

Capítulo 9

.....

# ASPECTOS ECOLÓGICOS DEL MORROCOY (*CHELONOIDIS CARBONARIUS*, SPIX 1824) EN LA CUENCA DEL RÍO CRAVO SUR Y OTRAS CUENCAS DE LA ORINOQUÍA

.....

**Cesar Rojano**

Director científico. Fundación Cunaguaro  
biodiversidad@cunaguaro.co

**Alexander Urbano-Bonilla**

Laboratorio de Ictiología, Unidad de Ecología y Sistemática  
(UNESIS), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,  
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, D.C, Colombia

**Julián Díaz-Timoté**

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander  
von Humboldt, Sedes: a) Villa de Leyva, Boyacá/ b) Bogotá,  
D.C, Colombia

## INTRODUCCIÓN

El morrocoy (*Chelonoidis carbonarius* Spix, 1824) se distribuye en el sur y centro de América, e islas del Caribe (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007; Gallego-García *et al.*, 2012). En Colombia se encuentra en las cuencas del Caribe, Magdalena, Orinoco, Pacífico y Amazonas (Gallego-García *et al.*, 2012; Morales-Betancourt *et al.*, 2015a), asociado a sabanas y hábitats abiertos (Vargas-Ramírez *et al.*, 2010).

A través de su área de distribución, diferentes estudios han abordado aspectos de su morfología y desarrollo (Medem *et al.*, 1979; Castaño, 1985; Hernández, 1997), dieta (Moskovits y Kiester, 1987; Hernández y Boede, 2000, Wang *et al.*, 2011), comportamiento (Campbell y Evans, 1972; Castaño y Lugo, 1981), rol ecológico (Strong y Fragoso, 2006; Rodrigues y Oliveira, 2016) y distribución geográfica (Vargas-Ramírez *et al.*, 2010).

Las poblaciones naturales de *C. carbonarius* están constantemente amenazadas por la transformación del hábitat y la extracción masiva de especímenes para el comercio (juveniles) y uso de la carne (subadultos-adultos) (Morales-Betancourt *et al.*, 2015a). Actualmente, a nivel nacional, esta especie es catalogada como vulnerable a la extinción (Castaño-Mora *et al.*, 2015) e incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2020). Por lo tanto, se requiere avanzar en estudios poblacionales, que permitan ajustar medidas de manejo y conservación (Morales-Betancour *et al.*, 2015b, Vargas-Ramírez *et al.*, 2010).

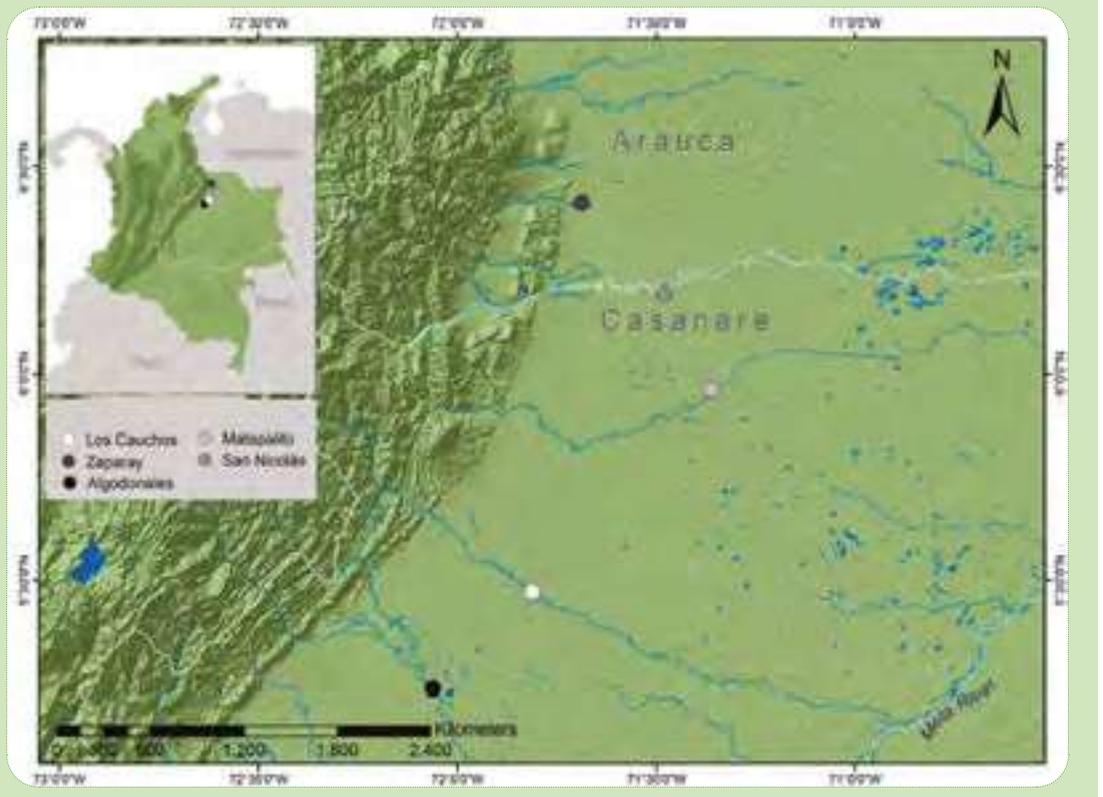
Las poblaciones de *C. carbonarius* del Caribe y Orinoco, al ser genéticamente distintas, deben ser tratados como diferentes unidades de conservación (Vargas-Ramírez *et al.*, 2010). En este sentido, el objetivo de este capítulo fue evaluar los aspectos ecológicos (abundancia, preferencia de hábitat y estructura de la población), para las poblaciones de *C. carbonarius* en diferentes zonas de la Orinoquía colombiana, incluyendo la cuenca del río Cravo Sur en Casanare.

