

**EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA PROFUNDIDAD Y EL TAMAÑO DE LA NIDADA SOBRE TRES PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE NIDADAS TRASPLANTADAS DE TORTUGA ARRAU, *PODOCNEMIS EXPANSA* (TESTUDINES: PODOCNEMIDIDAE)**

FERNANDO J. M. ROJAS-RUNJAIC<sup>1</sup>, ENEIDA MARÍN<sup>2</sup> Y TITO R. BARROS BLANCO<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Museo de Historia Natural La Salle, Apartado Postal 1930, Caracas 1010-A.

<sup>2</sup> Oficina Nacional de Diversidad Biológica, Dirección de Fauna, Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas. <sup>3</sup> Museo de Biología de La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, La Universidad del Zulia, Apartado Postal 526, Maracaibo 4011, Venezuela. Correo electrónico: rojas.runjaic@yahoo.com, emarin@gmail.com, trbarros@cantv.net

*Resumen.* La tortuga arrau es una especie amenazada de extinción y dependiente de técnicas de manejo para la recuperación de sus poblaciones. Este estudio, efectuado en la temporada reproductiva del 2003 (enero – abril), tuvo por objeto determinar mediante ensayo *in situ*, tratamientos de trasplante que permitieran maximizar el éxito de eclosión, disminuir la tasa de tortuguillos deformes e incrementar la eficiencia de esta técnica. Se seleccionaron 27 nidadas, tres fueron mantenidas en condiciones naturales. Las 24 nidadas a trasplantar fueron divididas en dos grupos de 12. Del primer grupo se enterraron cuatro nidadas a 50 cm de profundidad, cuatro a 60 cm y las cuatro restantes a 70 cm. Las 12 nidadas del segundo grupo fueron divididas a mitades, a fin de obtener 24 medias nidadas, de ellas, ocho medias nidadas se enterraron a 50 cm, ocho medias nidadas a 60 cm y las ocho medias restantes a 70 cm de profundidad. Se aplicó un ANDEVA de dos vías para determinar diferencias entre los dos tamaños de nidadas, entre las tres profundidades y entre los seis tratamientos (profundidad + tamaño de nidada). Adicionalmente, un ANDEVA de una vía permitió evaluar diferencias entre tratamientos de trasplante y nidadas naturales. Medias nidadas a 70 cm ofrecieron las mejores condiciones de incubación (elevado éxito de eclosión, el menor porcentaje de tortuguillos deformes y mayor eficiencia de tratamiento). El tratamiento nidadas completas a 60 cm, resultó poco adecuado como técnica de trasplante. Medias nidadas obtuvieron mejores resultados que nidadas completas. *Recibido: 05 Enero 2009, aceptado: 18 Mayo 2010.*

*Palabras clave.* Manejo de fauna silvestre, conservación, éxito de eclosión, porcentaje de tortuguillos deformes.

ASSESSMENT OF THE EFFECT OF THE DEPTH AND CLUTCH SIZE ON THREE REPRODUCTIVE PARAMETERS OF TRASLOCATED CLUTCHES OF

ARRAU TURTLE, *PODOCNEMIS EXPANSA* (TESTUDINES:  
PODOCNEMIDIDAE)

*Abstract.* The Arrau turtle, an endangered species, is management-dependant for the recovery of its populations. The objective of this research, carried out in the reproductive season of 2003 (January – April), was to determine through *in situ* tests, transplant treatments that allow to maximize the hatching success, reducing the deformed young's rate and increase the efficiency of this management technique. 27 nests events were selected and three were let in natural conditions. The 24 clutches to transplant were divided in two groups of 12. Four clutches from the first group were buried at a 50 cm deep, while other four were buried at 60 cm and the rest at 70 cm. The twelve clutches from the second group were divided on halves to obtain 24 half clutches from them, eight half clutches were buried at 50 cm, eight half clutches at 60 cm and the other eight were buried at 70 cm. A two-way ANOVA was applied to determine differences between the two nesting sizes, between the three different depths and between the six treatments (depth + nesting size). In addition, a one-way ANOVA permitted to evaluate differences between transplanted treatments and control group. Half clutches at 70 cm deep offered the best conditions of incubation (high hatching success, the least percentages of deformed young and the most efficient treatment). The half clutches at 60 cm treatment was not adequate as a translocation technique. Half clutches obtained better results than complete clutches. *Received: 05 January, accepted: 18 May 2010.*

*Key words.* Wildlife management, conservation, hatching success, deformed young's rate.

