

TESIS CARRERA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS  
FÍSICAS

**ESTUDIO DEL MOVIMIENTO DE POBLACIONES  
ANIMALES: REDES COMPLEJAS DE INTERACCIÓN  
INSPIRADAS EN DATOS DE CAMPO.**

**Marco Madile Hjelt**  
Maestrando

**Dra. Karina F. Laneri**  
Directora

**Dr. Luis G. Moyano**  
Co-director

**Miembros del Jurado**

Dr. Marcelo N. Kuperman (Instituto Balseiro)

Dr. Fernando Durán (Universidad Nacional del Comahue)

Dra. M. Leticia Rubio Puzzo (Universidad Nacional de la Plata)

21 de diciembre de 2023

Física Estadística e Interdisciplinaria (FiEstIn)  
Centro Atómico Bariloche

Instituto Balseiro  
Universidad Nacional de Cuyo  
Comisión Nacional de Energía Atómica  
Argentina

Inventario:

24828

Biblioteca Leo Falicov

A Martín y Anna  
A mis amigos





# Índice de contenidos

Índice de contenidos	v
Índice de figuras	vii
Índice de tablas	ix
Resumen	xi
Abstract	xiii
<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
1.1. Motivación	1
1.2. La tortuga terrestre argentina: <i>Chelonoidis chilensis</i>	1
1.3. Metodología	3
1.3.1. Radiotelemetría	4
1.3.2. Unidad de navegación	5
1.3.3. Método del hilo	6
1.4. Redes complejas	7
<b>2. Trayectorias</b>	<b>9</b>
2.1. Relevamiento de trayectorias	9
2.2. Errores de medición	11
2.3. Zonas de interés	12
2.4. Distancia recorrida	13
<b>3. Redes de interacción entre tortugas</b>	<b>15</b>
3.1. Encuentros	15
3.2. Redes de interacción	17
3.3. Simulaciones computacionales de las trayectorias	19
<b>4. Uso de refugios</b>	<b>23</b>
4.1. Localización de refugios	23
4.1.1. Herramienta de visualización	24

4.2. Distribución espacial de refugios . . . . .	25
4.3. Refugios más usados y caminos tomados . . . . .	26
4.4. Redes bipartitas de refugios . . . . .	27
4.4.1. Proyecciones en nodos refugio . . . . .	32
4.4.2. Proyecciones en nodos tortuga . . . . .	33
4.5. Correlación entre refugios compartidos y encuentros diurnos . . . . .	34
<b>5. Conclusiones y discusión</b>	<b>37</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>43</b>
<b>Publicaciones asociadas</b>	<b>45</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>47</b>

# Índice de figuras

1.1. Distribución geográfica de la tortuga <i>Chelonoidis chilensis</i> . . . . .	2
1.2. Dos individuos de la especie <i>Chelonoidis chilensis</i> . . . . .	3
1.3. Radiotransmisor sobre caparazón de una tortuga. . . . .	4
1.4. Antena Yagui-Uda conectada a un receptor ATS R410. . . . .	5
1.5. Unidad de navegación comercial i-gotU para monitorear individuos. . .	6
1.6. Tortuga con hilo para determinar si se mueve o no durante la noche. . .	7
2.1. Trayectorias de un día de medición, sin filtrar. . . . .	9
2.2. Distribución de velocidades. . . . .	10
2.3. Trayectorias de un día de medición, después del filtrado. . . . .	11
2.4. coordenadas nocturnas y dispersión para una tortuga. . . . .	12
2.5. Mapa con zonas de recurrencia para trayectorias diurnas. . . . .	13
2.6. Distancia promedio recorrida por hora para machos y hembras. . . . .	14
3.1. Encuentros por hora medida. . . . .	16
3.2. Redes de encuentros diurnos. . . . .	17
3.3. Densidad de red de encuentros diurnos. . . . .	18
3.4. Trayectorias generadas por una realización del modelo. . . . .	19
3.5. Densidades de red simuladas para 2300 realizaciones del modelo. . . . .	20
3.6. Densidades de red simuladas usando como condición inicial el mapa de recurrencia. . . . .	21
4.1. Distribución geográfica de los refugios encontrados. Cada refugio tiene una etiqueta numérica asociada. Este mapa es de formato HTML (Hypertext Markup Language), para su fácil uso en el campo. . . . .	24
4.2. Distancia media entre refugios. . . . .	26
4.3. Fracción de noches pasadas en refugio preferido. . . . .	27
4.4. Caminos tomados entre refugios para la tortuga T54. . . . .	28
4.5. Refugios preferidos en el mapa. . . . .	29
4.6. Red bipartita de refugios, noviembre-enero. . . . .	29
4.7. Red bipartita de refugios, febrero-marzo. . . . .	30

---

4.8. Red bipartita de refugios, abril-octubre. . . . .	30
4.9. Refugios usados por noche para nodos tortuga. . . . .	31
4.10. Proporción de refugios compartidos respecto de su totalidad. . . . .	32
4.11. Proyección de red bipartita de refugios en nodos refugio. . . . .	33
4.12. Proyección de red bipartita de refugios en nodos tortuga. . . . .	33
4.13. Fracción de refugios compartidos donde se registró un encuentro a pocos días del uso del mismo. . . . .	35

# Índice de tablas



# Resumen

A pesar de ser una de las especies más comercializadas en el mercado ilegal de mascotas de Argentina, se conoce muy poco sobre la tortuga terrestre *Chelonoidis chilensis* en su hábitat natural. Debido a la creciente fragmentación de su hábitat producida principalmente por la reciente introducción de ganado, esta tortuga está catalogada como especie en estado vulnerable. Por estos motivos resulta muy importante el estudio de sus refugios, su área de movimiento y las relaciones entre las tortugas dentro de la comunidad. La población de estudio se encuentra en el límite sur de su distribución geográfica, en las cercanías de San Antonio Oeste, Patagonia, Argentina. Por ser reptiles se los considera solitarios, aunque se sabe muy poco sobre su red de interacción social. En este trabajo, seis individuos de *Chelonoidis chilensis* fueron monitoreados continuamente durante sus diferentes períodos de actividad, utilizando un dispositivo GPS autónomo. Se implementó un método de filtrado de trayectorias y se construyó una grilla de zonas de interés para las tortugas, utilizando las trayectorias filtradas. Se estudiaron las interacciones diurnas, armando redes de encuentros entre tortugas y se encontró el máximo de densidad de red de encuentros en el período asociado al apareamiento, disminuyendo a cero para el período de brumación. Curiosamente, las interacciones entre machos se encontraron más probables durante el período de apareamiento, lo que podría estar relacionado con la observación de peleas frecuentes durante este período. Realizando simulaciones numéricas usando pasos y tamaños de campo observados, concluimos que las densidades de la red de encuentros diurnos son mucho más altas que las observadas por casualidad. Esto añade evidencia a la presencia de comportamiento social dentro de este reptil vulnerable.

Para muchas especies, los refugios son un recurso esencial para la protección de depredadores y las extremas condiciones ambientales. Los refugios también pueden servir para interacciones sociales como el apareamiento. Por lo tanto, el conocimiento de los patrones de uso de refugios puede proporcionar información sobre la estructura social. En este trabajo, se implementó un criterio para identificar los refugios nocturnos de las tortugas. Sobre estos se calculó la distancia media entre refugios y su centro de masa, tanto para machos como para hembras y no se encontraron diferencias significativas en el área abarcada por los refugios para ambos sexos. Se armaron redes bipartitas de nodos tortuga y refugio, y se encontró que la tortuga comparte menos refugios y

utiliza una menor cantidad diferente de los mismos en cuanto se acerca el período de brumación. Este hecho puede ser importante al considerar la eventual propagación de enfermedades. Finalmente, se descubrió la existencia de refugios preferidos y que la tortuga utiliza refugios cercanos entre sí respecto a los demás refugios de la población.

**Palabras clave:** REDES COMPLEJAS, CHELONOIDIS CHILENSIS, USO DE REFUGIOS



# Abstract

Despite being one of the most traded species in the illegal pet market in Argentina, very little is known about the land turtle *Chelonoidis chilensis* in its natural habitat. Due to the increasing fragmentation of its habitat caused mainly by the recent introduction of livestock, this turtle is listed as a vulnerable species. For these reasons, the study of their burrows, their area of movement, and the relationships between turtles within the community is very important. The study population is located at the southern limit of its geographical distribution, near San Antonio Oeste, Patagonia, Argentina. Being reptiles, they are considered solitary, although very little is known about their social interaction network. In this work, six individuals of *Chelonoidis chilensis* were continuously monitored during their different periods of activity, using an autonomous GPS device. A method of trajectory filtering was implemented and a grid of zones of interest for the turtles was constructed, using the filtered trajectories. Daytime interactions were studied, assembling networks of encounters between turtles and the maximum density of the encounter network was found in the period associated with mating, decreasing to zero for the brumation period. Interestingly, interactions between males were found more likely during the mating period, which could be related to the observation of frequent fights during this period. Conducting numerical simulations using observed steps and field sizes, we concluded that the densities of the daytime encounter network are much higher than those observed by chance. This adds evidence to the presence of social behavior within this vulnerable reptile.

For many species, burrows are an essential resource for protection from predators and extreme environmental conditions. Burrows can also serve for social interactions such as mating. Therefore, knowledge of burrow usage patterns can provide information about social structure. In this work, a criterion for identifying the turtles' nocturnal burrows was implemented. On these, the average distance between burrows and their center of mass was calculated, both for males and females, and no significant differences were found in the area covered by the burrows for both sexes. Bipartite networks of turtle and burrow nodes were constructed, and it was found that the turtle shares fewer burrows and uses a smaller different number of them as the brumation period approaches. This fact may be important when considering the eventual spread of diseases. Finally, the existence of preferred burrows was discovered and that the turtle

uses burrows close to each other compared to other burrows in the population.

**Keywords:** COMPLEX NETWORKS, CHELONOIDIS CHILENSIS, BURROW USE

# Capítulo 1

## Introducción

*“Take a walk with a turtle. And behold the world in pause.”*

— Bruce Feiler

### 1.1. Motivación

El movimiento de los animales es de fundamental importancia para procesos ecológicos. Los humanos han estado interesados en su movimiento individual y poblacional por milenios. Hace más de 2000 años, Aristóteles escribió acerca del movimiento de los animales y los conceptos filosóficos y matemáticos asociados, en su libro, *De Motu Animalium*. Históricamente era crucial entender su comportamiento para saber cómo y dónde se podían obtener estas fuentes de alimento salvajes, por lo tanto, los primeros humanos eran modeladores naturales del movimiento animal. En tiempos modernos, estamos interesados en su movimiento por razones científicas y para poder tomar medidas de conservación y protección.

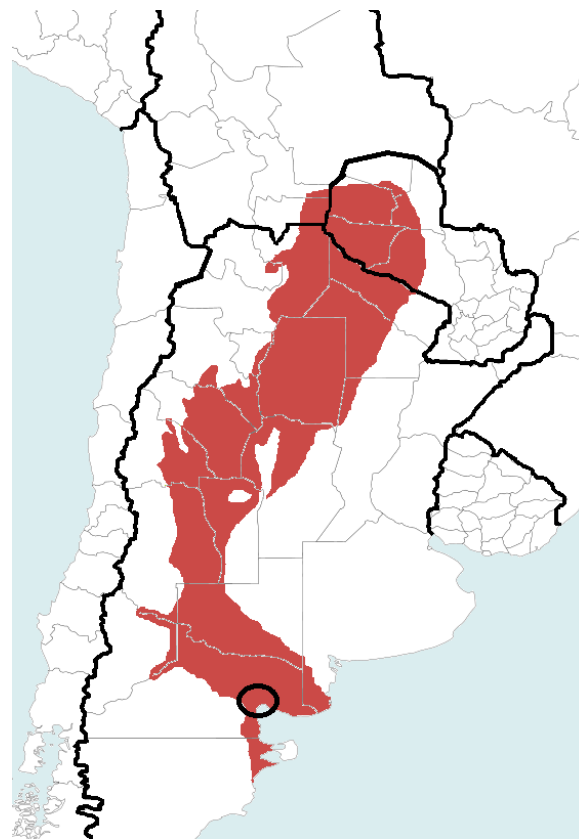
La mayoría de las especies animales son capaces de realizar complejos patrones de movimientos que generalmente dependen del ambiente, de factores intrínsecos de los individuos y de las interacciones entre ellos ([1], [2] y [3]). La complejidad de estos movimientos se manifiesta en sus trayectorias.

### 1.2. La tortuga terrestre argentina: *Chelonoidis chilensis*

Nuestra especie de interés es la tortuga *Chelonoidis chilensis* (Fig. 1.2), que se distribuye desde el Gran Chaco hasta el norte de la Patagonia Argentina, como se muestra en la Fig. 1.1 [4]. Esta especie está incluida en el apéndice de la *Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES)* y fue

categorizada como *vulnerable* a nivel nacional [5] e internacional por la *International Union for Conservation of Nature (IUCN)*. Los principales factores que llevaron a esta situación son la reducción, modificación y destrucción de su hábitat, debido a la expansión de la frontera agropecuaria, así como su comercialización, siendo la especie nativa de reptiles más traficada en el mercado ilegal de mascotas en Argentina [5]. Además, la amenaza a esta especie se ve aumentada con la introducción de especies depredadoras exóticas como el Jabalí (*Sus scrofa*) [6]. En este trabajo estudiaremos una población de tortugas en el límite sur de su distribución geográfica, a 20 km al norte de San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, Argentina. En la Fig. 1.1 se muestra con un círculo la ubicación de la población estudiada.

Las tortugas son animales herbívoros que se alimentan con tallos, frutos de cactus (*Opuntia sulphurea*, *Cereus aethiops*, *Perocactus tuberosus*), gramíneas (*Chloris castilloniana*, *Trichloris crinita*), herbáceas (*Alternanthera pugens*, *Sphaeralcea miniata*, *S. mendocina*, *Portulaca grandiflora*) y vainas de leguminosas [7].



**Figura 1.1:** Distribución geográfica de la tortuga *Chelonoidis chilensis*. El círculo señala la ubicación de la población estudiada de tortugas, a 20 km al norte de San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, Argentina.

Esta especie presenta un dimorfismo sexual cuando son adultos, siendo los machos notablemente más chicos que las hembras, como se observa en la Fig. 1.2. El período de actividad de la especie (en el extremo sur de su distribución) a las latitudes de la

zona de estudio, es el más corto, ya que durante el invierno las tortugas bruman por aproximadamente tres meses (mayo-agosto). La brumación es un período de dormancia donde estos reptiles se vuelven fisiológicamente menos activos. Sus períodos de actividad comienzan durante la primavera, en el mes de septiembre. Desde noviembre a enero, ocurren los apareamientos; entre febrero y abril es cuando las hembras pasan una gran parte del tiempo buscando un lugar adecuado para enterrar sus huevos [8]. En este trabajo consideramos los cuatro períodos de comportamiento mencionados. Al momento se conoce muy poco sobre la dinámica poblacional de *Chelonoidis chilensis* en Argentina.



**Figura 1.2:** Dos individuos de la especie *Chelonoidis chilensis*, a la izquierda una tortuga hembra y a la derecha derecha a una macho.

Motivados por la falta de información, el objetivo de este estudio es caracterizar el movimiento y las interacciones de las tortugas de una población en el límite sur de la distribución geográfica de su especie. Aprender acerca del movimiento de los individuos es fundamental para entender su rol ecológico en el ecosistema y para diseñar políticas de conservación de la especie y de su hábitat.