## METODOLOGÍA

Este estudio se realizó en los departamentos de Arauca (cuenca río San Ignacio) y Casanare (cuencas río Ariporo, río Cravo Sur, río Pauto y río Casanare), en la Orinoquía colombiana (Figura 1). El ecosistema corresponde a sabana natural inundable,

caracterizada por una topografía plana y cóncava (Osorio-Peláez *et al.*, 2015). El clima es de tipo monomodal, con dos períodos hidrológicos: el seco, que va de diciembre a marzo, el promedio mensual de temperatura aumenta ( $28.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) y la precipitación disminuye ( $48.2\text{ mm}$ ); y el lluvioso, ocurre entre mayo y octubre, disminuye el promedio mensual de temperatura ( $25.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) y aumenta la precipitación ( $274,6\text{ mm}$ ) (IDEAM, 2017).

**Figura 1.** Localidades de muestreo para *C. carbonarius* en la cuenca del Orinoco colombiano



**Nota.** Cuencas: río San Ignacio (Zaparay), río Cravo Sur (Algodonales), río Ariporo (Matapalito), río Pauto (Los Cauchos), río Casanare (San Nicolás). Fuente: elaboración de autores, 2020.

## Muestreo

La toma de datos se hizo en dos períodos: lluvias (entre abril y julio de 2015, incluidos los cinco puntos de muestreo) y seco (entre enero y febrero de 2016, solo en las cuencas del Casanare, Cravo Sur, San Ignacio y Ariporo). El esfuerzo de muestreo por cada punto fue de siete días efectivos por periodo. La captura de individuos siguió el método de búsqueda libre (De la Ossa *et al.*, 2012): caminatas o cabalgatas, cubriendo todos los ecosistemas presentes en el área de estudio.

## Abundancia relativa

La abundancia relativa (individuos por kilómetro) siguió a De la Ossa *et al.*, (2012), y González-Zarate *et al.*, (2014). En cada punto de muestreo, se realizó una caminata diaria de  $3,87 \pm 0,92$  km (entre las 7:00 a las 10:00 h, y de las 15:00 a las 18:00 h, donde fue más fácil observar a los individuos a forrajear o tomar el sol). Para cada día, se definieron la dirección y la distancia entre las rutas para evitar contar los mismos ejemplares. Los individuos capturados fueron identificados en el caparazón, siguiendo la metodología propuesta por Rueda-Almonacid *et al.*, (2007), y liberados en el mismo sitio de captura.

