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49):19052–59.
- Peñaloza, Claudia L., Omar Hernández, Rodolfo Espín, Larry B. Crowder, y Guillermo R. Barreto. 2013. "Harvest of Endangered Sideneck River Turtles (*Podocnemis* spp.) in the Middle Orinoco, Venezuela". *Copeia* 2013(1):111–20.
- Powell, Roger A. 2000. "Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators". Pp. 65–111 en *Research Techniques in Animal Ecology*, editado por L. Boitani y T. . Fuller. New York: Columbia University Press.
- Powell, Roger A., y Michael S. Mitchell. 2012. "What is a home range?" *Journal of Mammalogy* 93(4):948–58.
- Santos Brito, W. L. dos, y M. Ferreira. 1978. "Fauna Amazonica como Preferida como Alimento uma Análise Regional". *Brasil Forestal* 9(35):11–17.
- Schubauer, Joseph, J. Whitfield Gibbons, y James R. Spotila. 1990. "Home Range and Movement Patterns of Slider Turtles Inhabiting Par Pond". Pp. 223–32 en *Life History*

- and Ecology of the Slider Turtle*, editado por J. W. Gibbons. Washington D.C: Smithsonian Institution Press.
- Slaght, Jonathan C., Jon S. Horne, Sergei G. Surmach, y R. J. Gutiérrez. 2013. "Home range and resource selection by animals constrained by linear habitat features : an example of Blakiston ' s fish owl". *Journal of Applied Ecology* 50:1350–57.
- TTWG. 2017. "Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (8th Ed.)". Pp. 1–292 en *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*, editado por A. G. J. Rhodin, J. B. Iverson, P. P. Van Dijk, R. . Saumure, K. A. Buhlmann, P. C. H. Pritchler, y R. A. Mittermeier. Chelonian Research Monographs 7.
- Turtle Conservation Coalition. 2018. *Turtles in Trouble: The world's 25+ Most Endangered tortoises and Freshwater Turtles - 2018*. editado por C. B. Stanford, A. G. J. Rhodin, P. P. van Dijk, B. D. Horne, T. Blanck, E. Goode, R. Hudson, R. A. Mittermeier, A. Currylow, C. C. Eisemberg, M. Frankel, A. Georges, P. M. Gibbons, J. O. Juvik, G. Kuchling, L. Luiselli, S. Haitao, S. Singh, y A. Walde. Ojai: Hemlock Printers, Canada.
- Vitt, Laurie J., y Janalee P. Caldwell. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Four editi. Elsevier.
- Wang, Magnus, y Volker Grimm. 2007. "Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*". *Ecological Modelling* 205(3–4):397–409.
- van Winkle, W. 1975. "Comparison of Several Probabilistic Home-Range Models". *The Journal of Wildlife Management* 39(1):118–23.

1. Área de acción de charapas (*Podocnemis expansa*) (Testudines: Podocnemididae) en el medio río Meta, Orinoquia colombiana

1.1 Resumen

El área de acción, rango de hogar o *home range* se refiere a la representación espacial de la interacción entre el entorno y la comprensión de un animal de dicho entorno, es decir, su mapa cognitivo. Ocurre como resultado de un gran número de movimientos individuales que dan paso a patrones comunes de uso del espacio. En Colombia, no existen estimaciones cuantitativas del área de acción de las tortugas charapas (*Podocnemis expansa*) pese a ser información valiosa para la conservación de la especie. Es por esto que en este estudio cuantificamos las áreas de acción de *P. expansa* en el medio río Meta, desde febrero de 2020 hasta abril de 2022. Para lo anterior, capturamos 16 hembras adultas de la especie, se marcaron bajo código individual y se les instalaron transmisores sónicos y de radio telemetría de alta frecuencia (VHF). Realizamos seguimiento activo diario durante los 26 meses de monitoreo para la localización de los individuos. Con las localizaciones georreferenciadas en el tiempo, realizamos análisis espaciales bajo dos métodos: distribución de utilización de Kernel con probabilidades del 95 y 50% (K-UD 95% y K-UD 50%, respectivamente) y el intervalo lineal de uso (ILU; mencionado en otros artículos como *lineal home range*). Usamos el índice UDOI para cuantificar el solapamiento de las áreas de acción. Obtuvimos 320 puntos en el espacio tiempo de 10 hembras monitoreadas. El área de acción promedio de estos individuos fue de 8.22 km² y 1.23 km² estimada mediante K-UD 95% y K-UD 50%, respectivamente. El ILU promedio fue de 35.10 km. La probabilidad de solapamiento en el uso de las áreas de acción entre parejas de charapas fue bajo. Los valores medios del índice UDOI (índice de solapamiento de la distribución de uso) estuvieron por debajo de 0.2 (K-UD 95%) y 0.33 (K-UD 50%). Nuestros resultados sugieren que las áreas de acción de las charapas que anidan en La Virgen,

Cravo Norte, Arauca, se encuentran en el canal principal del río Meta, así como en sus brazos o canales, caños y bosques inundados, entre la inspección de Nueva Antioquia y Agua verde, Vichada. El bajo índice de solapamiento de las áreas de acción sugiere que las charapas anidantes de La Virgen no tienen un solo centro de su área de acción o un lugar donde se agrupan luego de anidar. Por el contrario, luego de anidar, se dispersan a lo largo del río Meta y tienen varios centros de sus áreas de acción.

1.2 Abstract

Home range refers to the spatial representation of the interaction between the environment and an animal's understanding of that environment, i.e., its cognitive map. It occurs as a result of a large number of individual movements that give way to common patterns of space use. In Colombia, there are no quantitative estimates of the home range of the giant South American river turtle (*Podocnemis expansa*) despite this being valuable information for the conservation of the species. This is why in this study we estimated home range of *P. expansa* individuals in the middle Meta River, from February 2020 to April 2022. For this purpose, we captured 16 adult females of the species, tagged them under individual code and installed sonic and high frequency radio telemetry (VHF) transmitters. We actively tracked the location of the individuals daily during the 26 months of monitoring. With the locations georeferenced over time, we performed spatial analyses under two methods: Kernel utilization distribution with 95 and 50% probabilities (K-UD 95% and K-UD 50%, respectively) and the linear interval of use (ILU; referred to in other articles as *linear home range*). We used the UDOI index to quantify the overlap of action areas. We obtained 320 points in space time from 10 monitored females. The average home range of these individuals was 8.22 km² and 1.23 km² estimated by K-UD 95% and K-UD 50%, respectively. The average ILU was 35.10 km. The probability of overlap in the use of action areas between giant South American river turtles pairs was low. Mean UDOI index values were below 0.2 (K-UD 95%) and 0.33 (K-UD 50%). Our results suggest that the home ranges of the giant South American river turtles nesting in La Virgen, Cravo Norte, Arauca, are located in the main channel of the Meta River, as well as in its branches or channels, canals and flooded forests, between the inspection of Nueva Antioquia and Agua verde,

Vichada. The low rate of overlap of action areas suggests that the nesting giant South American river turtles of La Virgen do not have a single center of their home range or a place where they cluster after nesting. On the contrary, after nesting, they disperse along the Meta River and have several centers of their home range.

1.3 Introducción

El área de acción, rango de hogar o *home range* es la representación espacial de la interacción entre el entorno y la comprensión de un animal de dicho entorno, o sea, su mapa cognitivo (Börger, Dalziel, y Fryxell 2008; Powell 2000). Ocurre como resultado de un gran número de movimientos individuales que dan paso a patrones comunes de uso del espacio (Börger et al. 2008).

En la actualidad, una de las formas de cuantificar el área de acción es como la probabilidad de uso del espacio en el tiempo, calculada a partir de la ubicación de los animales en un paisaje (Powell 2000; Powell y Mitchell 2012; van Winkle 1975). Como resultado se obtiene la estimación cuantitativa del área en la cual los individuos de una especie realizan actividades como forrajeo, reproducción, exploración, descanso y refugio (Burt 1943).

El estudio de las áreas de acción ha permitido esclarecer algunas relaciones de factores biológicos con este parámetro. Por ejemplo, el tamaño corporal se ha relacionado de forma positiva con el área de acción en aves (Schoener 1968), lagartos (Perry y Garland 2002), y tiene una fuerte correlación en los mamíferos (McNab 1963). Otros factores como el sexo parecen influir con las áreas de acción en lagartos (Perry y Garland 2002).

En el caso particular de tortugas terrestres y acuáticas, se ha encontrado que, a parte del tamaño corporal, el hábitat parece tener un efecto importante en las áreas de acción. Esto ocurre debido a menores costos energéticos en la locomoción de los individuos y disminución de la oferta de alimentos en ambientes acuáticos, lo que provoca áreas de acción más extensas. Así mismo, la selección sexual parece ser otro de los factores que modelan las áreas de acción en estos organismos. Los machos de especies promiscuas

tendrían áreas de acción más grandes que las especies solitarias, dada la necesidad de aumentar su rendimiento reproductivo (Slavenko et al. 2016).

Las tortugas dulceacuícolas de la familia Podocnemididae, han mostrado una amplia variación intra e interespecífica de sus áreas de acción. Así pues, el sexo parece tener influencia en las áreas de acción, siendo más grandes para machos de la especie *Podocnemis unifilis* (Ponce De Leão, Famelli, y Vogt 2019). Ocurre lo contrario en *P. lewyana*, *P. sextuberculata* y *Peltocephalus dumerilianus* pues hembras reproductivas parecen tener áreas de acción más extensas que los machos dados sus largos desplazamientos en busca de playas para la anidación (Alzate-Estrada et al. 2020; Fachín-Terán, Vogt, y Thorbjarnarson 2006; De la Ossa-Velasquez y Vogt 2011). Además, se ha encontrado que los cambios estacionales del clima y los niveles de los ríos influyen en las áreas de acción, delimitando estacionalmente el uso del espacio por parte de los animales (Ponce De Leão et al. 2019).

En el caso particular de la charapa (*Podocnemis expansa*), el estudio de sus áreas de acción se limita solo a uno de los países donde se distribuye la especie (Brasil). En el estudio más actual (Hinderaker 2021) el área de acción para siete individuos fue estimada en 0.75 km²

En uno de estos, se estimó un área de acción media de 210.65 km² para 10 hembras adultas en el río Trombetas. Además, se encontró que durante el periodo de inundación, las hembras se desplazaron hacia los caños y bosques inundados (Castelblanco-Martínez, Vogt, y Klein 2005). El otro estudio se realizó con ocho hembras subadultas, también en el río Trombetas, donde se estimó un área de acción media de 33.3 km (LHR) y 0.37 km² (FK 95%). Allí, los individuos se localizaron en lagos y bosques inundados durante la época húmeda y en el canal principal del río durante la época seca (Souza 2012). Contrario a esto, en Colombia, no existe información sobre las áreas de acción de las charapas.

Por consiguiente, el estudio de las áreas de acción es de gran utilidad, pues permite complementar el conocimiento de la historia de vida que tenemos sobre las especies de interés, ayuda en la comprensión del uso del hábitat y permite implementar acciones explícitas para la planificación de la conservación de especies amenazadas (Fraser et al. 2018).

Por lo anterior, nuestro estudio pretende responder:

1. ¿Cuál es la ubicación y tamaño de las áreas de acción de *P. expansa* en el medio río Meta?
2. ¿Cuáles son las áreas de acción compartidas por dos o más individuos de *P. expansa* el medio río Meta?

Nuestra hipótesis es: la extensión del área de acción de las hembras anidantes de *P. expansa* en el medio río Meta se asocia a características internas como lo es el tamaño de los individuos.

1.4 Área de estudio

Este estudio se realizó en el río Meta, localizado en la Orinoquia colombiana. La zona evaluada corresponde a la parte media del río que se ubica entre los departamentos de Vichada, Arauca y Casanare, específicamente comprendido entre los municipios de La Venturosa (6.14722°N; -68.78972°W) al oriente y La Primavera (Vichada) (5.58420°N; -70.18339°W) al occidente. Este trayecto del río cubre cerca de 220 km de recorrido (figura 1-1) y atraviesa ecosistemas que incluyen bosques de galería y sabanas inundables.

El río Meta posee una extensión total de 804 km de recorrido desde su nacimiento en la cordillera oriental hasta su desembocadura al río Orinoco. Es un río de aguas blancas con alto contenido de sedimentos provenientes de los Andes orientales. Respecto al régimen hidrológico del río Meta, es de carácter monomodal, con caudales máximos de junio a agosto y mínimos de enero a marzo (Trujillo, Antelo, y Usma 2016).

Las características climáticas de la Orinoquia, entre ellas la precipitación y temperatura, son de carácter monomodal, con una época seca bien definida de diciembre a abril y una época de lluvias de mayo a noviembre (Guzmán, Ruíz, y Cadena 2014). La precipitación promedio anual en la parte media de la cuenca del río Meta se encuentra entre el rango de los 2.500 y 4.000 mm (Trujillo et al. 2016). La temperatura media del mes más caliente

supera los 28°C (marzo) y la precipitación media del mes más lluvioso supera los 350 mm (mayo).

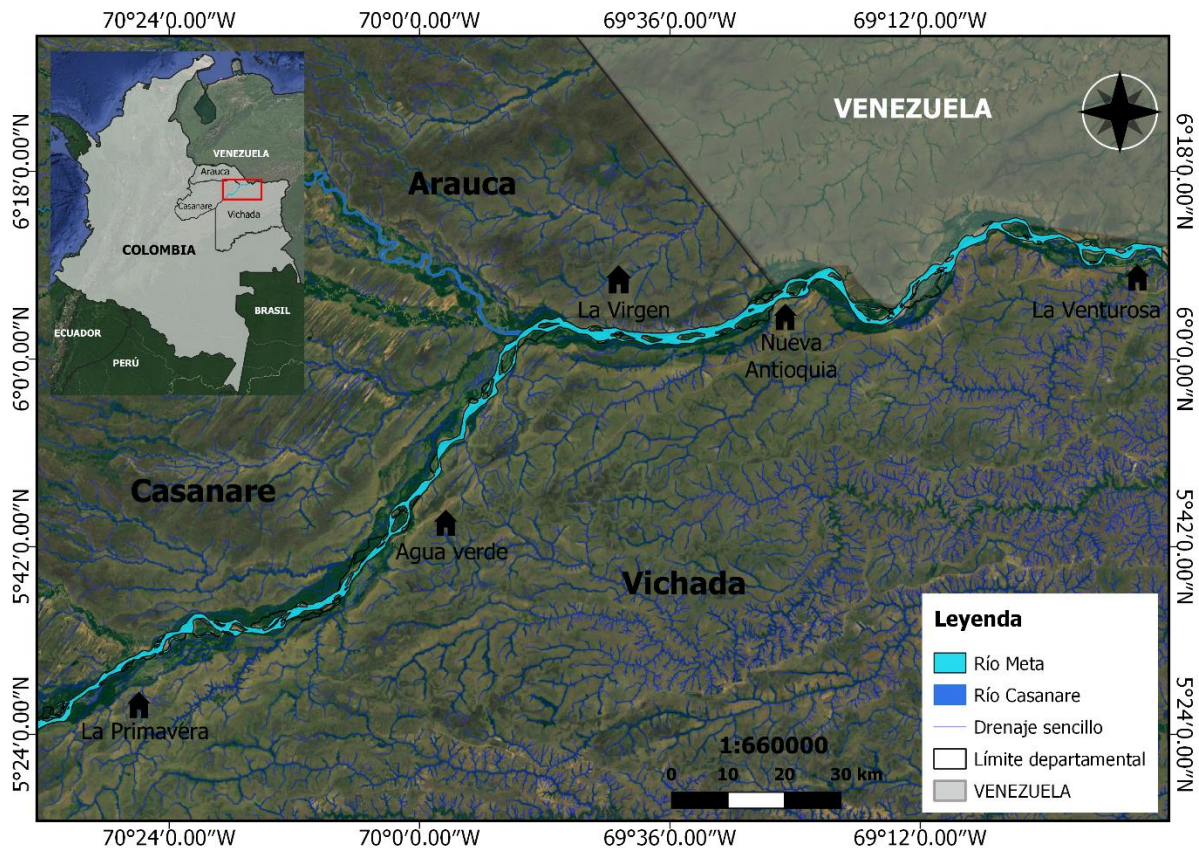


Figura 1-1: Área de estudio en la cuenca media del río Meta. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.