## INTRODUCCIÓN

La tortuga arrau o tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*) es el quelonio fluvial más grande de Suramérica (Roze 1964). Su distribución abarca las cuencas de los ríos Orinoco, Amazonas, Esequibo y Magdalena (introducida en este último), y en Venezuela se le consigue en todos los tributarios guayaneses y llaneros del Río Orinoco, desde el alto Orinoco hasta el Delta (Paolillo 1982, Pritchard y Trebbau 1984, Rueda *et al.* 2007).

Este quelonio ha tenido una larga historia de explotación desmedida, en especial durante los últimos doscientos años. Su particular abundancia, su gran tamaño, la calidad de su carne y de sus huevos, y su peculiar conducta gregaria durante la temporada reproductiva la han hecho objeto de tan desmesurada extracción (Mosqueira 1945, Smith 1974, Boher *et al.* 1999). Actualmente, está clasificada en la lista roja de la UICN ([www.redlist.org](http://www.redlist.org), consultada el 04 de octubre de 2009) como especie en riesgo menor pero dependiente de

conservación; la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES) la ubica en su Apéndice II ([www.cites.org](http://www.cites.org), consultada el 04 de octubre de 2009), y en el Libro Rojo de la Fauna Venezolana es clasificada como especie En Peligro Crítico (A2abd) (Hernández y Marín 2008), entendiéndose que el riesgo de extinción es extremadamente alto en sus poblaciones naturales en el futuro inmediato.

Desde el año 1989, luego de ser decretado el Refugio de Fauna Silvestre (RFS) de la Tortuga Arrau, el Servicio Autónomo para la Protección de la Fauna Silvestre (Profauna), inició el programa "Bases para el manejo de la tortuga arrau en el Orinoco medio" con el cual pretendió dar un enfoque integral a la conservación de la especie, abarcando las áreas de investigación, manejo, guardería y educación ambiental. Actualmente el programa genera información sobre la dinámica poblacional y maneja las nidadas de una población más o menos estable de hembras desovadoras cercana a los mil individuos (Licata y Elguezabal 1997, FUDECI 2002).

El trasplante de nidadas es una técnica de manejo empleada comúnmente en el programa, debido a que no sólo evita la pérdida de los huevos, que de lo contrario serían depredados, saqueados o perdidos por inundación, sino que además llega a igualar o superar el éxito de eclosión natural. Sin embargo, es indispensable determinar las condiciones más adecuadas del trasplante a fin de maximizar el éxito de eclosión y disminuir el porcentaje de tortuguillos deformes, los cuales son más susceptibles a la mortalidad juvenil (Hildebrand *et al.* 1997, Licata y Elguezabal 1997).

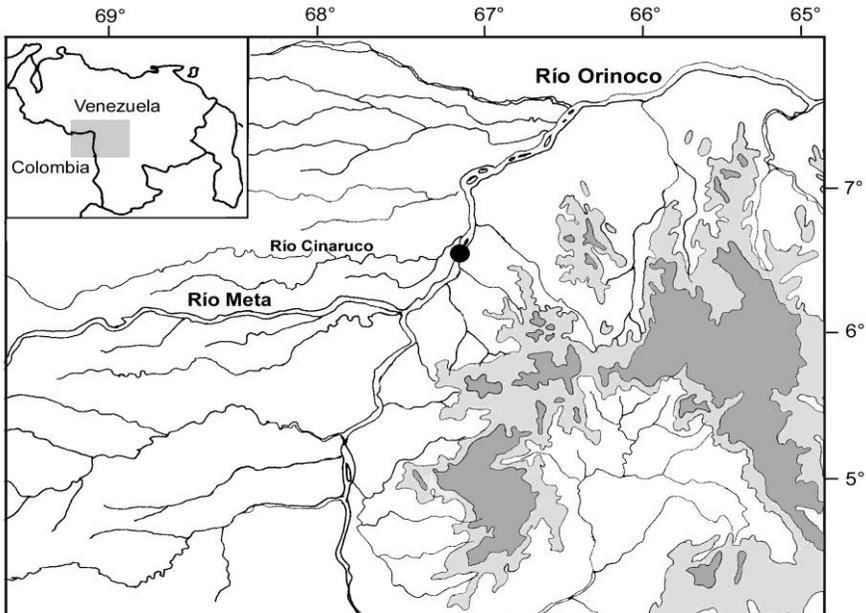
En este estudio, efectuado en la temporada reproductiva del año 2003 (enero – abril), se evaluó el éxito de eclosión, el porcentaje de tortuguillos deformes y la eficiencia del tratamiento en grupos de nidadas de *Podocnemis expansa* trasplantadas a diferentes profundidades y tamaños de nidada (cantidad de huevos por nido), a fin de establecer la técnica más adecuada para el trasplante y contribuir a la recuperación de la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

El ensayo tuvo lugar en Isla Playita (río Orinoco medio), un banco de arena de cerca de dos kilómetros de longitud que aflora en la estación de sequía, entre los meses de diciembre y mayo. Esta isla se encuentra ubicada dentro del RFS de la Tortuga Arrau, entre los estados Apure y Bolívar, y

actualmente es la playa de anidación masiva más importante de la población de tortugas arrau del río Orinoco (Figura 1).