### 1.3. Metodología

Para este trabajo se utilizaron datos recolectados con el grupo de investigación desde enero de 2022 hasta febrero del 2023. Yo participé personalmente en la campaña de febrero 2023. En una campaña de medición, el grupo de investigación busca durante todos los días la mayor cantidad de tortugas posibles, gran parte de las tortugas del campo donde se realiza el estudio están marcadas en el caparazón para reconocer el individuo. Una vez encontrada una tortuga, basándonos en la cantidad total de individuos que estén siendo monitoreados y la cantidad de dispositivos de medición disponibles, se decide si es conveniente monitorear la trayectoria de la misma. Todas

las tortugas que se les añadió algún dispositivo de medición para su trayectoria, también se les añadió un radiotransmisor, así poder encontrar su posición una vez terminada la campaña de medición o cuando fuera necesario.

Se combinaron tres técnicas para monitorear las trayectorias de las tortugas. En primer lugar se utilizó la técnica de radioteleetría para la localización de la posición de las tortugas. En segundo lugar, se utilizó un *datalogger* comercial (i-gotU GT120) que toma datos de GPS y hora. En tercer lugar, se utilizó el método del hilo. En las siguientes subsecciones se proveerán más detalles de cada una de las metodologías.

### 1.3.1. Radioteleetría

La técnica de radioteleetría permite localizar individuos mediante un sistema de transmisor-receptor-antena. Se utilizaron transmisores Holohil (Grand HOLOHIL Systems Ltd. RI-2B) pegados a los caparazones de las tortugas mediante cinta adhesiva (Fig. 1.3). Estos transmisores emiten un pulso a una determinada frecuencia ( $\approx 150$  MHz) cada dos segundos. Los pulsos eran detectados por un sistema de recepción, que consistía en una antena Yagi-Uda conectada a un receptor ATS R410 (Advanced Telemetry Systems), como se observa en la Fig. 1.4. Esta técnica permite con gran precisión localizar el transmisor y, usando un GPS portátil (Garmin eTrex20), determinar la ubicación de la tortuga.



**Figura 1.3:** Radiotransmisor sobre caparazón de una tortuga. Se utilizó el radiotransmisor junto con una antena Yagi-Uda para localizar la posición de las tortugas en el campo e intercambiar el i-gotU (Fig. 1.5).

A pesar de ser muy precisa espacialmente, esta técnica no posee una buena resolución temporal, necesaria para reconstruir trayectorias confiables. En primer lugar,



es necesario seguir constantemente al individuo para tener una mejor resolución temporal. En segundo lugar, el investigador debe acercarse a la tortuga para tomar su posición con el GPS. Ambos factores pueden alterar el comportamiento de la tortuga y su trayectoria. En la siguiente sección se describe el otro dispositivo, el i-gotU, que ofrece una alta resolución temporal en las trayectorias sin perturbar al comportamiento animal. Es por esta razón que solo se usó esta técnica para recuperar el i-gotU, no para monitorear la trayectoria.



**Figura 1.4:** Antena Yagui-Uda conectada a un receptor ATS R410 (Advanced Telemetry Systems). En la imagen se está buscando localizar la posición de una tortuga que contiene un radiotransmisor en su caparazón (Fig. 1.3).

### 1.3.2. Unidad de navegación

La unidad de navegación comercial i-gotU GT120 (Fig. 1.5) permite monitorear la posición de individuos en su hábitat natural. La misma posee un receptor GPS, donde se puede programar la frecuencia de medición a través de un software provisto por el fabricante. La batería de la unidad permite una autonomía de aproximadamente 7 días. El peso de la misma es de 21 g, lo que representa el 1.5 % del peso de una tortuga de tamaño medio. La unidad posee una memoria interna que almacena los datos de

posición y hora. Los datos se pueden descargar a la computadora a través de un puerto USB.



**Figura 1.5:** Unidad de navegación i-gotU para monitorear individuos. Pesa aproximadamente 21 g, las posiciones del GPS son adquiridas cada 15 minutos y se almacenan en la memoria interna del dispositivo.

Con este dispositivo se obtuvieron datos de campañas realizadas entre finales de enero 2022 y marzo 2023; se contaron con 12 de estas unidades y se decidió monitorear a las mismas 6 tortugas intercambiando el i-gotU a cada una de ellas cada 7 días. Se programaron los i-gotU para adquirir posición y hora cada 15 minutos entre las 6 de la mañana y las 9 de la noche. Inicialmente, durante la noche no se adquirieron datos para ahorrar batería. Sin embargo, luego de los primeros meses de medición, se decidió comenzar a registrar datos nocturnos adicionales de 1am a 2am para poder tener una mejor estimación de la posición del refugio donde pasan la noche las tortugas. En total, se monitorearon aproximadamente 3300 horas por tortuga.

### 1.3.3. Método del hilo

El método del hilo consiste en colocar una bobina capullo de hilo sobre el caparazón de la tortuga, con el extremo atado a un punto fijo sobre el campo. Como se observa en la Fig 1.6, cuando la tortuga realiza una caminata el individuo suelta hilo en el camino, dejando en evidencia su trayectoria. Se utilizó esta metodología para caracterizar el error de la unidad de navegación y asegurar que las tortugas no abandonaran el refugio nocturno durante la noche, no para relevamiento de trayectorias.





**Figura 1.6:** Tortuga con hilo sobre el caparazón para determinar si se mueve o no durante la noche. Se observó que las tortugas no abandonan el refugio nocturno entre las 20:00 y 6:00 horas.

## 1.4. Redes complejas

Uno de los objetivos de este trabajo es entender mejor las interacciones entre tortugas a partir de las mediciones de campo. Una de las maneras más naturales de modelar y estudiar interacciones es a través de redes. Una red es un conjunto de elementos (nodos) conectados entre sí por enlaces (también llamados aristas), que representan, precisamente, a las interacciones entre elementos. Las redes se consideran complejas cuando tienen características que las distinguen de modelos generadores sencillos, por ejemplo, el modelo de Erdos-Rényi. La forma en que están conectados los nodos en la red (o su topología) puede ser estudiada a través de distintas métricas. En este trabajo se utilizaron métricas sobre la topología de distintas redes generadas, todas calculadas utilizando funciones implementadas en la librería NetworkX de Python [9]. En este trabajo se utilizó la siguiente métrica:

- **Densidad de red:** es la fracción de enlaces que existen en la red respecto de la

cantidad de enlaces que podrían existir en la red. Se calcula como:

$$\rho = \frac{2m}{n(n-1)}, \quad (1.1)$$

donde  $n$  es la cantidad de nodos y  $m$  la cantidad de enlaces. De esta forma si todos los nodos están conectados entre sí, la densidad de la red es 1, mientras que si no hay enlaces, la  $\rho$  toma el valor cero.

Las interacciones son esenciales para la comprensión de las especies animales, tanto entre individuos como con otras especies y su entorno. La representación de interacciones mediante redes es una herramienta efectiva para obtener una visión profunda del sistema subyacente. Si los enlaces se definen como de naturaleza social, la red social animal resultante es una representación compacta de la población y sus interacciones. Las redes sociales animales son muy diversas, y propiedades como la conectividad, robustez, modularidad, entre otras, determinan el flujo de información a través de la red [10]. Por ejemplo, saber cómo se propaga la información a través de la red podría ayudar a entender cómo se propagan algunas enfermedades infecciosas, o cómo fluye la comunicación, así como si dicha estructura está o no relacionada con algún tipo de jerarquía social.

Se sabe muy poco sobre las redes sociales de los reptiles y, en particular, sobre las interacciones de las tortugas [11]. Estudios previos sobre las tortugas del desierto investigaron el uso de refugios a través de la construcción de redes bipartitas para identificar por qué ciertos refugios son más populares que otros [11]. Trabajos recientes sobre las tortugas *Gopherus agassizii*, una especie que habita en el desierto de Mojave, muestran que la red de interacciones entre individuos a través del uso común (asincrónico) de refugios difiere de una red aleatoria, en el sentido de que algunos refugios tienen más probabilidad de ser visitados que en una población totalmente mezclada. Para esa especie particular del desierto, los refugios constituyen un resguardo importante para condiciones climáticas extremas y, por lo tanto, los cambios en su estructura de red podrían ser un indicador del impacto producido por perturbaciones humanas, como la fragmentación del hábitat [11].

En los siguientes capítulos se analizarán los datos obtenidos, a través de las metodologías mencionadas, mediante el enfoque de redes complejas. El uso de herramientas de redes complejas permitió comparar resultados provenientes de diferentes períodos de comportamiento sobre los datos de la posición de las tortugas. Además, se desarrolló y caracterizó un modelo de movimiento para comparar las redes obtenidas.

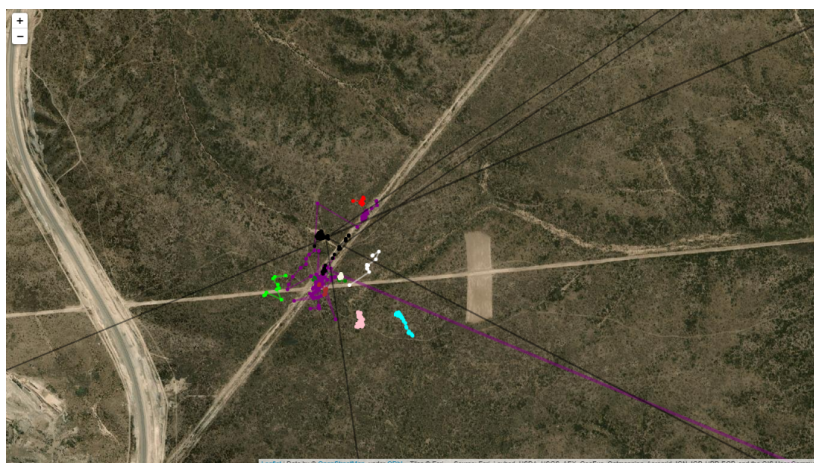
# Capítulo 2

## Trayectorias

En este capítulo, se presentarán los datos crudos, junto con los métodos empleados para su filtrado y corrección, destacando la importancia de las desviaciones y errores de medición. Además, se explorará la identificación de zonas de interés basadas en las trayectorias filtradas y se examinará la distancia recorrida por las tortugas, enfatizando en las diferencias comportamentales entre sexos y períodos del año. Este análisis busca ofrecer una comprensión más profunda de los patrones de movimiento y comportamiento de estas especies, proporcionando información valiosa para futuras investigaciones y medidas de conservación.

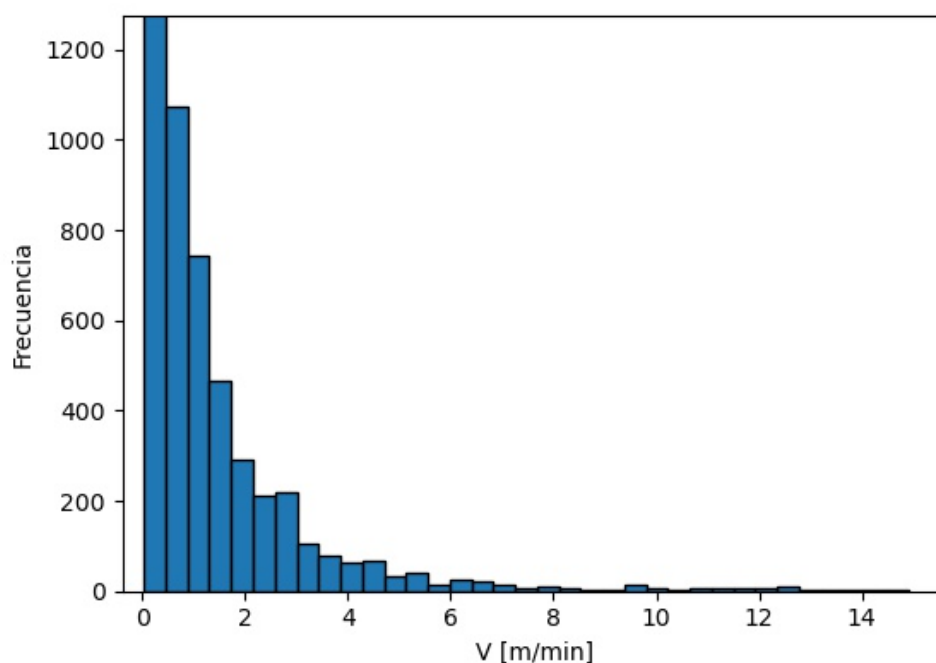
### 2.1. Relevamiento de trayectorias

En la Fig. 2.1 se muestran las trayectorias obtenidas de los datos crudos para algún día de medición. Para graficar el mapa de las trayectorias se realizó un programa en el lenguaje Python utilizando la librería Folium [12, 13].



**Figura 2.1:** Trayectorias con datos crudos de un día de medición; cada color representa una tortuga diferente. Algunos puntos tomados escapan a la trayectoria esperada.

Se observa en la Fig. 2.1, que algunos puntos se desvían de la trayectoria esperada para una tortuga (distancias del orden de los kilómetros en menos de 10 minutos). Se estima que estas desviaciones se producen por dos motivos: en primer lugar, en los primeros minutos de medición, el GPS comienza a conectarse a satélites hasta tener la precisión máxima, haciendo que los primeros puntos tengan una mayor dispersión. En segundo lugar, puede producirse una desviación grande en puntos intermedios de la trayectoria, cuando no alcanzan a grabarse todos los dígitos de la posición tomada con el GPS (lo cual está indicado por la suma de los errores de la trama de GPS adquirida). Para filtrar estas desviaciones, se implementó un método basado en la velocidad máxima que pueden alcanzar los individuos. El criterio consiste en recorrer las posiciones de una trayectoria quitando aquellas coordenadas donde la tortuga necesite velocidades mayores a la máxima para llegar a esa posición e ir a la siguiente. El código está repositorio de GitHub, el mismo puede ser utilizado para cualquier especie animal si se conoce la velocidad máxima que puede alcanzar [12]. Para implementar el método de velocidad máxima se calculó la distribución de velocidades de la Fig. 2.2.

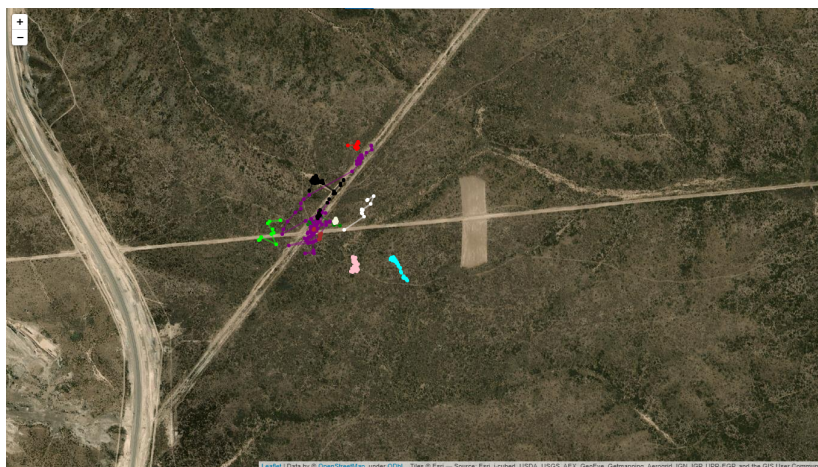


**Figura 2.2:** Histograma de velocidades en m/min. Las velocidades obtenidas mayores a 15 m/min fueron descartadas por ser varios órdenes de magnitud superiores y en la figura no se muestran.

