

## ESTUDIO PRELIMINAR CON RADIOTELEMETRÍA SOBRE LOS DESPLAZAMIENTOS DE HEMBRAS DE LA TORTUGA *Podocnemis unifilis* EN EL RÍO CAQUETÁ, AMAZONAS, COLOMBIA

### PRELIMINARY RADIOTELEMETRY STUDY OF THE MOVEMENTS OF FEMALE *Podocnemis unifilis* TURTLES IN THE CAQUETA RIVER, AMAZONAS, COLOMBIA

Brian C. Bock<sup>1</sup>, Vivian P. Páez<sup>2</sup> y Néstor F. Pérez<sup>3</sup>

#### Resumen

A tres hembras adultas de *Podocnemis unifilis* capturadas en una playa de anidación en el río Caquetá, departamento del Amazonas, Colombia, se les colocó radiotransmisores con el propósito de registrar sus desplazamientos. Aunque estos individuos ocasionalmente realizaron desplazamientos rápidos contra y en dirección de la corriente del río, se observó una tendencia a permanecer en la misma área del río durante varios días o semanas consecutivos. Cuando el nivel del río bajó, las tortugas permanecieron cerca a las playas o en otras áreas protegidas de la corriente principal. Durante los tres meses siguientes a su liberación, ninguna de las tres hembras se dispersó más de 6 km a partir de la playa de captura. Aunque no fue posible documentar los desplazamientos realizados por estos individuos una vez se internaron en la varzea del bosque durante el período anual de inundación, una de las hembras fue relocalizada nueve meses después, cuando el nivel del río regresó a su cauce. Ésta reapareció cerca al punto en que se ubicó la última vez, y luego se desplazó a la misma playa donde fue capturada inicialmente. Para las otras dos hembras, sólo fue posible documentar sus desplazamientos hasta el momento en que se internaron en el bosque inundado. Se discuten las implicaciones de estos resultados con respecto a los programas de manejo para esta especie, amenazada con la extinción.

*Palabras claves:* *Podocnemis unifilis*, Pelomedusidae, Testudinata, radiotelemetría, ecología de anidación, desplazamientos, manejo, Amazonas, Colombia

#### Abstract

Three adult female *Podocnemis unifilis* were captured at a nesting beach in the Caquetá River, Amazonas Department, Colombia and fitted with radio transmitters so that their subsequent movements could be monitored. Although these individuals occasionally exhibited rapid displacements both against and with the river current, they tended to remain in the same area of the river for days to weeks at a time. When the river level was low, the turtles remained below beaches or in other areas protected from the main river current. During the first three months following their release, none of the three females dispersed more than 6 km distance away from the beach where they had been captured. Although it was not possible to document the movements of these individuals from the time they entered the varzea forests during the annual period of flooding, one of the females was relocated nine months later, when the river returned to its banks. This female reappeared near the point where she had been nine months earlier, and subsequently moved to the same beach where she had been originally captured. For the other two females, it was only possible to document their movements until the time they entered the flooded forest. The implications of these results for management programs for this threatened species are discussed.

*Key words:* *Podocnemis unifilis*, Pelomedusidae, Testudinata, radiotelemetry, nesting ecology, dispersal, management, Amazon, Colombia

#### INTRODUCCIÓN

Las tortugas del género *Podocnemis* (Pelomedusidae, Testudinata) han sido una fuente tradicional de proteína para las comunidades humanas del Amazonas y el Orinoco, pero

actualmente la mayoría de estas especies están amenazadas con la extinción debido a los niveles insostenibles de explotación tanto de su carne como de sus huevos (Mittermeier, 1978; Smith, 1979; Johns, 1987). La especie más grande del género, *Podocnemis expansa*, es particularmente vulnerable

Recibido: octubre de 1997; aprobado para publicación: diciembre de 1997

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia - Sede Medellín, Medellín, Colombia. E-mail: bbock@perseus.unalmed.edu.co

<sup>2</sup> Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. E-mail: vpaez@quimbaya.udea.edu.co

<sup>3</sup> Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico. E-mail: nfperez@rpac.upr.clu.edu

a la sobreexplotación como consecuencia de sus hábitos de anidamiento en agregaciones grandes (arribadas), en las playas arenosas de los afluentes de los ríos Orinoco y Amazonas durante la estación seca (Alho y Padua, 1982a, 1982b; Roze, 1964; Vanzolini, 1967). En algunas poblaciones de *P. expansa*, las hembras migran cientos de kilómetros cada año, entre los sitios de alimentación y los lugares habituales de anidamiento (Ojasti, 1967; Von Hildebrand et al., 1988a).