**Figura 1.** Isla Playita (círculo negro), playa de anidación masiva de la población de tortugas arrau del Orinoco medio.

#### ENSAYO DE TRASPLANTE

El trasplante de las nidadas fue realizado siguiendo la metodología descrita por Marín (2001). Para el ensayo se emplearon un total de 27 nidadas: tres de ellas, seleccionadas de un área no susceptible de inundación, se designaron como el grupo “Nidadas Naturales” (NN), y por tanto se mantuvieron inalteradas hasta el momento de la apertura. Las restantes 24 nidadas (a trasplantar) fueron tomadas tanto de un área baja de la isla, susceptible a inundación, como del borde del banco de anidación principal próximo al río, en el cual el riesgo de pérdida por sobreposición de nidos era alto.

Las 24 nidadas a trasplantar fueron divididas en dos grupos de 12 nidadas. Del primer grupo se enterraron cuatro nidadas a 50 cm de profundidad, cuatro a 60 cm y las cuatro restantes a 70 cm. Las 12 nidadas del segundo grupo fueron divididas a mitades, a fin de obtener 24 medias nidadas, de las cuales, ocho medias nidadas se enterraron a 50 cm, ocho medias nidadas a 60 cm y las restantes ocho medias nidadas a 70 cm de profundidad. De esta

manera, se ensayaron tres profundidades de trasplante: 50, 60 y 70 cm, y dos tamaños de nidadas: Nidadas Completas (NC) y Medias Nidadas (MN). El registro de datos de cada nidada, referentes a: número de nidada (# Nid), tamaño de nidada (TN), número de huevos rotos (HR), número de huevos no viables (HNV) y número de huevos trasplantados por nidada (HT) fue llevado a cabo al momento del trasplante. Los datos de los nidos naturales fueron registrados luego de la eclosión. Posterior al trasplante, todos los nidos bajo evaluación fueron señalizados con una placa numerada y cercados individualmente con una malla plástica.

Transcurridos 42 días desde la fecha de puesta de las nidadas bajo estudio, se revisaron diariamente a fin de coleccionar los tortuguillos emergidos, registrar su condición (normal o deforme) y nidada de procedencia. La apertura de los nidos (trasplantados y naturales) tuvo lugar el día 71 de la incubación. Los tortuguillos y huevos fueron clasificados de la siguiente manera: tortuguillos vivos normales (TVN), tortuguillos vivos deformes (TVD), tortuguillos muertos normales (TMN), tortuguillos muertos deformes (TMD), tortuguillos muertos al eclosionar y que aún no abandonaban la cáscara (TMAE), huevos con embrión muerto sin eclosionar (HSE). Los tortuguillos deformes fueron designados como tales siguiendo la clasificación propuesta por Hildebrand *et al.* (1997).

#### CÁLCULO DE PARÁMETROS

Una vez obtenidos los datos se procedió a determinar el valor de los tres parámetros, para las nidadas trasplantadas y naturales como sigue:

*Éxito de Eclosión*: porcentaje de tortuguillos vivos y muertos que lograron eclosionar, calculado en función del total de huevos trasplantados.

$$EE = \frac{TVN + TVD + TMN + TMD + TMAE}{HT} \times 100$$

*Porcentaje de Tortuguillos Deformes*: deformes tanto vivos como muertos, en función del total de huevos trasplantados.

$$PTD = \frac{TVD + TMD}{HT} \times 100$$

*Eficiencia del Tratamiento*: porcentaje de tortuguillos vivos normales, calculado sobre el total de huevos trasplantados.

$$ET = \frac{TVN}{HT} \times 100$$

En el caso de las nidadas naturales, para el cálculo del valor de cada una de las variables respuesta se sustituyó HT (número de huevos trasplantados) por TN (tamaño de la nidada), pero excluyendo los huevos infértiles.

#### DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se empleó un diseño experimental de dos factores (Profundidad y Tamaño de Nidada), con tres niveles para uno (50, 60 y 70 cm) y dos niveles para el otro (Medias Nidadas y Nidadas Completas). Debido a que en el nivel “Medias Nidadas” (MN) el número de réplicas duplicaba a las del nivel “Nidadas Completas” (NC) se aplicó un diseño factorial desbalanceado.

