SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS CONTINENTALES DE COLOMBIA

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

SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS CONTINENTALES DE COLOMBIA

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

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

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

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

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

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

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

Foto contraportada: Fernando Trujillo.

Foto portada interior: Fernando Trujillo.

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

Diseño y diagramación: Luisa F. Cuervo G.

Impresión: Unión Gráfica Ltda.

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

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

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

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

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

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

CDD: **591.3**

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

Foto: M. Morales-B.

COMITÉ CIENTÍFICO

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

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

Foto: L.A. Rodríguez

TABLA DE CONTENIDO

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

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

Primera parte. **Macroevolución 70**

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

Segunda parte. **Individuos 102**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Foto: J. Usma

PRESENTACIÓN

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

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

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

teguixin) y zarigüeyas (*Didelphis marsupialis*); las crías y adultos por larvas de moscas, babillas (*Caiman crocodilus*), aves (*Daptrius ater*, *Cathartes* sp., *Coragyps atratus*, *Buteogallus urubitinga*), lagartos (*T. teguixim*), peces (*Serrasalmus* sp., *Cetopsis coecutiens*) y delfines (*Inia geoffrensis*) (Pezzuti y Vogt 1999, Bernhard 2001, Fachín-T. *et al*. 2003, Haller y Rodrigues 2006).

Genética. El número de cromosomas es 28 (2N) y no se distinguen cromosomas sexuales (Ayres *et al*. 1969). Silva *et al*. (2011) estudiaron la variabilidad genética de 64 individuos de *P. sextuberculata* colectados en diferentes playas ubicadas en un área de 1.000 km en la cuenca del río Amazonas (Brasil). Los autores encontraron baja variabilidad entre las localidades muestreadas con al menos un haplotipo común para todos los individuos, por lo que sugieren una alta capacidad migratoria de la especie.

Conservación

Amenazas. Los huevos y carne de esta especie son consumidos en gran medida por el hombre. Este ha sido documentado en RDSM (Brasil), (Bernhard 2001, Fachín-T. *et al*. 2003, Pezzuti y Vogt 1999), en la Reserva Abufari (Brasil) (Kemenes y Pezzuti 2007), la reserva Pacaya-Samiria (Perú) (Soini 1996) y en Puerto Nariño (Colombia) (García 2005).

Perspectivas para la investigación y conservación. La mayoría de los estudios existentes se han centrado en la biología reproductiva, incluyendo la RDSM (Fachín-T. *et al*. 2003, Pezzuti y Vogt 1999), la Reserva Biológica Río Abufari (Pantoja-L. *et al*. 2009), el río Trombetas (Haller y Rodrigues 2006) (Brasil) en la Reserva Pacaya-Samiria (Perú) (Soini 1996) y en Puerto Nariño (Colombia) (García 2005). Sin embargo, la información disponible sobre su biología e historia de vida es aún incipiente y se requiere todavía mucha información para sacar esta especie de la categoría de conservación "DD".

Algunos investigadores reportan que la especie enfrenta fuertes problemas de destrucción de nidos por ahogamiento cuando el río aumenta el nivel del agua (Pezzuti y Vogt 1999, Pantoja-L. *et al*. 2009). El traslado de nidos a otras áreas de la playa es una práctica común protección de huevos, sin embargo sus efectos en la producción de sexos en *P. sextuberculata* deben ser monitoreados (Pezzuti y Vogt 1999), puesto que otros estudios ya han encontrado proporciones sexuales desbalanceadas. Específicamente, Fachín-T. *et al*. (2003) encontraron una proporción de sexos de 4,42:1 macho:hembra, aunque en este estudio los autores atribuyen este desbalance a una fuerte extracción de hembras anidantes por parte de los pescadores locales. Además de la protección de las playas de anidación y el control del consumo de huevos y adultos, la participación comunitaria y la educación ambiental (Pezzuti y Vogt 1999, García 2005), han sido sugeridas como acciones para la conservación de esta especie.

Autores
Claudia P. Ceballos, John B. Iverson y Rafael Bernhard

Foto: A. L. Bermúdez-R.

Podocnemis unifilis
(Troschel 1848)

Nombre común y/o indígena
Terecay, taricay, taracayá, taricayá, terecaya, tarikaya, tracajá, tracaxá, charapa, peta de río, capitarí (machos), tortuga de puntos amarillos.