En contraste, la segunda especie más grande del género (*P. unifilis*) no forma agregaciones cuando nidifica y frecuentemente lo hace en playas que no son estrictamente arenosas (p.e., bancos de greda en los ríos, en playas ribereñas de gravilla y aun en acumulaciones de vegetación flotante; Medem, 1960, 1969; Fachin-T, 1992; Foote, 1978; Soini y Cópula, 1995; Soini y Soini, 1995; Thorbjarnarson y Da Silveira, 1996). Con la declinación en la abundancia de *P. expansa* en gran parte de su rango de distribución, la explotación de hembras y nidos de *P. unifilis* se ha incrementado abruptamente por lo que actualmente se encuentra listada en el apéndice II de CITES (IUCN, 1991). Aunque recientemente se han publicado varios trabajos sobre la ecología de anidamiento y determinación sexual de *P. unifilis* (Fachin, 1992, 1993; Páez, 1995; Páez y Bock, 1997; Souza y Vogt, 1994; Soini, 1995; Thorbjarnarson et al., 1993; Thorbjarnarson y Da Silveira, 1996), se carece completamente de información sobre los patrones de desplazamiento de hembras de esta especie durante la estación reproductiva.

Las estrategias de manejo para cualquier especie de tortuga en peligro de extinción deben, en parte, estar diseñadas de acuerdo con el conocimiento que se tenga acerca del tipo de desplazamientos que los individuos realizan dentro y entre poblaciones. Así, por ejemplo, las recomendaciones concernientes a la distribución y el número óptimo de playas que deben ser protegidas en un área, pueden diferir grandemente dependiendo de si la especie que se maneja es relativamente sedentaria o de si los individuos son muy errantes. Inclusive para especies de tortugas que migran grandes distancias, si las hembras regresan cada año para nidificar en la misma área donde nacieron, entonces cada sitio de anidamiento contribuiría con individuos genéticamente diferentes con respecto a la metapoblación en general, por lo menos a nivel del DNA mitocondrial (Allard et al., 1994; Bass et al., 1996; Bowen et al., 1989, 1992; Encalada et al., 1996; Meylan et al., 1990).

Este estudio se desarrolló para obtener información acerca de los patrones de desplazamiento de las hembras adultas de *P. unifilis* con respecto a sus sitios de anidamiento. Los individuos fueron monitoreados durante tres años utilizando radiotelemetría en el Parque Nacional Natural Cahuinarí, Colombia (70° 55' longitud oeste; 1° 1' latitud sur). El límite norte del parque está definido por el río Caquetá, un río de aguas blancas que nace en la Cordillera Oriental colombiana. El río inunda sus riberas cada año entre los meses de abril y septiembre, pero en los restantes seis meses de verano el nivel de las aguas puede disminuir hasta 10 m (Duivenvoorden y Lips, 1993), exponiendo playas tanto en los bordes del río, como en las islas que emergen a lo largo de su recorrido. Estas playas son usadas por las hembras de *P. unifilis*, entre otras especies, para anidar (Medem, 1960, 1969; Páez y Bock, 1997; Von Hildebrand et al., 1988a, 1988b).

Se documentó la magnitud de los desplazamientos de tres hembras adultas inmediatamente después de la postura, hasta que el aumento anual de nivel del río imposibilitó continuar con el monitoreo, pues estos animales entran a los bosques de varzea inundados. Se intentó volver a localizar estas tres hembras en la estación de anidamiento siguiente con el propósito de documentar los desplazamientos que realizan entre estas estaciones.