## Estructura poblacional

La estructura de la población se evaluó en los individuos capturados. El sexo se determinó en función de la concavidad presentada por los machos adultos en el plastrón (Gallego-García *et al.*, 2012). Además, se obtuvieron otras mediciones morfométricas, como (i) longitud de caparazón en línea recta (SCL), (ii) ancho de caparazón en línea recta (SCW), (iii) longitud de plastrón en línea recta (SPL), (iv) ancho recto del plastrón (SPW) y (v) peso (W).

Para establecer el número de clases de tamaño, medidos en intervalos de SCL (cm), se utilizó la regla de Sturges (1926). Los análisis estadísticos se realizaron con R. 3.4.0 (R Development Core Team, 2016). Se realizó una prueba de proporción, para probar la hipótesis de que la relación macho-hembra encontrada era igual a 0.5, lo que significaba que ambos sexos se encontraban por igual. Finalmente, se exploraron diferentes variables cuantitativas mediante un PCA. Con base en los resultados de este análisis, se eligieron las tres variables que mejor se correlacionaron con los componentes 2 y 3; un análisis de covarianza (ANCOVA) fue empleado para determinar diferencias estadísticamente significativas entre los sexos; aunque los datos se desvían ligeramente del supuesto de normalidad, el efecto de dicha desviación no se consideró relevante.

## Preferencia de hábitat

Los lugares donde se capturaron las tortugas durante este estudio, se clasificaron según la leyenda nacional de la cobertura terrestre, de acuerdo con CORINE Land Cover adaptado para Colombia, Escala 1: 100,000 (IDEAM, 2010): i) Cultivos, ii) herbazales abiertos, iii) herbazales arbolados, iv) herbazal denso, v) Mosaicos de cultivos, vi) Bosque denso, vii) Bosque fragmentado, viii) Bosque ripario, ix) Pastos limpios, x) Arbustos, xi) Vegetación secundaria y xii) Humedales. Los datos sobre la disponibilidad (calculado a partir de los mapas de cobertura disponibles para cada localidad) y el uso del hábitat para todos los individuos, se combinaron para determinar una relación general de selección del hábitat para cada período hidrológico. Para el cálculo de índice de selección de hábitat (SR), se utilizó la siguiente fórmula (Manly *et al.*, 2003):  $SR = \% \text{ de hábitat utilizado} / \% \text{ de hábitat disponible}$ . Dado que  $SR > 1$  indica selección de hábitat,  $SR < 1$  indica subutilización de hábitat y  $SR = 1$  indica que el hábitat se usa en la misma proporción que ocurre.

## RESULTADOS

### Abundancia relativa

Un total de 176 individuos fueron registrados; la abundancia relativa fue mayor en la cuenca del río Cravo Sur (1.68 ind/km), en comparación con los otros puntos; el área con el índice más bajo fue la cuenca del río Pauto (0.04 ind/km). Los valores obtenidos en cada punto de muestreo se presentan en la Tabla 1. Se encontró variación en los valores de abundancia durante los dos períodos de muestreo en las localidades de los ríos Ariporo y Cravo Sur. En el Ariporo se observó una aparente disminución de la abundancia durante el período seco, mientras que en el Cravo Sur esta fue inversa, con una menor abundancia durante la estación lluviosa. Es importante mencionar que durante la estación seca se encontraron asociaciones de hasta 27 individuos adultos en el mismo lugar en la cuenca del Cravo Sur.

**Tabla 1.** Abundancia relativa de *C. carbonarius* en Casanare y Arauca, Colombia

Cuenca	Periodo de lluvias			Periodo seco			Abundancia relativa total (ind/km)
	Km recorridos	Registros	Abundancia relativa (ind/km)	Km recorridos	Registros	Abundancia relativa (ind/km)	
Ariporo	14.8	13	0.87	22	4	0.18	0.46
Cravo Sur	31.6	32	1.01	39.7	88	2.21	1.68
Casanare	38.4	17	0.44	30.4	16	0.52	0.47
Pauto	24.61	1	0.04	-	-	-	0.04
San Ignacio	35.3	5	0.14	-	-	-	0.14