Para determinar la existencia o no de diferencias significativas sobre las tres variables dependientes evaluadas (éxito de eclosión, porcentaje de tortuguillos deformes y eficiencia del tratamiento), entre las tres profundidades, entre los dos tamaños de nidada y entre los seis tratamientos (interacción de profundidad + tamaño de nidada) se aplicó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de dos vías, mediante el procedimiento GLM (Procedimiento General para Modelos Lineales) del programa estadístico SAS 8.1 (Statistical Analysis System).

Un segundo diseño experimental, de un solo factor (tratamiento) fue aplicado, a fin de evaluar en conjunto los grupos de nidadas trasplantadas y el grupo de nidadas naturales (NN). Para la comparación de los siete tratamientos (NC-50cm, NC-60cm, NC-70cm, MN-50cm, MN-60cm, MN-70cm y NN) se efectuó un ANDEVA de una vía. El Procedimiento de separación de Medias por Mínimos Cuadrados (LSM), fue la prueba “a posteriori” aplicada a los dos ANDEVA (de una vía y de dos vías) a fin de determinar los pares de medias que diferían significativamente (en los casos en que fueron encontradas tales diferencias). El nivel de significancia empleada fue de 5% ( $\alpha=0,05$ ).

#### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

##### HUEVOS TRASPLANTADOS Y DATOS GENERALES DEL ENSAYO

Un total de 2.649 huevos provenientes de 27 nidadas naturales fueron empleados en este estudio, de ellos, 2.316 fueron trasplantados bajo los seis

tratamientos ya definidos, y 248 huevos, correspondientes al grupo de nidadas naturales, fueron mantenidos intactos hasta el final del ensayo. Los 85 huevos restantes, fueron excluidos en vista que, 83 eran infértiles y dos se rompieron durante la ubicación de las nidadas.

El promedio de huevos para Nidadas Completas (NC) fue de 94,8 y para Medias Nidadas (MN) fue de 49,1. Las nidadas naturales (NN), contenían en promedio 82,7 huevos (Tabla 1), valor ligeramente menor al promedio de 94 huevos, registrado para las nidadas del Orinoco medio en temporadas anteriores (Licata 1994).

**Tabla 1.** Estadística descriptiva de huevos en ensayo.

Tratamiento	Huevos por nidada ( $\bar{X} \pm EE$ )	Mínimo	Máximo
NN	82,7 $\pm$ 12,7	60	104
<b>MN-50cm</b>	46,6 $\pm$ 4,1	29	58
<b>MN-60cm</b>	54,3 $\pm$ 3,2	45	67
<b>MN-70cm</b>	46,4 $\pm$ 1,2	41	51
<b>NC-50cm</b>	101,5 $\pm$ 7,3	86	120
<b>NC-60cm</b>	96,8 $\pm$ 4,1	88	106
<b>NC-70cm</b>	86,3 $\pm$ 2,5	81	91
MN	49,1 $\pm$ 1,9	29	67
NC	94,8 $\pm$ 3,3	81	120
<b>50cm</b>	64,9 $\pm$ 8,5	29	120
<b>60cm</b>	68,4 $\pm$ 6,5	45	106
<b>70cm</b>	59,7 $\pm$ 5,8	41	91

**NN:** Nidadas naturales (grupo control). **MN-50cm, MN-60cm y MN-70cm:** Medias nidadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **NC-50cm, NC-60cm y NC-70cm:** Nidadas completas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **MN:** Medias nidadas. **NC:** Nidadas completas. **50cm, 60cm y 70cm:** nidadas trasplantadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente.

En la Tabla 2 se muestran los datos generales del ensayo, obtenidos de las 27 nidadas evaluadas (naturales y trasplantadas). Nótese que los altos valores de TVN en el tratamiento MN-70cm influyen positivamente sobre el EE, PTD y ET.

**Tabla 2.** Resultados de ensayo (nidadas naturales y trasplantadas).

Trtto	#Nid	HT	TVN	TVD	TMN	TMD	TMAE	EE (%)	PTD (%)	ET (%)
Z	1	84*	20	44	2	0	15	96,43	52,38	23,81
	2	104*	37	60	2	1	2	98,08	58,65	35,58
	3	60*	9	43	1	4	2	98,33	78,33	15,00
50cm	4	95	3	66	0	0	16	89,47	69,47	3,16
	5	86	9	53	0	1	15	90,70	62,79	10,47
	6	105	1	34	0	1	45	77,14	33,33	0,95
	7	120	25	25	1	2	61	95,00	22,50	20,83
60cm	8	106	13	61	0	0	29	97,17	57,55	12,26
	9	92	6	57	0	0	28	98,91	61,96	6,52
	10	101	7	51	0	1	37	95,05	51,49	6,93
	11	88	8	35	0	1	39	94,32	40,91	9,09
70cm	12	83	5	47	0	0	28	96,39	56,63	6,02
	13	81	32	42	2	2	0	96,30	54,32	39,51
	14	90	34	32	5	2	12	94,44	37,78	37,78
	15	91	7	36	0	3	41	95,60	42,86	7,69