Se observó en la distribución de velocidades de la Fig. 2.2, que las tortugas llegan a una velocidad máxima de aproximadamente 15m/min, valores mayores no se muestran en la figura, al ser órdenes de magnitud superiores. Se adoptó el criterio de filtrar los tramos de trayectoria en los que la velocidad supera ese valor máximo. Filtrando las coordenadas de la Fig. 2.1, tomando velocidad máxima 15 m/min, se muestra en el



mapa de la Fig. 2.3 los datos debidamente procesados.

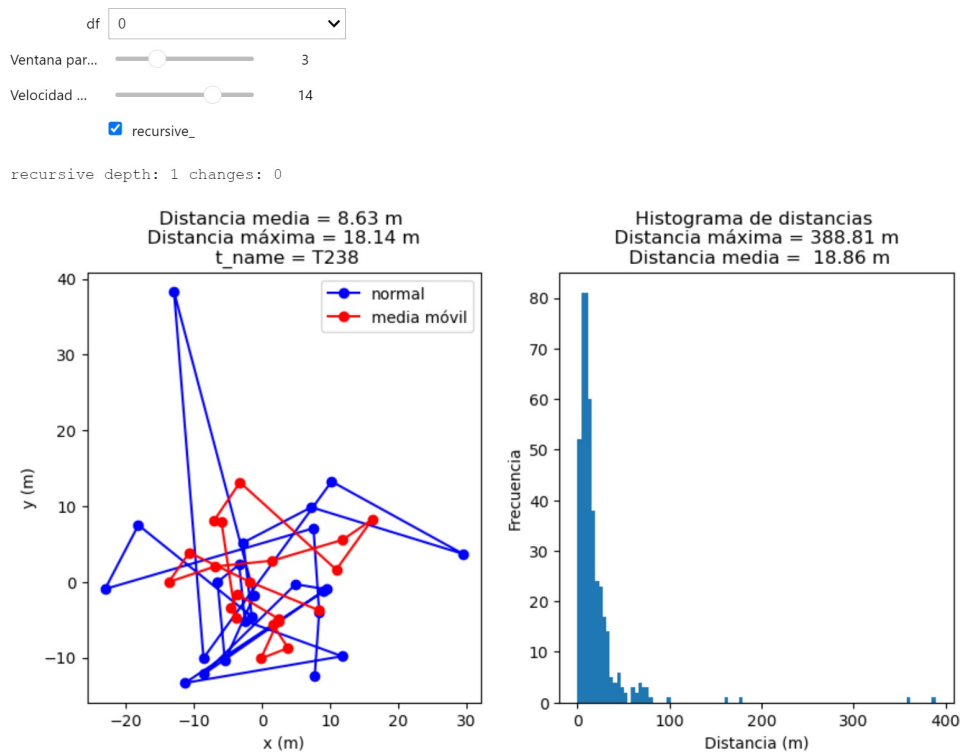


**Figura 2.3:** Trayectorias de un día de medición luego del filtrado; cada color representa una tortuga diferente.

## 2.2. Errores de medición

Para caracterizar los errores de medición se realizó en el campo el siguiente experimento. Usando la metodología del hilo (Fig. 1.6), para asegurar que las tortugas no se muevan durante la noche, se dejaron unidades de navegación (i-gotU) adquiriendo puntos nocturnos. Cada una de las 5 tortugas poseía un i-gotU, en un total de 4 repeticiones (noches distintas) por tortuga. Con estos datos nocturnos, donde tenemos certeza que la tortuga no se movió, se diseñó un código en Python para, de manera interactiva, visualizar la dispersión en la posición de estas posiciones frente a cambios en el filtrado de los mismos. En primer lugar se realizó una proyección de las coordenadas de cada tortuga en el plano UTM [14]. En segundo lugar, se filtró cada una de las repeticiones por velocidad máxima alcanzada y se realizó un suavizado de la trayectoria a través de una media móvil de tres puntos. Con estas posiciones se graficó la distancia al centro de las coordenadas nocturnas (Fig. 2.4) en un histograma.

En cambio se observa en la Fig. 2.4 que la distancia media al centro de las posiciones nocturnas es de aproximadamente 18 m. Además, algunas coordenadas escapan a la dispersión esperada, estos puntos no fueron filtrados por velocidad máxima, dado que las velocidades para llegar y volver a esas posiciones son menores que 15 m/min. Si el dispositivo de medida no tuviera error, las distancias serían todas cercanas al valor cero. Por lo tanto, se tomó como error de posición de GPS el valor de 18 m.



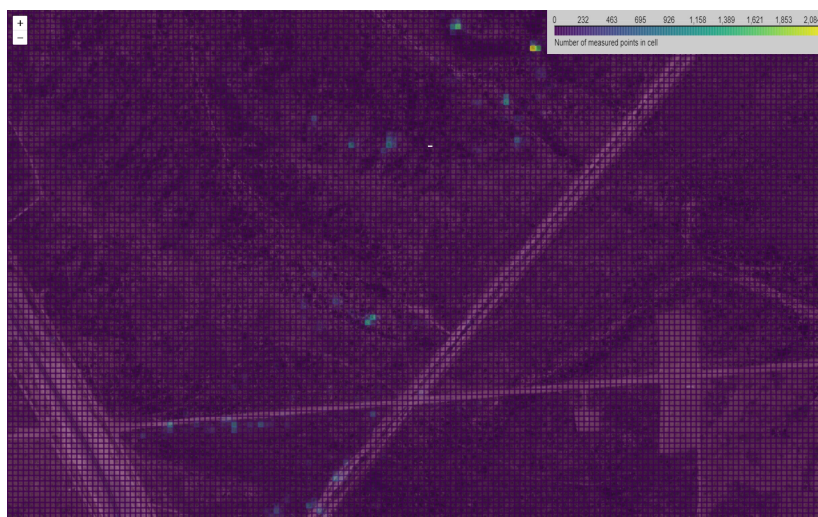
**Figura 2.4:** Izquierda: posiciones nocturnas para una tortuga quieta en una repetición del experimento, rojo corresponde a los puntos luego del filtrado y azul sin filtrar. Derecha: histograma de distancias al centro de los puntos nocturnos, para todas las repeticiones luego del filtrado.

## 2.3. Zonas de interés

Partiendo de las trayectorias filtradas, se realizó una grilla identificando las zonas de recurrencia. Las celdas de la grilla fueron elegidas de  $10\text{ m}^2$  compatible con la desviación media del GPS. Para cada celda se contó el número de veces que estuvieron allí las tortugas; la grilla fue programada en Python [12].

Para obtener una mejor idea de las zonas de interés diurnas, se realizó otra grilla usando solo posiciones registradas en el día (entre 7:00 y 21:00 horas) y realizando una interpolación lineal de 1 punto por minuto por cada par de puntos consecutivos (Fig. 2.5, [12]). Esta interpolación da una aproximación de las casillas por donde tuvo que pasar la tortuga y añade un peso cuando la tortuga se quedó dentro de la misma casilla por una mayor cantidad de tiempo (mediciones consecutivas).

Se observa en la Fig. 2.5 una mayor frecuencia de algunas celdas particulares con respecto a otras. Al momento se desconocen los motivos por los cuales dichas zonas son muy visitadas, esto será investigado en profundidad en el futuro. En caso de que se pudieran identificar los factores o características de las zonas más recorridas, se podrían sugerir políticas de manejo para minimizar los daños sobre las tortugas.



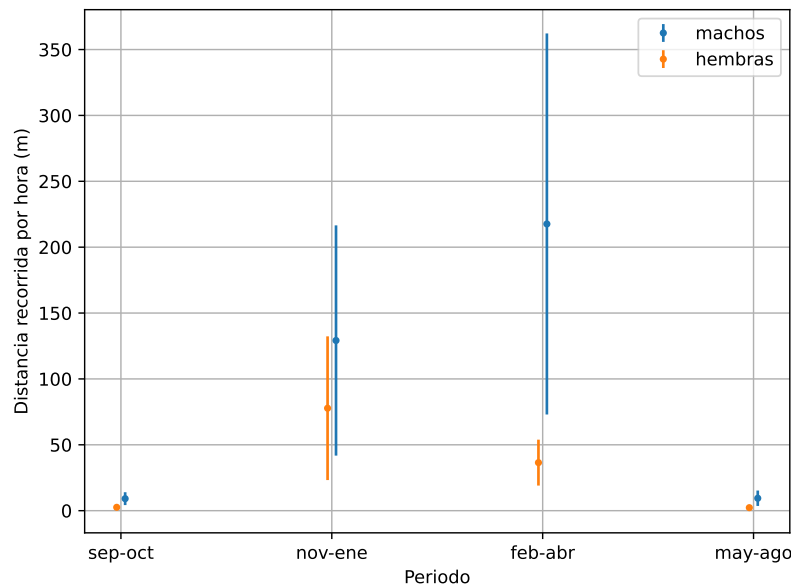
**Figura 2.5:** Mapa de recurrencias interactivo con las trayectorias diurnas (7am-9pm) filtradas e interpoladas linealmente. Al hacer clic en cualquier celda de la grilla un cartel indica cuántas mediciones fueron tomadas. El área de la celda es de  $10\text{m}^2$ .

## 2.4. Distancia recorrida

Las distancias que las tortugas recorren por día pueden variar según el sexo, el tamaño y la época del año [15–17]. Se ha reportado una correlación negativa entre la longitud del caparazón y la distancia promedio recorrida por día en hembras de *Gopherus flavomarginatus*. Por el contrario, los juveniles han mostrado una correlación positiva, pero los machos no han mostrado ninguna relación entre la longitud del caparazón y la distancia que recorren por día [15].

En nuestro caso, se calculó la distancia recorrida por hora, en cada uno de los días de medición, promediando entre las tortugas machos y hembras para cada uno de los períodos de comportamiento. Como se puede observar en la Fig. 2.6, los machos exhibieron las mayores distancias promedio recorridas durante el período de febrero a abril, ( $210 \pm 140$ ) m/hora, superando significativamente a las hembras, quienes cubrieron un promedio de ( $36 \pm 24$ ) m/hora. Pese a la considerable variabilidad en las mediciones de distancia, estos patrones podrían sugerir que los intereses de ambos sexos divergen; las hembras se enfocan en la búsqueda de sitios apropiados para la puesta de huevos, mientras que los machos podrían estar en la búsqueda de otros recursos, como el agua, o un lugar adecuado para iniciar la brumación al final de abril. Por el contrario, durante los períodos de septiembre-octubre y mayo-agosto, los machos recorrieron ( $9,1 \pm 4,8$ ) m/hora y ( $9,4 \pm 5,8$ ) m/hora respectivamente, mientras que las hembras promediaron ( $2,5 \pm 1,3$ ) m/hora y ( $2,2 \pm 1,4$ ) m/hora. La mayor actividad de los machos en el período de apareamiento podría estar vinculada a la búsqueda de pareja.

Ampliando este análisis, es notable que las distancias promedio diarias que recorren tanto machos como hembras se incrementan de valores menores a mayores durante



**Figura 2.6:** Distancia promedio recorrida media por hora para machos (azul) y hembras (naranja), durante los cuatro períodos de comportamiento del año. Las barras de error fueron calculadas como las desviaciones estándar sobre la raíz cuadrada del número de tortugas para cada sexo.

la temporada activa. Curiosamente, en los periodos de post-brumación (septiembre-octubre) y brumación (mayo-agosto), los machos continúan moviéndose más que las hembras. Específicamente, tras la brumación, se observó que los machos inician su actividad antes que las hembras, aunque sus distancias promedio, inferiores a 20 m, no superan el margen de error de la medición. Durante el período de apareamiento, ambos sexos recorren distancias promedio comparables, lo cual concuerda con la conducta observada de los machos siguiendo a las hembras en el contexto de la dinámica de apareamiento. Entre febrero y abril, se observa que los machos se desplazan más que las hembras.



## Capítulo 3

# Redes de interacción entre tortugas

*“There are times in any science that a transformation to deeper understanding is pressing upward in some as yet poorly articulated form. We may be in such a period in biology.”*

— Stuart A. Kauffman, 1993

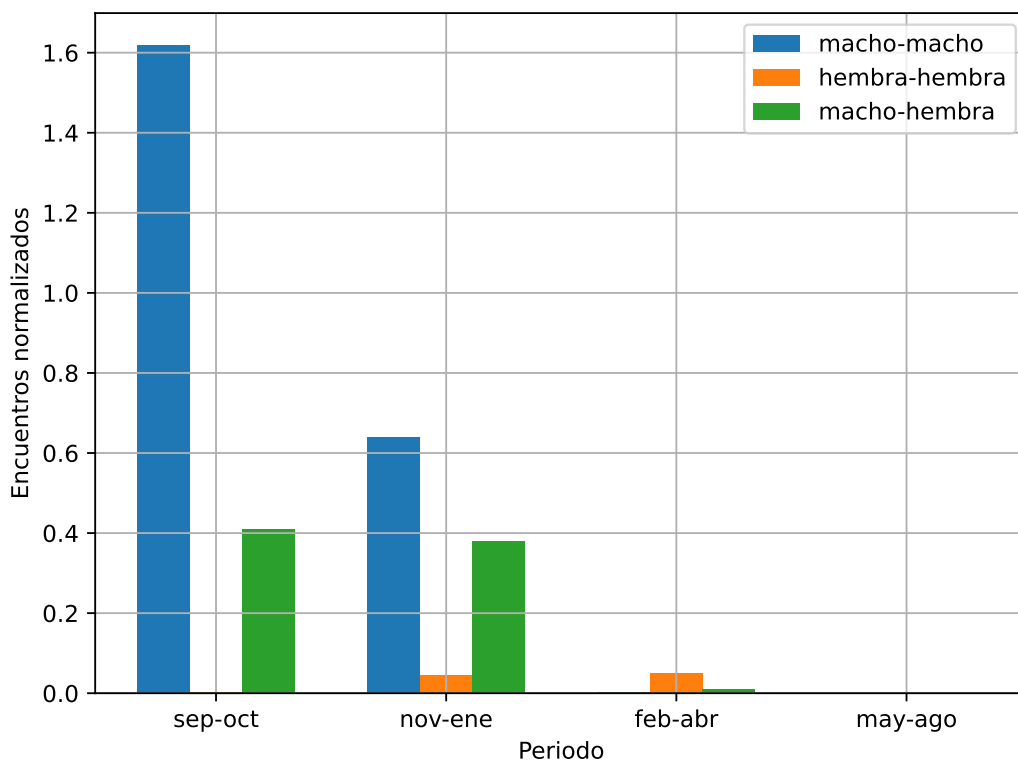
Este capítulo se adentra en el estudio de las interacciones entre tortugas, explorando cómo éstas varían en diferentes períodos del año y qué evidencias pueden ofrecer sobre el comportamiento social y ecológico de estos animales. Además, se incorporan simulaciones computacionales para comparar los patrones observados con los esperados bajo un modelo de movimiento aleatorio. Este enfoque no solo aporta una comprensión más rica de las interacciones entre tortugas en su hábitat natural, sino que también sienta las bases para futuras investigaciones del comportamiento de la especie.

### 3.1. Encuentros

Partiendo de las trayectorias filtradas, se buscó el solapamiento de las trayectorias en espacio y tiempo, para identificar los encuentros. Para ello, se programó un código en Python que, partiendo de una posición de su trayectoria, busca si hay otra coordenada de otra tortuga que se encuentre a una distancia menor a 20 metros y a una distancia temporal menor a 20 minutos. Se eligieron esos umbrales de 20 metros y 20 minutos, porque coinciden con las frecuencias de medición de 10 a 15 minutos y con la desviación media de los puntos discutida en el capítulo anterior. De esta forma, cuando se cumple esta condición de encuentro se van guardando los pares de coordenadas junto con la hora y el nombre de ambas tortugas. En total se registraron 24344 encuentros en 20149 horas de medición.