1.5 Metodología

1.5.1 Captura de hembras e instalación de transmisores

La captura de las hembras de *P. expansa* se realizó durante los meses de febrero y marzo del 2020 y 2021. Para lo anterior, un equipo de dos personas realizó patrullajes a la 1:00 am y 3:00 am, en diferentes playas del área de estudio. Las hembras fueron capturadas posterior al desove y se trasladaron a la estación de trabajo para su marcaje y la instalación

de los transmisores. Las hembras se marcaron con muescas triangulares en los escudos marginales (Figura 1-2) generando numeración individual, según Cagle (1939).



Figura 1-2: Hembra 28 (numeración consecutiva de las hembras que se han marcado en el río Meta). Foto de autoría propia.

A cada una de las ocho hembras capturadas en el primer año del estudio (2020) se les instaló un transmisor de seguimiento sónico de alta potencia (transmisor acústico CHP-87-L; Sonotronics®). Cada transmisor tiene una longitud de 80 mm y 12 g de peso, con batería de 18 meses de vida útil. Estos transmisores generan una señal auditiva única en un rango de 1 km para un seguimiento activo. Para el segundo año de la investigación (2021), cada una de las otras ocho hembras capturadas fueron equipadas con un transmisor acústico y uno de radio de muy alta frecuencia (VHF). El transmisor acústico se fijó al caparazón en el noveno escudo marginal derecho con tornillos, mientras el VHF se fijó en el octavo escudo marginal izquierdo (Figura 2-3). Los dos transmisores se cubrieron con masilla epóxica (Loctite EA 3463®) para evitar que el animal pudiera enredarse con otros objetos bajo el agua. Los individuos se liberaron 24 horas después de instalados los transmisores en el lugar (playa) de captura, cuando la masilla estuvo seca.



Figura 1-3: Hembra con transmisor acústico y VHF lista para ser liberada en la playa de captura. Foto de autoría propia.

1.5.2 Búsqueda, seguimiento de los individuos y colecta de la información

Se buscó a cada hembra una vez al día para disminuir el riesgo de pérdida de su ubicación, con intervalos mínimos de 24 horas entre ubicaciones consecutivas, para disminuir el efecto de autocorrelación temporal (Souza, 2012).

El seguimiento consistió en realizar búsquedas diarias de los individuos mediante el método homing, entre las 6:00 am y 6:00 pm, permitiendo la detección de la señal acústica por un hidrófono conectado a un receptor activo (MANTRAK, Sonotronics ®) cuya señal auditiva se escuchaba con ayuda de unos audífonos. Mientras la señal del transmisor VHF se detectó a través de una antena Yagui plegable conectada a un receptor de escaneo (ATS R410).

Adicionalmente, se realizó un seguimiento pasivo a través de seis receptores sumergibles fijos (SUR-3, Sonotronics ®) instalados en sitios estratégicos del área de estudio (figura 1-

4). Estos receptores supervisaban el movimiento de las hembras a partir de la detección de cada transmisor acústico. La importancia de estos receptores pasivos radica en que cada vez que un individuo con transmisor se encontrara dentro del rango de detección del receptor, este registraba el evento en su memoria integrada junto con la hora y fecha del evento. Esta información se descargaba a través de un puerto serie y permitió direccionar las búsquedas activas de los individuos. Una vez los individuos se alejaron del área donde se encontraban los receptores 1, 2 y 3 (Nueva Antioquia, La Belleza y La Virgen, respectivamente), estos fueron movidos a los caños Picapico y La Balsa para supervisar si los individuos entraban en dichos tributarios. Por último, el seguimiento se realizó en una canoa de madera con motor fuera de borda 15 HP, conducido por un asistente de campo a una velocidad promedio de 15 km/hora.

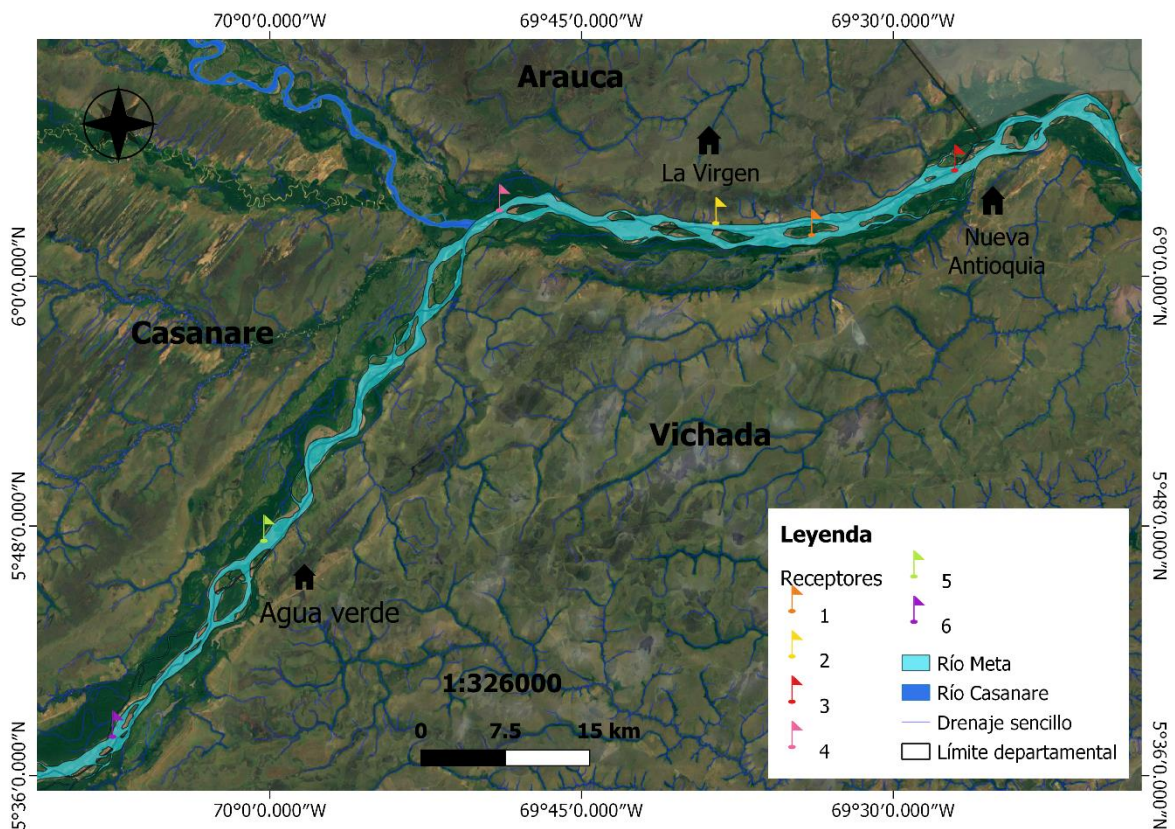


Figura 1-4: mapa con la ubicación de los receptores pasivos a lo largo del río Meta dentro del área de estudio. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.

Para cada localización se registró la fecha, hora, profundidad del río y coordenadas geográficas (DATUM WGS84) de cada individuo detectado usando un GPS modelo eTrex 30 Garmin o posterior. Los datos sobre el nivel del río durante los meses de estudio, fueron solicitados al IDEAM.

1.5.3 Análisis de la información

Para cada hembra marcada de *P. expansa*, se estimó su área de acción bajo dos métodos. El primero conocido como distribución de utilización de Kernel con probabilidades de 95% y 50% (K-UD 95% y K-UD 50%, respectivamente; expresados en km²). Bajo este método, se calcula el área más pequeña en función de una densidad probable (kernel) que depende de la concentración de localizaciones del individuo en el espacio. Los kernels a su vez están relacionados con la distribución de utilización (UD), la cual define el uso del espacio por parte del animal (van Winkle 1975; Worton 1989).

El segundo método se refiere al *Linear Home Range* (LHR) (Morales-Verdeja y Vogt 1997), el cual hemos adoptado en nuestro estudio con el nombre de Intervalo Lineal de Uso (ILU) (Naveda-Rodríguez, Cueva, y Zapata-Ríos 2018). Bajo este método se calcula la distancia (km) entre las localizaciones más alejadas en los que se ubicó el individuo y ha sido ampliamente utilizado para el estudio de las áreas de acción en tortugas dulceacuícolas (Fachín-Terán et al. 2006; Morales-Verdeja y Vogt 1997; Naveda-Rodríguez et al. 2018).

Las estimaciones de las áreas de acción bajo los dos métodos descritos arriba, se calcularon basadas en la combinación de las localizaciones en época seca y época de lluvias, dados los pocos registros que obtuvimos de los individuos durante la época de lluvias. Para el cálculo bajo el primer método, se usó el paquete *adehabitatHR* versión 0.4.19 (Calenge 2021) del software R versión 4.1.2 (R Core Team 2021). Como parámetro de suavizado (h), se usó el calculado por validación cruzada de mínimos cuadrados (hLSCV) dado que se ajustaba más a nuestros datos (múltiples kernels con baja concentración de localizaciones). Así, evitamos la sobre estimación de la presencia frecuente de las tortugas en áreas que en realidad no usaban. Para el cálculo del Intervalo Lineal de Uso (ILU), utilizamos la herramienta “*medir distancia*” del software QGIS versión 3.10 (QGIS Development Team 2019).

Para estimar el solapamiento entre las áreas de acción de los individuos, utilizamos la función `kerneloverlap` del paquete `AdehabitatHR`, bajo el índice UDOI (índice de solapamiento de la distribución de uso). Este índice mide la cantidad de solapamiento en el uso uniforme del espacio por dos individuos, bajo el supuesto que los individuos usan el espacio independientemente el uno del otro. Por lo tanto, valores =1 indican áreas de acción distribuidas uniformemente con 100% de solapamiento en el uso del espacio y valores >1 indican áreas de acción no distribuidas uniformemente y alto grado de solapamiento (Fieberg y Kochanny 2005).

Elaboramos mapas representativos de las áreas de acción (K-UD 95% y K-UD 50%) en el software QGIS versión 3.10 (QGIS Development Team 2019). Primero recortamos el Shapefile del río Meta para ajustarlo al área de estudio. El Shapefile de los tributarios de menor orden como los caños estaba incompleto por lo que fue necesario incluir el caño La Balsa de forma manual tomando como referencia una imagen satelital. Posterior a esto, importamos los resultados de las áreas de acción obtenidas en R y las recortamos acorde al área de estudio.

Realizamos una correlación de rangos de Spearman con el fin explorar la asociación entre el tamaño de las hembras (LRC) y el área de acción expresado en K-UD95%. Elegimos estas dos variables, luego de estimar una alta correlación entre las variables que miden el tamaño de los individuos (LRC y peso) y las que miden el área de acción (ILU, K-UD 50% y K-UD 95%).

Por último, exploramos la relación entre el tamaño de los individuos (variable independiente) con el área de acción, expresado en K-UD95% (variable dependiente). No usamos K-UD50% e ILU dada la alta correlación de estas variables con K-UD 95%. Para esto, utilizamos el software R versión 4.1.2 (R Core Team 2021).

1.6 Resultados

Obtuvimos 333 localizaciones (media, \bar{X} = 26, desviación estándar, DE= 24) de trece charapas hembra (*Podocnemis expansa*) durante 26 meses continuos de monitoreo, a lo

largo del río Meta, entre febrero del 2020 y abril del 2022. Estas localizaciones se obtuvieron para cada individuo en un intervalo de 34 a 414 días (\bar{X} = 175, DE= 140).

El área de acción promedio de estos individuos fue de 8.22 km² (rango= 0.65 – 36 km², DE= 11.44; tabla 1) y 1.23 km² (rango= 0.08 – 5.55 km², DE= 1.70; tabla 1-1) estimada mediante K-UD 95% (figura 1-5) y K-UD 50% (figura 1-6), respectivamente. El intervalo lineal de uso (mencionado en otros artículos como *lineal home range*) promedio fue de 35.10 km (rango= 1.6 – 107.9 km, DE= 34.51; tabla 1-1).

Tabla 1-1: Áreas de acción de hembras reproductoras de *P. expansa*, monitoreadas en el río Meta. **ID:** código del individuo; **Días:** días de monitoreo hasta la última localización del individuo **n:** número de localizaciones; **Tamaño:** longitud recta del caparazón (cm; LRC); **Peso:** (gr); **K-UD 95%:** distribución de uso de kernel basado en 95% de las localizaciones (km²); **K-UD 50%:** distribución de uso de kernel basado en 50% de las localizaciones (km²). **ILU:** Intervalo lineal de uso (km).

ID	Captura	Días	n	Tamaño (LRC)	Peso	ILU	K-UD 50%	K-UD 95%
13	feb-21	180	7	62.7	23.5	107.94	5.55	36.00
6	mar-20	256	42	65.5	27.9	60.78	1.62	18.32
2	feb-20	296	15	68.0	35.9	49.59	2.22	12.17
4	feb-20	91	37	63.2	27.9	28.77	1.61	7.91
15	feb-21	34	6	60.2	22.6	12.05	0.41	2.23
8	feb-20	414	49	65.5	27.9	26.27	0.21	1.56
7	feb-21	58	13	63.0	25.1	2.90	0.26	1.50
9	mar-20	98	37	72.6	45.2	6.37	0.22	1.21
5	mar-20	86	32	61.2	21.3	1.60	0.16	0.68
11	feb-20	403	82	62.4	25.7	9.48	0.08	0.65
14	feb-21	38	5	64.2	26.5	27.33	sr	sr
17	feb-21	38	4	70.4	34.4	27.25	sr	sr
12	feb-20	289	4	sr	sr	95.96	sr	sr
\bar{X}		175	26	65.0	28.6	35.1	1.2	8.2
DE		140	24	3.7	6.8	34.5	1.7	11.4

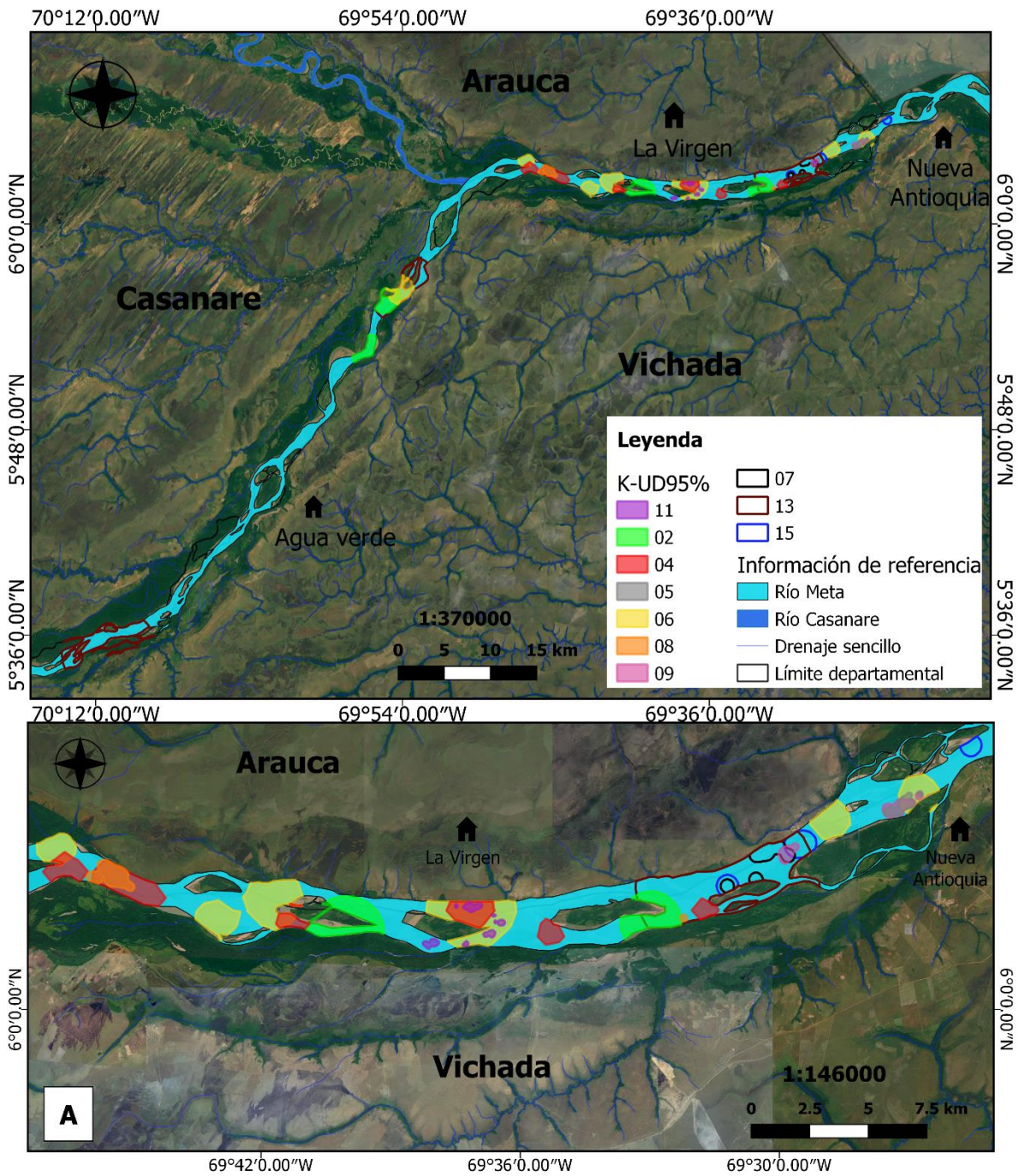


Figura 1-5: mapa de las áreas de acción estimada mediante K-UD 95% de *P. expansa*, en el río Meta, Colombia. Los recuadros con relleno en la leyenda identifican a los individuos capturados en el 2020. Los que no tienen relleno, a los capturados en el 2021. **A** muestra detalle de la sección superior de esta figura.