Otros nombres usados y/o sinonimias
Emys cayennensis (provisional *nomen rejectum*, Schweigger 1812), *Emys terecay* (Schinz 1833), *Podocnemis dumeriliana* (Duméril y Bibron 1835), *Podocnemis tracaya* (Countinho 1868), *Podocnemis cayennensis* (Siebenrock 1902).

Estatus
Categoría nacional UICN (Castaño-M. 2002): En Peligro Crítico (CR) en el Orinoco y En Peligro (EN A1acd + 2cd) en el Amazonas; categoría global UICN (versión 2011.2): Vulnerable (VU A1acd); categoría propuesta por TFTSG (2011): En Peligro (EN); CITES (2003): Apendice II.

Taxonomía y filogenia
Descrita originalmente con el nombre *Emys cayennensis* por Schweigger en 1812, con base en un juvenil alojado en el Muséum National d'Histoire Naturalle (MNHN) en París, y con localidad tipo Cayena (Guayana Francesa). En 1829, Gray (1831) propuso la nomenclatura de *Hydraspis*. Posteriormente, Duméril y Bibron (1935) interpretaron el juvenil utilizado por Schweigger y otros tres especímenes con el tipo *Emys expansa* (hoy *Podocnemis expansa* Schweigger 1812) y *Podocnemis dumeriliana*, respectivamente. En 1977, Fretey describió un ejemplar adulto proveniente de Cayena como el holotipo de *E. dumeriliana* (hoy *Peltocephalus dumerilianus* Schweigger 1812). Este mismo ejemplar ya había sido catalogado por Schweigger en 1812 como *E. expansa*. Actualmente, el juvenil de Schweigger se encuentra alojado como lectotipo de *E. cayennensis* (MNHN 8359) y el adulto como paralectotipo de *E. expansa* (MNHN 7893) (Bour 2006). Luego en 1848, Troschel con base en dos especímenes depositados en el Zoologische Museum Berlin bajo el sintipo (ZNB142) y con localidad tipo-ríos Rupununi y Takutu (Guayana), propone la nomenclatura *Podocnemis unifilis* (Iverson 1992). El nombre correcto y más antiguo de esta especie es *Emys cayennensis*. No obstante, *Podocnemis unifilis* es la nomenclatura prevaleciente actual en la comunidad científica y ha sido sometido a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (Schneider *et al* 2012).

Los resultados moleculares (Vargas-R. *et al*. 2008) y los basados en caracteres morfológicos del cráneo (Gaffney *et al*. 2011) proponen hipótesis contrastantes. La fi-

logenia molecular sugiere que *P. unifilis* se encuentra en el clado de las *Podocnemis* de la siguiente manera: (*P. expansa* (*P. vogli* (*P. sextuberculata* (*P. unifilis* (*P. lewyana*, *P. erythrocephala*))))), mientras que la hipótesis morfológica propone el cladograma (*P. vogli* (*P. lewyana* (*P. unifilis* (*P. erythrocephala* (*P. sextuberculata*, *P. expansa*).

Descripción

Tamaño mediano a relativamente grande. Caparazón con 12 escudos marginales, cinco vertebrales y ocho costales (Figura 31) (Pritchard y Trebbau 1984). Es ovalado y moderadamente convexo con una quilla ligeramente elevada en los escudos vertebrales V2 y V3. Carece de placa nucal y es más ancho en la región central (marginal VII), pero sin expansión en la parte posterior. Presenta indentación cervical y su color varía de marrón oscuro a negro (Medem 1976, Pritchard y Trebbau 1984). Plastrón más pequeño que el caparazón, de color amarillo aunque puede tener manchas oscuras y la región anterior es más larga, ancha y redondeada que la región posterior. En esta última se distingue la muesca anal, la cual varía de forma con la edad y el sexo (Ernst y Barbour 1989). Cabeza alargada con un hocico sobresaliente y una bárbilla bajo la mandíbula inferior (Figura 32), aunque se han reportado dos (Medem 1964). Dos escamas parietales frontales grandes, un surco interparietal y una membrana timpánica grande. Escama interparietal ligeramente más alargada que ancha y terminada en punta en la región posterior. Presenta escamas suboculares y el surco interorbital puede ser indistinto o ausente en algunas poblaciones (Pritchard y Trebbau 1984), aunque en las poblaciones colombianas el surco es conspicuo. Mandíbulas de color marrón oscuro o negras, la barbilla es de color amarillento (Figura 32 y 33). La