Se espera que la cantidad de encuentros dependan del momento del año, por ejemplo, esperamos que para el período asociado a la brumación no se registren encuentros.

En la Fig. 3.1, puede verse la cantidad de encuentros calculados por hora medida en función de los períodos de comportamiento. Los encuentros de tipo macho-hembra fueron normalizados por la cantidad promedio de horas medidas de ambos sexos para cada mes. La cantidad de encuentros macho-macho y hembra-hembra se normalizó utilizando la cantidad de horas medidas para cada sexo en cada mes. Además, para tener en cuenta el desbalance en el número de hembras (4) y de machos (2) monitoreados, se normalizó la cantidad de encuentros de cada tipo por la cantidad de pares posibles a formar (es decir, dividiendo a los encuentros de tipo hembra-hembra por 6, macho-macho por 1 y macho hembra por 8).



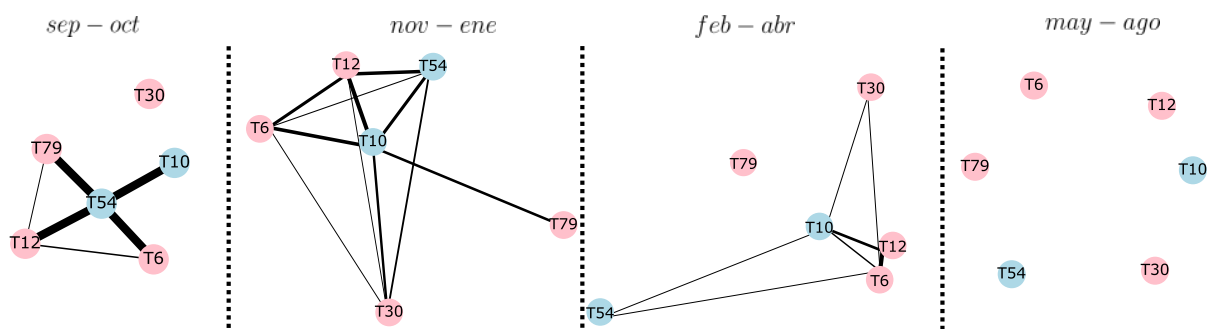
**Figura 3.1:** Encuentros normalizados sobre cantidad de horas medidas para cada tipo en función de los períodos de comportamiento. Los distintos colores identifican el tipo de encuentro. La normalización tiene en cuenta la cantidad de horas medidas para cada sexo y la cantidad de pares posibles a formar.

Respecto al tipo de encuentro durante el período post-brumación (septiembre-octubre), la mayoría de los encuentros son macho-macho, lo cual es esperable, ya que los machos comienzan a moverse durante este período mientras que las hembras permanecen brumando. Este resultado es consistente con las observaciones de campo que indican una mayor cantidad de luchas entre machos durante este período [8]. En cambio, los encuentros macho-hembra parecen ser menos frecuentes, como se muestra en la Fig. 3.1. Estos encuentros macho-hembra durante el período post-brumación, suelen involucrar a una hembra y a un macho que pasa por allí.

Es interesante que los encuentros macho-hembra fueron igualmente frecuentes de septiembre a enero. Se espera tener una interacción considerable macho-hembra, especialmente durante la temporada de apareamiento (noviembre-enero). Sin embargo, en el período de noviembre-enero, se observa un mayor número de encuentros macho-macho presumiblemente debido a las luchas. De noviembre a enero y de febrero a abril, se observa una cantidad similar pero pequeña de encuentros hembra-hembra. Se explorará este resultado en futuras campañas, para determinar si hay una interacción social significativa hembra-hembra. El hecho de que haya más encuentros hembra-hembra en el período febrero-abril podría estar relacionado con una búsqueda de áreas con características similares que cumplan con las condiciones ideales de sustrato y ubicación para depositar sus huevos. Sin embargo, el número de encuentros hembra-hembra es bajo. Por este motivo se recomienda aumentar el número de hembras a monitorear en este período.

### 3.2. Redes de interacción

Las interacciones entre individuos dentro de una población animal constituyen un elemento fundamental para comprender su comportamiento social y ecológico. Estas interacciones ofrecen perspectivas valiosas sobre la dinámica de la población. En esta sección, se adopta el enfoque de análisis de redes para representar y examinar estas interacciones entre las tortugas. Utilizando los encuentros previamente establecidos, se construyeron redes de interacción para distintos períodos del comportamiento de las tortugas. Este enfoque no solo facilita una representación visual de las interacciones, sino que también permite una comparación a distintos períodos de comportamiento.

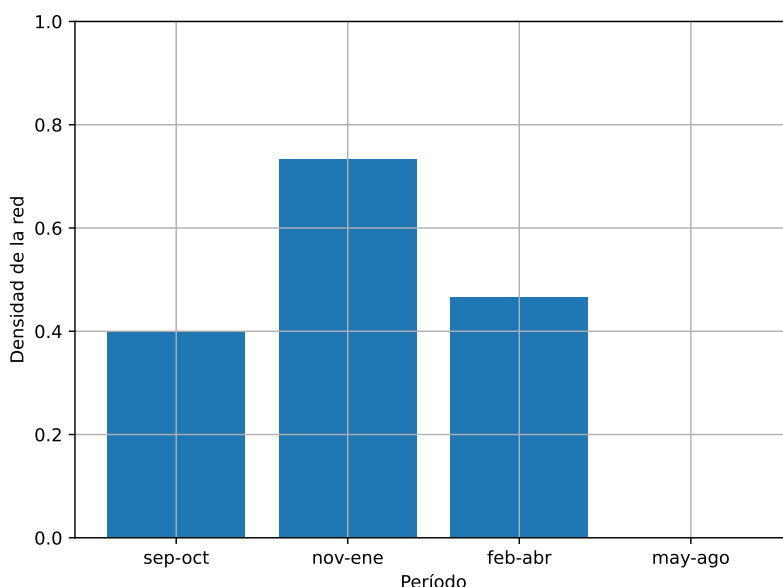


**Figura 3.2:** Red de encuentros entre tortugas para cada uno de los períodos de comportamiento. La condición de encuentro está dada por una distancia espacial menor a 20 metros y a una distancia temporal menor a 20 minutos.

Utilizando los encuentros calculados, se armaron redes de interacción utilizando la librería NetworkX [9], para cada uno de los períodos de comportamiento de la tortuga. Las conexiones entre nodos tortuga tienen peso linealmente dependiente de la cantidad

de encuentros entre ellas, esto se observa en el ancho del link entre dos tortugas y las distancias relativas entre nodos.

En la Fig. 3.2, se observa una notable diferencia en la cantidad de enlaces en la red de cada uno de los períodos. En el período asociado a la brumación (mayo-agosto), no se registraron enlaces en la red (no se registraron encuentros) entre pares de tortugas para las 1521 horas de medición. Esto es esperable, ya que las tortugas están refugiadas brumando y no se mueven. En el período post-brumación (septiembre-octubre) y en período asociado a la nidificación (febrero-abril), observamos un nodo separado de la componente conexas principal. Mientras que en el período asociado a la copula (noviembre-enero), la red es conexas, es decir, no presenta nodos aislados.



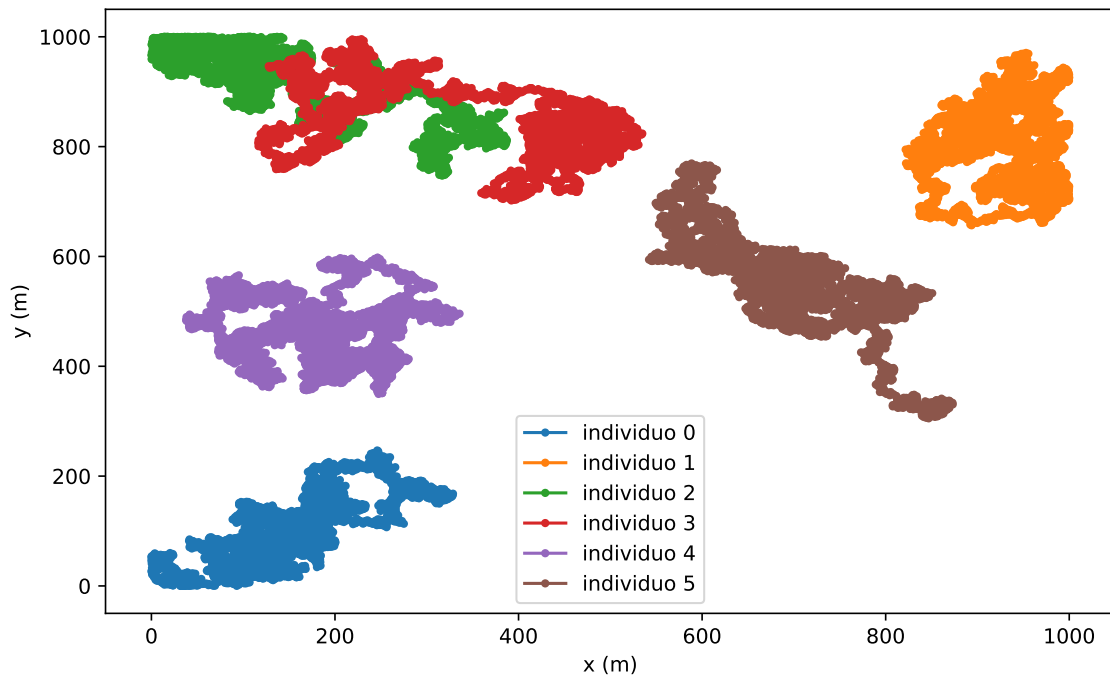
**Figura 3.3:** Densidad de red de encuentros diurnos en función de los periodos de comportamiento.

Para cuantizar las diferencias en densidad de enlaces en la red entre los distintos períodos del comportamiento, se calcularon las densidades de red utilizando la Ec. 1.1, y se las graficó en la Fig. 3.3. Se observa que el valor máximo de densidad de la red corresponde al período de apareamiento. Se registraron valores intermedios durante los períodos previo y posterior a la brumación, y un valor de cero durante el período de brumación estricta.

En la siguiente sección se comparan los valores de densidad de red obtenidos con los valores producidos por redes de interacción de caminantes aleatorios, bajo condiciones equivalentes de movimiento, en búsqueda de posibles explicaciones de los resultados obtenidos.

### 3.3. Simulaciones computacionales de las trayectorias

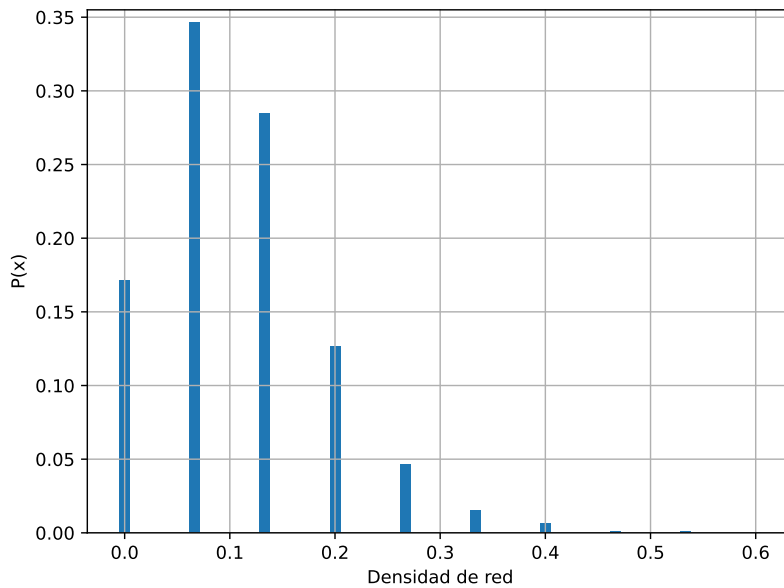
Se tomó como modelo de referencia el de caminante aleatorio. Se ejecutaron 2300 realizaciones de 6 caminatas aleatorias, usando 1080 pasos de tiempo iguales (promedio de cantidad de datos diurnos en un período de comportamiento) en dos escenarios de distintas condiciones iniciales; en un campo establecido en  $1 \text{ km}^2$ , equivalente al área donde se mueven las tortugas en nuestras mediciones. La longitud del paso también se fijó, determinada por el valor medio de la distribución de velocidad empírica, mostrada en la Fig. 2.2. Después de cada paso de tiempo, los ángulos de giro se muestrearon de una distribución uniforme entre 0 y 360 grados.



**Figura 3.4:** Trayectorias generadas por una realización del modelo; cada color representa un caminante distinto.

En la Fig. 3.4, se muestra una realización de este modelo. Para cada una de las realizaciones del modelo, se armó la red de encuentros de la misma manera que se hizo con las trayectorias reales. En la Fig. 3.5, se muestra el histograma de la densidad de red para las 2300 realizaciones del modelo con las condiciones iniciales tomadas aleatoriamente de una distribución uniforme en un cuadrado de  $1 \text{ km}^2$ . Se observa que las densidades de red de las trayectorias reales en los períodos de actividad (septiembre-abril entre 0,4 y 0,6) son poco probables, con  $p \approx 0,007$ .

En el segundo escenario, se utilizaron como condiciones iniciales posiciones generadas usando la grilla de recurrencias de la Fig. 2.5. En primer lugar se realizó una

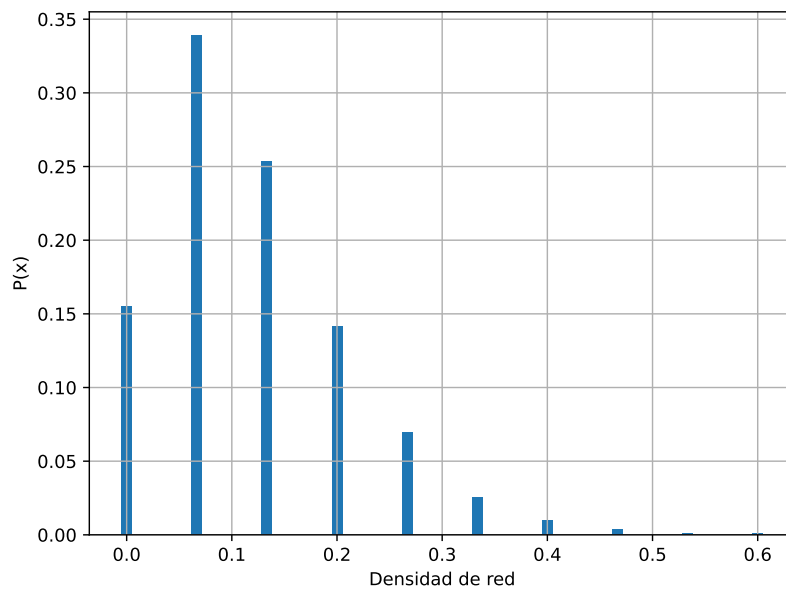


**Figura 3.5:** Densidades de red calculadas a partir de 6 trayectorias de caminantes aleatorios en un campo de 1 km<sup>2</sup>, en 2300 realizaciones. Las condiciones iniciales fueron tomadas aleatoriamente de una distribución uniforme en un cuadrado de 1km<sup>2</sup>. Estas densidades resultan mucho más bajas que las observadas a partir de los datos (Fig. 3.3).

proyección de las coordenadas de la grilla en el plano UTM [14]. En segundo lugar, se asignó a cada celda una probabilidad igual a la cantidad de posiciones medidas normalizada por la cantidad de coordenadas totales. En cada realización las posiciones iniciales se sortearon con la probabilidad calculada para cada celda. En la Fig. 3.6, se muestra el histograma de densidades de red para las 2300 realizaciones del modelo. Se observa que las densidades de red de las trayectorias reales en los períodos de actividad (septiembre-abril entre 0,4 y 0,6) son poco probables, con  $p \approx 0,013$ .