**Fuente:** elaboración de autores, 2020.

### *Estructura poblacional y relaciones morfométricas*

Se registraron 176 individuos de *C. carbonarius*: 111 hembras (63.0 %), 52 machos (29.5 %) y 13 indeterminados (7.5 %). La relación entre machos y hembras (relación de sexo 2.13: 1) es diferente significativamente de 0.5 ( $X^2 = 20.6$ ,  $p = <0.05$ ,  $df = 1$ ). Las poblaciones estudiadas están dominadas por adultos ( $> 23$  cm en SCL), con una baja abundancia de individuos inmaduros, respecto a los adultos de ambos sexos (13 vs. 163; Fig. 2). La mayor abundancia de individuos de ambos sexos pertenece a las clases 31-34.9 y 27-30.9 cm de SCL. Dado el dimorfismo del plastrón, se sugiere que es posible identificar el sexo en los individuos del estudio de más de 19 cm de SCL.

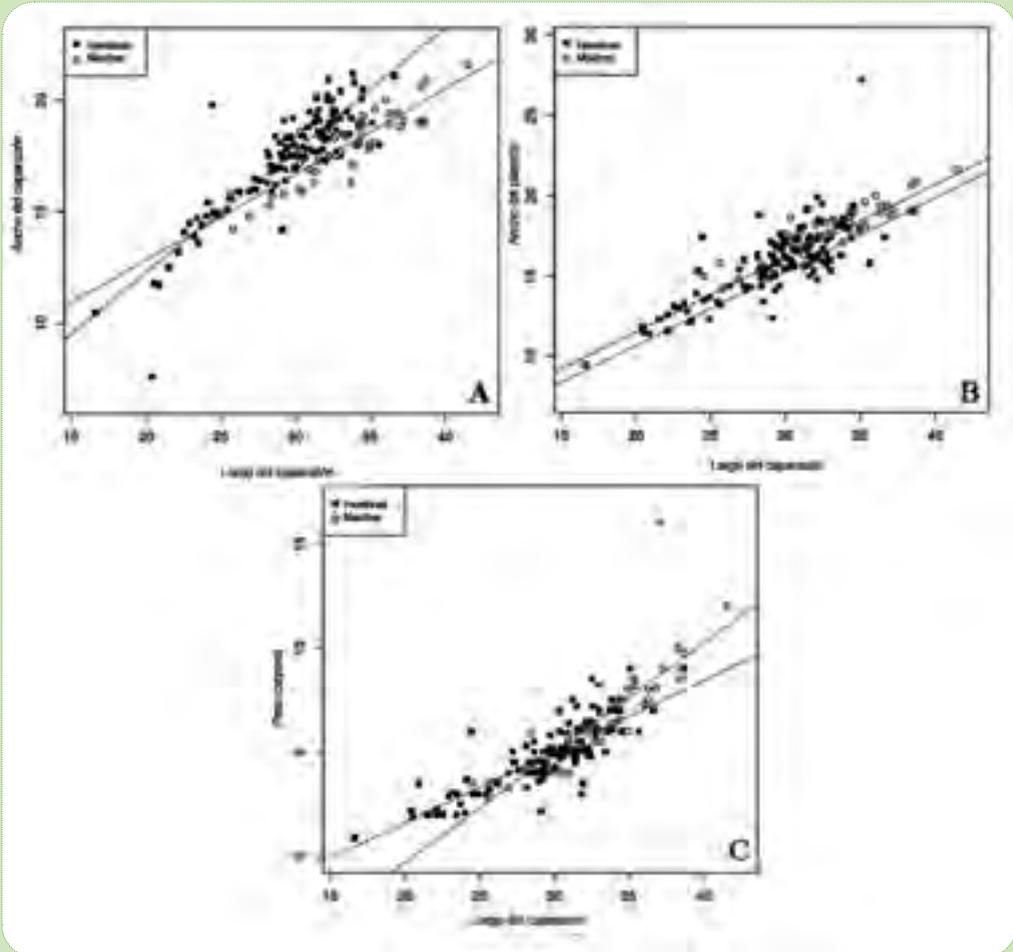
**Figura 2.** Estructura de la población de morrocoyes silvestres en los departamentos de Casanare y Arauca, Colombia