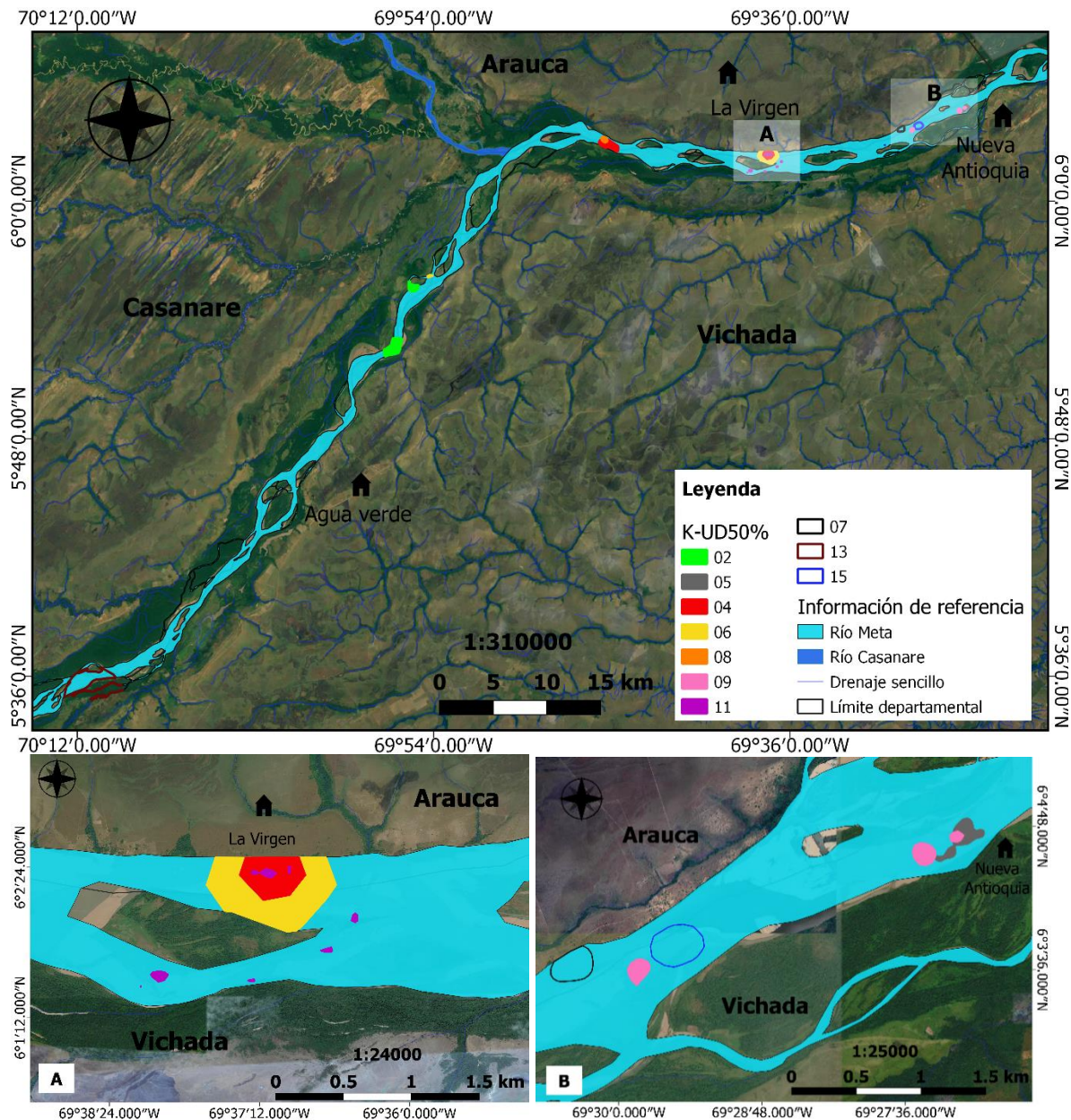


Figura 1-6: mapa de las áreas de acción estimadas mediante K-UD 50% de *P. expansa*, en el río Meta, Colombia. Los recuadros con relleno sólido identifican a los individuos capturados en el 2020. Los de relleno texturizado, a los capturados en el 2021. A y B muestran detalles de dos secciones de la figura superior.

La probabilidad de solapamiento en el uso de las áreas de acción entre parejas de charapas fue bajo. Los valores medios del índice UDOI estuvieron por debajo de 0.2

(rango= 0.14 – 0.19; tabla 1-2) y 0.33 (rango= 0.14 – 0.32; tabla 1-3) para las áreas de acción estimadas mediante K-UD 95% y K-UD50 %, respectivamente.

Encontramos siete áreas de acción K-UD 95% que se solaparon, es decir, áreas en las que mínimo dos individuos usaron el mismo espacio en el tiempo (figura 1-7). Respecto a las áreas de acción K-UD 50% sólo encontramos tres áreas de solapamiento (figura 1-8).

Por último, no encontramos asociación entre el tamaño de los individuos y la extensión del área de acción ($n=10$, $r_s= 0.24$, $p>0.5$).

Tabla 1-2: Probabilidad de solapamiento del área de acción K-UD 95%, entre hembras reproductoras de *P. expansa*, monitoreadas en el río Meta.

ID	02	04	05	06	08	09	11
02	1	0	0	0	0	0	0
04	0	1	0	0.01	0.28	0	0.05
05	0	0	1	0	0	0.001	0
06	0	0.01	0	1	0	0.005	0
08	0	0.28	0	0	1	0	0
09	0	0	0.001	0.005	0	1	0
11	0	0.05	0	0	0	0	1
\bar{X}	0.14	0.19	0.14	0.14	0.18	0.14	0.15
DE	0.38	0.37	0.38	0.38	0.37	0.38	0.37

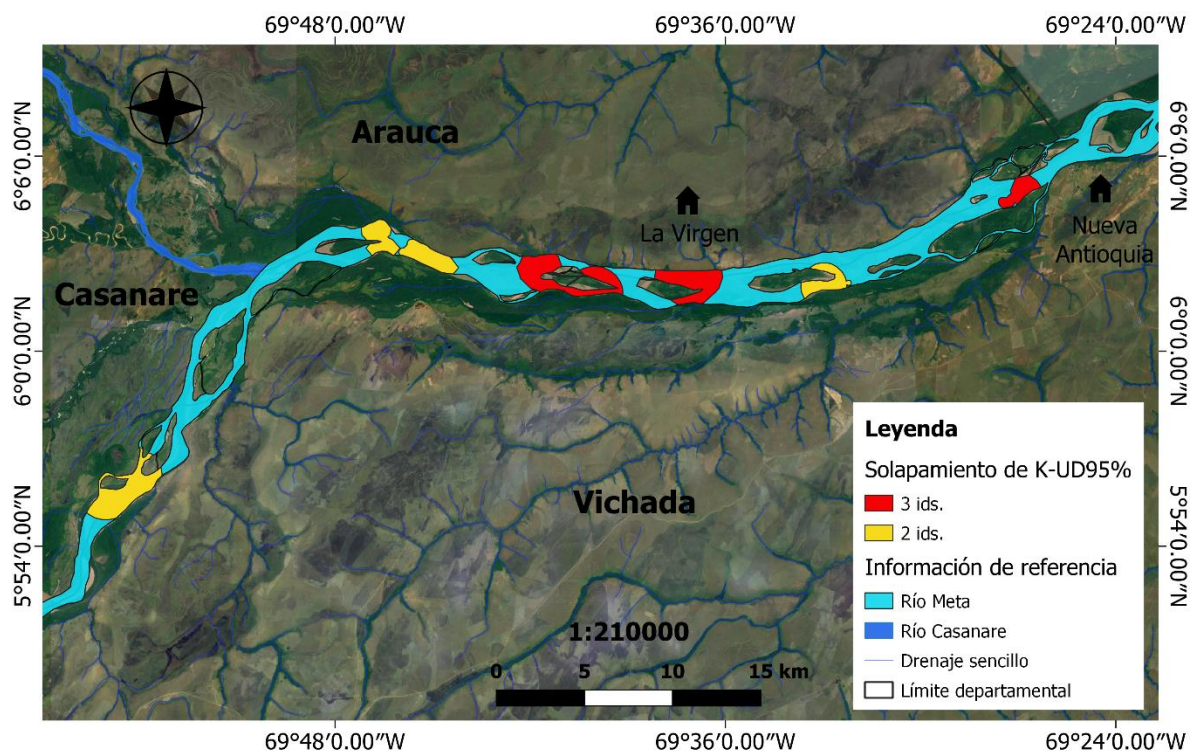


Figura 1-7: mapa de las áreas de acción K-UD95% solapadas por tres y dos individuos de *P. expansa* monitoreadas en el río Meta, Colombia.

Tabla 1-3: Probabilidad de solapamiento del área de acción K-UD 50%, entre hembras reproductoras de *P. expansa*, monitoreadas en el río Meta.

ID	02	04	05	06	08	09	11
02	1	0	0	0	0	0	0
04	0	1	0	0.04	0.06	0	1.13
05	0	0	1	0	0	0.001	0
06	0	0.04	0	1	0	0	0
08	0	0.06	0	0	1	0	0
09	0	0	0.001	0	0	1	0
11	0	1.13	0	0	0	0	1
\bar{X}	0.14	0.32	0.14	0.15	0.15	0.14	0.30
DE	0.38	0.51	0.38	0.38	0.37	0.38	0.52

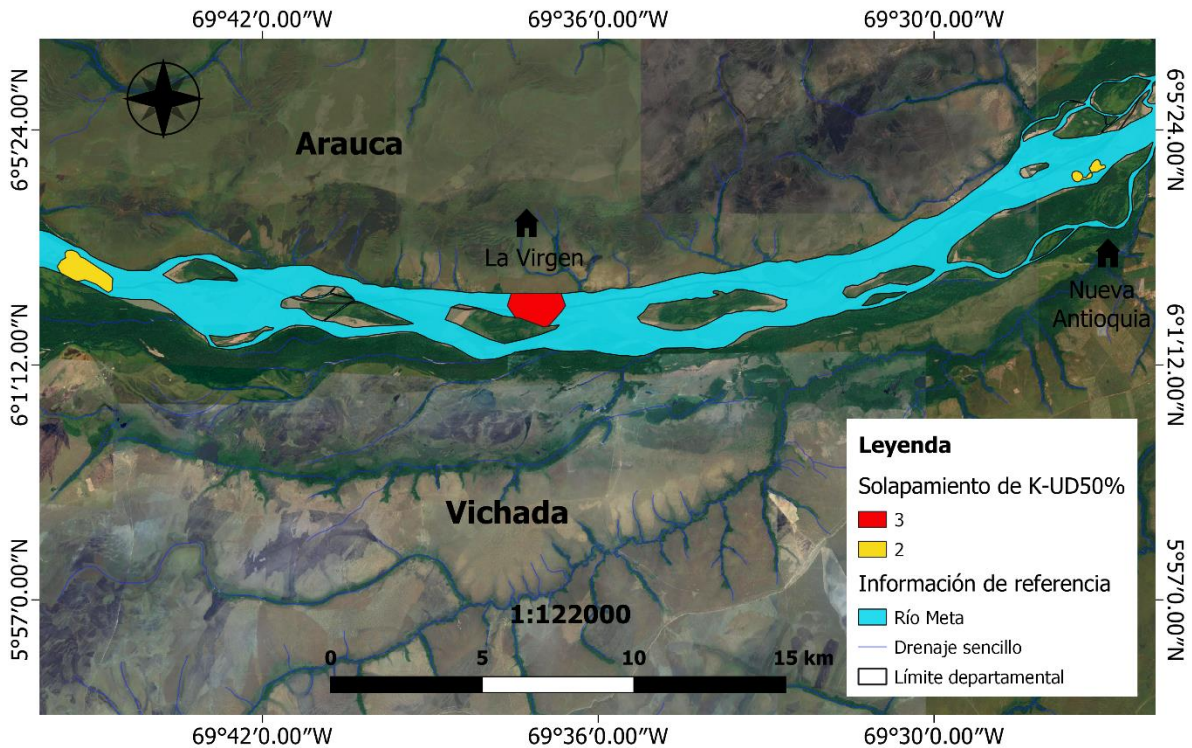


Figura 1-8: mapa de las áreas de acción K-UD50% solapadas por tres y dos individuos de *P. expansa* monitoreadas en el río Meta, Colombia.

1.7 Discusión

La estimación del tamaño y ubicación del área de acción para hembras reproductoras de *P. expansa* en el medio río Meta presentadas en este estudio, corresponde a la primera aproximación de la ecología espacial de la especie en Colombia. Nuestros resultados indican que las hembras hacen uso de amplias áreas de hábitat fluvial y de llanuras de inundación. Durante el periodo de aguas bajas (época seca) localizamos a los individuos de estudio en el canal principal del río y durante el periodo de aguas altas (época de lluvias) los localizamos en bosques inundados y tributarios menores como el caño La Balsa.

Encontramos una amplia variación en la extensión de las áreas de acción (K-UD 95% y K-UD50%) de las charapas hembras monitoreadas con valores altos de desviación estándar. Tal variación pudo ser efecto de no localizar a todos los individuos del estudio durante el ciclo hidrológico completo. Es decir, las áreas de acción de las charapas que sólo se

localizaron durante el periodo seco (ID 12, 02, 14, 17, 15, 05 y 07), representan áreas de acción parciales.

Hacer comparaciones de las áreas de acción obtenidas mediante técnicas y escalas temporales diferentes resulta inapropiado. Sin embargo, lo hacemos con el fin de divisar la magnitud de la variación a nivel intra e interpoblacional. Nuestros resultados del área de acción media estimada para 13 hembras reproductoras de *P. expansa* (K-UD 95%= 8.2 km²) en el río Meta durante un poco más de dos años de estudio fue más grande que la estimada para siete individuos de la especie en el río Jarú, Brasil (KDE 95%= 0.75 km²) a lo largo de 5 años de monitoreo (Hinderaker 2021). También fue mayor que el área de acción estimada para siete hembras subadultas en el río Trombetas (FK 95%= 0.37 km²) a lo largo de un año de estudio (Souza 2012). Lo anterior da evidencia de la alta dispersión de los individuos que habitan la cuenca media del Río Meta, Colombia. Aún cuando nuestros resultados reflejan un área de tamaño considerable, no parece reflejar la capacidad de movimientos post-anidación de algunos individuos de la especie monitoreados en el río Xingu donde se desplazaron distancias promedio de 405 km entre la playa de anidación y el sitio de última localización (rango= 196 – 725 km: n= 7) que puede ser equivalente al *LHR* (Carneiro y Pezzuti 2015).