Ahora bien, utilizando las zonas de interés como generador de posiciones iniciales, se obtiene una probabilidad de aproximadamente el doble respecto de la obtenida si las posiciones son sorteadas con una distribución uniforme en un campo de 1 km<sup>2</sup>. Este resultado indica una dependencia del modelo con las condiciones iniciales, en el futuro se estudiará en más detalle esta dependencia. Además se espera, que ciertas celdas visitadas estén relacionadas con accidentes del terreno, de manera que se los deberá tener en cuenta para la construcción de modelos más realistas.

Este modelo presenta limitaciones significativas, también en lo que respecta al tamaño de paso elegido, un factor crítico que puede influir sustancialmente en los resultados obtenidos. Por ejemplo, al seleccionar un tamaño de paso igual a un tercio del tomado, se observa que la densidad máxima en un conjunto de 1000 realizaciones no supera 0,2, evidenciando una alta dependencia de los resultados con respecto al paso elegido. Cabe aclarar que la determinación del tamaño de paso debido a posibles errores en las mediciones del GPS, pueden alterar significativamente la distribución



**Figura 3.6:** Densidades de red calculadas a partir de 6 trayectorias de caminantes aleatorios en un campo de 1 km<sup>2</sup>, en 2300 realizaciones. En esta figura se utilizó como generador de condiciones iniciales el mapa de recurrencia de la Fig. 2.5. Estas densidades resultan mucho más bajas que las observadas a partir de los datos (Fig. 3.3).

de velocidades observada. Esta sensibilidad a las condiciones iniciales y a los parámetros del modelo subraya la necesidad de cautela al interpretar los resultados y sugiere la importancia de considerar estas limitaciones al desarrollar modelos más realistas y representativos del comportamiento de las tortugas. Además, se explorarán las características de las caminatas para desarrollar modelos más realistas que consideren estos aspectos conductuales de los individuos.

En el siguiente capítulo se analizará otro aspecto de la interacción entre tortugas, partiendo de los refugios utilizados por las tortugas se buscará caracterizar redes bipartitas de nodos refugio y tortuga en los distintos períodos comportamentales de la especie.





# Capítulo 4

## Uso de refugios

*“In retrospect, Euler’s unintended message is very simple: Graphs or networks have properties, hidden in their construction, that limit or enhance our ability to do things with them.”*

— Albert-László Barabási, 1982

Para varias especies los refugios son fundamentales para la protección ante depredadores y condiciones climáticas adversas, especialmente para animales ectotermos, como las tortugas que dependen de fuentes externas para la obtención de calor. En especies relativamente solitarias, es esperable que los individuos pasen un tiempo considerable solos en los refugios o tengan pocos encuentros directos fuera de la época de apareamiento [11]. Ejemplos de estas especies incluyen a los mapaches, zorros rojos, orangutanes y algunas especies de abejas, avispas y murciélagos. Para estas poblaciones de animales salvajes, el uso de estos refugios puede ayudar a establecer patrones sociales de los individuos.

En distintos campos cercanos a la zona de medición (San Antonio Oeste, provincia de Río Negro) se está introduciendo ganado en el habitat de las tortugas, por lo tanto es importante entender si esta perturbación presenta una amenaza para la integridad de los refugios. Entender el patrón de movimiento de las tortugas, junto con las características geográficas de los refugios más usados es de fundamental importancia para el establecimiento de políticas de conservación.

### 4.1. Localización de refugios

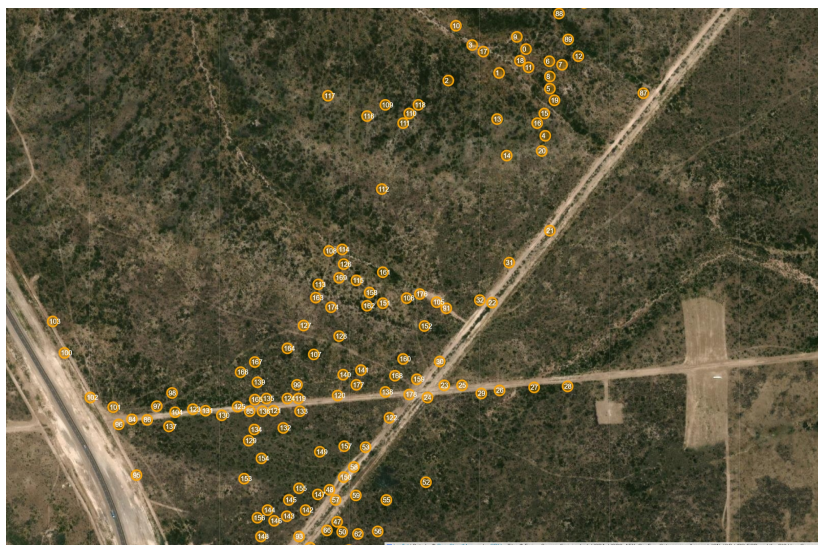
Previo a la determinación de las posiciones de los refugios, se realizó una prueba para asegurar que la tortuga no se mueve del refugio durante la noche. Sobre el caparazón se agregó una bobina capullo de hilo, se ató el extremo del mismo a una posición fija

fuera del refugio, como se muestra en la Fig. 1.6. A medida que una tortuga se mueve, va dejando hilo en su trayectoria. Mediante esta técnica, se observó que las tortugas no abandonan la posición de su refugio durante la noche.

Para determinar la ubicación del refugio donde pasó la noche la tortuga, se tomó el siguiente criterio. Sobre las posiciones nocturnas (entre 20:00 y 06:00 horas) se calculó el promedio de las coordenadas, a esta posición nueva se le asigna una etiqueta de refugio y un enlace a la tortuga que pasó la noche en ese refugio. A medida que se añade otro refugio, primero se verifica que presente una distancia mayor a 20 metros con todos los otros refugios etiquetados. En caso de que la distancia sea menor de 20 metros al refugio 1 (por ejemplo) se establece que la tortuga estuvo en el refugio 1. Ya que originalmente las mediciones no fueron diseñadas para el estudio de los refugios nocturnos, y no podemos determinar la posición de los refugios utilizados para todos los días de medición, agrupamos los cuatro períodos previamente discutidos en tres períodos de comportamiento: el período de apareamiento (noviembre-enero), el período de puesta de huevos (febrero-marzo) y el período de brumación (abril-octubre).

#### 4.1.1. Herramienta de visualización

Para visualizar los refugios encontrados se desarrolló una herramienta utilizando la librería Folium [13]. Esta librería permite graficar mapas interactivos en formato HTML (Hypertext Markup Language). Se eligió este formato para que los mapas puedan ser utilizados en el campo, sin necesidad de correr un programa de visualización. Los mismos pueden ser usados en cualquier dispositivo con un navegador web.



**Figura 4.1:** Distribución geográfica de los refugios encontrados. Cada refugio tiene una etiqueta numérica asociada. Este mapa es de formato HTML (Hypertext Markup Language), para su fácil uso en el campo.

En la Fig. 4.1 se muestra el mapa interactivo de refugios. Al clicar sobre un refugio se puede ver la cantidad de noches que la tortuga pasó en el mismo. Este mapa fue utilizado en el campo para la búsqueda de refugios y para la visualización de los mismos. En la figura se ven accidentes del terreno como calles, caminos y quebradas, con esta herramienta, se buscará determinar patrones en la elección de los refugios preferidos de las tortugas.

## 4.2. Distribución espacial de refugios

Observaciones directas de campo [8] parecían indicar que los machos se dispersan más que las hembras, en particular para la época de apareamiento. Para poner a prueba esta hipótesis se definieron dos métricas: centro de masa de refugios y distancia media entre refugios. El centro de masa se define como:

$$X_{centro} = \sum_{n=0}^{N-1} \frac{i_n X_n}{I_{totales}}.$$

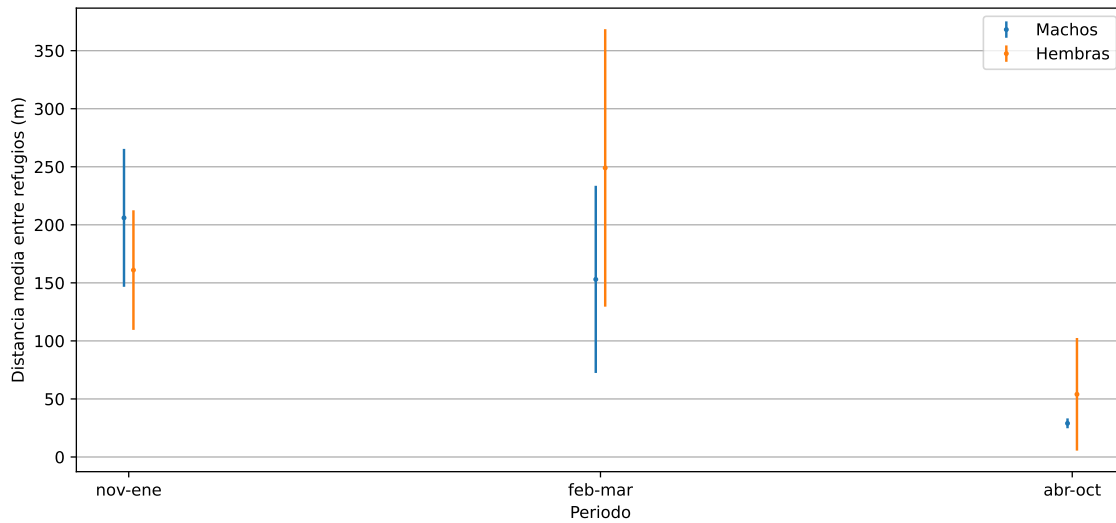
Donde  $I_{totales}$  es la cantidad de noches donde se registró que la tortuga durmió en un refugio (depende de cada tortuga),  $X_n$  es la coordenada  $X$  del refugio  $n$ ,  $i_n$  es la cantidad de noches que la tortuga durmió en el refugio  $n$  y  $N$  la cantidad de refugios totales. Esta cantidad se calcula para cada una de las tortugas.

Partiendo de  $X_{centro}$ , la distancia media de los refugios se calcula como:

$$D = \sum_{n=0}^{N-1} \frac{|X_n i_n - X_{centro}|}{I_{totales}}. \quad (4.1)$$

El valor de  $D$  da una idea de la extensión en el espacio de los refugios de una dada tortuga. Cuanto mayor es el valor de  $D$ , más dispersos estarán los refugios. Esta métrica fue calculada para todas las tortugas y promediada para machos y hembras, en cada uno de los períodos de comportamiento.

Se puede observar en la Fig. 4.2, para un mismo período de comportamiento, que los machos y hembras no presentan diferencias significativas en términos de distribución espacial de refugios. En cambio, se observan diferencias significativas en los valores obtenidos a distintos períodos de comportamiento. Para el periodo asociado a la brumación (abril-octubre), encontramos el mínimo valor de distribución de refugios. Esto es esperable ya que las tortugas pasan más noche en un conjunto muy reducido de refugios, pero realizan caminatas a refugios cercanos. En la siguiente sección profundizaremos en detalles sobre los refugios preferidos.



**Figura 4.2:** Distancia media entre refugios, promediada para machos (azul) y hembras (naranja), en función de los periodos de comportamiento. La distancia media entre refugios fue calculada utilizando la Ec. 4.1.

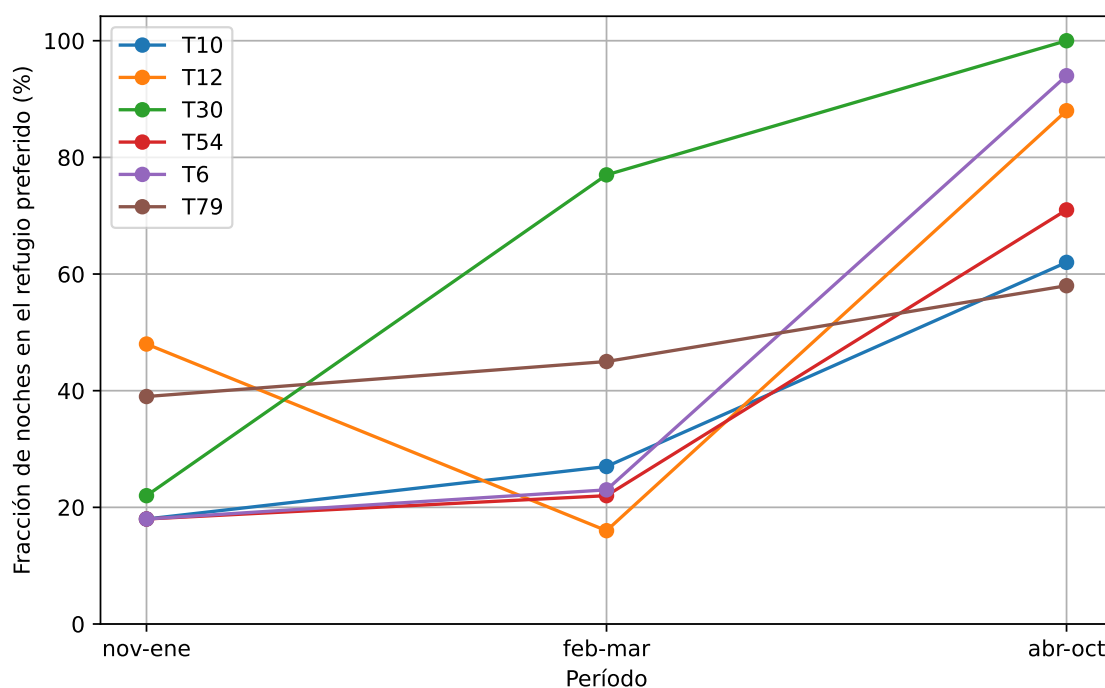
### 4.3. Refugios más usados y caminos tomados

Dentro del conjunto de refugios que utiliza una tortuga, se encontraron refugios preferidos, es decir refugios que fueron visitados la mayor parte de los días de medición por cada una de las tortugas. Para observar esto se calculó la fracción de las noches monitoreadas en cada uno de los refugios más utilizados por una tortuga, y así poder visualizar la cantidad de noches que pasó en el refugio preferido.

Se observa en la Fig. 4.3 que cada tortuga tiene un refugio preferido donde, a medida que se acerca el período de brumación (abril-octubre), pasan cada vez más noches en el mismo. Además, encontramos que son refugios recurrentes en el tiempo, es decir que las tortugas vuelven a usar su refugio preferido luego de haber pasado noches en otros refugios.

Para visualizar estas rutas entre refugios y la preferencia relativa entre ciertos refugios, se agregaron a la herramienta de visualización mapas con la librería Folium donde se graficaron los refugios con círculos de tamaño proporcional a la cantidad de noches que la tortuga pasó en el refugio y con conexiones entre refugios ilustrando las rutas tomadas [12, 13]. Es decir si la tortuga con la etiqueta T54 pasó una noche en el refugio 12 y la noche siguiente en el refugio 3, habrá una línea entre el refugio 12 y el refugio 3 en el mapa. En la Fig. 4.4 se muestra un ejemplo de este tipo de mapa para la tortuga T54, para datos desde febrero a mayo de 2022.