**Fuente:** elaboración de autores, 2020.

Los diferentes ANCOVAS muestran los siguientes datos: i) SCW vs. SCL y sexo revelan una relación significativa entre SCL y SCW. Así mismo, el efecto del sexo según el tamaño del animal como término de interacción (SCL: SexM) fue significativo; el modelo general fue significativo:  $p = <0.05$  (Fig. 3A). ii) El SPW, SCL y el sexo muestra una relación significativa entre SCL y SPW; sin embargo, no hay diferencias estadísticamente significativas entre los sexos. El modelo general es significativo ( $p = <0.05$ ; Fig. 3B); iii) W, SCL y sexo mostraron una relación significativa entre SCL y W; no obstante, el efecto del sexo depende del tamaño del animal, ya que el término de interacción (SCL: SexM) fue significativo. El modelo general resultó significativo ( $p = <0.05$ ; Fig. 3C).

**Figura 3.** Relaciones morfométricas y peso en machos y hembras de *C. carbonarius*. A. SCW vs. SCL y sexo; B. SPW, SCL y sexo; C. W, SCL y sexo



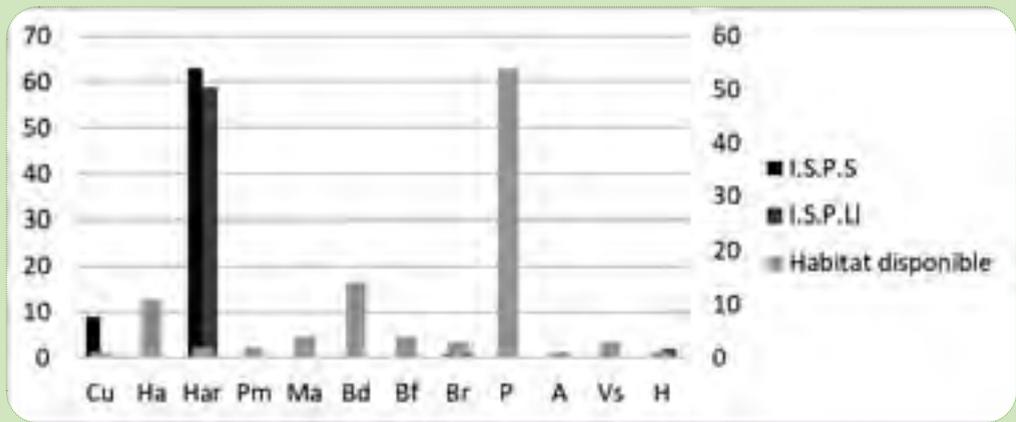
**Fuente:** elaboración de autores, 2020.

### **Preferencia de hábitat**

La especie se registró en siete hábitats diferentes (58,3 %), de un total de doce identificados en el área de estudio. Los individuos no utilizaron los hábitats disponibles proporcionalmente en ninguno de los dos períodos (Figura 4). Se encontró que, durante la temporada de lluvias, los ejemplares observados mostraron un alto índice de selección para herbazales arbolados y bosques de galería. Para el período seco, se en-

contró una tendencia similar, y es importante mencionar que durante este tiempo las tortugas muestreadas también mostraron un índice de selección por zonas arbustivas y cultivos. Durante ambos períodos se observó un uso secundario de algunos hábitats disponibles, como vegetación secundaria, bosque denso, bosque fragmentado y herbazales abiertos.

**Figura 4.** Índice de selección de hábitat



**Nota.** Índice de selección de hábitat para *C. carbonarius* en Casanare y Arauca. SR = índice de selección, Cu = cultivos, Ha = herbazales abiertos, Har = herbazales arbolados, Pm = pastizales con malezas, Ma = mosaicos agrícolas, Bd = bosque denso, Bf = bosque fragmentado, Br = bosque ripario, P = pastizales, A = arbustos, Vs = vegetación secundaria, H = humedales. I.S.P.S: índice de selección en el periodo seco, I.S.P.L: índice de selección en periodo de lluvias.