Hallazgos similares se evidenciaron en un estudio en el que se comparaba el área de acción de 62 especies de tortugas, de las cuales 26 eran especies dulceacuícolas (Slavenko et al. 2016). Pese a que los autores usaron metodologías diferentes, la magnitud de las áreas de acción entre individuos de la misma población y especie variaron ampliamente.

Se ha reportado que las diferencias intraespecíficas en las áreas de acción pueden estar asociadas a la disponibilidad del hábitat y a la calidad del hábitat (Galois et al. 2002). En nuestro estudio no evaluamos ninguna característica asociada a las anteriores variables, pero podríamos sugerir que la disponibilidad de playas y remansos (pozos profundos) en el canal principal del río Meta, durante el periodo de aguas bajas, representa un recurso disponible importante para el uso de las hembras anidantes. Sin embargo, pensamos que tales diferencias en la extensión de las áreas de acción pudieron ser efecto de dos condiciones: no tener información de los movimientos de todas las charapas durante el periodo de aguas altas y el comportamiento más solitario de los individuos a la hora de

desplazarse; contrario al comportamiento social reportado para la especie en la cuenca del Amazonas (Vogt 2008).

Pese a que no medimos ninguna variable de la calidad del hábitat de las charapas, es importante destacar que, durante el periodo de aguas bajas, encontramos la mayor cantidad de centros de actividad de las áreas de acción (K-UD 50%) en el canal principal del río Meta. Específicamente entre la inspección de Nueva Antioquia Vichada y las bocas del río Casanare. En esta área, durante el periodo de aguas bajas, el tráfico de embarcaciones con motores fuera de borda es muy frecuente, pues coincide con la actividad pesquera para comercialización. El impacto negativo de las embarcaciones afecta directamente a las hembras reproductivas provocando lesiones (figura 1-9). Así mismo, existe evidencia del impacto negativo del tráfico fluvial sobre las tortugas de agua dulce, generando estrés fisiológico con consecuencias negativas en la dinámica poblacional de las especies (Selman, Qualls, y Owen 2013).



Figura 1-9: Evidencia de lesión a individuo del género *Podocnemis*, ocasionada aparentemente por embarcación. Foto tomada por autor en playa del área de estudio. Febrero de 2021.

El 15 % de las charapas con mayor extensión en sus áreas de acción (> 18 km²) fueron aquellas que mostraron desplazamientos hacia tributarios menores, caños y bosques

inundados (ids. 13 y 6). Por lo tanto, dichos desplazamientos aumentaron la diferencia en la extensión de las áreas de acción. Esta información permite pensar que el cambio en la disponibilidad de recursos y el cambio en la calidad del hábitat en el canal principal del río (mayor velocidad de corriente, mayor transporte de sedimentos, etc. Junk et al., 1989) durante el periodo de aguas altas, pudo ocasionar el desplazamiento de las tortugas al interior de caños y bosques inundados.

Resultados similares fueron hallados para *P. sextuberculata* en los ríos Japurá y Salimoes en Brasil. Las hembras salían de ecosistemas de *varzea* (equivalente a bosques inundados en Colombia) hacia el canal principal del río durante el periodo de sequía, en busca de playas para la anidación. Una vez el río comenzaba a aumentar su nivel durante el periodo de lluvias, las hembras de *P. sextuberculata* ingresaban de nuevo a los ecosistemas de *varzea* para alimentarse de las frutas y semillas de las plantas recién inundadas (Fachín-Terán et al. 2006).

Por otro lado, se ha descrito que el bajo solapamiento de las áreas de acción es un indicador de la territorialidad de los individuos (Powell 2000), sin embargo las bajas probabilidades de solapamiento halladas entre las áreas de acción de las charapas ($\bar{X}=0.15$ K-UD 95%), pudo ser efecto del comportamiento generalmente solitario de los individuos a la hora de moverse y a su alta dispersión (ver capítulo 2). Sin embargo, encontramos tres áreas de solapamiento entre Nueva Antioquia, Vichada y las bocas del río Casanare, en las cuales el uso del espacio fue compartido hasta por tres individuos durante el periodo seco del año 2020.

Por último, no encontramos relación entre el tamaño de las hembras y su área de acción. Resultados similares fueron encontrados para *P. unifilis* (Fachín-Terán et al. 2006). Lo anterior puede deberse a que no sólo las necesidades metabólicas de los individuos modelan el área de acción como ocurre en algunas tortugas (Slavenko et al. 2016) y mamíferos (Tucker, Ord, y Rogers 2014). Se ha encontrado que aspectos como el hábitat que ocupan los individuos (comparando hábitats terrestres, semiacuáticos y acuáticos) tienen una influencia importante en las áreas de acción. Hábitats acuáticos, donde se supone que los gastos energéticos de locomoción son menores y la abundancia y oferta de recursos como el alimento, escasos, obliga a los individuos a ampliar sus áreas de acción para satisfacer necesidades mínimas como alimentarse (Slavenko et al. 2016).

1.8 Conclusiones

Nuestros resultados sugieren que las áreas de acción de las hembras de *Podocnemis expansa* que anidan en La Virgen, Cravo Norte Arauca, se encuentran en el canal principal del río, así como en sus brazos o canales, caños y bosques inundados, entre la inspección de Nueva Antioquia y Agua verde, Vichada.

Durante la época de sequía (aguas bajas) las áreas de acción se concentran en el canal principal del río Meta, específicamente entre Nueva Antioquia, Vichada y las bocas del río Casanare. En esta zona se forman grandes playas de arena, recurso importante para la anidación de las charapas.

Pese a que no logramos localizar la mayoría de individuos durante toda la época de lluvias (aguas altas), nuestros resultados sugieren que las áreas de acción de las charapas durante esta época, se concentran en los caños y zonas forestales inundadas como bosques de galería y tributarios de menor tamaño como el caño La Balsa. Estas áreas proporcionan oferta de alimento y refugio para las charapas hembras.

Por otro lado, el bajo índice de solapamiento del área de acción de los individuos estudiados pudo ser efecto de la alta dispersión de las charapas a lo largo del río Meta y su comportamiento menos social a la hora de moverse y desplazarse, comparado con las charapas de la cuenca amazónica (Brasil). Dicho solapamiento fue evidente en el área donde se desarrolla el proyecto de conservación comunitaria para la especie (Proyecto Vida Silvestre).

Finalmente, no encontramos evidencia a favor de la variación en la extensión de las áreas de acción con el tamaño corporal de las hembras de *P. expansa* que anidan en La Virgen, Cravo Norte Arauca.

1.9 Referencias

Alzate-Estrada, Diego A., Vivian P. Páez, Viviana M. Cartagena-Otálvaro, y Brian C. Bock. 2020. "Linear Home Range and Seasonal Movements of *Podocnemis lewyana* in the Magdalena River, Colombia". *Copeia* 108(1):29.

- Börger, Luca, Benjamin Dalziel, y John M. Fryxell. 2008. "Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research". *Ecology letters* 11:637–50.
- Burt, William Henry. 1943. "Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals". *Journal of Mammalogy* 24(3):346.
- Cagle, Fred R. 1939. "A System of Marking Turtles for Future Identification". *Copeia* 1939(3):170–73.
- Calenge, C. 2021. "Home Range Estimation in R: the adehabitatHR Package". 1–60.
- Carneiro, Cristiane, y Juarez Pezzuti. 2015. "Podocnemis expansa (Giant Amazon River Turtle) post-reproductive migration". *Herpetological Review* 46(2):244–45.
- Castelblanco-Martínez, D. N., Richard C. Vogt, y G. Klein. 2005. *Resultados preliminares do estudo de telemetria em Tartaruga da Amazônia Podocnemis expansa na ReBio do Rio Trombetas, Pará-Brasil*.
- Fachín-Terán, Augusto, Richard C. Vogt, y John B. Thorbjarnarson. 2006. "Seasonal movements of Podocnemis sextuberculata (Testudines: Podocnemididae) in the Mamirauá sustainable development reserve, Amazonas, Brazil". *Chelonian Conservation and Biology* 5(1):18–24.
- Fieberg, J., y C. Kochanny. 2005. "Quantifying Home-Range Overlap: the Importance of the Utilization Distribution". *Journal of Wildlife Management* 69(4):1346–59.
- Fraser, Kevin C., Kimberley T. A. Davies, Christina M. Davy, Adam T. Ford, D. T. Tyle. Flockhart, y Eduardo G. Martins. 2018. "Tracking the conservation promise of movement ecology". *Frontiers in Ecology and Evolution* 6(OCT):1–8.
- Galois, Patrick, Martin Léveillé, Lyne Bouthillier, Claude Daigle, Steve Parren, y Martin Leveille. 2002. "Movement Patterns, Activity, and Home Range of the Eastern Spiny Softshell Turtle (*Apalone spinifera*) in Northern Lake Champlain, Québec, Vermont". *Journal of Herpetology* 36(3):402.
- Guzmán, D., J. F. Ruíz, y M. Cadena. 2014. *Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través de análisis de componentes principales (ACP)*. Vol. 85.
- Hinderaker, Sven Emil. 2021. "Spatio-Temporal Ecology of Amazonian Freshwater Turtles". Norwegian University of Life Sciences.
- Junk, W., P. Bayley, y R. Sparks. 1989. "The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems". Pp. 110–27 en *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*, editado por D. P. Dodge. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.
- De la Ossa-Velasquez, Jaime, y Richard C. Vogt. 2011. "Ecología populacional de *Peltecephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em dois tributários do Rio

- Negro, Amazonas, Brasil". *Interciencia* 36(1):53–58.
- McNab, Brian K. 1963. "Bioenergetics and the determination of home range size". *The American Naturalist* XCVII(894):133–40.
- Morales-Verdeja, Salvador A., y Richard C. Vogt. 1997. "Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*". *Copeia* 1997(1):123–30.
- Naveda-Rodríguez, Adrián, Rubén Cueva, y Galo Zapata-Ríos. 2018. "Space Use of Yellow-Spotted River Turtles (*Podocnemis unifilis*) in Yasuni National Park, Ecuador". *Chelonian Conservation and Biology* 17(1):37–43.
- Perry, Gad, y Theodore Garland. 2002. "Lizard Home Ranges Revisited: Effects of Sex, Body Size, Diet, Habitat, and Phylogeny". *Ecology* 83(7):1870.
- Ponce De Leão, Sofia, Shirley Famelli, y Richard C. Vogt. 2019. "Home Range of Yellow-Spotted Amazon River Turtles (*Podocnemis unifilis*) (Testudines: Podocnemididae) in the Trombetas River Biological Reserve, Pará, Brazil". *Chelonian Conservation and Biology* 18(1):10–18.
- Powell, Roger A. 2000. "Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators". Pp. 65–111 en *Research Techniques in Animal Ecology*, editado por L. Boitani y T. J. Fuller. New York: Columbia University Press.
- Powell, Roger A., y Michael S. Mitchell. 2012. "What is a home range?" *Journal of Mammalogy* 93(4):948–58.
- QGIS Development Team. 2019. "QGIS Geographic Information System".
- R Core Team. 2021. "R: A language and environment for statistical computing".
- Schoener, Thomas. 1968. "Sizes of Feeding Territories among Birds". *Ecology* 49(1):123–41.
- Selman, Will, Carl Qualls, y Jennifer C. Owen. 2013. "Effects of human disturbance on the behavior and physiology of an imperiled freshwater turtle". *Journal of Wildlife Management* 77(5):877–85.
- Slavenko, Alex, Yuval Itescu, Flora Ihlow, y Shai Meiri. 2016. "Home is where the shell is: Predicting turtle home range sizes". *Journal of Animal Ecology* 85(1):106–14.
- Souza, Michele Marques. 2012. "MOVIMENTAÇÃO E USO DO AMBIENTE POR SUBADULTOS DE *Podocnemis expansa* (TESTUDINES, PODOCNEMIDIDAE) NA RESERVA BIOLÓGICA DO RIO TROMBETAS, PARÁ". Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).
- Trujillo, Fernando, Rafael Antelo, y Saulo Usma. 2016. *Biodiversidad en la cuenca baja y media del río Meta*. editado por F. Trujillo, R. Antelo, y S. Usma. Bogotá D.C: Fundación Omacha, Fundación Palmarito, WWF.
- Tucker, Marlee A., Terry J. Ord, y Tracey L. Rogers. 2014. "Evolutionary predictors of

mammalian home range size: Body mass, diet and the environment". *Global Ecology and Biogeography* 23(10):1105–14.

Vogt, Richard. 2008. *Tartarugas da Amazônia*. Lima: Wust ediciones.

van Winkle, W. 1975. "Comparison of Several Probabilistic Home-Range Models". *The Journal of Wildlife Management* 39(1):118–23.

Worton, B. J. 1989. "Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies Stable". *Ecology* 70(1):164–68.

2. Movimientos de hembras anidantes de *Podocnemis expansa* (Testudines: Podocnemididae) y su variación estacional en el medio río Meta, Orinoquia colombiana

2.1 Resumen

El movimiento aparentemente intencionado de muchos animales se entiende como un cambio de la ubicación espacial de un individuo en el tiempo. Para muchas especies de tortugas, incluyendo las de agua dulce, los estudios sobre sus movimientos son escasos, pese a ser uno de los grupos de vertebrados más amenazados del mundo. En el caso de *Podocnemis expansa*, en Colombia, las estimaciones sobre sus movimientos se limitan a reportes en el río Caquetá en la Amazonia. En este estudio cuantificamos los movimientos de hembras reproductivas de *P. expansa* a lo largo de un ciclo hidrológico en el medio río Meta y su variación espacio-temporal entre los años 2020 y 2022. Para esto capturamos y marcamos 16 individuos y los equipamos con transmisores sónicos y de radio telemetría de alta frecuencia (VHF). Monitoreamos de forma activa y pasiva los individuos para obtener sus puntos de localización en el espacio-tiempo. Consideramos un movimiento como la distancia lineal entre dos ubicaciones sucesivas, asumiendo que los desplazamientos fueron unidireccionales. Dichas distancias se acumularon en el tiempo permitiendo la estimación de los movimientos de cada individuo. Obtuvimos 337 localizaciones en total y con base en 13 individuos documentamos desplazamientos dentro del canal principal del río Meta durante la época de aguas bajas. En la época de aguas altas, los individuos fueron localizados en canales secundarios del río Meta y caños adyacentes. El movimiento promedio mensual de las hembras osciló entre 2.5 a 22.9 km/mes (\bar{X} = 9.5 km; DE= 7.6). La distancia recorrida por los individuos en época seca varió entre 7.2 y 106.7 km (\bar{X} = 34.4 km; DE= 28.6). La distancia recorrida en época de lluvias varió entre 0.3 y 9.7 km (\bar{X} = 3.4 km; DE= 3.5). La distancia total recorrida por los individuos

durante todo el estudio, varió entre 7.2 y 108 km (\bar{X} = 39.8 km; DE= 30.5). En conclusión, los movimientos post-anidación de las hembras de *P. expansa* en el medio río Meta fueron bastante heterogéneos en cuanto a dirección y distancia. Tampoco lo hicieron en grupo como creímos. Por último, este es el primer estudio en el país en usar telemetría sónica y el primero en documentar los movimientos posteriores a la anidación de las charapas en Colombia y permitió comprobar la estacionalidad de los movimientos de las hembras anidantes de esta especie.