## MÉTODOS

En enero de 1993 y de 1994 se capturaron tres hembras adultas anidantes de *P. unifilis* en la playa que se encuentra en la punta occidental de la isla Cahuinarí, una en el primer año y las otras dos en el segundo. Esta playa está localizada en el área donde desemboca el río del mismo nombre, afluente del río Caquetá (Páez, 1995; Páez y Bock, 1997). Las hembras fueron capturadas inmediatamente después de concluir la ovoposición cuando se disponían a retornar al río. A cada hembra se le colocó un radiotransmisor de dos fases (marca L.L. Electronics) asegurado a dos perforaciones hechas en el décimo escudo marginal derecho del caparazón y protegido por medio de una masilla epóxica para prevenir que éste se enredara con objetos una vez el animal fue devuelto al medio. La antena flexible del transmisor se acomodó sobre los escudos marginales derechos, por encima del escudo nual y hasta los primeros escudos marginales izquierdos (Eckler y Behler, 1990). Cada uno de los radios transmitía en una frecuencia particular dentro de un rango de 49.0 a 49.1 MHz. El peso total del equipo instalado sobre

el animal fue de menos del 1% del peso corporal de las hembras. Las tres hembras fueron liberadas 12 horas después, en el mismo sitio donde habían sido capturadas.

Estas hembras con radiotransmisores fueron monitoreadas usando un receptor (marca L.L. Electronics), con la ayuda de una antena aérea Yagi con tres elementos de 2 m cada uno. La posición de la señal de cada radiotransmisor fue determinada por triangulación desde un bote, teniendo la precaución de mantener una distancia mínima de 50 m entre el bote y la aparente localización de la tortuga. Las localizaciones fueron registradas en mapas hechos por medio de fotografías aéreas del área de estudio (escala 1:20,000) para posteriormente determinar las distancias de los desplazamientos.

Se intentó registrar la localización de cada tortuga dos veces cada día, pero en ocasiones fue necesario suspender temporalmente el monitoreo por razones logísticas. Una vez se retornaba al campo, se continuaba con el monitoreo de las tortugas con radiotransmisores, tratando de localizarlas nuevamente en el sitio donde fueron encontradas la última vez, y de no ubicarles allí, expandiendo el área de búsqueda a zonas aledañas al mismo. Si este procedimiento fallaba se llevaban a cabo búsquedas intensas a lo largo de las orillas del río Caquetá, alrededor de las islas y dentro del río Cahuinarí sobre una sección de río de 40 km centrada alrededor de la playa de anidación. De forma similar se inició la búsqueda al comienzo de la estación de anidamiento en 1994 y 1995.

## RESULTADOS

El 15 de enero de 1993 se liberó una tortuga hembra con radiotransmisor en la isla Cahuinarí, la cual se mantuvo en un remanso cerca a la playa durante los primeros dos días posteriores a su liberación, para después realizar un desplazamiento de aproximadamente 1.5 km en contra de la corriente (fig. 1). Dos días más tarde la hembra se desplazó río arriba otros 4.5 km a un remanso de otra playa, donde permaneció por cinco días. En este momento tuvo que suspenderse el monitoreo por un período de tres semanas. Durante este tiempo, el nivel del río se incrementó hasta el punto de inundar la playa de anidación de esta hembra, con la excepción de la parte más elevada de la misma y el bosque continental. Cuando se retomó el monitoreo del animal, no fue posible percibir la señal emitida por el transmisor a pesar de la intensa búsqueda en una sección amplia del área. Seis semanas después, coincidente con un descenso en el nivel del río, la

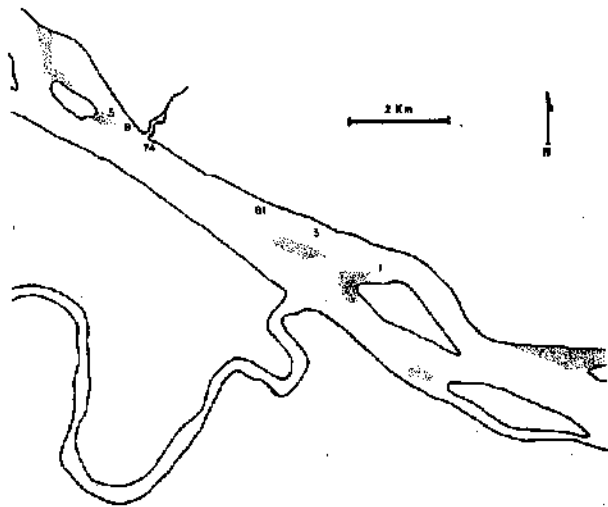
hembra fue ubicada nuevamente en la desembocadura de una quebrada cercana a donde nueve semanas antes había sido registrada por última vez. El mismo día la hembra se desplazó 2 km río abajo, donde permaneció por una semana más antes que el monitoreo fuera nuevamente suspendido. Siete meses después, una vez el nivel del río disminuyó terminando así con el ciclo anual de inundación de la varzea, se efectuaron intensas búsquedas de este individuo, pero no fue posible detectar la señal del radiotransmisor.