**Fuente:** autores (2020).

**Figura 5.** Morrocoyes usando zurales como refugio durante la época seca en la cuenca del río Cravo Sur



**Fuente:** C. Rojano (2016).

## DISCUSIÓN

Se encontraron diferencias significativas en los valores de abundancia entre los puntos de muestreo, siendo la localidad en la cuenca del río Cravo Sur la que presentó mayores valores. Esto podría estar relacionado con el estado de conservación del hábitat en la zona de muestreo, donde a la fecha se conservaban porciones considerables y continuas de sabana inundada natural.

Valores inferiores, como los encontrados en la localidad de la cuenca del río Pauto, pueden ser producto de la transformación acelerada del ecosistema en el área, principalmente por el cambio de uso del hábitat, para establecer plantaciones de arroz (*Oryza sativa*) o palma (*Elaeis guineensis*, Jacq.), destrucción de su hábitat, la deforestación y los incendios en los ecosistemas (Gallego-García *et al.*, 2012).

Sin embargo, es probable que la calidad del hábitat en sí no explique los valores de abundancia en los diferentes puntos de muestreo. Algunos estudios han propuesto que los picos de densidad de *Chelonoidis denticulata* se presentan durante los períodos lluviosos, cuando la abundancia de alimentos es mayor (Stevenson *et al.*,2007). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran los valores más altos de abundancia de *C. carbonarius* durante el período húmedo o seco, dependiendo de la ubicación del muestreo.

Considerando la variación en el promedio mensual de temperatura y precipitación, durante los dos períodos hidrológicos en el área de estudio, dos posibles explicaciones para esta diferencia podrían ser: (1) El acceso al agua puede estar más restringido en algunas áreas que en otras, influyendo en la concentración de individuos; y (2) La disponibilidad de alimentos, durante la temporada de lluvias en la sabana inundada, puede hacer que los individuos se concentren en áreas particulares. Ambos factores podrían facilitar el avistamiento de especímenes, influyendo así en los valores encontrados.

*C. carbonarius* mostró un alto índice de selección por los herbazales arbolados y bosques riparios en ambos períodos. Se ha reportado que esta especie prefiere áreas abiertas (Castaño-Mora y Medem, 2002) y bosques de galería (Gallego-García *et al.*,2012). Más del 50 % de los individuos registrados se encontraron en herbazales arbolados, asociados a la geoforma conocida localmente como “zurales”, formaciones que pueden variar en profundidad (entre 0.20 y 1.5 m) y ancho (0.30 y 2 m; Rial, 2014) y probablemente proporcionan un suministro adecuado de alimentos y refugio del clima y los depredadores, lo cual se ha sugerido en otras localidades de muestreo con tortugas de esta familia (Moskovits, 1985). Es importante mencionar que estos zurales estuvieron especialmente presentes en la localidad de muestreo en la cuenca del río Cravo Sur en San Luis de Palenque.

Se encontró una mayor proporción de adultos en relación con tamaños menores a 20 cm. Aunque se considera que uno de los atributos de la mayoría de los reptiles es la abundancia de individuos inmaduros (Cagle, 1954), se ha informado una alteración de este patrón en *C. denticulata*, donde se encontró una gran abundancia de adultos en comparación con los juveniles (Stevenson *et al.*,2007). Esta disminución se ha asociado con una fuerte depredación por individuos inmaduros (Moskovits, 1985) o con el tamaño corporal, que dificulta su observación.

En el área de estudio, se presenta una mayor proporción de hembras. Sin embargo, no hay mucha información disponible sobre esto, lo que dificulta las comparaciones. La proporción de sexos en las tortugas del género *Chelonoidis* puede variar, incluso en diferentes épocas del año, pero aún no se conoce el verdadero impacto de estas variaciones en la actividad reproductiva de esta especie (Stevenson *et al.*,2007). En

cautiverio, se reporta que, manejado en diferentes proporciones de sexo, mantiene su capacidad reproductiva, alcanzando hasta siete hembras por macho adulto (Hernández y Boede, 2000), lo que indica que la población estudiada probablemente mantiene su viabilidad reproductiva.