2.2 Abstract

The apparently intentional movement of many animals is understood as a change in the spatial location of an individual over time. For many turtle species, including freshwater turtles, studies on their movements are scarce, despite the fact that they are one of the most threatened vertebrate groups in the world. In the case of *Podocnemis expansa*, in Colombia, estimates of its movements are limited to reports in the Caquetá River in Amazonia. In this study we quantify the movements of reproductive females of *P. expansa* along a hydrological cycle in the middle Meta River and their spatio-temporal variation between 2020 and 2022. For the above purpose, we captured and tagged 16 individuals and equipped them with sonic and high frequency radio telemetry (VHF) transmitters. We actively and passively monitored the individuals to obtain their location points in space-time. We considered a movement as the linear distance between two successive locations, assuming that the movements were unidirectional. Such distances were accumulated over time allowing the estimation of the movements of each individual. We obtained 337 locations in total and based on 13 individuals we documented movements within the main channel of the Meta River during the low water season. During the high water season, individuals were located in secondary channels of the Meta River and adjacent streams. The average monthly movement of females ranged from 2.5 to 22.9 km/month (\bar{X} = 9.5 km; SD= 7.6). The distance traveled by individuals in the dry season ranged from 7.2 to 106.7 km (\bar{X} = 34.4 km; SD= 28.6). The distance traveled during the rainy season ranged from 0.3 to 9.7 km (\bar{X} = 3.4 km; SD= 3.5). The total distance traveled by individuals during the entire study ranged from 7.2 to 108 km (\bar{X} = 39.8 km; SD= 30.5). In conclusion, the post-nesting movements of *P. expansa* females in the middle Meta River were quite heterogeneous in terms of direction and distance. Neither did they do so in groups as we believed. Finally,

this is the first study in the country to use sonic telemetry and the first to document the post-nesting movements of charapas in Colombia and allowed us to verify the seasonality of the movements of nesting females of this species.

2.3 Introducción

El movimiento se entiende como un cambio de la ubicación espacial de un individuo en el tiempo (Nathan et al., 2008). Dependiendo del objetivo, los movimientos se pueden clasificar en varias categorías: dispersión, migración, forrajeo, movimiento dentro del parche, mantenimiento estacional, deambulación, nomadismo, búsqueda, alcance de hogar y congregación (Ovaskainen et al., 2016).

Particularmente, la dispersión hace referencia, en su sentido más amplio, a alejarse del lugar de nacimiento. Migración se define generalmente como el movimiento que es persistente, cíclico, no distraído por recursos que normalmente lo detendrían, con distintos comportamientos de salida y llegada, y energía reasignada para mantenerlos. La migración, en comparación con la dispersión, suele implicar un desplazamiento masivo a un lugar distante (Nathan et al. 2003).

En general, se ha encontrado evidencia acerca de algunas características que tienen influencia sobre los movimientos de las tortugas. Entre estos, se encuentra el sexo, el tamaño del cuerpo, la madurez reproductiva, las clases de edad, la disponibilidad de alimento, la estructura o calidad del hábitat y la estación (Doody, Young, y Georges 2002; Millar y Blouin-Demers 2011; Morreale, Gibbons, y Congdon 1984; Riedle et al. 2006; Roe, Brinton, y Georges 2009; Slavenko et al. 2016).

Para las tortugas dulceacuícolas, se ha descrito que los movimientos de los individuos son influenciados por el sexo (Doody et al. 2002; De la Ossa-Velasquez y Vogt 2011) y la estacionalidad (Alho y Pádua 1982; Alzate-Estrada, Paéz, et al. 2020; Carneiro y Pezzuti 2015; Fachín-Terán, Vogt, y Thorbjarnarson 2006; Hinderaker 2021; Ponce De Leão, Famelli, y Vogt 2019; Souza 2012) y se relacionan con la búsqueda de alimento, cortejo y apareamiento, búsqueda de lugares de asoleamiento, búsqueda de refugio y partida de un hábitat inadecuado (Gibbons et al., 1990). Adicionalmente, estos animales se desplazan

largas distancias que caracterizan las migraciones asociadas a cambios estacionales, movimientos a zonas de anidación para las hembras, movimientos de los machos en busca de hembras y a desplazamientos de dispersión, en el cual los individuos se separan de su sitio parental para establecerse fuera de este (Gallego-García, 2012; Gibbons et al., 1990).

Los podocnemididos tienen largos desplazamientos acuáticos (con excepción de las hembras cuando salen hacia las playas a anidar y los neonatos cuando emergen de los nidos para dirigirse al agua; Gallego-García, 2012) y sólo dos de sus especies poseen movimientos terrestres (*Podocnemis vogli* y *P. lewyana*). Un ejemplo de la alta capacidad de dispersión de *P. expansa*, se remonta a un reporte anecdótico en la década de 1990, sobre una hembra de *P. expansa*, desplazándose más de 400 km en la cuenca del río Caquetá en la Amazonia colombiana (von Hildebrand, Bermúdez, y Peñuela 1997).

Asimismo, se ha encontrado que, en esta familia de tortugas dulceacuícolas, los patrones de movimiento se dan en respuesta a los cambios en los niveles del río y los cambios estacionales del clima (Gibbons, 1986). Durante el periodo de aguas altas (época de lluvias), los individuos generalmente permanecen en sitios de alimentación, refugio y asoleamiento, mientras en el periodo de aguas bajas (época seca), los machos y las hembras adultas de algunas especies se desplazan hacia las zonas de reproducción (Carneiro y Pezzuti 2015; Fachín-Terán y Vogt 2004b; Fachín-Terán et al. 2006; Fachín Terán y Von Mülhen 2003; Hinderaker 2021). Sin embargo, dichas respuestas a diferentes condiciones pueden variar entre especies e incluso entre individuos de la misma población.

Particularmente, la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) es el miembro de la familia con reportes de mayores desplazamientos. Estudios realizados en ríos brasileños como Trombetas, reportan a las hembras moviéndose distancias cercanas a los 60 km (Hinderaker 2021) y a los 65 km (Moreira y Vogt 1990). Los dos estudios concuerdan que con el inicio de las lluvias, el aumento de los niveles del río estimula a las hembras a dejar las zonas de anidación, desplazándose hacia los bosques inundados donde parece que se alimentan (Hinderaker 2021; Moreira y Vogt 1990). Años después, dos estudios realizados con hembras de la especie, reportaron un comportamiento estacional en los movimientos de estos individuos. Durante la época seca, las hembras se encontraron en playas de anidación y canal principal del río Trombetas; mientras en el periodo de lluvias (inundación), se desplazaron a las cabeceras de los lagos, arroyos y bosques inundados

de aguas claras y negras de la amazonia (Castelblanco-Martínez, Vogt, y Klein 2005; Souza 2012). Ninguno de los estudios anteriores había logrado reportar los movimientos post-anidación de la especie. En el 2015, en el río Xingu, Brasil, se reportaron distancias desplazadas de hasta 725 km ($\bar{X}=405.1$ km), en donde las hembras se movieron de forma heterogénea en rutas que incluían el río Xingu abajo hasta el río Amazonas, al Archipiélago Delta y una hembra permaneció cerca a la playa de anidación (Carneiro y Pezzuti 2015).

En Colombia la estimación de los movimientos de *P. expansa* se remonta al reporte en el río Caquetá (Amazonas) mencionado arriba. En la Orinoquia no se han realizado estimaciones cuantitativas sobre los movimientos de las hembras de esta especie. Hacer generalizaciones respecto a los hallazgos de un individuo, en regiones diferentes, no sería lo más apropiado, dado que se trata de sistemas fluviales diferentes, con pulsos de inundación distintos, ecosistemas distintos y condiciones climáticas diferentes.

Por lo tanto, conocer los movimientos que realizan las hembras anidantes de esta especie, permitirá conocer hacia dónde se mueven y dónde se encuentran durante diferentes épocas del año. Qué otros recursos, además de las playas de anidación, son usados por las hembras adultas (lagunas, caños, rebalses, bosques inundados, etc.). Esta información nos acercará a la comprensión de su ecología y permitirá mejorar sus programas de conservación en esta zona del país, dado que las hembras reproductivamente activas son las de mayor valor para las poblaciones y su supervivencia es vital para el crecimiento y la recuperación de las poblaciones (Shaver et al. 2017; Wallace et al. 2008).

Por lo anterior, con este estudio pretendimos responder:

- 1) ¿Qué tanto se mueven las hembras de *P. expansa* en el río Meta?
- 2) ¿Cuáles son los movimientos que las hembras de *P. expansa* realizan luego de la anidación en el río Meta?
- 3) ¿Cómo el movimiento de las hembras de *P. expansa*, en el río Meta, se relaciona con el nivel del río?

Nuestras hipótesis son:

1. Las hembras de *P. expansa* se mueven centenas de kilómetros luego de la anidación, probablemente en grupos, como ocurre en la anidación.

2. Las hembras de *P. expansa* realizan migraciones reproductivas de forma estacional. Durante el periodo de aguas altas, se encuentran en caños y tributarios, mientras en el periodo de aguas bajas, retornan a las playas de anidación.
3. Los cambios en el nivel del río estimulan los movimientos de las hembras de *P. expansa*.

2.4 Área de estudio

Este estudio se realizó en el río Meta, localizado en la Orinoquia colombiana. La zona evaluada corresponde a la parte media del río que se ubica entre los departamentos de Vichada, Arauca y Casanare, específicamente comprendido entre los municipios de La Venturosa (6.14722°N; -68.78972°W) al oriente y La Primavera (Vichada) (5.58420°N; -70.18339°W) al occidente. Este trayecto del río cubre cerca de 220 km de recorrido en distancia a lo largo del río (Figura 2-1) y atraviesa ecosistemas que incluyen bosques de galería, morichales y sabanas inundables. Una descripción más detallada se encuentra en el numeral “1.4 Área de estudio” del capítulo 1.

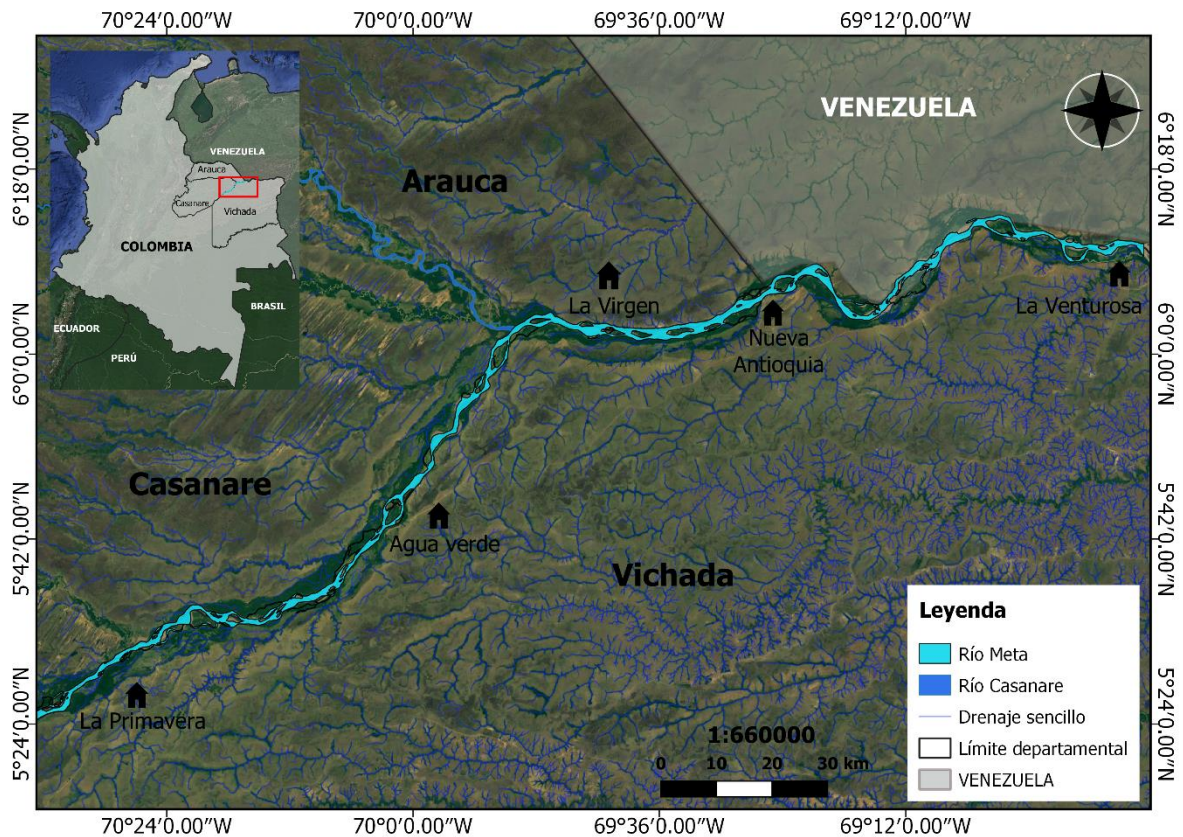


Figura 2-1: Área de estudio en la cuenca media del río Meta. Proyección UTM 19S, DATUM WGS84. Mapa de elaboración propia.

Respecto al régimen hidrológico del río Meta, es de carácter monomodal, con caudales máximos de junio a agosto y mínimos de enero a marzo (Trujillo, Antelo, y Usma 2016). Clasificamos el año hidrológico en dos categorías según la fluctuación en el nivel del río a partir de datos solicitados al IDEAM. Usamos estas dos categorías para analizar los cambios en los movimientos estacionales:

Aguas bajas: enero a finales de abril de 2020. Nivel del agua de 2 m o inferior.

Aguas altas: mayo a noviembre de 2020. Nivel del agua de 5 m o superior.

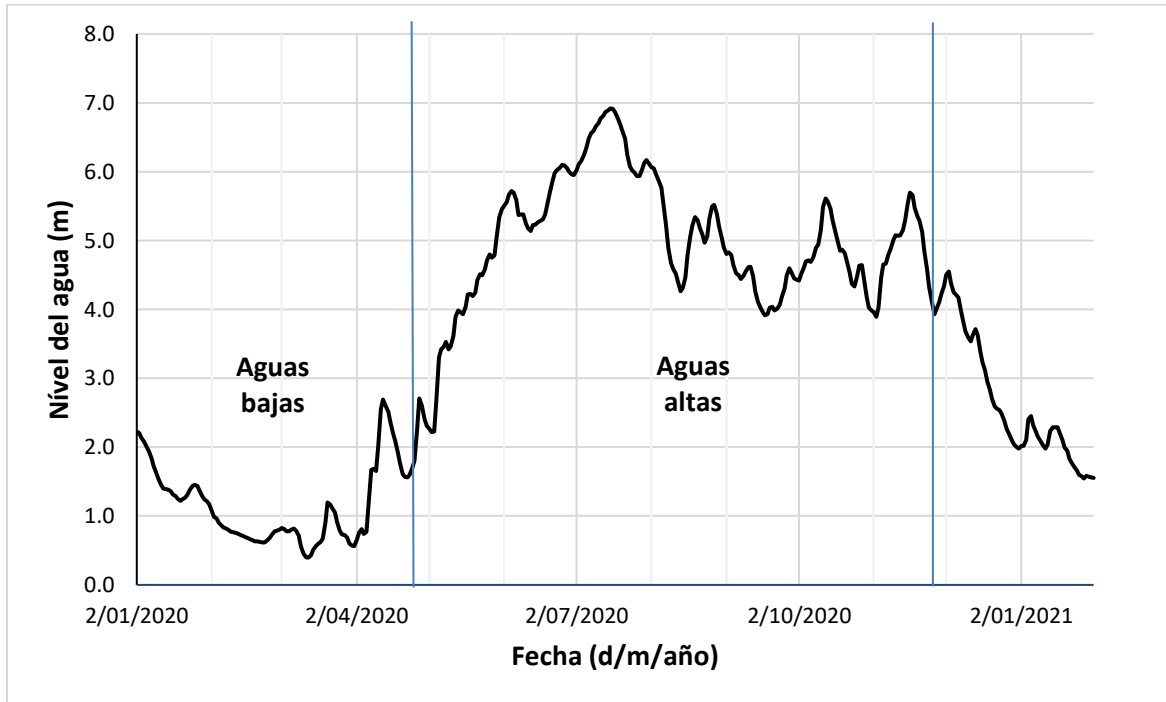


Figura 2-2: Nivel diario del agua en el medio río Meta de enero de 2020 a febrero de 2021 en el que se puede observar el ciclo periódico de aguas bajas y aguas altas. Datos proporcionados por (IDEAM 2022). Gráfica de elaboración propia.