El día 4 de enero de 1994 se liberaron otras dos hembras con radiotransmisores en la playa de la isla Cahuinarí. Una de las hembras permaneció por tres semanas cerca a la playa donde había ovopositado antes de realizar un desplazamiento corto en la dirección de la corriente del río (fig. 2). Doce días después se desplazó nuevamente un poco más arriba de la playa donde había anidado. Durante los 86 días que duró el monitoreo la hembra continuó realizando desplazamientos ocasionales cortos, pero siempre se mantuvo en un área menor de 2 km con respecto de la playa donde fue liberada. Se suspendió el monitoreo en abril, cuando el nivel del río aumentó, al comienzo de la estación lluviosa. Nueve meses después, cuando el nivel del río bajó nuevamente, se reanudó la búsqueda de este individuo, sin éxito.

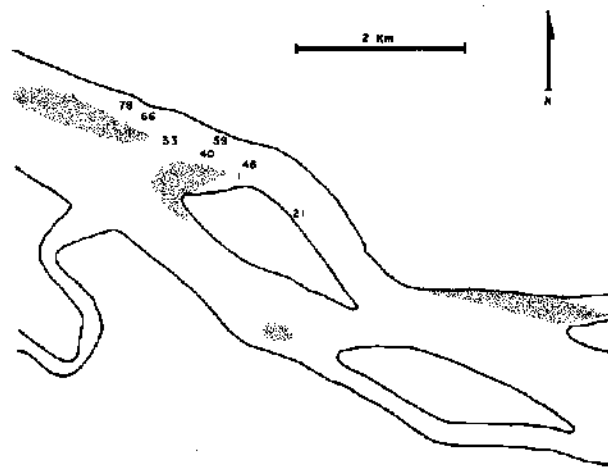
La segunda hembra con radiotransmisor liberada en 1994 se mantuvo por 39 días cerca a la playa de anidación antes de hacer un desplazamiento de 2 km río abajo, lo cual implicó a su vez cruzar el canal del río hasta llegar a la isla del Totumo, la isla más cercana a la isla Cahuinarí (fig. 3). Este individuo rodeó la isla del Totumo y una semana después se encontró nuevamente en las cercanías de la playa de la isla Cahuinarí, donde permaneció por dos semanas más. Posteriormente retornó a la isla del Totumo, donde permaneció por 11 días hasta el comienzo de la inundación anual del río, cuando se suspendieron los monitoreos.

Nueve meses más tarde del último registro, en diciembre de 1994, se reanudó la búsqueda de esta hembra con radiotransmisor; su señal fue localizada en la isla del Totumo a una distancia menor a 1 km de donde había sido registrada por última vez (fig. 4). Un poco después se suspendieron los registros por dos semanas, después de las cuales el individuo fue relocalizado cerca a la playa de la isla Cahuinarí (casi exactamente en el sitio donde un año antes fuera capturada). Después de cuatro días, la hembra retornó a la isla del Totumo donde permaneció por nueve semanas, momento en que concluyó este estudio.

Considerando todos los datos obtenidos de las tres tortugas con radiotransmisores, en sólo cuatro ocasiones se documentó un cambio notable en cuanto a la ubicación de la hembra entre el anochecer (localizaciones radiales hechas después de las 1630 h) y las primeras horas de la mañana (localizaciones radiales antes de las 0900 h). En todos los casos, las distancias de estos desplazamientos crepusculares y/o matutinos fueron menores de 1.5