**Tabla 2. Cont.**

Trrtto	#Nid	HT	TVN	TVD	TMN	TMD	TMAE	EE (%)	PTD (%)	ET (%)
MIN-50cm	16a	58	2	47	0	1	6	96,55	82,76	3,45
	16b	58	5	45	0	1	2	91,38	79,31	8,62
	17a	52	0	44	0	0	2	88,46	84,62	0,00
	17b	53	7	40	0	2	0	92,45	79,25	13,21
	18a	47	8	34	0	0	0	89,36	72,34	17,02
	18b	47	24	20	0	3	0	100	48,94	51,06
	19a	29	14	2	0	1	0	58,62	10,34	48,28
	19b	29	14	3	0	1	0	62,07	13,79	48,28
	20a	67	18	39	1	0	3	91,04	58,21	26,87
MIN-60cm	20b	67	23	32	3	1	1	89,55	49,25	34,33
	21a	56	19	12	1	0	1	58,93	21,43	33,93
	21b	57	15	1	0	0	1	29,82	1,75	26,32
	22a	45	19	24	0	0	1	97,78	53,33	42,22
	22b	45	11	29	0	0	3	95,56	64,44	24,44
	23a	48	20	27	0	0	1	100	56,25	41,67
	23b	49	28	20	0	1	0	100	42,88	57,14
	24a	50	43	1	0	0	0	88,00	2,00	86,00
	24b	51	35	5	0	0	0	78,43	9,80	68,63
MIN-70cm	25a	46	44	2	0	0	0	100	4,35	95,65
	25b	46	39	3	2	0	0	95,65	6,52	84,78
	26a	47	40	0	1	1	1	91,49	2,13	85,11
	26b	48	32	6	0	4	0	93,75	27,08	66,67
	27a	41	35	0	0	0	1	87,80	0,00	85,37
	27b	42	26	0	2	0	0	66,67	0,00	61,90

## ÉXITO DE ECLOSIÓN

En la Tabla 3 se presenta la estadística descriptiva para el éxito de eclosión obtenido de cada tratamiento. Nótese que su valor promedio varía poco entre los distintos tratamientos, y en general fue alto en todos los casos (promedios de 82,8 a 97,6%). El mayor promedio de éxito de eclosión corresponde a nidadas naturales. Valores máximos (100%) sólo fueron obtenidos en medias nidadas, las cuales también mostraron la mayor variación (29,8 a 100%).

**Tabla 3.** Estadística descriptiva para el parámetro Éxito de Eclosión

Tratamiento	$X \pm EE$	Mínimo	Máximo
NN	97,61 $\pm$ 0,6	96,43	98,33
MN-50cm	84,86 $\pm$ 5,5	58,62	100
MN-60cm	82,84 $\pm$ 8,9	29,82	100
MN-70cm	87,72 $\pm$ 3,8	66,67	100
NC-50cm	88,08 $\pm$ 3,8	77,14	95,00
NC-60cm	96,36 $\pm$ 1,0	94,32	98,91
NC-70cm	95,68 $\pm$ 0,4	94,44	96,39
MN	85,14 $\pm$ 3,6	29,82	100
NC	93,37 $\pm$ 1,7	77,14	98,91
50cm	85,93 $\pm$ 3,8	58,62	100
60cm	87,34 $\pm$ 6,1	29,82	100
70cm	90,38 $\pm$ 2,7	66,67	100

**X  $\pm$  EE:** Promedio y error estándar para el éxito de eclosión. **NN:** Nidadas naturales (grupo control). **MN-50cm, MN-60cm y MN-70cm:** Medias nidadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **NC-50cm, NC-60cm y NC-70cm:** Nidadas completas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **MN:** Medias nidadas. **NC:** Nidadas completas. **50cm, 60cm y 70cm:** nidadas trasplantadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente.