Para los machos se encontraron pesos y tamaños superiores a los de las hembras. Este patrón se considera general para *C. carbonarius*, y coincide con el reportado para Colombia (Gallego-García *et al.*, 2012). En general, cuando los machos son más grandes que las hembras, se asocia con interacciones agonistas y selección sexual (Berry y Shine, 1980; Pritchard y Trebbau, 1984). En las especies terrestres, los machos generalmente superan en número a las hembras, cuando hay agresión e inseminación forzada como se informa para *Chelonoidis* (Lambert, 1993).

En conclusión, este trabajo permitió evidenciar la importancia de los ecosistemas asociados a la cuenca del río Cravo Sur para la conservación de los morrocoyes en la Orinoquía colombiana. El manejo adecuado de las sabanas naturales y de los zulares, permitirá que esta especie pueda mantener poblaciones viables en el área. Se requiere entonces el trabajo articulado de diferentes actores, para que los motores de transformación presentes en el área no afecten las áreas críticas para esta especie en el área de estudio.

## AGRADECIMIENTOS

---

Este estudio se realizó en el marco del convenio número 15-14-172-012CE, realizado entre el Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt y la Fundación Cunaguaro, en virtud del cual los individuos fueron capturados legalmente, de acuerdo con la legislación ambiental colombiana. Este trabajo fue financiado por el Oleoducto Bicentenario y el Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt (Contrato N ° 4400000166). Los autores agradecen a Jennifer Ardila Ayala, Laura Miranda, Oscar Vergara, también María Isabel Vieira, Talía Waldron Henríquez, Argelina Blanco Torres y Olga Nieto Moreno por su apoyo técnico y administrativo. De igual forma, a las comunidades en el área de estudio que los apoyaron durante la recolección de datos, especialmente Nelson Barragán, Duvan Silva y Parrique Díaz.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

Berry, J. F. y Shine, R. (1980). Sexual dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia*, 44, 185-191.

Cagle, F. R. (1954). Two new species of the genus *Graptemys*. *Tulam Studies. Oohgy* 1, 166-186.

Campbell, H. W. y Evans, W. E. (1972). Observations on the vocal behavior of chelonians. *Herpetologica*, 28, 277-280.

Castaño, M. (1985). Notas adicionales sobre la reproducción y el crecimiento de los morrocoyes (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*). *Lozania*, 52, 1-5.

Castaño, O. y Lugo, M. (1981). Estudio comparativo del comportamiento de dos especies de morrocoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedesia*, 10, 55-122.

Castaño-Mora, O., Cárdenas-Arévalo, G., Medina-Rangel, G.F., Carvajal-Cogollo, J.E., Forero-Medina, G., Gallego-García, N y otros. (2015). *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824). En M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, V. P. Páez y B. C. Bock (Eds.), *Libro rojo de reptiles de Colombia* (pp. 171-175). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); Universidad de Antioquia.

Castaño-Mora, O.V. y Medem, F. (2002). *Geochelone carbonaria*. En O.V. Castaño-Mora (Ed.), *Libro rojo de reptiles de Colombia* (pp. 68-70). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Ministerio de Medio Ambiente; Conservación Internacional.

De la Ossa, J., Cárdenas-Arévalo, G., Páez, V. P. (2012). Métodos de campo para estudios demográficos. En V. P. Páez, M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Castaño-Mora y B. C. Bock (Eds.), *V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia* (Cap. 13, pp. 171-186) [Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia]. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

Gallego-García, N., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. V. (2012). *Chelonoidis carbonaria* (Spix 1824). En V. P. Páez, M. A. Morales-Betancourt, C. A. Lasso, O. V. Cas-

taño-Mora y B. C. Bock (Eds.), V. *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia* (pp. 406-411). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

González-Zárate, A., Montenegro, O., Castaño-Mora, O.V., Vargas-Ramírez, M. (2014). Abundancia, estructura poblacional y conservación de *Podocnemis lewyana* (Podocnemididae) en el río Prado, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 19, 351-361.

Hernández, O. E. (1997). Reproducción y crecimiento del Morrocoy, *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) (Reptilia, Testudinidae). *Biollania*, 13, 165-183.