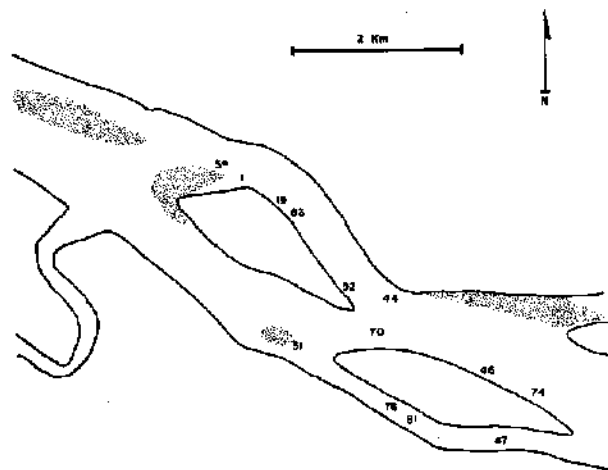


**Figura 1.** Desplazamientos después del anidamiento de la hembra de *Podocnemis unifilis* con radiotransmisor en 1993. Los números indican la cantidad de días desde la fecha en que la hembra fue liberada hasta que ésta fue relocalizada en el sitio indicado por el número. Este individuo no fue relocalizado durante la siguiente estación de anidamiento

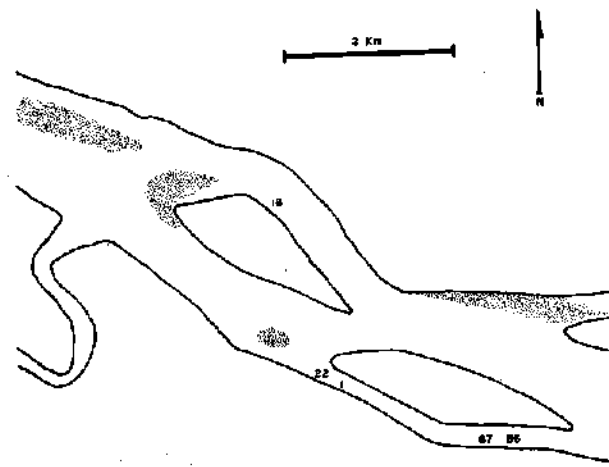


**Figura 2.** Desplazamientos después del anidamiento de una de las hembras de *Podocnemis unifilis* con radiotransmisores en 1994. Los números significan lo mismo que en la figura 1. Este individuo no fue relocalizado durante la siguiente estación de anidamiento

km. La máxima tasa de desplazamiento mostrada por un individuo durante este estudio fue de 3 km en cuatro horas, en dirección opuesta a la corriente del río, y fue realizado por la hembra capturada en 1993. La distancia máxima de desplazamiento con respecto a la playa de anidación fue de 6 km, el cual fue realizado por la misma hembra que se desplazó 3 km río arriba (fig. 1). El desplazamiento más extenso mantenido por un individuo en este estudio fue de



**Figura 3.** Desplazamientos después del anidamiento de la segunda hembra de *Podocnemis unifilis* con radiotransmisor en 1994. Los números significan lo mismo que en la figura 1. Esta hembra fue relocalizada durante la siguiente estación de anidamiento



**Figura 4.** Desplazamientos de una hembra de *Podocnemis unifilis* relocalizada durante la estación de anidamiento de 1995. Los números indican la cantidad de días desde la fecha en que la hembra fue liberada hasta que ésta fue localizada en el sitio indicado por el número

dos semanas, período en el que en 1994 la hembra con radiotransmisor se desplazó río abajo para luego rodear la isla del Totumo y después retornar a la isla Cahuinari, recorriendo una distancia total aproximada de 11 km (fig. 3).

## DISCUSIÓN

Aunque durante el presente estudio sólo se obtuvo información sobre los desplazamientos de tres hembras de *Podocnemis unifilis*, es posible hipotéticamente formular generalizaciones acerca del tipo de dispersión pos-anidación. Las tortugas tuvieron la tendencia a desplazarse principalmente durante horas diurnas y aunque parecen tener la capacidad de realizar desplazamientos rápidos, tanto en contra como en dirección de la corriente del río, aparentemente tienden a permanecer en la misma área por varios días o semanas antes de realizar nuevos desplazamientos. Ninguna de las hembras se dispersó una distancia mayor a los 6 km desde la playa de anidación, durante los tres meses siguientes a la postura.