Figura 31. Detalle del caparazón de hembras adultas: a) vista lateral, Resguardo Indígena de Santa Sofía, río Amazonas, Colombia; (b) vista dorsal, isla de Corea, río Amazonas, frontera entre Perú y Colombia. Foto: F. Arbeláez. y A. F. Aponte, respectivamente.

mandíbula superior posee indentación y dos cuñas en la superficie de trituración (Figura 32c) (Ernst y Barbour 1989). La piel varía de gris a negro (Pritchard y Trebbau 1984).

El color del caparazón de los juveniles y neonatos es marrón a verde grisáceo, el margen está rodeado por una línea amarilla, especialmente en los neonatos (Figura 33). Es marcadamente convexo y más elevado en la escama vertebral V3; además, los escudos medios de las placas neurales son más anchos que largos y la escama interparietal es convexa. Plastrón gris rosáceo, cabeza gris a oliva o marrón a negra, con manchas amarillas-naranjas; y ojos

verdes (Pritchard 1979). Al igual que los adultos se observa una o dos bárbillas en el mentón (Medem 1969).

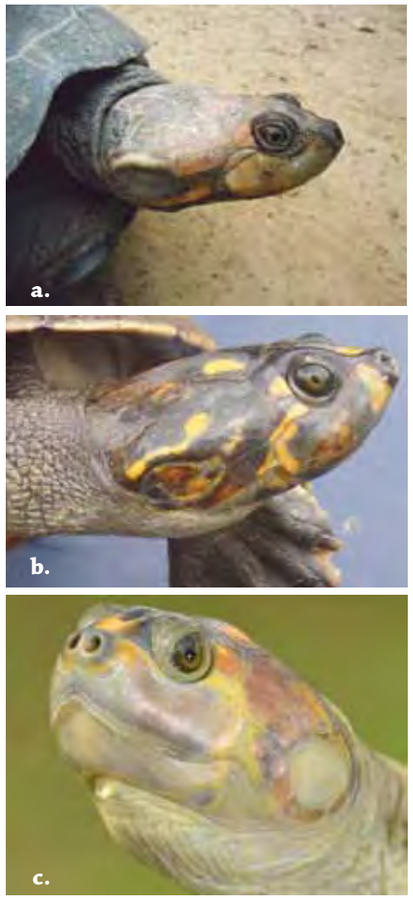

Figura 32. Detalle de la cabeza *P. unifilis*; a) hembra adulta, isla de Corea, río Amazonas; b) macho adulto y (c) hembra joven, individuo en cautiverio de Orocué, Colombia. Fotos: A. F. Aponte, (a) T. Escalona, (b), F. Forero (c).

Hay dimorfismo sexual bien marcado, las hembras adultas son mucho más grandes que los machos sexualmente reproductivos (Pritchard 1979). El plastrón de los machos no es cóncavo y la muesca anal es con forma de U, mientras que el plastrón en las hembras es más ancho pero la muesca anal tiene forma de V (Figura 34) (Pritchard y Trebbau 1984). La cola de los machos es muy larga en proporción a su tamaño y además es mucho más gruesa que la cola de las hembras, tanto en la región pre-cloacal como en la post-cloacal (Figura 34) (Pritchard 1979). La cabeza de las hembras posee una coloración marrón clara tanto dorsal como lateral, mientras que la de los machos es más oscura y además retienen las manchas amarillas (aunque menos brillantes), típicas de los neonatos y juveniles (Figura 32) (Ernst y Barbour 1989). El iris de los machos es de color verduzco, muy similar a la de los juveniles, siendo de color negro el de las hembras (Pritchard 1979). A simple vista no se detectan diferencias en el sexo de los neonatos o juveniles, ya que las caracte-

Figura 33. *Podocnemis unifilis*: neonato, isla Patrullero, Puerto Nariño, Colombia. Foto: N. García.

rísticas secundarias sexuales externas no están desarrolladas (Medem 1969).