Hernández, P. y Boede. E. O. (2000). Effects of feeding on growth and reproductive output in *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) in captivity. *Acta Biológica Venezuelica*, 20, 37-43.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM. (2017). *Promedios precipitación y temperatura media*. [https://www.datos.gov.co/d/nsxu-h2d-h?category=Ambiente-y-Desarrollo-Sostenible&view\\_name=Promedios-Precipitacion-yTemperatura-media-Promed](https://www.datos.gov.co/d/nsxu-h2d-h?category=Ambiente-y-Desarrollo-Sostenible&view_name=Promedios-Precipitacion-yTemperatura-media-Promed).

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM. (2010). *Leyenda Nacional de Coberturas de la Tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia* Escala 1:100.000. Autor.

Lambert, M. R. K. (1993). On growth, sexual dimorphism, and the general ecology of the African spurred tortoise, *Geochelone sulcata*, in Mali. *Chelonian Conservation and Biology*, 1, 37-46.

Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. y Erickson, W. P. (2003). *Resource selection by animals - Statistical design and Analysis for field studies* (2nd ed.) Kluwer academic publishers.

Medem, F., Castaño, O. y Lugo, M. (1979). *Contribución al conocimiento sobre la reproducción y el crecimiento de los "morrocoyes"* (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Testudines, Testudinidae). *Caldasia*, 12, 497-511.

Morales-Betancourt, M. A., Lasso, C. A., Páez, V. P. y Bock, B. C. (2015a). *Libro rojo de reptiles de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); Universidad de Antioquia.

Morales-Betancourt, M. A., Páez, V. P., Lasso, C. A. (2015b). *Conservación de las tortugas continentales de Colombia: evaluación 2012-2013 y propuesta 2015-2020*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Asociación Colombiana de Herpetología; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.

Moskovits, D. K. (1985). *The Behavior and Ecology of the Two Amazonian Tortoises, Geochelone carbonaria and Geochelone denticulata, in Northwestern Brazil* (Tesis de doctorado). University of Chicago, Chicago, U.S.

Moskovits, D. K. y Kiestler, A. R. (1987). Activity levels and ranging behaviour of the two amazonian tortoises, *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata*, in North-Western Brazil. *Functional Ecology*, 1, 203-214.

Osorio-Peláez, C., Lasso, C. A., Trujillo, F. (2015). *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía* [Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia]. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

Pritchard, P. C. H. y Trebbau, P. T. (1984). *The turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology 2* (Vol. VIII). Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

R Development Core Team. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>

Rial, A. (2014). Capítulo 4: Zurales o tatucos. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Eds.), *Humedales de la Orinoquía* (pp. 252-254). Instituto de investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt (IAvH),

Rodrigues, J. F. M. y Oliveira, S. P. D. (2016). Can tortoises facilitate the germination of plants with dry fruits? A simulation of the effects of *Chelonoidis carbonarius* (Testudines: Testudinidae) on the germination of *Leucaena leucocephala* (Fabaceae). *Rodriguésia*, 67, 661-666.

Rueda-Almonacid, J. V., Carr, J. L., Mittermeier, R. A., Rodríguez-Mahecha, J. V., Mast, R. B., Vogt, R. C. y otros. (2007). *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico* [Serie de guías tropicales de campo N° 6]. Conservación Internacional; Panamericana.

Stevenson, P. R., Borda, C. A., Rojas, A. M., Álvarez, M. (2007). Population size, habitat choice, and sexual dimorphism of the Amazonian tortoise (*Geochelone denticulata*) in Tinigua Park, Colombia. *Amphibia-Reptilia*, 28, 217-226.

Strong, J. N. y Fragoso, J. M. V. (2006). Seed dispersal by *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. *Biotropica* 38, 683-686.

Vargas-Ramírez, M., Maran, J. y Fritz, U. (2010). Red-and yellow-footed tortoises, *Chelonoidis carbonaria* and *C. denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), in South American savannas and forests: do their phylogeographies reflect distinct habitats? *Organisms Diversity & Evolution* 10, 161-172.

Wang, E., Donatti, C. I., Ferreira, V. L., Raizer, J. y Himmelstein, J. (2011). Food habits and notes on the biology of *Chelonoidis carbonaria* (Spix 1824) (Testudinidae, Chelonia) in the southern Pantanal, Brazil. *South American Journal of herpetology*, 6, 11-19.