Cuando los niveles del río bajaron, las tortugas tendieron a mantenerse en remansos cercanos a las playas o en otras áreas protegidas de la corriente principal del río. Cuando los niveles del río subieron, las tortugas se mantuvieron dentro de quebradas tributarias del río Caquetá o en la varzea del bosque, en donde es imposible encontrarlas con la señal del radiotransmisor. En dos ocasiones las tortugas fueron relocalizadas después que el nivel del río disminuyó (una después de un período de diez semanas y la otra después de un período de más de ocho meses). En ambos casos, los individuos fueron reubicados casi exactamente en la misma área del río donde habían sido encontrados por última vez, lo que podría implicar que las hembras no se desplazaron a grandes distancias de este lugar durante los meses de inundación. El individuo reubicado al año siguiente de colocársele el radiotransmisor, retornó a la misma playa donde había ovopositado un año antes, y aunque no fue posible documentarlo, probablemente anidó allí nuevamente. Después de varios días de permanencia cerca a la playa de postura, esta hembra retornó a la misma sección de río que había ocupado previamente, lo que también parece sugerir un retorno a un ámbito doméstico (*home range*) establecido.

Por otra parte, las otras dos hembras con radiotransmisor no pudieron ser relocalizadas al año siguiente después de su captura inicial. Esto puede

deberse al mal funcionamiento del radiotransmisor, debido por ejemplo al agotamiento de las baterías o a cambios en la frecuencia de transmisión producidos durante el período de inundación del bosque; o a razones biológicas, como por ejemplo que los individuos se alejaron una distancia mayor a la del rango usual de búsqueda, o que murieron durante este período. Por lo tanto, aunque este estudio no muestra de forma concluyente (debido al limitado tamaño de la muestra) que las hembras adultas de *P. unifilis* no migran grandes distancias entre el área de anidación y el ámbito doméstico (*home range*), la interpretación tentativa de estos datos preliminares sugiere que normalmente las hembras adultas de esta especie son bastante sedentarias. En el momento, no poseemos ninguna información sobre los patrones de desplazamiento de adultos machos o de los juveniles de esta especie, pero si ellos también restringen sus desplazamientos a áreas confinadas en sitios aledaños a las playas natales, uno esperaría encontrar evidencias de una estructura genética metapoblacional de *P. unifilis*, de forma similar a lo que ha sido demostrado para otras especies no migratorias de tortugas acuáticas (Scribner et al., 1984, 1986, 1993; Smith y Scribner, 1990).

Estudios adicionales sobre los desplazamientos y niveles de flujo genético en ésta y otras especies de tortugas que enfrentan problemas de conservación son claramente necesarios. La información obtenida a partir de este estudio con radioteleetría parece sugerir que dada la dinámica poblacional de *P. unifilis*, los proyectos de manejo no deberían presumir que no existen diferencias genéticas entre las poblaciones que conforman la especie y por lo tanto que mediante la protección de una o pocas playas de anidación se va a conservar eficientemente la diversidad genética de toda la metapoblación. Diariamente se hace más evidente que para poder ejercer un manejo sustentable de los recursos faunísticos tradicionalmente utilizados, es fundamental determinar cuál es el comportamiento demográfico de las poblaciones, pues de otra forma se incurre en riesgos de manejo de las especies en los que se podría disminuir la variabilidad genética de las mismas por medio de procesos biológicos como la deriva genética (Chambers, 1983; Ryman et al., 1981). Adicionalmente, para algunas especies como *P. unifilis*, sería biológicamente inapropiado que los proyectos de manejo liberen los neonatos o juveniles obtenidos de nidos protegidos en áreas distantes de la playa original de eclosión, pues esta manipulación podría

conducir a la contaminación genética de otras subpoblaciones (Gibbons, 1986; Templeton, 1986; Storfer, 1996).

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" (Colciencias), la Wildlife Conservation Society, el Turtle Recovery Program del Museo Americano de Historia Natural (AMNH), la UICN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group, la Chicago Zoological Society y el Grupo Ecológico GEA. Agradecemos a la Fundación Natura por el apoyo logístico y a Inderena por permitirnos desarrollar este estudio bajo el programa "Universidad en los Parques". A Ángela Ortega, Óscar Almanza, Darío Silva Cubeo, Crispín Mirafía y Humberto Trujillo por la colaboración y asistencia con este proyecto en el Parque Nacional Natural Cahuinari.