2.5 Metodología

2.5.1 Captura de hembras e instalación de transmisores

La captura de las hembras de *P. expansa* se realizó durante los meses de febrero y marzo del 2020 y 2021. Las hembras fueron capturadas posterior al desove y se trasladaron a la estación de trabajo donde se midieron, pesaron y marcaron (Rueda-Almonacid et al. 2007).

A cada hembra capturada en el primer año del estudio (2020) se le instaló un transmisor de seguimiento sónico de alta potencia (transmisor acústico CHP-87-L; Sonotronics ®) y se realizó seguimiento activo a los individuos marcados cada 24 horas. Para el segundo año de la investigación (2021), cada hembra capturada fue equipada con un transmisor acústico y uno de radio de muy alta frecuencia (VHF). Los individuos se liberaron 24 horas después de instalados los transmisores en el lugar (playa) de captura, cuando la masilla

estuvo seca. Una descripción más detallada se encuentra en el apéndice 1.5.1 Captura de hembras e instalación de transmisores del capítulo 1.

2.5.2 Búsqueda, seguimiento de los individuos y colecta de la información

Se buscó a cada hembra una vez al día para disminuir el riesgo de pérdida de su ubicación, con intervalos mínimos de 24 horas entre ubicaciones consecutivas (Souza, 2012). El seguimiento activo consistió en realizar búsquedas diarias de los individuos a través de un equipo de telemetría sónica y VHF. Además, se realizó un seguimiento pasivo a través de seis receptores sumergibles fijos (SUR-3, Sonotronics ®) instalados en sitios estratégicos del área de estudio (figura 1-4). El seguimiento se realizó en una canoa de madera con motor fuera de borda 15 HP, conducido por un asistente de campo a una velocidad promedio de 15 km/hora. Para una descripción más detallada, remitirse al apéndice 1.5.2 Búsqueda, seguimiento de los individuos y colecta de la información del capítulo 1.

Para cada localización se registró la fecha, hora, dirección, coordenadas geográficas (DATUM WGS84) de cada individuo detectado usando un GPS modelo eTrex 30 Garmin o posterior. Se midió la profundidad del río con ayuda de un nailon sujetado a una pesa.

2.5.3 Análisis de la información

Con las localizaciones (Loc) georreferenciadas de cada hembra de *P. expansa* se estimó la distancia recorrida de cada individuo como la suma de todos sus movimientos consecutivos, asumiendo que fueron unidireccionales. Las distancias se acumularon en el tiempo y se calculó la distancia recorrida hasta la primera relocalización (Dreloc), la distancia promedio mensual (Dmes), distancia total recorrida (Dtotal) y distancia estacional recorrida (Dseco y Dlluvias) de cada individuo.

Realizamos una correlación de rangos de Spearman con el fin explorar la asociación entre el tamaño de las hembras, el número de días en los que ubicamos los individuos y la distancia total recorrida por cada individuo.

Para comparar los desplazamientos estacionales entre los individuos que tenían información para las dos épocas (Dseco y Dlluvias) realizamos una prueba de Kruskal-Wallis, luego de probar la normalidad y homocedasticidad de los datos. Nivel de confianza del 95%.

Por último, para probar la relación entre los movimientos de las charapas, a través de la D_{total} (variable independiente) y el nivel medio del río (variable dependiente) realizamos un modelo de regresión simple.

Los análisis de movimientos se realizaron a partir de la creación de mapas en QGis (versión 3.10.14). Las pruebas estadísticas se abordaron con R (versión 4.1.2, R Core Team, 2021).

2.6 Resultados

Durante el estudio se capturaron 16 hembras (ocho en el 2020 y ocho en el 2021) con un tamaño promedio (\bar{X}) de 65 cm (DE= 3.7 cm; rango= 60.2 – 72.6 cm; tabla 2-1). En 26 meses continuos de seguimientos, tres hembras no se relocalizaron y obtuvimos 333 localizaciones de 13 hembras restantes. De éstas, 12 se movieron río arriba luego de la anidación y sólo una se desplazó río abajo.

La distancia recorrida por cada individuo hasta la primera relocalización varió desde 0.5 – 81.0 km (\bar{X} = 18.4 km; DE= 24.0). Las tasas de movimiento mensual de las hembras oscilaron entre 2.5 a 22.9 km/mes (\bar{X} = 9.5 km; DE= 7.6). La distancia recorrida por los individuos en época seca varió entre 7.2 y 106.7 km (\bar{X} = 34.4 km DE= 28.6). La distancia recorrida en época de lluvias varió entre 0.3 y 9.7 km (\bar{X} = 3.4 km DE= 3.5). La distancia total recorrida varió entre 7.2 y 108 km (\bar{X} = 39.8 km; DE= 30.5).

No encontramos correlación entre el tamaño de las hembras y la D_{total} ($n= 12$, $r_s= 0.42$, $p>0.05$), pero sí encontramos una correlación positiva entre el número de días de seguimiento y la D_{total} de cada individuo ($n= 12$, $r_s= 0.67$, $p<0.05$). Por último, hubo fuerte evidencia en favor de que las hembras recorren mayores distancias en la época seca comparada con la época de lluvias ($n= 5$, $H= 8.25$, $p<0.005$).

Observando los movimientos individuales que las charapas realizaron en el río Meta, los agrupamos en tres categorías propuestas por Gibbons et al., 1990: en términos espaciales, movimientos de corta distancia (intrapoblacionales) y de larga distancia (extrapoblacionales); y en términos temporales, movimientos en época seca y época de lluvias.

Los movimientos de corta distancia fueron realizados por las hembras id. 07, 05, 15, 09, 17, 04, 14, 11 y 08 (figura 2-3). Estos individuos se desplazaron río arriba del sitio de captura – liberación, a excepción de id. 15, que lo hizo río abajo. Se movieron en un rango de 7.2 – 38.7 km (tabla 2-1).

Tabla 2-1: resumen del seguimiento a los movimientos de hembras reproductoras de *P. expansa* en el río Meta, monitoreadas mediante telemetría acústica y VHF. **Id:** código del individuo; **LRC:** longitud recta del caparazón; **Días:** número total de días en los que se registraron individuos; **Loc:** número de localizaciones; **Reloc:** número de días hasta la primera relocalización; **Dreloc:** distancia hasta la primera relocalización; **Dmes:** distancia recorrida por mes; **Dseco:** distancia recorrida durante el periodo de aguas bajas; **Dlluvias:** distancia recorrida durante el periodo de aguas altas; **Dtotal:** distancia total recorrida; **sr:** sin registro. LRC en cm. Todas las distancias se muestran en km.

Id	Inicio	LRC	Días	Reloc	Loc	Dreloc	Dmes	Dseco	Dlluvias	Dtotal
13	feb-2021	62.7	180	6	6	50.2	18.0	106.7	1.4	108.1
12	feb-2020	sr	289	166	14	81.0	sr	sr	sr	81.0
02	feb-2020	68.0	296	1	7	13.2	6.4	56.3	sr	56.3
06	mar-2020	65.5	256	1	41	4.0	7.2	61.0	0.3	61.3
08	feb-2020	65.5	414	3	52	24.0	2.8	38.7	2.5	41.2
11	feb-2020	62.4	403	1	88	0.7	2.4	23.2	9.7	32.9
14	feb-2021	64.2	38	16	5	25.7	22.8	28.9	sr	28.9
04	feb-2020	63.2	91	1	36	6.7	9.4	28.5	2.9	31.4
17	feb-2021	70.4	38	16	4	26.6	22.3	28.2	sr	28.2
09	feb-2020	72.6	98	1	36	0.5	4.0	12.8	0.4	13.2
15	feb-2021	60.2	34	7	5	3.4	11.6	13.1	sr	13.1
05	mar-2020	61.2	86	1	31	0.9	3.0	8.5	sr	8.5
07	feb-2021	63.0	58	2	12	1.8	3.7	7.2	sr	7.2
\bar{X}		65	176	17	26	18.4	9.5	34.4	2.9	39.3
DE		3.7	140	45	25	24.0	7.6	28.6	3.5	30.2

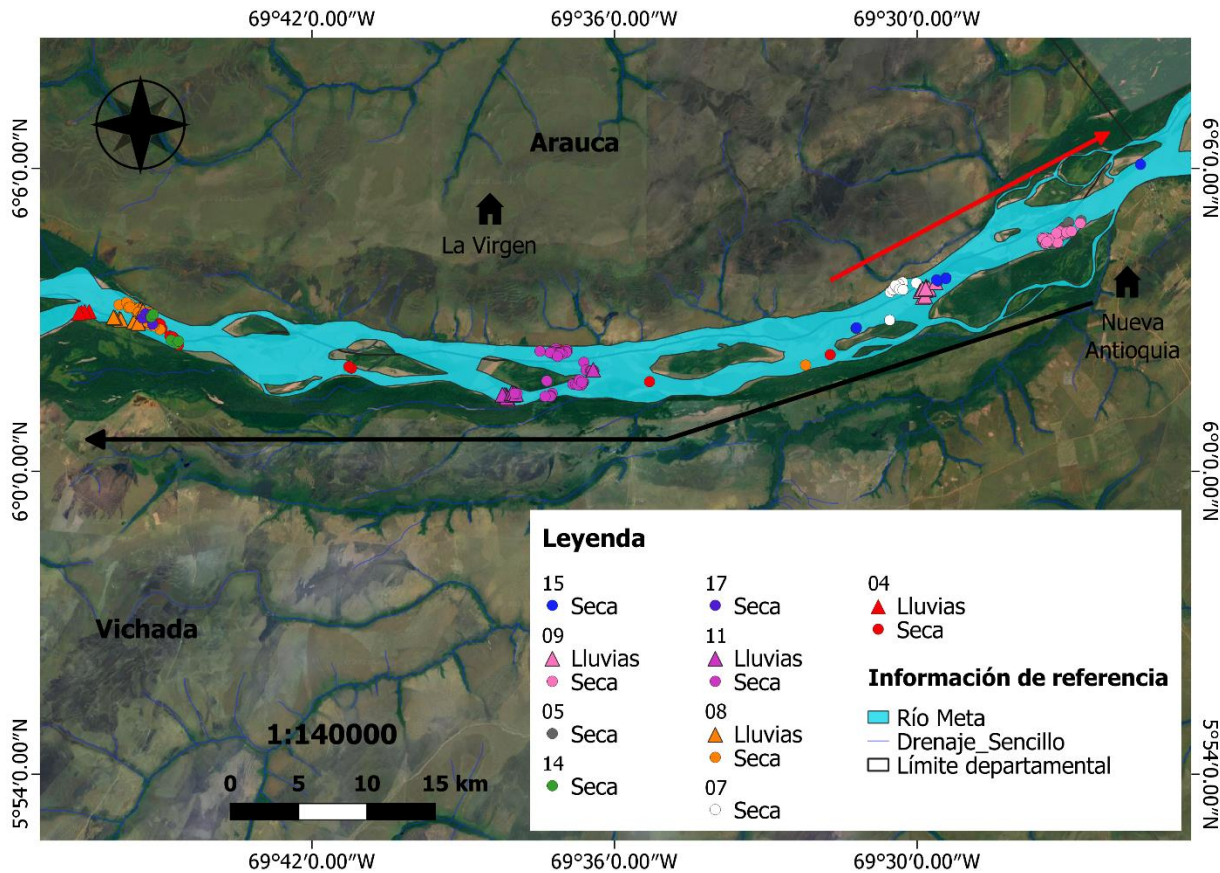


Figura 2-3: Localizaciones de las hembras de *P. expansa* que se movieron distancias cortas. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos (la flecha roja representa la dirección río abajo del id. 15, única hembra que se desplazó en esa dirección durante el estudio).

La charapa id. 08 fue la hembra que más tiempo logramos seguir (414 días) y el primer individuo que nos permitió hacer una idea sobre los movimientos estacionales de la especie. Durante cuatro meses (febrero a mayo) permaneció en el canal principal del río Meta, muy cerca a la boca del caño El Lipa. Sin embargo, una vez subió el nivel del río,

perdimos la señal y no fue detectada sino hasta ocho meses después (enero de 2021), de nuevo en el canal principal, muy cerca a la boca del caño.

Movimientos de larga distancia fueron realizados por las hembras id. 06, 02, 12 y 13 (figura 2-5). Estos individuos se desplazaron río arriba del sitio de captura – liberación, en un rango de 61.3 – 108 km (tabla 2-1).

La charapa 02 fue la hembra con el registro de mayor distancia desplazada hasta la primera relocalización tan sólo un día después de haber sido liberada. Se movió 13.2 km río arriba por el canal principal del río Meta, lo que nos dio una idea de lo rápido que se pueden desplazar algunos individuos. Siguió moviéndose río arriba hasta que perdimos su señal, en abril de 2020. Meses después, aún en periodo de aguas altas (diciembre de 2020), volvimos a detectar la señal, en un remanso a 6 km río abajo de la última ubicación en abril de 2020.

Por su parte, id. 12 fue localizada nueve meses después de su liberación, a 81 km río arriba, gracias a pescadores de la comunidad de Agua verde (Vichada). Durante una faena de pesca, el individuo fue capturado accidentalmente en un canal secundario del río Meta fue y liberado por los pescadores en el sitio. Allí permaneció durante un mes, hasta que perdimos definitivamente la señal. Sin embargo, este individuo fue buscado a lo largo de 200 km del río Meta durante los nueve meses iniciales donde no fue detectado.

Por último, id. 06 se desplazó por el canal principal del río Meta, 61 km río arriba del sitio de captura/liberación durante el periodo aguas bajas. Una vez aumentó el nivel del río, el individuo se desplazó hacia la boca de un meandro en desuso del río. Allí permaneció cerca de mes y medio y cuando el nivel del río estuvo en su máxima medida, perdimos la señal del transmisor. Volvimos a detectar el individuo en noviembre de 2020, cuando el nivel del río había descendido tres metros, en el mismo lugar de la última ubicación.

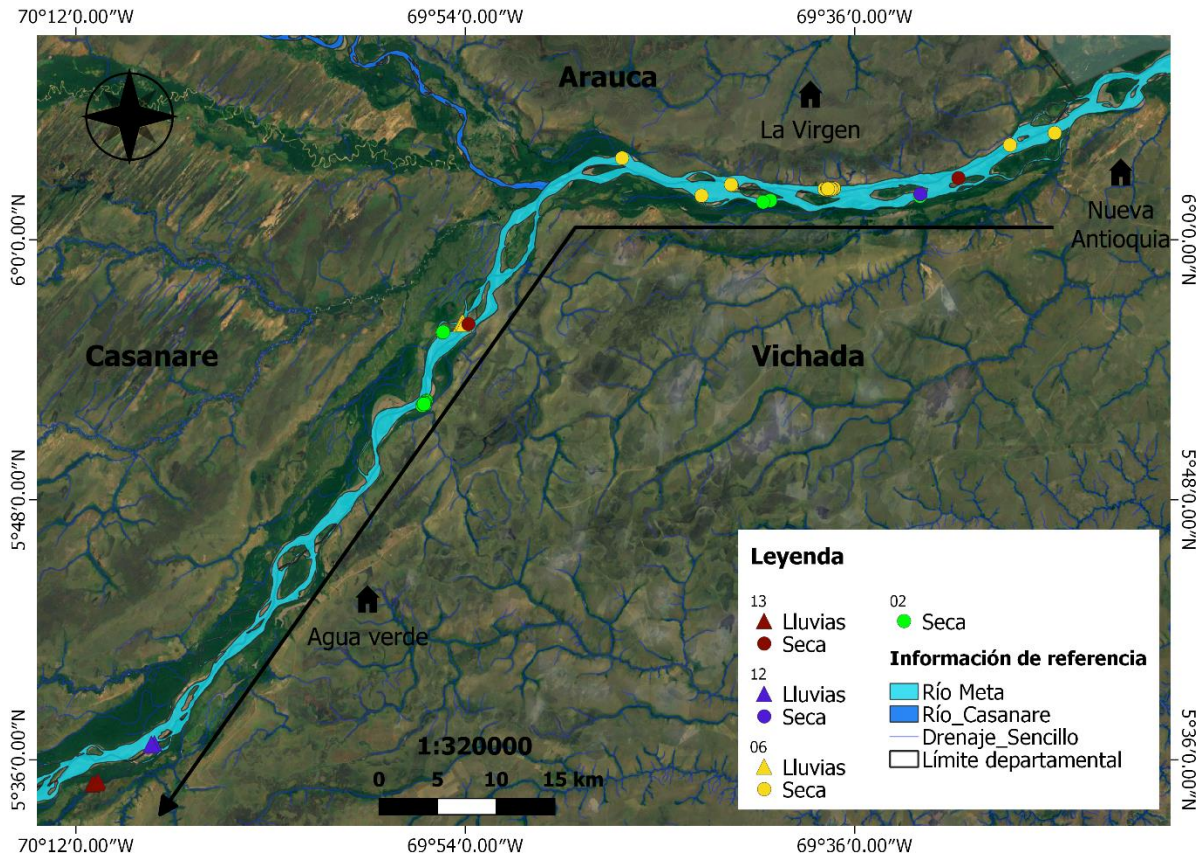


Figura 2-4: Localizaciones de las hembras de *P. expansa* que se movieron distancias largas. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos.