Se puede observar que el refugio preferido de la T54 es el nodo con mayor grado en esa ventana temporal. Esto quiere decir que pasa noches en este refugio preferido, para después realizar caminatas a otros refugios y volver a este que toma como preferido.



**Figura 4.3:** Fracción de noches pasadas en refugio preferido para cada uno de los períodos de comportamiento; cada color representa una tortuga diferente.

Hemos observado que esta recurrencia sucede consistentemente para todas las tortugas.

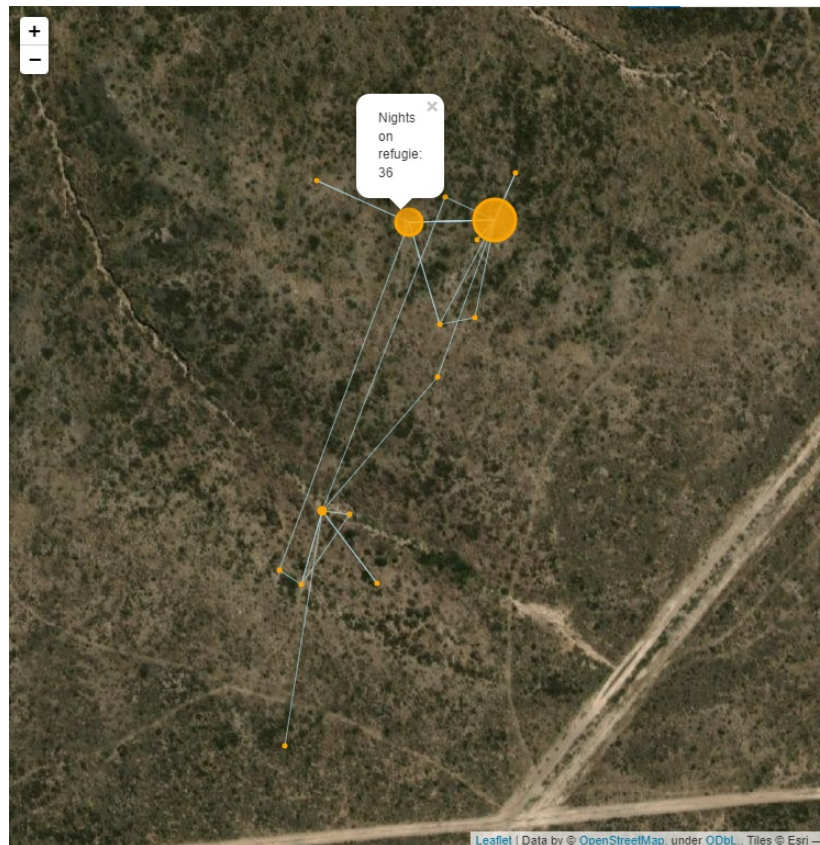
En la Fig. 4.5, están ilustrados los refugios más utilizados por todas las tortugas. Este mapa se añadió a la herramienta de visualización, es de formato interactivo (HTML) para el fácil uso en el campo [12, 13]. Al clicar sobre un refugio se puede ver la cantidad de noches que fue utilizado por las tortugas y que tortugas usaron el refugio.

El descubrimiento de la preferencia de ciertos refugios por parte de las tortugas sugiere áreas de interés para futuras investigaciones. Este hallazgo es significativo para comprender el rol de la memoria en esta especie de reptiles, y tiene implicaciones importantes en la planificación de medidas de conservación. Las próximas campañas de medición estarán orientadas a profundizar en la comprensión de los patrones de comportamiento y las preferencias de hábitat de la especie, proporcionando datos valiosos para la conservación y el manejo de estas poblaciones.

## 4.4. Redes bipartitas de refugios

En esta sección, se utilizaron redes bipartitas para representar las interacciones entre las tortugas y sus refugios. Una red bipartita es una clase de red donde los nodos se dividen en dos conjuntos distintos —en este caso, tortugas y refugios— y las conexiones sólo ocurren entre nodos de conjuntos diferentes. Este enfoque proporciona



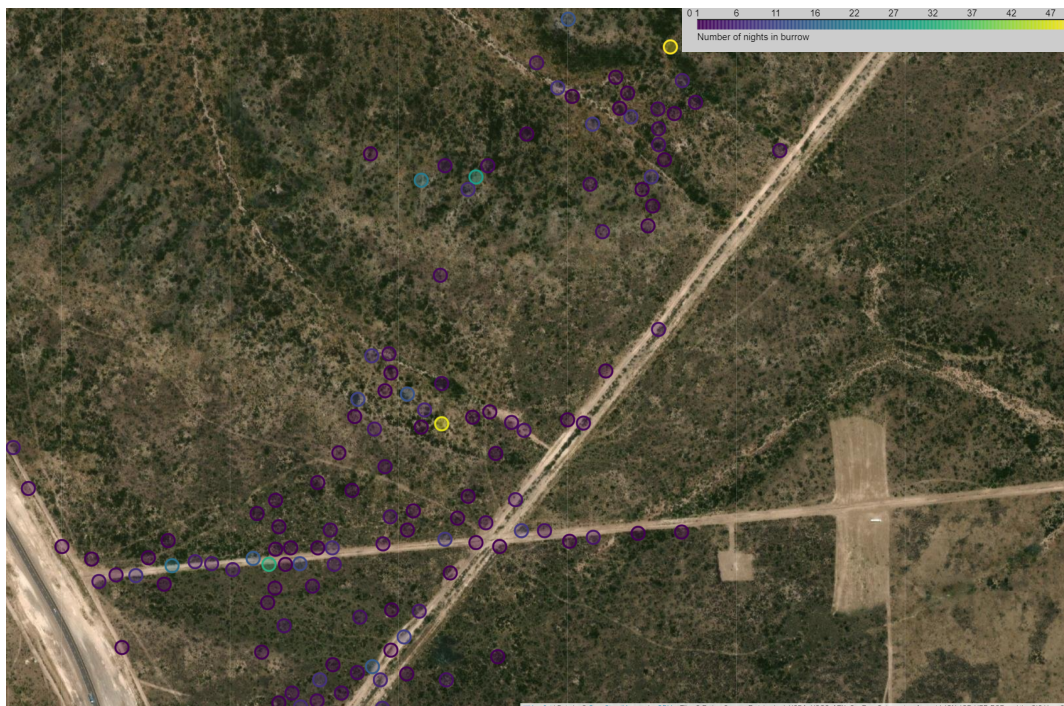


**Figura 4.4:** Caminos tomados entre refugios para la tortuga T54. El tamaño de nodo refugio es proporcional a la cantidad de noches que pasó la tortuga en el mismo. Una conexión entre un par de nodos refugio aparece solo si la tortuga pasó una noche en el refugio de origen y la noche siguiente en el refugio de destino. Al cliquear sobre un nodo refugio se puede ver la cantidad de noches que pasó la tortuga en el mismo.

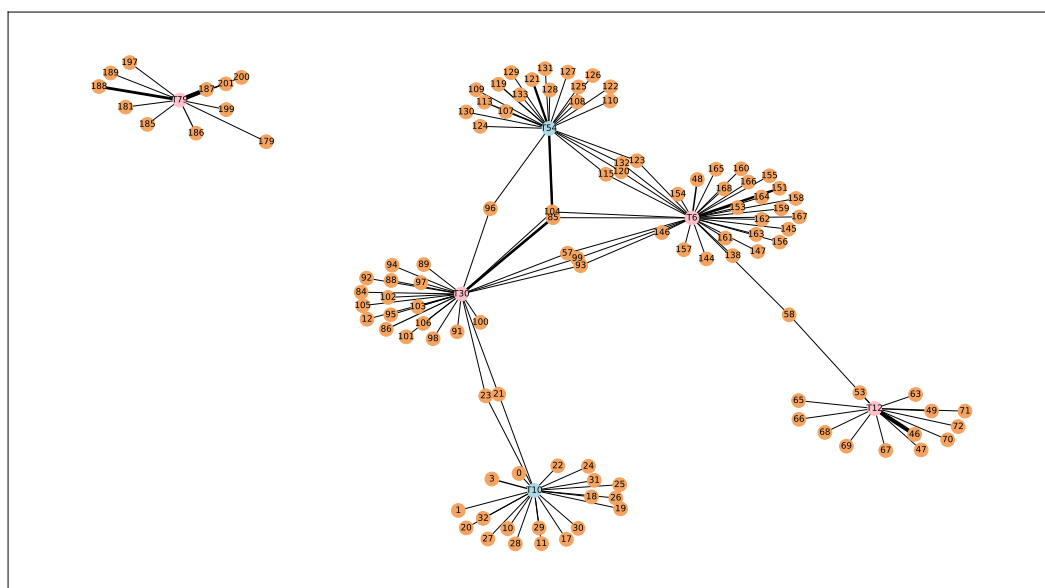
una representación sistemática y detallada de las relaciones entre los individuos y los elementos de su hábitat. Al emplear redes bipartitas para analizar las interacciones durante los distintos períodos de comportamiento, se facilita el estudio de la dinámica y las tendencias en el uso de los refugios por parte de las tortugas. La estructura y la naturaleza de estas conexiones bipartitas ofrecen evidencias valiosas para entender los patrones de comportamiento y preferencia de hábitat en esta especie.

En este tipo de redes, los nodos refugio solo están conectados con nodos tortuga y las conexiones indican que esa tortuga usó ese refugio. Partiendo de todas las etiquetas de refugios con las tortugas que pasaron la noche en ese refugio, se armaron las redes bipartitas de refugios para cada uno de los períodos de comportamiento. La Fig. 4.6 corresponde al período de noviembre a enero (apareamiento), la Fig. 4.7 al de febrero a marzo (puesta de huevos) y la Fig. 4.8 al período de abril a octubre (brumación).

De la Fig. 4.6, se observan refugios compartidos entre dos y tres tortugas. En cambio, en las Figs. 4.7 y 4.8 se observa una menor cantidad de refugios compartidos y una menor cantidad de refugios distintos asociados a un nodo tortuga. Estas observaciones



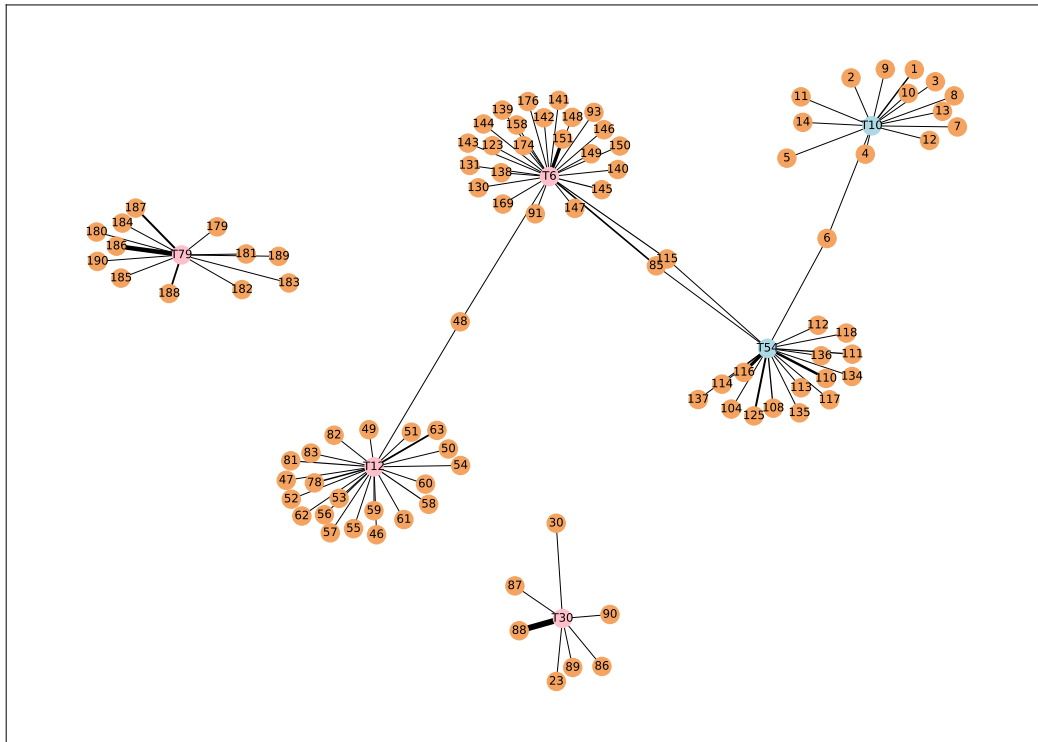
**Figura 4.5:** Refugios en mapa con colores según la cantidad de noches que cada refugio fue usado.



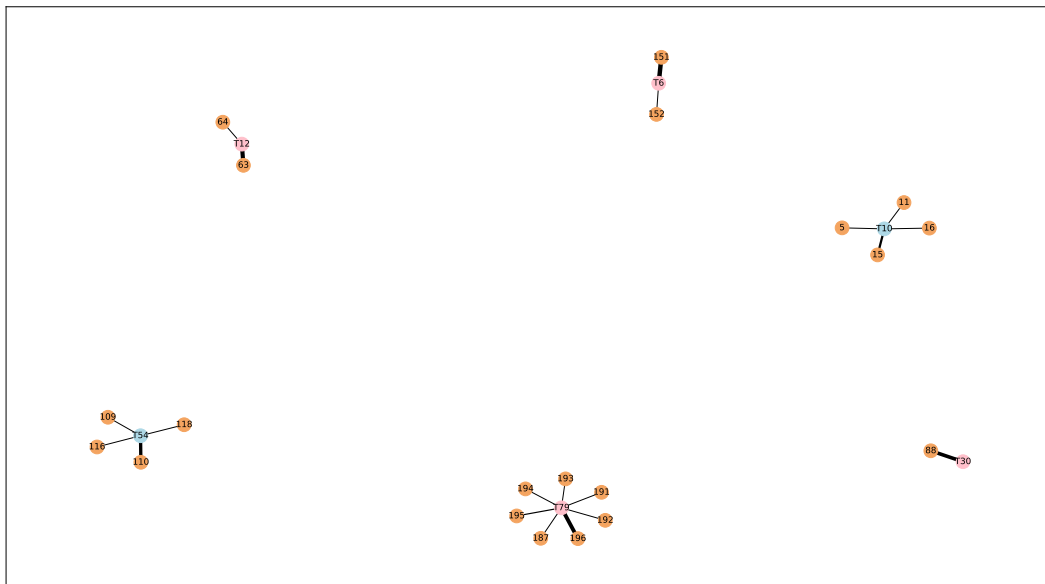
**Figura 4.6:** Red bipartita de refugios para los datos tomados entre noviembre y enero. Las distancias relativas entre nodos y el grosor del enlace es dependiente de la cantidad de noches que una tortuga pasó en el refugio.

pueden ser trasladadas a métricas sobre los grafos.

Se calculó el promedio del grado sobre cantidad de noches medidas de cada uno de los nodos tortuga, en la Fig 4.9 se muestran los valores obtenidos para cada uno de los períodos de comportamiento. Se observa que entre el período asociado al apa-



**Figura 4.7:** Red bipartita de refugios para los datos tomados entre febrero y marzo. Las distancias relativas entre nodos y el grosor del enlace es dependiente de la cantidad de noches que una tortuga pasó en el refugio.