## REFERENCIAS

- Alho, C. J. R. & L. F. M. Padua.** 1982a. Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae) in Brasil. *Can. J. Zool.* 60:97-103.
- Alho, C. J. R. & L. F. M. Padua.** 1982b. Sincronia entre regime de vazante do rio e o comportamento de nidificação da tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). *Acta Amazon.* 12:323-326.
- Allard, M. W., M. M. Miyamoto, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten & B. W. Bowen.** 1994. Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1994:34-41.
- Bass, A. L., D. A. Good, K. A. Bjorndal, J. I. Richardson, Z. M. Hillis, J. A. Horrocks & B. W. Bowen.** 1996. Testing models of female reproductive migratory behaviour and population structure in the Caribbean hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, with mtDNA sequences. *Mol. Ecol.* 5:321-328.
- Bowen, B. W., A. B. Meylan & J. V. Avise.** 1989. An odyssey of the green sea turtle: Ascension Island revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86:573-576.
- Bowen, B. W., A. B. Meylan, J. P. Ross, C. J. Limpus, G. H. Balazs & J. C. Avise.** 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution* 46:865-881.
- Chambers, S. M.** 1983. Genetic principles for managers. En: Schonewald-Cox, C. M., S. M. Chambers, B. MacBryde y L. Thomas, eds. *Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations.* Benjamin/Cummings Publ. Co., Inc., Menlo Park, California, USA, pp 15-46.
- Duivenvoorden, J. F. y J. M. Lips.** 1993. *Ecología del Paisaje del Medio Caquetá.* TROPENBOS, Bogotá, Colombia.
- Eckler, J. T. & J. L. Behler.** 1990. Radiotelemetry techniques applied to the bog turtle (*Clemmys muhlenbergii* Schoepff 1801). *New York State Mus. Bull.* 471:69-70.
- Encalada, S. E., P. N. Lahanas, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, M. N. Miyamoto & B. W. Bowen.** 1996. Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas*: A mitochondrial DNA control sequence assessment. *Mol. Ecol.* 5:473-483.
- Fachin-T, A.** 1992. Desove y uso de playas para nidificación de taricaya (*Podocnemis unifilis*) en el río Samiria, Loreto - Perú. *Bol. Lima* 79:65-75.
- Fachin-T, A.** 1993. Características de *Podocnemis unifilis* (Reptilia, Testudines) en el río Samiria, Loreto. *Bol. Lima* 87:69-74.
- Foote, R. W.** 1978. Nesting of *Podocnemis unifilis* (Testudines: Pelomedusidae) in the Colombian Amazon. *Herpetologica* 34:333-339.
- Gibbons, J. W.** 1986. Movement patterns among turtle populations: Applicability to management of the desert tortoise. *Herpetologica* 42:104-113.
- IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group.** 1991. *Tortoises and Freshwater Turtles: An Action Plan for their Conservation.* IUCN, Gland, Switzerland.
- Johns, A. D.** 1987. Continuing problems for Amazon river turtles. *Oryx* 21:25-28.
- Medem, F.** 1960. Datos zoogeográficos y ecológicos sobre los Crocodylia y Testudinata de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá. *Caldasia* 8:341-351.
- Medem, F.** 1969. Estudios adicionales sobre los Crocodylia y Testudinata del Alto Caquetá y río Caguán. *Caldasia* 10:329-353.