Talla y peso

Es la segunda tortuga más grande de agua dulce en el país, la longitud máxima registrada en Colombia es de 42,8 cm, correspondiente a una hembra colectada entre Villavicencio y Puerto López (Castaño-M. 2002). El peso de la hembra puede variar entre los 5 y 12 kg; el macho alcanza máximo 37 cm de longitud de caparazón y 4,3 kg de peso (Soini 1999). Otros autores mencionan que el largo máximo que puede llegar a medir 500-518 mm (Fachín-T. 1982, Barrio-A. 2001). Los neonatos nacen con longitud y ancho de caparazón promedio de 41 mm y 37 mm respectivamente, y peso promedio de 18,2 g (n=116), río Nichare, afluente del río Caura Venezuela, (Escalona 2003); lo que concuerda con lo observado en el bajo Guaviare por Bermúdez-R. (2008).

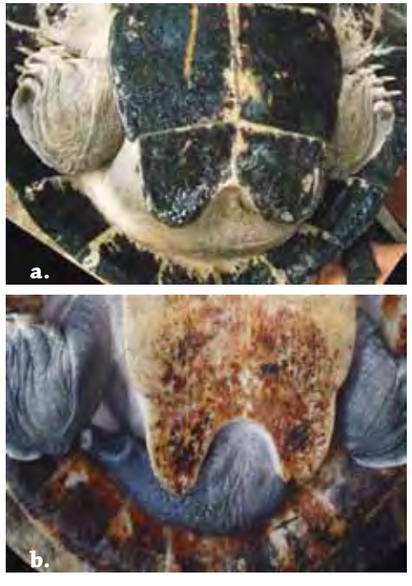

Figura 34. Dimorfismo sexual en la muesca anal del plastrón y la cola: a) hembra, Resguardo Indígena de Santa Sofía, río Amazonas y b) macho del río Caura, Venezuela. Foto: F. Arbeláez y T. Escalona, respectivamente.

Distribución

Países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Guayana Francesa, Perú, Surinam y Venezuela.
Departamentos: Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés y Vichada.
Cuencas: Amazonas y Orinoco.
Subcuencas: Amazonas (Apaporis, Atacuari, Caguán, alto y bajo Caquetá, alto y bajo Putumayo, Yarí); Orinoco (Arauca, Bita, Casanare, Guainía, Guaviare, Inírida, alto y bajo Meta, Vaupés, Tomo, Vichada) (Medem 1958, Ceballos 2000, Castaño-M. 2002, Martínez-S. *et al.* 2004).

Hábitat y ecología

Hábitat. Cursos principales de los grandes ríos, remansos, caños, madreviejas, lagos, pozos, lagunas y bosques inundados (Smith 1979, Soini 1996, Duarte 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2007), en todo tipo de aguas (claras, blancas y negras) (Pritchard y Trebbau 1984). Puede remontar hacia las cabeceras de los ríos o sus tributarios (Iverson 1992). Durante la época seca los adultos tienden a ocupar los cauces principales de los ríos, mientras que el resto del año se observan en lagunas, caños y remansos, siendo estos últimos los preferidos por los juveniles (Medem 1960, Fachín-T. *et al.* 2004). Aunque es una especie fundamentalmente acuática, también se asolea (Pritchard y Trebbau 1984).

Registros de ***Podocnemis unifilis***

Alimentación. Principalmente herbívora-frugívora (Pritchad y Trebbau 1984). Se alimenta de plantas flotantes o sumergidas, restos de hojas, tallos de arbustos, bejucos, frutas y semillas (Almeida *et al.* 1986, Portal *et al.* 2002). En la tabla 1 se resumen las principales especies vegetales consumidas. Sin embargo, también ha sido encontrado aunque en menor cantidad material animal (bivalvos, peces, crustáceos) (Fachín-T. *et al.* 1995, Balensiefer y Vogt 2006). En estadio juvenil, consume frutas, algas y partes de las plantas como hojas y raíces. Durante su estado preadulto, se alimenta de semillas, partes de plantas (raíces, cortezas) y algas; al alcanzar la madurez sus hábitos alimenticios son más amplios y consume desde peces, hasta carroña, frutas, semillas y plantas, entre otras (Duarte 2005). Adicionalmente, la dieta posiblemente varía en función del sexo por encontrarse principalmente frutas y semillas en las hembras y tallos en los machos (Fachín-T. *et al.* 1995). Estudios de perfil metabólico sugieren que los neonatos son herbívoros en vida silvestre (Duncan y Marcon 2009). También se ha observado neustofagia (Rhodin *et al.* 1981).