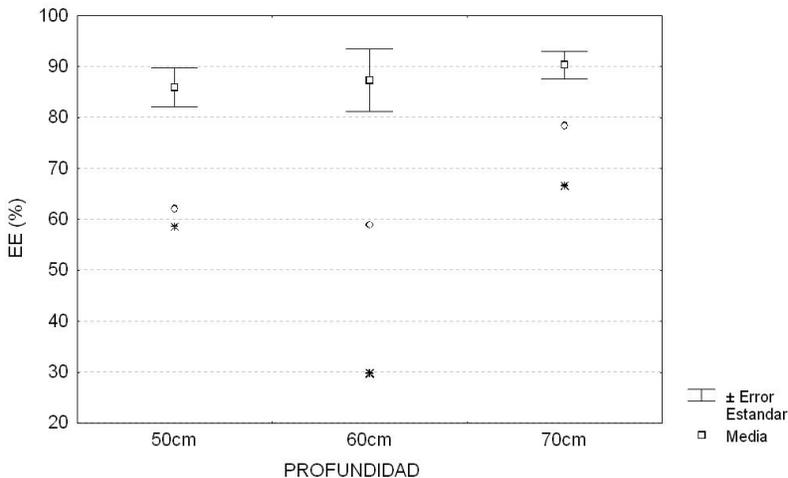
En el ANDEVA de dos vías no se registraron diferencias estadísticamente significativas para el éxito de eclosión entre medias nidadas y nidadas completas ( $F=2,27$ ;  $P>0,05$ ), tampoco las hubo entre los tres grupos de profundidades ( $F=0,31$ ;  $P>0,05$ ) y lo mismo ocurrió para los seis tratamientos ( $F=0,30$ ;  $P>0,05$ ). El ANDEVA de una vía tampoco registró diferencias significativas entre los seis tratamientos y las nidadas naturales ( $F=0,80$ ;  $P>0,05$ ).

Aunque a nivel estadístico no se registraron diferencias significativas, fue posible observar ciertas tendencias con respecto al valor de este parámetro para los grupos contrastados (Figuras 2, 3 y 4). De esta manera, medias nidadas tuvieron menor éxito de eclosión ( $85,14 \pm 3,6$ ) que nidadas completas ( $93,37 \pm 1,7$ ). Las nidadas a 70 cm de profundidad fueron más exitosas en la eclosión

(90,38 ± 2,7) que las ubicadas a 60 cm (87,34 ± 6,1) y estas a su vez, dieron mejor resultado que las trasplantadas a 50 cm (85,93 ± 3,8); por último, las nidadas naturales tuvieron un éxito de eclosión ligeramente mayor (97,61 ± 0,6) que nidadas trasplantadas bajo cualquier tratamiento.

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Paolillo (1982), quien al ensayar el trasplante de nidadas a las mismas profundidades aquí estudiadas (50, 60 y 70 cm) no obtuvo diferencias significativas sobre el éxito de eclosión. Adicionalmente, en su estudio el éxito de eclosión fue de 94 a 95%, similar a los valores obtenidos aquí.

De igual manera, Carvajal (1992) estudiando el efecto de la profundidad de nidadas naturales sobre varios parámetros, tampoco consiguió correlación significativa entre profundidad y éxito de eclosión, concluyendo que la profundidad no afecta la eclosión (entiéndase que se hace referencia a profundidades naturales, típicamente inferiores a un metro y no a profundidades extremas que lógicamente sí deberían afectar la eclosión por disminución en la temperatura de incubación por debajo del umbral de supervivencia, entre otras posibles causas).

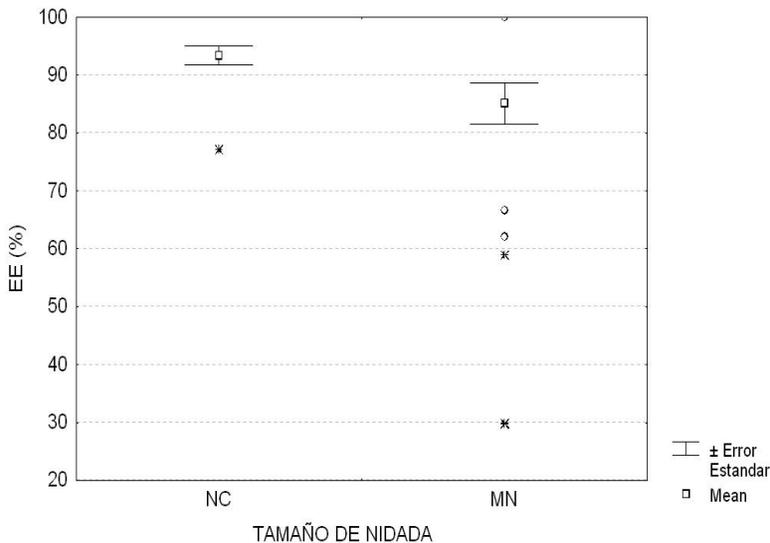


**Figura 2.** Éxito de eclosión en nidadas a las tres profundidades ensayadas

Por otro lado, Valle *et al.* (1973) sí encontraron diferencias significativas para este parámetro, en nidadas trasplantadas a 30, 40 y 60 cm de profundidad (78, 89 y 91%, respectivamente). Sin embargo, se debe tener presente que

problemas en el manejo de las nidadas al momento del trasplante, variación en las condiciones microclimáticas de los nidos receptores durante la incubación, o cualquier otro factor que escapa de consideración, podrían ser la causa de estas diferencias.