- Meylan, A. B., B. W. Bowen & J. C. Avise.** 1990. A genetic test of the natal homing versus social facilitation models for green turtle migration. *Science* 248:724-727.
- Mittermeier, R. A.** 1978. South American river turtles: saving them by use. *Oryx* 14:222-230.
- Ojasti, J.** 1967. Consideraciones sobre la ecología y conservación de la tortuga *Podocnemis expansa* (Chelonia, Pelomedusidae). Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica. Vol. 7: Conservação da Natureza e Recursos Naturais, 201-206.
- Páez, V. P.** 1995. The conservation and nesting ecology of the endangered yellow-spotted Amazonian turtle, *Podocnemis unifilis*. Disertación doctoral, Department of Biological Sciences, Ohio University, Athens, Ohio, USA.
- Páez, V. P. & B. C. Bock.** 1997. Nesting ecology of the yellow spotted river turtle in the Colombian Amazon. En: Van J. Abernethy, ed. *Proceedings: Conservation, Restoration, and Management of Turtles and Tortoises - An International Conference*. New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York, USA, pp 219-224.
- Roze, J. A.** 1964. Pilgrim of the river. *Nat. Hist.* 73: 34 - 41.
- Ryman, N., R. Baccus, C. Reuterwall & M. H. Smith.** 1981. Effective population size, generation interval, and potential loss of genetic variability in game species under different hunting regimes. *Oikos* 36:257-266.
- Scribner, K. T., M. H. Smith & J. W. Gibbons.** 1984. Genetic differentiation among local populations of the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*). *Herpetologica* 40:382-387.
- Scribner, K. T., J. D. Congdon, R. K. Chesser & M. H. Smith.** 1993. Annual differences in female reproductive success affect spatial and cohort-specific genotypic heterogeneity in painted turtles. *Evolution* 47:1360-1373.
- Scribner, K. T., J. E. Evans, S. J. Morreale, M. H. Smith & J. W. Gibbons.** 1986. Genetic divergence among populations of the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*) separated by aquatic and terrestrial habitats. *Copeia* 1986:691-700.
- Smith, M. H. & K. T. Scribner.** 1990. Population genetics of the slider turtle. En: Gibbons, J. W., ed. *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp 74-81.
- Smith, N. J. H.** 1979. Aquatic turtles of Amazonia: An endangered resource. *Biol. Conserv.* 16:165-176.
- Soini, P.** 1995. Informe No. 40: Investigación y manejo de la charapa (*Podocnemis expansa*) en 1993. En: P. Soini-N, A. Tovar-N y U. Valdez-O, eds. *Reporte Pacaya-Samiria: Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana, 1979-1994*. Universidad Nacional Agraria La Molina, Iquitos, Perú, pp 423-427.
- Soini, P. & M. Cópula.** 1995. Informe No. 2: Estudio, reproducción y manejo de los quelonios del género *Podocnemis* (charapa, cupiso y taricaya) en la cuenca del río Pacaya, Loreto-Perú. En: P. Soini-N, A. Tovar-N y U. Valdez-O, eds. *Reporte Pacaya-Samiria: Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana, 1979-1994*. Universidad Nacional Agraria La Molina, Iquitos, Perú, pp 3-30.
- Soini, P. & M. Soini.** 1995. Informe No. 9: Ecología reproductiva de la taricaya (*Podocnemis unifilis*) y sus implicaciones en el manejo de la especie. En: P. Soini-N, A. Tovar-N y U. Valdez-O, eds. *Reporte Pacaya-Samiria: Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana, 1979-1994*. Universidad Nacional Agraria La Molina, Iquitos, Perú, pp 99-128.
- Souza, R. R. & R. C. Vogt.** 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *J. Herpetol.* 28:453-464.
- Storfer, A.** 1996. Population biology and herpetological conservation: A cautionary note. *Amphib Reptile Conserv.* 1:20-23.
- Templeton, A. R.** 1986. Coadaptation and outbreeding depression. En: M. Soulé, ed. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, pp 105-116.
- Thorbjarnarson, J. B., N. Pérez & T. Escalona.** 1993. Nesting of *Podocnemis unifilis* in the Capanaparo River, Venezuela. *J. Herpetol.* 27:344-347.
- Thorbjarnarson, J. B. & R. Da Silveira.** 1996. *Podocnemis unifilis* (Yellow side-necked turtle). Nesting. *Herpetol. Rev.* 27:77-78.

**Vanzolini, P. E.** 1967. Notes on the nesting behavior of *Podocnemis expansa* in the Amazon Valley (*Testudines, Pelomedusidae*). *Pap. Avuls. Zool. Sao Paulo* 20:191-215.

**Von Hildebrand, P., N. Bermúdez, M. J. Mora, C. Sáenz, M. E. Mora, S. Medina y M. Peñuela.** 1988a. Biología y conservación de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el río

Caquetá, Amazonas, Colombia. Informe final de la Fundación Puerto Rastrojo, Bogotá, Colombia.

**Von Hildebrand, P., C. Sáenz, M. C. Peñuela y C. Caro.** 1988b. Biología reproductiva y manejo de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el bajo río Caquetá. *Colombia Amazónica* 3:89-112.