Reproducción. El desove coincide con el inicio de la temporada seca cuando quedan expuestos los bancos de arena a lo largo de los ríos y sus tributarios (Escalona y Loiselle 2003). La estación de anidación varía dependiendo de la localidad y su duración está influenciada por fluctuaciones del nivel del río (García 2005). En la Amazonia colombiana (río Amazonas), el desove se extiende de julio a noviembre (Foote 1978, García 2005). En otros ríos amazónicos como el Putumayo y el Caquetá, se extiende de octubre a febrero (Medem 1960, Foote 1978, Pritchard 1979) y de noviembre a enero (Medem 1960, Páez y Bock 1997) respectivamente. En la Orinoquia colombiana (ríos Meta Bita, Guaviare y el departamento de Casanare), la anidación va de diciembre a febrero (Martínez-S. *et al.* 2004, Duarte 2005, Bermúdez-R. *et al.* 2007).

Anida en playas arenosas y generalmente en las partes más elevadas, pero a diferencia de *P. expansa*, utiliza una amplia variedad de sustratos que varían en textura, desde arena, arcilla, greda, limo, gravilla, barrancos inclinados o completamente horizontales (Soini 1996, Escalona 2003, Bermúdez-R. *et al.* 2007, Pantoja-L. *et al.* 2009). Puede ser en zonas sombreadas (Escalona y Fa 1998) y tambien en zonas con acumulación de vegetación flotante

filopatría, pero esto necesita ser evaluado. En una escala continental, un estudio que incluyó muestras provenientes de 11 ríos de Colombia, Brasil, Perú y Venezuela, reveló que la diferenciación genética entre las poblaciones sigue un patrón de aislamiento por distancia. Además, existe una subdivisión marcada entre las poblaciones de las cuencas del Orinoco y el Amazonas a pesar del corredor del caño Casiquiare (conexión entre el río Orinoco y el río Negro, Venezuela). Esto sugiere la existencia de dos linajes biogeográficos independientes y divergentes (Escalona *et al.* 2009b).

Observaciones adicionales. Cinco especies de nemátodos de la familia Atractidae han sido examinados en el intestino grueso de *P. unifilis,* de los cuales todos a excepción de uno (*Podocnematractis ortleppi*) provienen de individuos silvestres (*Paratractis hystrix, Paraorientatractis semiannulata*, *Buckleyatractis marinkelli*, "Spirurids") (Gibbons *et al.* 1995, 1997). Nemátodos de la familia Camallanidae (*Serpinema amazonicus*) y Gnathostomatidae (*Ancyracanthus pinnatifidus*), se han observado en el intestino delgado, mientras que tremátodos de la familia Diplodiscidae (*Nematophila grandis)* en el intestino grueso y estómago (Salízar y Sánchez 2004, Sánchez *et al.* 2006). En el medio natural, se han descrito 19 especies de hongos en la boca, caparazón y plastrón (Benevides de Morais *et al.* 2010), como también bacterias (*Shigella flexnerii* y *Escherichia coli*) en la boca y cloaca (Benevides de Morais *et al.* 2011) y ectoparásitos (sanguijuelas) de la especie *Bogabdella* sp. (Shain *et al.* 2007).

Conservación

Amenazas. La más importante es la cosecha masiva, tanto de adultos como de sus huevos. Medem (1969) para la zona del Caguán (Colombia), documentó la recolección de miles de huevos para la producción de aceite con fines comerciales y en algunas localidades (Perú) el saqueo de huevos puede alcanzar hasta el 100% (Fachín-T. *et al.* 1996). En Colombia en las zonas donde se ha estudiado esta especie, se ha observado el saqueo constante de los nidos para su consumo. Tal es el caso de el bajo Guaviare (Bermúdez-R. *et al.* 2007), bajo Putumayo, Trapecio Amazónico (Bermúdez-R. *et al.* 2010) y Casanare (Duarte 2005).