Paolillo (1982) en consideración a los resultados de Valle *et al.* (1973), sugiere que quizás ensayando con un número mayor de nidos sea posible conseguir diferencias significativas para el éxito de eclosión en un gradiente de profundidad, no obstante, en este estudio se ensayó con un número mayor de huevos que en el referido trabajo (2316 trasplantados en este estudio, contra 1050 huevos trasplantados en el ensayo de Valle *et al.* 1973).



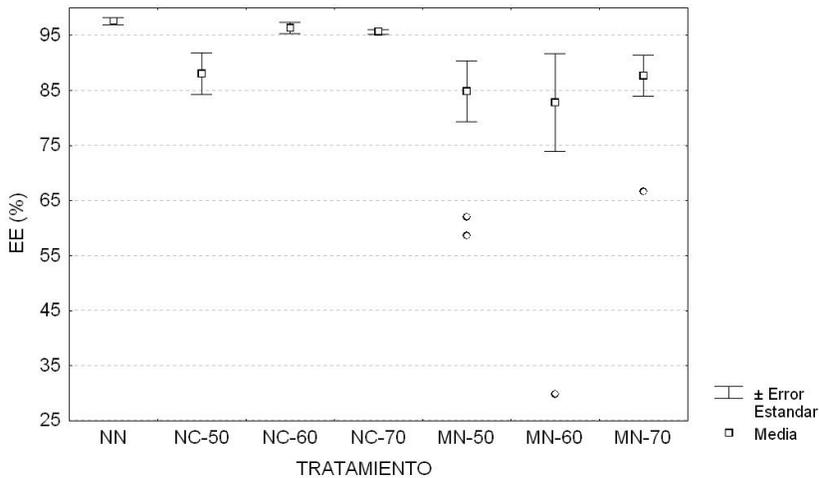
**Figura 3.** Éxito de eclosión en medias nidadas y nidadas completas

En un ensayo conducido por Soini (1987) en el río Pacaya en Perú, en el que se dividieron a mitades las nidadas a trasplantar de *P. expansa*, se logró 88% de éxito de eclosión, valor mucho mayor al obtenido en temporadas anteriores (70%) para la misma localidad, al trasplantar las nidadas completas (Soini y Soini 1986). Estos resultados difieren de los obtenidos aquí para el éxito de eclosión, los cuales fueron ligeramente mayores en nidadas completas que en medias nidadas, pero sin diferencias significativas a nivel estadístico.

Cabe acotar que en estudios sobre nidadas trasplantadas de *Trachemys scripta*, con diferentes tamaños de nidada, no se hallaron diferencias

significativas sobre el porcentaje de eclosión, estableciéndose que esta variable es independiente del tamaño de la nidada (Cabrera *et al.* 1996). De ser esto cierto para *P. expansa*, el incremento en el éxito de eclosión obtenido por Soini (1987) en su ensayo de medias nidadas, podría ser consecuencia de algún otro factor no considerado, más que del hecho de haber disminuido el tamaño de la nidada.

La similitud entre los valores de eclosión de los tratamientos de trasplante y las nidadas naturales (Figura 4), permite corroborar el hecho de que la técnica de trasplante de nidadas, tomando en cuenta las precauciones pertinentes, proporciona resultados de éxito de eclosión muy similares a los registrados en condiciones naturales, los cuales, en el Orinoco medio se mantienen por encima del 90% (Ojasti 1971, Licata 1994).



**Figura 4.** Éxito de eclosión en tratamientos de trasplante y en nidadas naturales

El éxito de eclosión registrado para nidadas trasplantadas en el Orinoco medio en años anteriores es de 84,2% (MARN 2001). Los valores obtenidos para todos los tratamientos ensayados se mantienen muy cercanos a este, pero si se considera en particular el tratamiento de nidadas completas a 60 cm de profundidad, el cual replica las condiciones de trasplante comúnmente usadas en la zona desde hace varios años, se observa que este es mayor (96,36%) respecto al obtenido en años anteriores bajo el mismo tratamiento, dejando como explicaciones posibles a tal diferencia, el cuidado en la manipulación de los huevos durante el proceso de trasplante, la elección del área de trasplante,

(diferencias microclimáticas en el nido afectan la incubación, según Eckert y Eckert 1990), y hasta algún posible efecto debido a variaciones ambientales interanuales.