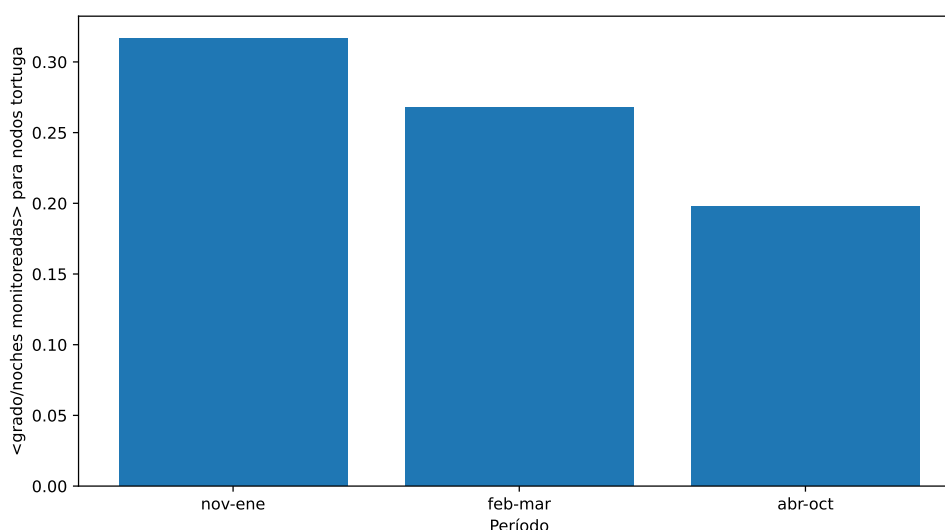
**Figura 4.8:** Red bipartita de refugios para los datos tomados entre abril y octubre. Las distancias relativas entre nodos y el grosor del enlace es dependiente de la cantidad de noches que una tortuga pasó en el refugio.

reamiento (noviembre-enero) y el período asociado a la brumación (abril-octubre) la tortuga decide cada vez pasar en una menor cantidad de refugios distintos por noche.



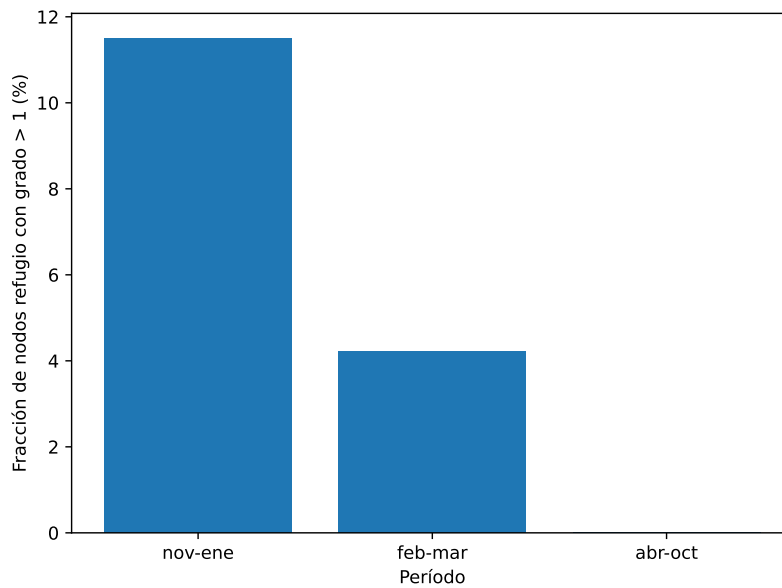
Este resultado es consistente con lo encontrado en poblaciones de *Gopherus agassisi*, donde los individuos visitan una mayor cantidad de refugios durante los períodos de apareamiento y puesta de huevos [11].

En la Fig. 4.10, se muestra la porción de nodos refugio con grado mayor a uno para cada uno de los períodos de comportamiento. En el período de apareamiento (noviembre-enero), se alcanza el valor máximo de refugios compartidos, aproximadamente de un 11 % del total de refugios. Cabe destacar que compartir refugio no implica usar el mismo refugio la misma noche, solo en 5 % de las distintas noches de medición se encontraron pares de tortugas compartiendo refugio. En el período asociado a la nidificación (febrero-marzo), solo un 4 % del total de los refugios fueron usados por más de una tortuga. En cambio, para el período asociado a la brumación, no se registraron refugios usados por más de una tortuga.



**Figura 4.9:** Promedio de refugios usados por noche para nodos tortuga en función de los períodos de comportamiento. A medida que nos acercamos al período de brumación, la tortuga elige usar una menor cantidad de refugios diferentes.

Una proyección en el ámbito de las redes bipartitas es un proceso mediante el cual se transforma una red bipartita en una red unimodal. Esto se logra conectando nodos dentro de un mismo conjunto basado en sus relaciones compartidas con nodos del otro conjunto. Las proyecciones permiten simplificar y enfocar el análisis en un tipo específico de nodo, revelando patrones y conexiones que podrían no ser evidentes en la estructura bipartita completa. En el caso de nuestro estudio, se consideran dos tipos de proyecciones: las proyecciones en nodos tortuga y las proyecciones en nodos refugio. La proyección en nodos tortuga resulta en redes donde las tortugas están conectadas si compartieron al menos un refugio, mientras que en las proyecciones en nodos refugio, los refugios se conectan si al menos una misma tortuga los utilizó en alguna ocasión. Estas proyecciones ofrecen perspectivas distintas y complementarias sobre las interacciones



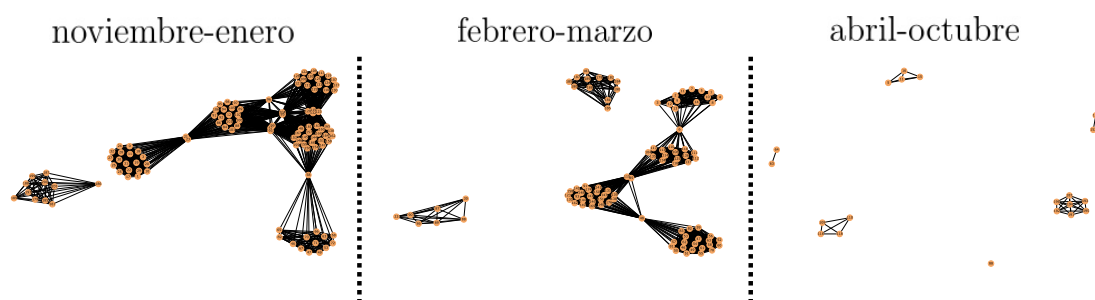
**Figura 4.10:** Proporción de refugios compartidos respecto de su totalidad por más de una tortuga, para cada uno de los períodos de comportamiento. A medida que nos acercamos al período de brumación, la tortuga elige compartir una menor cantidad de refugios con otros individuos.

dentro de la red bipartita de refugios, las cuales se explorarán en detalle en las siguientes subsecciones.

#### 4.4.1. Proyecciones en nodos refugio

En la Fig. 4.11 se muestran las distintas redes generadas a partir de las proyecciones en nodos refugio, para cada uno de los períodos de comportamiento. En las redes se observan pequeños clusters donde hay nodos completamente conectados, asociados a los refugios que visitó una tortuga, con algunos nodos que conectan distintos clusters, asociados a algún refugio compartido. Un ejemplo de este nodo conector es el refugio 58, que fue utilizado por la tortuga T12 y T6 en el período asociado al apareamiento (Fig. 4.6).

Una pregunta subyacente de las proyecciones calculadas es si existe alguna relación entre los enlaces de la red y las distancias geográficas entre los nodos refugio. Para responder esta pregunta, se realizó un *Mantel test* [18] entre las matrices de adyacencia de las redes proyectadas en nodos refugio (Fig. 4.11) con matrices de distancias entre refugios. La matriz de adyacencia está definida como la matriz booleana que representa las conexiones entre pares de nodos refugio. En el lugar  $i,j$  de la matriz de distancias se encuentra la distancia entre el refugio de la posición  $i$  y el refugio  $j$  (en metros) de la matriz de adyacencia. El Mantel test calcula el coeficiente de correlación de Pearson entre estas dos matrices, luego realiza permutaciones aleatorias de la matriz

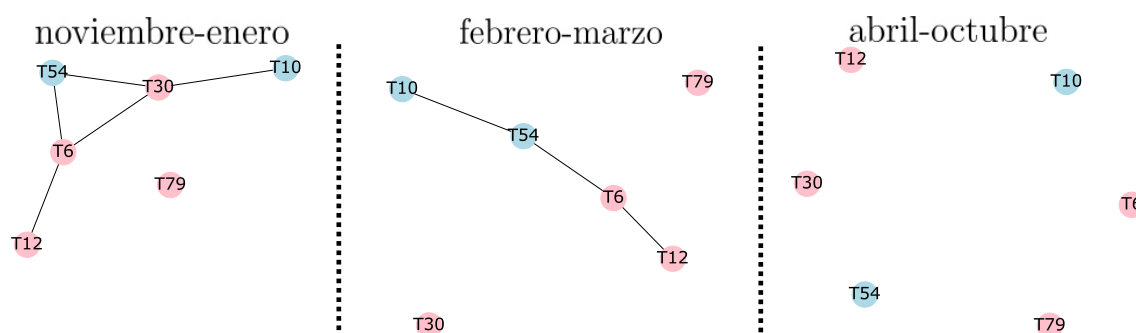


**Figura 4.11:** Proyección de red bipartita de refugios en nodos refugio. Si hay una tortuga que usa un par de nodos refugio, aparece una conexión entre este par de nodos en la proyección.

de distancias y vuelve a calcular el coeficiente de correlación de Pearson. El p-valor es la proporción de permutaciones que dan un coeficiente de correlación de Pearson mayor o igual al coeficiente de correlación de Pearson de la matriz de distancias original. Bajo la hipótesis de correlación nula en las dos matrices, las permutaciones aleatorias deberían ser igualmente probables de producir valores mayores o menores del coeficiente de correlación calculado.

Los Mantel tests realizados con 10000 permutaciones aleatorias para cada uno de los tres períodos de comportamiento dan un p-valor menor a 0.05. Esto indica que existe una correlación significativa entre las distancias entre refugios y los enlaces en las redes proyectadas en nodos refugio (Fig. 4.11). Es decir que la tortuga que visita un refugio tiene una probabilidad mayor de visitar refugios cercanos a este respecto a la totalidad de los refugios. Esto también se evidencia observando la trayectoria de visita de los refugios, siendo la regla que la tortuga pase noches consecutivas en refugios cercanos entre sí (Fig. 4.4).

#### 4.4.2. Proyecciones en nodos tortuga



**Figura 4.12:** Proyección de red bipartita de refugios en nodos tortuga. Si hay un refugio compartido por un par de nodos tortuga, aparece una conexión entre este par de nodos en la proyección.

En la Fig. 4.12 se muestran las distintas redes generadas a partir de las proyecciones

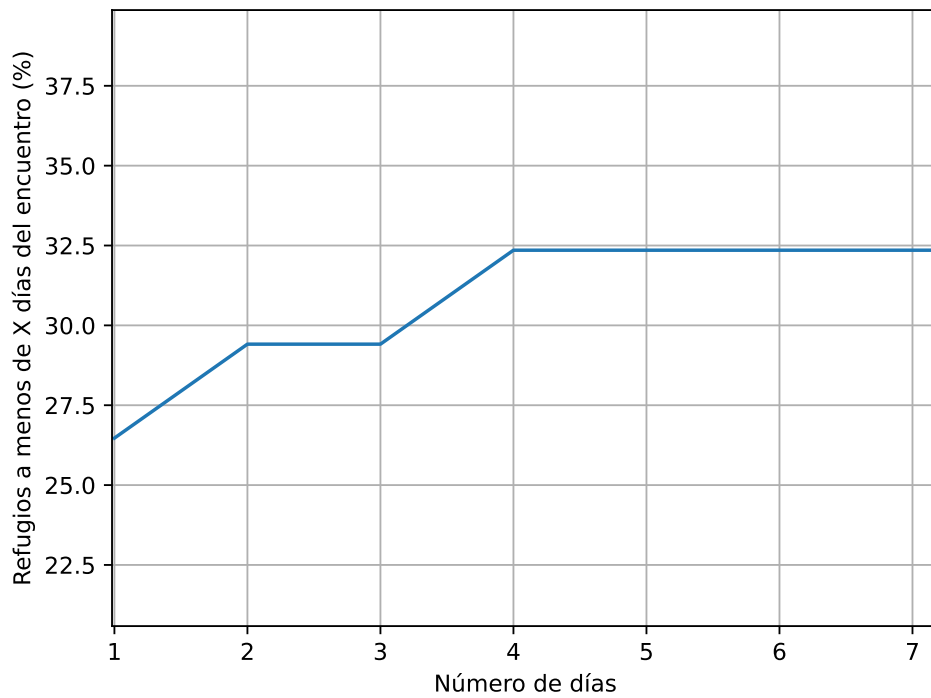
en nodos tortuga para cada uno de los períodos de comportamiento. En estas redes, los enlaces entre nodos tortuga están si es que hubo al menos algún refugio compartido en ese período de comportamiento. En el período asociado al apareamiento se observan cinco enlaces, cuatro en el asociado a la puesta de huevos y ninguno para el período de brumación. Esto quiere decir que una mayor cantidad de pares de tortugas distintas usan al menos un refugio compartido para el periodo de apareamiento. Este resultado es compatible con lo obtenido en la Fig. 4.10, donde encontramos el valor máximo de cantidad de refugios compartidos por al menos un par de tortugas para el período asociado al apareamiento.

## 4.5. Correlación entre refugios compartidos y encuentros diurnos

Observar la correlación entre el uso de refugios compartidos y los encuentros subsecuentes o anteriores proporciona una ventana única hacia el comportamiento social y las interacciones de las tortugas. Además, desde una perspectiva práctica, el monitoreo de refugios nocturnos facilita la recopilación de datos en comparación al seguimiento continuo de tortugas en su hábitat natural durante el día. Si podemos establecer la relación entre el uso de refugios compartidos y los encuentros diurnos, podemos utilizar el monitoreo de refugios como una herramienta para comprender las interacciones sociales de las tortugas.

Para estudiar la relación entre las conexiones entre nodos tortuga en las redes proyectadas y un encuentro diurno entre tortugas, se buscó la cantidad de encuentros que se dan a pocos días de haber usado el mismo refugio. Para esto, se buscó sobre todos los refugios compartidos por un par de tortugas, la porción de refugios que cumplen la condición de haber sido usado por ambas tortugas en un lapso menor a  $X$  cantidad de días del encuentro diurno entre ese par de tortugas. En la Fig. 4.13, se muestra la porción de los refugios compartidos donde se registró un encuentro diurno a menos de 7 días del uso de ese refugio por cada uno de los pares de tortugas. Se observa que entre 26% y el 32.5% de los refugios compartidos por un par de tortugas, fueron usados por ambas tortugas en un lapso menor a 7 días del encuentro entre ese par. Este resultado puede estar indicando una interacción social entre tortugas. Más aún, dado que una porción de estos encuentros fueron monitoreados hasta 4 días luego de haber compartido el refugio, puede indicar algún mecanismo relacionado con la memoria.

Es importante señalar que el solapamiento de trayectorias (o encuentro) no implica necesariamente interacción. En futuras campañas de medición se realizará un esfuerzo mayor para registrar el comportamiento de las tortugas y en especial luego de haber compartido refugio para poder entender mejor el comportamiento social de la especie.



**Figura 4.13:** Fracción de refugios compartidos respecto de la totalidad de los refugios donde se registró un encuentro a pocos días del uso del mismo.