También hay captura de juveniles y adultos para consumo, así como para la fabricación de productos derivados como aceites y ungüentos calientes. Estos son utilizados para la preparación de cremas para la piel, el cabello y productos medicinales, que aparentemente evitan la gripe o que curan luxaciones del cuerpo (Duarte 2005). El comercio y tráfico ilegal de la especie podría considerase como el factor de riesgo más importante, pero es de difícil aceptación por parte de la población ya que está muy implicada en el tráfico. Los registros de los decomisos realizados por las autoridades ambientales muestran que la tericaya es la segunda especie más capturada a nivel nacional y la primera para su área de distribución, sustituyendo el puesto de la charapa que actualmente es más difícil de conseguir (ver Capítulo 19). El comercio de la tericaya representa un ingreso importante a las comunidades locales. Por ejemplo, en el bajo Caquetá, una docena de huevos tiene un costo de $5.000 en la comunidad de Curare y entre los $12.000 y $19.000 en La Pedrera y un individuo vale de $8.000 y $20.000 en Curare (Figueroa 2010). En el bajo Putumayo la docena de huevos cuesta $3.000 y un individuo entre los $40.000 y $50.000 (Morales-B. obs. pers.). En el trapecio amazonico el precio de la docena de huevos se encuentra entre los $8.000 y $12.000 y un individuo cuesta $100.000 (Morales-B. obs. pers.).

Estudios en Bolivia confirman que la presión de cacería afecta la abundancia de *P. unifilis* y su impacto se incrementa cerca de las comunidades ribereñas (Conway-G. 2007). También se ha documentado que la cacería comercial está dirigida a las hembras reproductoras, ya que son más grandes y tienen mayor valor monetario que los machos (Escalona y Loiselle 2003, Bermúdez-R. *et al.* 2007). No obstante, estudios en Venezuela (cuenca del río Caura) señalan que tanto machos como hembras pequeñas y juveniles, están siendo capturados para el consumo y comercio, incluyendo un número desproporcional de hembras grandes (> 40 cm de LC recto) (Escalona 2010). Sumado a esto, esta especie puede ser capturada ya sea en la época seca durante el desove o en la estación lluviosa dentro de los bosques inundados (Fachín-T. *et al.* 2004, Bermúdez-R. *et al.* 2007).

Otras amenazas que afectan a las tericayas es la utilización de las playas por la expansión de la frontera ganadera, ya que sirven de paso y dormitorio a estos grandes animales domésticos. Esto se ha observado en el bajo Guaviare (Bermúdez-R. *et al.* 2007) y en el Trapecio Amazónico (Morales-B. obs. pers.). La pesca con mallas de ahorque en el río representa una amenaza grave para las tortugas, ya que estas pueden quedar atrapadas (Bermúdez-R. *et al.* 2007). En Brasil la construcción de hidroeléctricas para reservorios de agua ha traido consigo la destrucción de los ecosistemas de reproducción y alimentación de *P. unifilis* (Alho 2011). La contaminación por minería en el Río Negro (Brasil) es la responsable en varias especies de quelonios, entre ellas *P. unifilis*, de las altas concentraciones de mercurio en sus músculos, que si bien son dañinas para el consumo humano (Schneider *et al.* 2010), se desconocen sus efectos directos en las tortugas. Una última amenaza de carácter natural es el fenómeno conocido como lava playas o repiquete, que puede provocar la destrucción masiva de nidos entre un 60 y 100% (Páez y Bock 1997).

Perspectivas para la investigación y conservación. En Colombia se desarrolla en la actualidad un proyecto de investigación y conservación de *P. unifilis,* denominado *Atsapani*, coordinado por las Fundaciones Palmarito y Omacha, con el patrocino de Ecopetrol, Corporinoquia y la Reserva Natural La Pedregoza. Este se realiza a lo largo del eje Casanare-Meta-Bita-Orinoco. También está el proyecto de conservación comunitaria de la Fundación BioDiversa Colombia en la Amazonia colombo-peruana en el río Amazonas (sector isla de Corea y la isla de los Micos), bajo el patrocino de Idea Wild, WWF, Turtle Survival Allience, Turtle Conservation Fund, Ruffords Small Grant Fundation, la Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund y cuatro comunidades indígenas de la zona (Arbeláez 2010, 2011). Estos proyectos se han enfocado en recolectar información ecológica básica, evaluar la presión de caza sobre las tortugas e incluyen la participación comunitaria y educación ambiental.

En los últimos 20 años la investigación biológica y de historia de vida de *P. unifilis* ha recibido importantes avances (ver Schneider *et al.* 2012), pero a pesar de estos logros todavía existen grandes vacíos en el conocimiento biológico y genético, como sus implicaciones ecológicas y evolutivas. De aquí que se recomienda continuar con los estudios demográficos, selección de