Respecto a los cambios temporales en los movimientos, durante el periodo seco (aguas bajas) los 13 individuos se movieron en el canal principal del río Meta y a medida que el nivel del río aumentaba (periodo de lluvias), dos de éstos se fueron desplazando hacia canales secundarios y caños.

La charapa id. 11 que se desplazó hacia un canal secundario, conocido localmente como “brazo El Bagre”, cuando el nivel del río ascendió (mayo de 2020). Allí permaneció, en el mismo lugar, tres meses, hasta perder la señal del transmisor. Cuatro meses después (noviembre de 2020), el individuo se detectó a 48 m de la última localización en el “brazo El Bagre”. Permaneció en este lugar hasta abril de 2021 cuando el nivel del río bajó y perdimos la señal definitivamente.

Así mismo, id. 13 fue la charapa que más distancia se desplazó (108 km, tabla 2-1; figura 2-6). Fue relocalizada a 50.2 km río arriba en el canal principal del río Meta, seis días después de su liberación. Perdimos la señal cuando el nivel del río aumentó y fue detectada dos meses después, a 53 km río arriba, al interior del caño La Balsa.

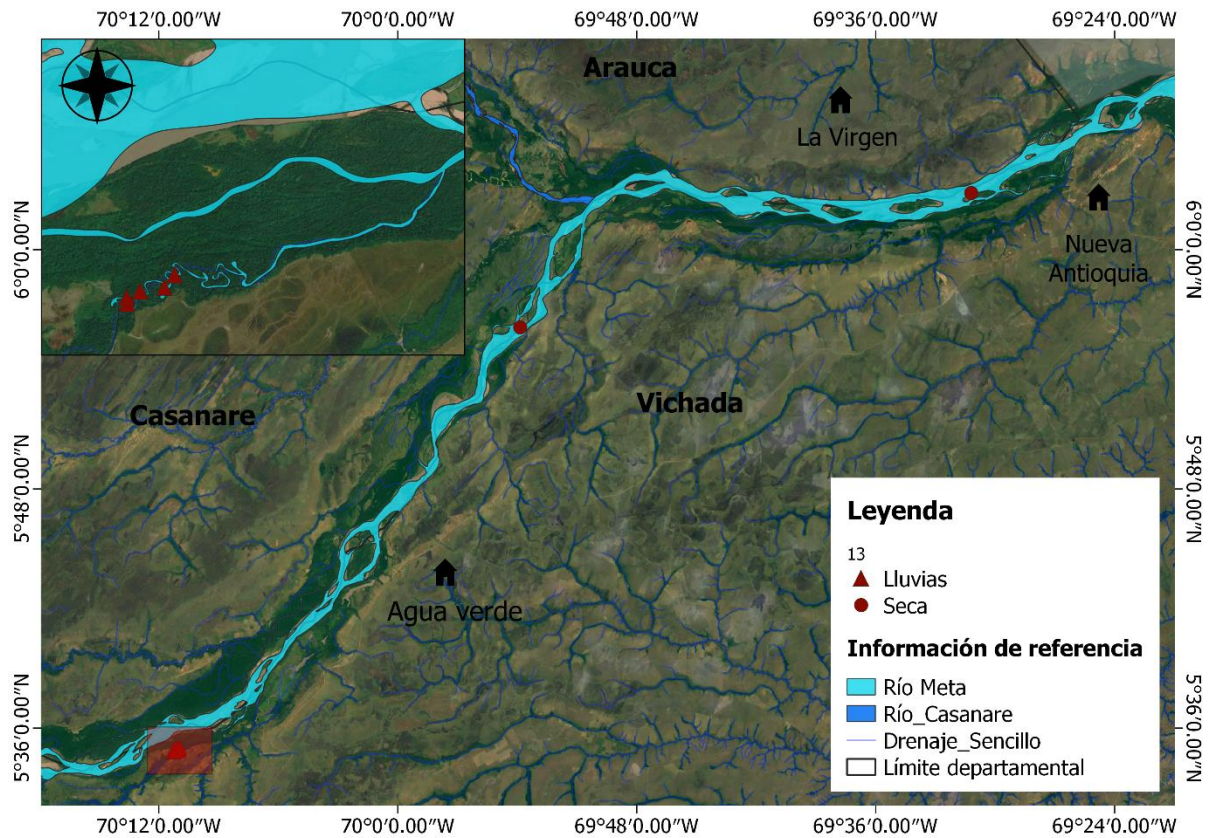


Figura 2-5: Localizaciones de la hembra id. 13 que mostró diferencia estacional en los movimientos. Los puntos y triángulos representan las localizaciones de cada individuo en las épocas seca y lluvias, respectivamente. La flecha representa la dirección de los movimientos. Se muestra en detalle las localizaciones al interior del caño La Balsa.

Por último, encontramos una relación estadísticamente significativa entre los movimientos de las hembras adultas de *P. expansa* y el nivel del río ($R^2= 82.3$; $r= 0.9$; $n= 9$; $p= 0.0001$; figura 2-6). La distancia total recorrida aumentaba a medida que el nivel del río descendía ($\text{Nivel del río} = 1/(0.0946451 + 0.12387 \cdot \sqrt{\text{Distancia}})$).

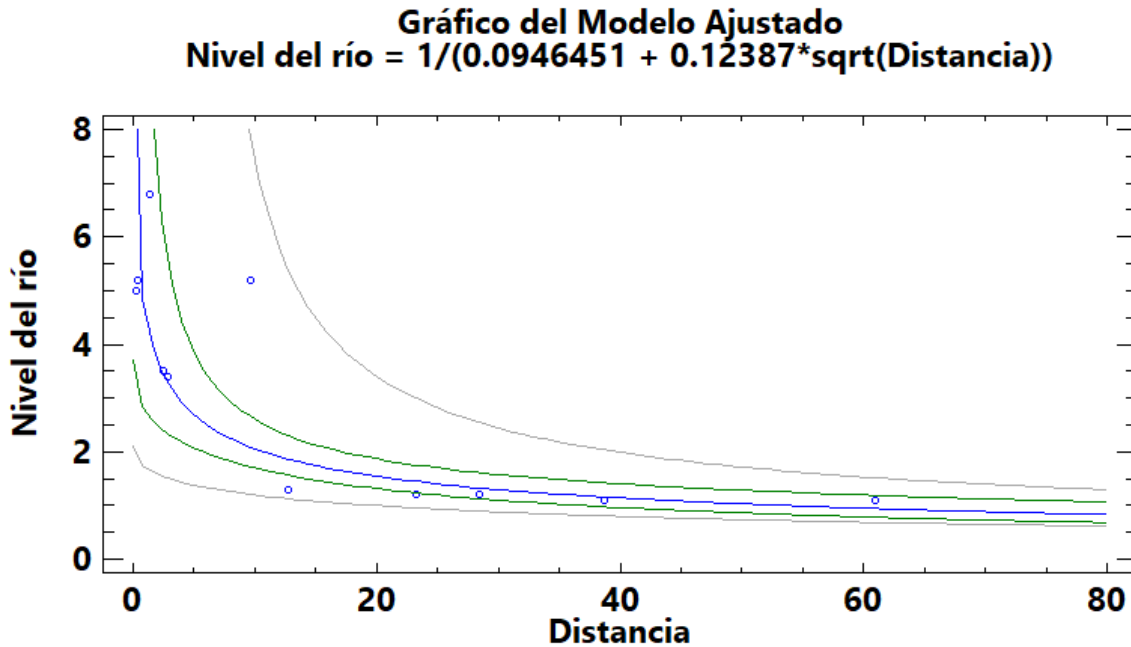


Figura 2-6: Modelo ajustado de la relación entre la distancia (x) total recorrida por las hembras de *P. expansa* y el nivel del río Meta (y).

2.7 Discusión

Las charapas reproductoras (*Podocnemis expansa*) del medio río Meta se mueven de forma muy heterogénea y sin un patrón claro que describa sus movimientos. Esa fue la primera idea al encontrar la amplia variación intraespecífica en las distancias estacionales y totales recorridas por los individuos durante el tiempo del estudio.

Nuestros resultados indican que cada individuo se desplazó a su ritmo (ver Dmes en tabla 2-1), unas distancias más largas que otros. Los hallazgos en la distancia total recorrida por las charapas en el río Meta (Colombia) procedente de este estudio, revelan la mayor distancia recorrida por la especie (108 km) durante un ciclo hidrológico completo. Otras investigaciones han revelado distancias totales recorridas de 22.7 km; 33.3 km y 65 km en el río Trombetas en Brasil (Castelblanco-Martínez et al. 2005; Moreira y Vogt 1990; Souza 2012) y de más de 60 km en el río Jaruá, Brasil (Hinderaker 2021). Pero ninguna de las anteriores dimensiona la magnitud de los desplazamientos que pueden lograr algunos

individuos tras la anidación. En un estudio realizado en el río Xingu, Brasil, las hembras se movieron distancias promedio de 405 km (rango= 196 – 725) (Carneiro y Pezzuti 2015). Sin embargo, las anteriores investigaciones se realizaron en diferentes escalas temporales y regiones geográficas diferentes, usando técnicas distintas, por lo que hacer una comparación con nuestros resultados resulta complejo y se presentan aquí con la idea de visualizar las distancias que estos animales se pueden desplazar.

Pese a que la mayoría de las hembras se desplazaron río arriba luego de la anidación durante el periodo seco, no lo hicieron en grupo como inicialmente lo creímos. Este comportamiento puede ser una ventaja sobre el riesgo de depredación humana mediante la pesca excesiva y no regulada que ocurre en el área de estudio durante los meses de aguas bajas (diciembre a abril). También, puede ser posible para evitar la competencia con otros individuos por recursos disponibles como alimento y refugio que luego puede traducirse en mayor supervivencia, crecimiento y éxito reproductivo (Swingland y Greenwood, 1983). O son menos sociales como se ha descrito para algunas zonas del amazonas brasileño (Vogt 2008).

Por otro lado, no encontramos una correlación significativa entre el tamaño de las hembras y la distancia total recorrida. Esto puede deberse a que no sólo la capacidad de movimiento derivado de las características morfológicas y biomecánicas del animal motivan largos desplazamientos, sino que otros componentes básicos entran en juego; como el estado interno de los individuos (fisiológico, neurológico; ¿por qué moverse?) y la capacidad de navegación (mecanismos sensoriales, cognitivos; ¿hacia dónde moverse?; Nathan et al., 2008) aspectos que deben abordarse en futuros estudios.

Encontramos una correlación positiva significativa entre el número de días en los que se localizó a los individuos y la D_{total} . Casi todos los individuos que se localizaron durante el ciclo hidrológico completo, fueron encontrados más lejos del punto inicial, que aquellos que fueron localizados menor tiempo. Dicha correlación sugiere la necesidad de tener ubicados a los individuos la mayor parte del tiempo del estudio y podría ser una consecuencia de las cortas distancias totales halladas para algunos individuos. Sin embargo, la corta distancia total recorrida por la charapa 11 durante 403 días de monitoreo sugiere que en el río Meta, las hembras adultas no se mueven juntas, ni en la misma dirección, ni recorren las mismas distancias luego de la anidación, como lo plantea nuestra hipótesis inicial.

Resultados contrarios fueron encontrados para hembras subadultas de *P. expansa* en el río Trombetas, Brasil y para *P. sextuberculata* en los ríos Japurá y Salimoes, Brasil. En estos estudios, pese al uso de diferentes metodologías, no se encontró evidencia de una relación entre la distancia total recorrida y el número de días de seguimiento (Fachín-Terán et al. 2006; Souza 2012).

Respecto a los movimientos post-anidación que realizan las hembras en el río Meta, evidenciamos movimientos de corta distancia y larga distancia a una escala espacial y estacionales en una escala temporal. los movimientos de corta distancia que realizaron las charapas, se pueden dividir en dos grupos: las que permanecieron en el mismo lugar, cerca de las playas de anidación durante la época seca (ids. 05, 09, 07 y 11) y las que se desplazaron más lejos del sitio de anidación, durante la época seca (ids. 08, 14, 04, 17 y 15). Del primer grupo se podría pensar que estuvieron activas en cortejo y cópula con los machos, o a la espera del nacimiento de los tortuguillos (Alho y Pádua 1982; Ferrara et al. 2014; Ferrara, Vogt, y Sousa-Lima 2013; Rueda-Almonacid et al. 2007; Trebbau y Pritcher 2018); mientras el segundo grupo, sugiere la necesidad de desplazarse a otras zonas para la búsqueda de recursos.

Se podría pensar que lo anterior puede ser efecto de la pérdida de la señal de los transmisores de algunos individuos durante el periodo de lluvias, sin embargo, la charapa 11, permaneció muy cerca de la playa de anidación durante gran parte del año y fue detectada durante este periodo. Incluso, permaneció exactamente en un mismo sitio, durante casi dos meses, hacia el final de la época seca. Esto sugiere nuevas ideas. ¿Es posible que este individuo hubiera estado durante parte de este periodo?

Este fenómeno se ha descrito para varias tortugas suramericanas como *Mesoclemmys dahli*, *Rhinoclemmys melanosterna*, *Trachemys callirostris* (Forero-Medina, Cárdenas-Arevalo, y Castaño-Mora 2011; Forero-Medina et al. 2012; Gallego-García 2012) durante el periodo seco, pero no se ha descrito para *P. expansa*. Sería muy interesante que futuros estudios se encarguen de probar dicho planteamiento.

Por otro lado, nuestros resultados de id. 08 (capturada en el 2020) detectada al inicio del periodo de lluvias (aguas altas) cerca a la boca del caño El Lipa, nos dio un indicio sobre el comportamiento de la especie durante este periodo, descrito previamente en el río

Trombetas (Brasil) para las charapas (Castelblanco-Martínez et al. 2005; Souza 2012). Asumimos que durante el tiempo que no se detectó (junio a diciembre de 2020), pudo estar al interior del caño. Realizamos búsquedas en el caño, pero no fue detectada. Sin embargo, no fue posible cubrir toda el área del caño. Ya en el 2021, la charapa 13 nos permitió corroborar lo anterior. Perdimos la señal del transmisor al inicio del periodo de lluvias cuando aún se encontraba en el canal principal del río Meta y la detectamos meses después, al interior del caño La Balsa, Primavera Vichada.

Respecto a los movimientos de larga distancia y estacionales que realizaron los individuos 13, 02, 06 y 09 nos llevan a pensar, que las charapas escapan de las condiciones adversas ocasionadas por la creciente del canal principal del río Meta en el periodo de lluvias hacia tributarios menores como caños dadas las características de menor velocidad de corriente y vegetación inundada que se presentan allí que brinda alimentación y refugio (Junk et al., 1989; Moll & Moll, 2004). Así mismo, dados sus hábitos alimenticios principalmente herbívoros, la baja disponibilidad de macrófitas y otra vegetación sobre el canal principal del río Meta, obligaría a las charapas a desplazarse hacia los caños y bosques inundados que proveen mayor disponibilidad de frutos, semillas y otras materias vegetales, importantes para la alimentación de esta especie (Vogt 2008).