# Capítulo 5

## Conclusiones y discusión

*“Avanza rápido el tema de las tortugas.”*

— Damián H. Zanette

Este capítulo, dedicado a las conclusiones y discusiones, resalta la importancia de los resultados obtenidos a través de una perspectiva interdisciplinaria en el estudio de la tortuga *Chelonoidis chilensis*. La integración de diversas disciplinas, como la biología y la física, junto con el empleo de metodologías que combinan trabajo de campo y herramientas computacionales, ha sido fundamental para alcanzar los hallazgos presentados. Un aspecto destacable de esta investigación es el desarrollo de una herramienta para la reconstrucción de trayectorias, aplicable a datos de GPS para cualquier especie, la cual representa un legado significativo para futuras investigaciones dentro del grupo. Este instrumento, junto con las demás metodologías aplicadas, no solo ha permitido obtener un conocimiento más profundo sobre los patrones de comportamiento y desplazamiento de la *Chelonoidis chilensis*, sino que también puede contribuir a la conservación de esta especie en su hábitat natural. Los siguientes ítems detallan conclusiones específicas y proponen futuras líneas de investigación, subrayando la importancia de continuar esta aproximación integradora y colaborativa en estudios futuros.

- Se diseñó un algoritmo de reconstrucción de trayectorias que puede ser usado con datos de GPS recopilados para cualquier especie, estimando la velocidad máxima de la misma y descartando los datos que excedan dicho umbral de velocidad. En particular para el caso de la tortuga *Chelonoidis chilensis*, se midió una velocidad máxima de 15 m/min.
- Se identificaron las zonas más visitadas por la población de tortugas, lo que podría ser útil para diseñar políticas de conservación. Para futuras actividades se recomienda identificar las características compartidas por estas zonas, para poder entender por qué son preferidas por las tortugas.

- Se construyó una herramienta de visualización interactiva para la visualización de las trayectorias, zonas de interés, los refugios y los caminos tomados entre refugios por las tortugas. Esta herramienta fue construida en formato HTML (HyperText Markup Language) interactivo, para que puedan ser usados fácilmente por el equipo interdisciplinario durante las campañas. Además estos mapas podrán ser actualizados fácilmente a medida que se incorporen nuevas mediciones y son de libre acceso. Esta herramienta puede ser utilizada para cualquier especie, y se espera que sea de utilidad para futuras investigaciones del grupo.
- Se determinó que las distancias diarias promedio de caminata para ambos sexos aumentan de valores pequeños a valores más altos durante la temporada activa, como se esperaba. Los machos se mueven en promedio más que las hembras en la post-brumación (septiembre-octubre), así como en el período de brumación (mayo-agosto). Después del período de brumación, observamos que los machos comienzan a moverse antes que las hembras, aunque las distancias promedio para los machos están por debajo de 20 m, lo que es del orden del error de medición. Durante el período de apareamiento (noviembre-enero), observamos distancias promedio similares para ambos sexos, lo cual es consistente con la observación de machos siguiendo a las hembras debido a la dinámica de apareamiento. Entre febrero y abril, los machos parecen ser más móviles que las hembras en promedio. Aunque hay una alta dispersión en la medición de la distancia, estos resultados podrían indicar que los intereses son diferentes. Mientras que las hembras podrían estar buscando un lugar para poner huevos, los machos pueden estar buscando otros recursos, como agua o, a finales de abril, un lugar para brumar.
- Se diseñó un criterio de encuentro, con el cual se obtuvieron redes de interacción entre tortugas y se computó la cantidad de encuentros promedio para machos y hembras en los distintos períodos de comportamiento. El mayor número de conexiones entre todos los individuos de la comunidad monitoreada se observó durante el período de apareamiento (noviembre-enero), y el menor número durante el período de brumación (mayo-agosto). Respecto de los encuentros diurnos posteriores a la brumación, los más probables son entre machos, lo cual tiene sentido ya que los machos comienzan a moverse en este período mientras que las hembras todavía no. Además, se han observado peleas entre machos. En cuanto a los encuentros macho-hembra durante el primer período de actividad (septiembre-octubre), generalmente involucran a una hembra en un refugio y un macho pasando por allí. Sin embargo, en el período de noviembre a enero, se observa un mayor número de encuentros macho-macho debido a peleas. El hecho de que haya más encuentros hembra-hembra en el período de nidificación (febrero-abril) podría estar relacionado con su búsqueda de áreas similares que



---

cumplan con las condiciones ideales de sustrato y ubicación para poner sus huevos. Sin embargo, dado que el número de encuentros hembra-hembra es bajo, se recomienda intensificar el muestreo en futuras campañas para explorar más a fondo estas características. Además, solo se contó con 6 i-gotU para cada día midiendo en simultáneo y es probable que parte de los encuentros no hayan sido registrados. A partir de este resultado, se recomienda aumentar el número de pares de individuos monitoreados para poder estudiar más en profundidad la red de interacciones entre las tortugas.

- Las simulaciones numéricas realizadas indican que las densidades en las redes de encuentros diurnos son más altas de lo esperado por movimientos de caminantes aleatorios. Esto podría sugerir que los encuentros no ocurren al azar y que podría haber una intención detrás de ellos. En el futuro, se recomienda explorar las características de los desplazamientos, como la velocidad encontrada o la correlación con los accidentes del terreno, para desarrollar modelos más precisos que consideren estos aspectos comportamentales de los individuos.
- Se definió un criterio para determinar el refugio donde pasó la noche la tortuga. Reconociendo la limitación de este criterio, se recomienda para las próximas campañas de medición aumentar la franja horaria de medición para de esta manera medir la ubicación de la tortuga en el refugio nocturno con mejor precisión.
- Con los refugios ya identificados, se definió una métrica para determinar la distribución espacial de los refugios en tortugas machos y hembras. Se observó que el área cubierta por los refugios no presenta diferencias significativas entre machos y hembras. En el futuro se utilizarán nuevos datos colectados, utilizando el criterio del punto anterior, para tener una mejor estimación del área cubierta por los refugios, separando en machos y hembras, así como también en los cuatro períodos de comportamiento.
- Se descubrió la existencia de refugios preferidos, donde la tortuga pasa la mayoría de las noches. En particular se observó que asociado a la brumación (abril-octubre) y en final del período de nidificación (febrero-marzo), la tortuga parece elegir el refugio donde brumará durante el invierno, realizando caminatas exploratorias desde el refugio preferido hasta otro refugio nocturno y volviendo al refugio preferido. Conocer la ubicación de estos refugios preferidos puede ser útil para implementar medidas de protección de los mismos, por las amenazas debidas a las actividades ganaderas. Además de contribuir a diseñar políticas de conservación, este resultado contribuye a la caracterización del movimiento de las tortugas, y permitirá diseñar modelos matemáticos y simulaciones numéricas inspiradas en los datos.

- Partiendo de los refugios asociados a cada tortuga se armaron redes bipartitas de refugios y tortugas. Sobre estas redes, se encontró que la tortuga decide utilizar una menor cantidad de refugios distintos y compartir una menor cantidad de refugios a medida que se acerca al período asociado a la brumación (abril-octubre). Esta observación podría ser significativa en el contexto de transmisión de enfermedades entre tortugas, dado que la menor cantidad de refugios utilizados podría reducir la probabilidad de contagio.
- Sobre las redes bipartitas de nodos tortuga y refugio, se realizaron proyecciones en nodos refugio y se encontró que las matrices de adyacencia están fuertemente correlacionadas con las matrices de distancias. Los resultados del test de Mantel indican que la tortuga que visita un refugio dado, tiene una probabilidad mayor de visitar refugios cercanos.
- Al comparar los eventos de encuentros diurnos entre tortugas con los eventos de compartir refugio, se encontró que un aproximadamente uno cada tres de los refugios compartidos por un par de tortugas fueron usados por las mismas tortugas en un lapso menor a 7 días del encuentro diurno entre ese par. Este resultado podría indicar algún comportamiento social de la especie, en futuras campañas se realizará un seguimiento de los individuos que participaron de los eventos detectados para poder entender la naturaleza de esta interacción.

En la conclusión de este estudio sobre la tortuga *Chelonoidis chilensis*, es esencial enfocarse en las direcciones futuras para la investigación. Una línea de interés es la capacidad de memoria de las tortugas. Se recomienda mayor esfuerzo de seguimiento de los individuos que participaron de los encuentros detectados, de esta forma se podría buscar entender si la no repetición de encuentros entre tortugas se debe a la poca cantidad de muestras o a una característica de la especie.

En el ámbito de la conservación, la identificación de zonas de interés y refugios preferidos es de suma importancia. Estos hallazgos no solo ayudan a comprender mejor el comportamiento y necesidades de la especie, sino que también podrían proporcionar datos cruciales para el diseño de estrategias de conservación efectivas, especialmente en contextos donde el hábitat natural se ve amenazado por actividades como la introducción de ganado.

Las redes de interacción entre tortugas, aunque no directamente vinculadas a la conservación, aportan un conocimiento valioso sobre la estructura social y el comportamiento de la especie. Esta comprensión puede ser útil para anticipar cómo los cambios en el hábitat podrían afectar las dinámicas poblacionales. Sin embargo, el enfoque primordial debería ser en mejorar y ampliar los métodos de seguimiento.

En resumen, este estudio sienta las bases para futuras investigaciones que no solo

profundizará en el entendimiento de la biología y ecología de la *Chelonoidis chilensis*, sino que también proporcionarán información crucial para su protección y conservación de la especie en su hábitat natural.



# Bibliografía

- [1] Morales, J. M., Fortin, D., Frair, J. L., Merrill, E. H. Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **20** (3), 301–316, 2005. [1](#)
- [2] Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., *et al.* Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365** (1550), 2289–2301, 2010. [1](#)
- [3] Nathan, R. An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105** (49), 19050–19051, 2008. [1](#)
- [4] Chebez, J. Los que se van. Fauna argentina amenazada, 2008. [1](#)
- [5] Prado, W. S., Waller, T., Albareda, D. A., Cabrera, M. R., Etchepare, E., Giraud, A. R., *et al.* Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. *Cuadernos de herpetología*, **26**, 375–387, 2012. [2](#)
- [6] Kubisch, E. L., Echave, M. E., Echave, L. A. *Chelonoidis chilensis* (Chaco tortoise), 2014. [2](#)
- [7] Zacarias, G. G., Diaz Gomez, J. M., de la Fuente, M. S. Biología, ecología, paleontología y filogenia de nuestra tortuga chaqueña (*Chelonoidis chilensis*): Pequeño pariente de las tortugas terrestres de las islas Galápagos, 2016. [2](#)
- [8] Kubisch, E., investigadora de CONICET, especialista en biología de campo. Comunicación directa, 2022. [3](#), [16](#), [25](#)
- [9] Hagberg, A., Swart, P., S Chult, D. Exploring network structure, dynamics, and function using NetworkX. Inf. téc., Los Alamos National Lab.(LANL), Los Alamos, NM (United States), 2008. [7](#), [17](#)
- [10] Brask, J. B., Ellis, S., Croft, D. P. Animal social networks: an introduction for complex systems scientists. *Journal of Complex Networks*, **9** (2), cnab001, 2021. [8](#)

- 
- [11] Sah, P., Nussear, K. E., Esque, T. C., Aiello, C. M., Hudson, P. J., Bansal, S. Inferring social structure and its drivers from refuge use in the desert tortoise, a relatively solitary species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **70** (8), 1277–1289, 2016. [8](#), [23](#), [31](#)
- [12] Códigos realizados en el trabajo, repositorio github. <https://github.com/MaestriaIBMarco/MaestriaMarco>. [9](#), [10](#), [12](#), [26](#), [27](#)
- [13] Wu, Q. Leafmap: A python package for interactive mapping and geospatial analysis with minimal coding in a jupyter environment. *Journal of Open Source Software*, **6** (63), 3414, 2021. [9](#), [24](#), [26](#), [27](#)
- [14] Langley, R. B. The utm grid system. *GPS world*, **9** (2), 46–50, 1998. [11](#), [20](#)
- [15] Aguirre, G., Adest, G. A., Morafka, D. J. Home range and movement patterns of the bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. *Acta Zoológica Mexicana (ns)*, (1), 1–28, 1984. [13](#)
- [16] Eubanks, J. O., Michener, W. K., Guyer, C. Patterns of movement and burrow use in a population of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetologica*, **59** (3), 311–321, 2003.
- [17] Guyer, C., Johnson, V. M., Hermann, S. M. Effects of population density on patterns of movement and behavior of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetological Monographs*, **26** (1), 122–134, 2012. [13](#)
- [18] Carr JW (2015) MantelTest . <https://github.com/jwcarr/mantel>. [32](#)

# Publicaciones asociadas

1. Charla en la **Reunión Anual de Física 107 (RAFA)**, 2022, San Carlos de Bariloche, Argentina. *Análisis de las trayectorias para el estudio del movimiento animal.*
2. Póster en el **Congreso Regional de Física Estadística y Aplicaciones a la Materia Condensada (TREFEMAC)**, 2023, San Rafael, Argentina. *Estudio del movimiento de poblaciones animales: redes complejas de interacción inspiradas en datos de campo.*
3. Charla en la **Reunión Anual de Física 108 (RAFA)**, 2023, Bahía Blanca, Argentina. *Redes de interacción entre tortugas terrestres y redes de interacción generadas por caminantes aleatorios.*
4. Charla en la **Reunión Anual de Ecología (RAE)**, 2023, San Carlos de Bariloche, Argentina. *Variabilidad en las redes de interacción de tortugas terrestres entre épocas del año .*
5. Charla en la escuela **School on Collective Animal Behaviour** del ICTP, 2023, La Habana, Cuba. *Interaction and movement of vulnerable tortoises from Patagonia, Argentina .*
6. Manuscrito en preparación para la revista **Animal Behaviour**, *Tortoises social networks in a vulnerable population at its southernmost distribution in Argentinean Patagonia.*





# Agradecimientos

A Kari y Luis, por haber sido tan buenos directores y por haberme enseñado tanto. Ya sea en el aula (ML), en Git o en las numerosas reuniones que tuvimos durante el desarrollo de la tesis. La verdad la pasé muy bien tanto en la tesis como en laboratorio avanzado y eso tiene mucho mérito. También quería agradecer a todas las personas que participaron en las campañas de medición, haciendo mi tesis posible.

A mi mamá, por siempre estar para mí en todo momento, priorizando felicidad. En sus llamadas, dándome el apoyo emocional en caso de que sea necesario o simplemente mejorando mi día. No hubiera llegado a nada, en cada tropezón sé que la mejor idea es hablar con ustedes.

A mi papá, siempre apoyándome en mis decisiones y ayudándome a crecer como persona. Y por transmitirme su pasión por los animales y enseñándome a pensar como científico y hacerme tantas preguntas. No estaría acá si no fuera por esas tardes viendo como se incubaban los huevos de las gallinas araucanas y estoy más que agradecido por ello.

A mi abuela, por haberme abierto sus brazos en su casa los primeros años de carrera y todo su soporte para que hoy esté entregando esta tesis.

A Flor, por haberme bancado incondicionalmente, haberme regalado tantos momentos de calidad y por haberme acompañado en los últimos años.

A Tincho, Eze, Beani, Bata, Tebo, Fran, Charly, Lean, Toto, Gato, Nico y Guate. Hicieron que mi vida universitaria fuera mucho más divertida, siempre una sonrisa en la cara. Me hicieron sentirme más que agradecido de haber entrado al Balseiro, son la familia que elegí.