Por ejemplo, el caño La Balsa, donde encontramos a la charapa 13 durante la temporada de aguas altas, provee recursos para la alimentación y refugio. Específicamente, árboles ribereños como Bucare (*Erythrina sp*), Higuerón (*Ficus sp*), Jobo (*Trichilia sp*) y otras especies vegetales se encontraban en fructificación y según los locales, son plantas que consumen las charapas (Eisemberg et al. 2017; Figueroa F., Fachín-Terán, y Duque 2018; Trebbau y Pritcher 2018).

De igual forma, fue difícil detectar a id. 13 cuando se encontraba muy cerca de vegetación inundada, lo que nos permitió pensar que se encontraba refugiada. Sin embargo, todas estas son suposiciones que deben ser probadas mediante investigaciones direccionadas a evaluar estas hipótesis.

Además de lo anterior, los movimientos estacionales realizados por estos mismos individuos (ID 13, 12, 02 y 06) pero la no detección de estos individuos en el área de

reproducción inmediatamente en el ciclo anual siguiente, sugiere que estos individuos no realizan una migración anual para la anidación o no se reproducen todos los años. Por lo que se podría pensar que las charapas en el río Meta se tratan de migrantes facultativos que realizan migraciones intermodales (*to-and-fro migration* o “two worlds”). Es decir, en un extremo de la ruta migratoria se da la reproducción y en el otro extremo ocurre posiblemente la cría, refugio y forrajeo (Dingle y Drake 2007; Ferrara et al. 2014). Nuestros resultados no permiten evidenciar la fidelidad al sitio de anidación, dado que los individuos monitoreados no se detectaron en el área de reproducción el año inmediatamente siguiente de haberlas liberado en la playa de anidación y captura. Lo que nuestros resultados sí permiten evidenciar, es que una de las hembras reproductoras monitoreadas se dispersó de un lugar de reproducción a un lugar de posible cría, forrajeo, refugio. Evidenciamos una parte de una posible ruta migratoria (Dingle 2014). Respecto a la variación espacio temporal en los movimientos de *P. expansa*, nuestros resultados indican que los desplazamientos de las charapas son estadísticamente más largos durante el periodo seco (aguas bajas) contrastado con el periodo de lluvias (aguas altas). Esto concuerda con lo encontrado para otras especies del género como *P. lewyana* (Alzate-Estrada, Páez, et al. 2020), *P. sextuberculata* (Fachín-Terán et al. 2006) y *P. unifilis* (Bock, Páez, y Pérez 1998; Ponce De Leão et al. 2019).

Lo anterior confirma la idea de que la mayoría de los individuos, no todos, se encuentran activos y desplazándose posiblemente en busca de lugares con recursos disponibles para la alimentación, refugio, etc. luego de la anidación durante el periodo seco (Fachín-Terán y Vogt 2004a; Fachín-Terán, Vogt, y Thorbjarnarson 2003; Fachín-Terán et al. 2006; Ponce De Leão et al. 2019).

Efectivamente los cambios en el nivel del río estimulan a las hembras a moverse. A medida que el nivel medio del río disminuía, la distancia total recorrida por las hembras adultas de *P. expansa* aumentaba. Probablemente, para las charapas sea más fácil desplazarse con menores velocidades de corriente que se presentan cuando el nivel del río desciende (Moll y Moll 2004).

Finalmente, pero no menos importante, este es el primer estudio cuantitativo sobre los movimientos de *Podocnemis expansa* en Colombia y el primero en utilizar telemetría acústica para monitorear dichos movimientos. Las nuevas tecnologías están permitiendo

estudiar los movimientos de los animales a una escala más fina que nos permitirá comprender mejor el marco conceptual general de la ecología de movimiento.

2.8 Conclusiones

Encontramos una amplia variación intraespecífica en los movimientos de hembras anidantes de *Podocnemis expansa* a lo largo de un ciclo hidrológico completo en el medio río Meta. Durante este tiempo, las charapas realizaron movimientos de corta y larga distancia, y fue posible observar los movimientos durante la época seca y de lluvias, descritos previamente para la especie en otras áreas de su distribución. Sin embargo, no se movieron en grupo como inicialmente lo predijimos dados sus hábitos gregarios para la anidación.

Con nuestros resultados no encontramos evidencia de que las charapas realicen migraciones anuales reproductivas, sino más bien se dispersan de un sitio de reproducción y anidación a un sitio de probable alimentación y refugio. Sugerimos que *P. expansa* hace uso de recursos como playas, canal principal del río, remansos del río, meandros del río en desuso, y pequeños tributarios como el caño La Balsa y posiblemente el caño El Lipa a lo largo de 108 km lineales aproximadamente del río Meta, en un ciclo hidrológico anual. Allí realiza sus actividades diarias y de vida como búsqueda de alimento, refugio, sitios de anidación, ¿sitios de estivación?, sitios de reproducción que tendrán un impacto a escala ecológica.

La relación significativa encontrada entre la distancia total recorrida por las hembras de *P. expansa* y el nivel medio del río Meta, sugiere la necesidad de ampliar el área del Proyecto Vida Silvestre (PVS) y reafirma la importancia de vigilar el área cuando los niveles del río están bajos, periodo que concuerda con la época seca y la anidación de la especie.

Por último, recomendamos a las autoridades pertinentes y entes de control como como la Armada Nacional de Colombia, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP y al Instituto Colombiano Agropecuario – ICA, planificar y ejercer el ordenamiento pesquero en el territorio (cuenca media y baja del río Meta). Además, es necesario realizar un control sobre la extracción y el comercio ilegal de la fauna silvestre y sus derivados y control en

las artes de pesca prohibidas. Estas simples acciones son necesarias para proteger la especie en esta importante área de su distribución.

2.9 Referencias

- Alho, Cleber J. R., y Luiz F. M. Pádua. 1982. "Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae) in Brazil". *Canadian Journal of Zoology* 60(1):97–103.
- Alzate-Estrada, Diego A., Vivian P. Paéz, Viviana M. Cartagena-Otálvaro, y Brian C. Bock. 2020. "Linear Home Range and Seasonal Movements of *Podocnemis lewyana* in the Magdalena River, Colombia". *Copeia* 108(1):29–38.
- Alzate-Estrada, Diego A., Vivian P. Paéz, Viviana M. Cartagena-Otálvaro, y Brian C. Bock. 2020. "Linear Home Range and Seasonal Movements of *Podocnemis lewyana* in the Magdalena River, Colombia". *Copeia* 108(1):29.
- Bock, Brian C., Vivian P. Paéz, y Néstor F. Pérez. 1998. "Estudio Preliminar con Radiotelemetría sobre desplazamientos de hembras de la tortuga *Podocnemis unifilis* en el río Caquetá, Amazonas, Colombia". *Actual. Biol.* 20(68):29–36.
- Carneiro, Cristiane, y Juarez Pezzuti. 2015. "*Podocnemis expansa* (Giant Amazon River Turtle) post-reproductive migration". *Herpetological Review* 46(2):244–45.
- Castelblanco-Martínez, D. N., Richard C. Vogt, y G. Klein. 2005. *Resultados preliminares do estudo de telemetria em Tartaruga da Amazônia Podocnemis expansa na ReBio do Rio Trombetas, Pará-Brasil*.
- Dingle, Hugh. 2014. *Migration: The Biology of life on the Move*. Second edi. Oxford University Press.
- Dingle, Hugh, y Alistair Drake. 2007. "What is migration?" *BioScience* 57(2):113–21.
- Doody, J. S., J. E. Young, y A. Georges. 2002. "Sex differences in activity and movements in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*, in the wet-dry tropics of Australia". *Copeia* (1):93–103.
- Eisemberg, Carla C., Stephen J. Reynolds, Keith A. Christian, y Richard C. Vogt. 2017. "Diet of Amazon river turtles (Podocnemididae): a review of the effects of body size, phylogeny, season and habitat". *Zoology* 120:92–100.
- Fachín-Terán, Augusto, y Richard C. Vogt. 2004a. "Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil". *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* 3(1):29.
- Fachín-Terán, Augusto, y Richard C. Vogt. 2004b. "Estrutura populacional , tamanho e razão sexual de *Podocnemis unifilis* (Testudines , Podocnemididae) no rio Guaporé

- (RO), norte do Brasil". 3(September):29–42.
- Fachín-Terán, Augusto, Richard C. Vogt, y John B. Thorbjarnarson. 2003. "Estrutura populacional, razão sexual e abundância de *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemididae) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil". *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* 2(1):43.
- Fachín-Terán, Augusto, Richard C. Vogt, y John B. Thorbjarnarson. 2006. "Seasonal movements of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines: Podocnemididae) in the Mamirauá sustainable development reserve, Amazonas, Brazil". *Chelonian Conservation and Biology* 5(1):18–24.
- Fachín Terán, Augusto, y Eduardo Matheus Von Mülhen. 2003. "Reproducción de la Taricaya *Podocnemis unifilis* Troschel 1848 (Testudines:Podocnemididae) en la várzea del medio Salimoes, Amazonas, Brasil". *Ecología Aplicada* 2(1):125–32.
- Ferrara, C. R., Richard C. Vogt, Renata S. Sousa-Lima, Bruno M. R. Tardio, y Virginia Campos Diniz Bernardes. 2014. "Sound communication and social behavior in an amazonian river turtle (*Podocnemis expansa*)". *Herpetologica* 70(2):149–56.
- Ferrara, Camila R., Richard C. Vogt, y Renata S. Sousa-Lima. 2013. "Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in chelonians". *Journal of Comparative Psychology* 127(1):24–32.
- Figuerola F., Ilba Carolina, Augusto Fachín-Terán, y Santiago Duque. 2018. "Componentes alimenticios de *Podocnemis unifilis* y *P. expansa* (Testudines: Podocnemididae) en el resguardo Curare-Los Ingleses, Amazonas, Colombia". *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA* 4(2):441.
- Forero-Medina, Germán, Gladys Cárdenas-Arevalo, y Olga Victoria Castaño-Mora. 2011. "Abundance, Home Range, and Movement Patterns of the Endemic Species Dahl's Toad-Headed Turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Cesar, Colombia". *Chelonian Conservation and Biology* 10(2):228–36.
- Forero-Medina, Germán, Olga Victoria Castaño-Mora, Gladys Cárdenas-Arevalo, y Guido Medina-Rangel. 2012. "Mesoclemmys dahli". Pp. 247–53 en *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*, editado por V. P. Páez, M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-Mora, y B. C. Bock. Bogotá D.C: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Gallego-García, Natalia. 2012. "Patrones de movimiento". Pp. 159–70 en *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*, editado por V. P. Páez, M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, y B. C. Bock. Bogotá D.C: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Gibbons, J. Whitfield, Judith L. Greene, y Justin D. Congdon. 1990. "Temporal and Spatial Movement Patterns of Sliders and Other Turtles". Pp. 201–15 en *Life History and Ecology of the Slider Turtle*, editado por J. W. Gibbons. Washington D.C: Smithsonian Institution Press.

- von Hildebrand, Patricio, Nicolas Bermúdez, y María Cristina Peñuela. 1997. *La Tortuga Charapa (Podocnemis expansa) en el bajo río Caquetá, Amazonas, Colombia*. Primera ed. Bogotá D.C: COAMA y UNIÓN EUROPEA.
- Hinderaker, Sven Emil. 2021. "Spatio-Temporal Ecology of Amazonian Freshwater Turtles". Norwegian University of Life Sciences.
- IDEAM. 2022. "Nivel medio del río Meta".
- Junk, W., P. Bayley, y R. Sparks. 1989. "The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems". Pp. 110–27 en *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*, editado por D. P. Dodge. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.
- De la Ossa-Velasquez, Jaime, y Richard C. Vogt. 2011. "Ecología populacional de *Peltecephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemididae) em dois tributários do Rio Negro, Amazonas, Brasil". *Interciencia* 36(1):53–58.
- Millar, Catherine S., y Gabriel Blouin-Demers. 2011. "Spatial Ecology and Seasonal Activity of Blanding's Turtles (*Emydoidea blandingii*) in Ontario, Canada". *Journal of Herpetology* 45(3):370–78.
- Moll, Don, y Edward O. Moll. 2004. *The ecology, exploitation, and conservation of river turtles*. Vol. 42. New York: Oxford University Press, Inc.
- Moreira, G., y Richard C. Vogt. 1990. "Movements of *Podocnemis expansa* before and after nesting in the Trombetas River, Brazil". en *Abstracts of the 38th Annual Meeting Herpetologists League and the 33rd Annual Meeting of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles*. New Orleans: Tulane University.
- Morreale, S. J., J. W. Gibbons, y J. D. Congdon. 1984. "Significance of activity and movement in the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*).". *Canadian Journal of Zoology* 62(6):1038–42.
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz, y Peter E. Smouse. 2008. "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49):19052–59.
- Nathan, Ran, Gad Perry, James T. Cronin, Allan E. Strand, y Michael L. Cain. 2003. "Methods for estimating long-distance dispersal". *Oikos* 103(October 2002):261–73.
- Ponce De Leão, Sofia, Shirley Famelli, y Richard C. Vogt. 2019. "Home Range of Yellow-Spotted Amazon River Turtles (*Podocnemis unifilis*) (Testudines: Podocnemididae) in the Trombetas River Biological Reserve, Pará, Brazil". *Chelonian Conservation and Biology* 18(1):10–18.
- Riedle, J. Daren, Paul A. Shipman, Stanley F. Fox, y David M. Leslie. 2006. "Microhabitat use, home range, and movements of the alligator snapping turtle, *Macrochelys temminckii*, in Oklahoma". *Southwestern Naturalist* 51(1):35–40.

- Roe, John H., Alicia C. Brinton, y Arthur Georges. 2009. "Temporal and Spatial Variation in Landscape Connectivity for a Freshwater Turtle in a Temporally Dynamic Wetland System Author (s): John H . Roe , Alicia C . Brinton and Arthur Georges Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America". *Ecological Applications* 19(5):1288–99.
- Rueda-Almonacid, José Vicente, John L. Carr, Russell A. Mittermeier, Rodríguez-Mahecha José Vicente, Roderic B. Mast, Richard C. Vogt, Anders G. J. Rhodin, Jaime de la Osa-Velásquez, y Cristina Goettsch Mittermeier. 2007. *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Bogotá D.C: Conservación Internacional.
- Shaver, Donna J., Kristen M. Hart, Ikuko Fujisaki, David Bucklin, Autumn R. Iverson, Cynthia Rubio, Thomas F. Backof, Patrick M. Burchfield, Raul De Jesus Gonzales Diaz Miron, Peter H. Dutton, Amy Frey, Jaime Peña, Daniel Gomez Gamez, Hector J. Martinez, y Jaime Ortiz. 2017. "Inter-nesting movements and habitat-use of adult female Kemp's ridley turtles in the Gulf of Mexico". *PLoS ONE* 12(3):1–27.
- Slavenko, Alex, Yuval Itescu, Flora Ihlow, y Shai Meiri. 2016. "Home is where the shell is: Predicting turtle home range sizes". *Journal of Animal Ecology* 85(1):106–14.
- Souza, Michele Marques. 2012. "MOVIMENTAÇÃO E USO DO AMBIENTE POR SUBADULTOS DE *Podocnemis expansa* (TESTUDINES, PODOCNEMIDIDAE) NA RESERVA BIOLÓGICA DO RIO TROMBETAS, PARÁ". Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).
- Trebbau, Pedro, y Peter C. H. Pritchler. 2018. *Venezuela y sus Tortugas*. Segunda Re. Madrid: Ediciones La Fauna KPT.
- Trujillo, Fernando, Rafael Antelo, y Saulo Usma. 2016. *Biodiversidad en la cuenca baja y media del río Meta*. editado por F. Trujillo, R. Antelo, y S. Usma. Bogotá D.C: Fundación Omacha, Fundación Palmarito, WWF.
- Vogt, Richard. 2008. *Tartarugas da Amazônia*. Lima: Wust ediciones.
- Wallace, Bryan P., Selina S. Heppell, Rebecca L. Lewison, Shaleyla Kelez, y Larry B. Crowder. 2008. "Impacts of fisheries bycatch on loggerhead turtles worldwide inferred from reproductive value analyses". *Journal of Applied Ecology* 45(4):1076–85.