Los altos valores obtenidos para este parámetro a primera vista hacen pensar que todos los tratamientos han sido buenos. Sin embargo, algunas consideraciones comentadas a continuación, deben hacerse sobre el éxito de eclosión al momento de aplicarlo como indicador para evaluar técnicas de trasplante.

La definición de este parámetro no ha sido estandarizada o no se ha asumido del todo su concepción y por tanto varía en función del criterio de cada autor, llegando a ser en algunos casos un buen indicador de la calidad de las condiciones durante la incubación cuando es definido como “porcentaje de tortuguillos vivos obtenidos de una nidada” (McGehee 1990, Santos *et al.* 2000, Dal Pont 2001, Vanzolini 2003), lo cual realmente define el éxito reproductivo (Hinestroza y Páez 2001).

La definición *sensu stricto* de este parámetro (porcentaje de tortuguillos vivos y muertos que lograron eclosionar) también ha sido empleada por algunos investigadores (Hinestroza y Páez 2001, MARN 2001), pero resulta menos adecuada para evaluar la incubación natural o alguna técnica de manejo, pues una nidada en particular con un alto porcentaje de eclosión también puede mostrar una alta tasa de mortalidad de neonatos.

Esta divergencia de criterios sobre la definición correcta hace difícil en muchas ocasiones comparar el éxito de eclosión obtenido, con el referido en otros trabajos. En este estudio en particular, el éxito de eclosión es definido *sensu stricto* y no considera los huevos infértiles (en principio no tienen ninguna probabilidad de éxito), adaptándose así al criterio del “Programa de Conservación de la Tortuga Arrau en el Orinoco Medio”, en el marco del cual se desarrolló la investigación.

El criterio para definir éxito de eclosión asumido aquí, hace de este parámetro un indicador poco adecuado para evaluar los tratamientos de trasplante ensayados, sin embargo, permite hacer comparaciones confiables con los registros de años anteriores para la misma localidad. Finalmente, la ausencia de diferencias significativas en el éxito de eclosión entre los tratamientos ensayados no permite discriminar entre más adecuados o menos adecuados con base en esta variable.

## PORCENTAJE DE TORTUGUILLOS DEFORMES

En la Tabla 4 se presenta la estadística descriptiva para el porcentaje de tortuguillos deformes, obtenido para cada tratamiento. Nótese que en promedio, las nidadas naturales mostraron mayor porcentaje de tortuguillos deformes que los tratamientos de trasplante. Los tres tratamientos de nidadas completas obtuvieron altos porcentajes de tortuguillos deformes. El valor mínimo fue obtenido por MN-70cm, quien a su vez mostró el promedio más bajo para este parámetro. Por último, se observa una relación inversa entre la tasa de tortuguillos deformes y las profundidades ensayadas en los tratamientos de medias nidadas.

**Tabla 4.** Estadística descriptiva para el parámetro “Porcentaje de Tortuguillos Deformes”.

Tratamiento	X±EE	Mínimo	Máximo
NN	63,12 ± 7,8	52,38	78,33
MN-50cm	58,92 ± 11,0	10,34	84,62
MN-60cm	43,44 ± 7,5	1,75	64,44
MN-70cm	6,49 ± 3,2	0,00	27,08
NC-50cm	47,02 ± 11,3	22,50	69,47
NC-60cm	52,97 ± 4,6	40,91	61,96
NC-70cm	47,90 ± 4,5	37,78	56,63
MN	36,28 ± 6,3	0,00	84,62
NC	49,30 ± 4,0	22,50	69,47
50cm	54,95 ± 8,1	10,34	84,62
60cm	46,62 ± 5,3	1,75	64,45
70cm	20,29 ± 6,4	0,00	56,63

**X ± EE:** Promedio y error estándar para el porcentaje de tortuguillos deformes.

**NN:** Nidadas naturales (grupo control). **MN-50cm, MN-60cm y MN-70cm:** Medias nidadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **NC-50cm, NC-60cm y NC-70cm:** Nidadas completas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **MN:** Medias nidadas. **NC:** Nidadas completas. **50cm, 60cm y 70cm:** nidadas trasplantadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente.

El Análisis de Varianza de dos vías no mostró diferencias significativas entre medias nidadas y nidadas completas ( $F=3,25$ ;  $P>0,05$ ), pero si las señaló entre los tres grupos de profundidades ( $F=4,81$ ;  $P<0,05$ ) y entre tratamientos ( $F=4,60$ ;  $P<0,05$ ).

El procedimiento de separación de medias LSM permitió discriminar los pares de medias que difirieron significativamente, de manera que, entre

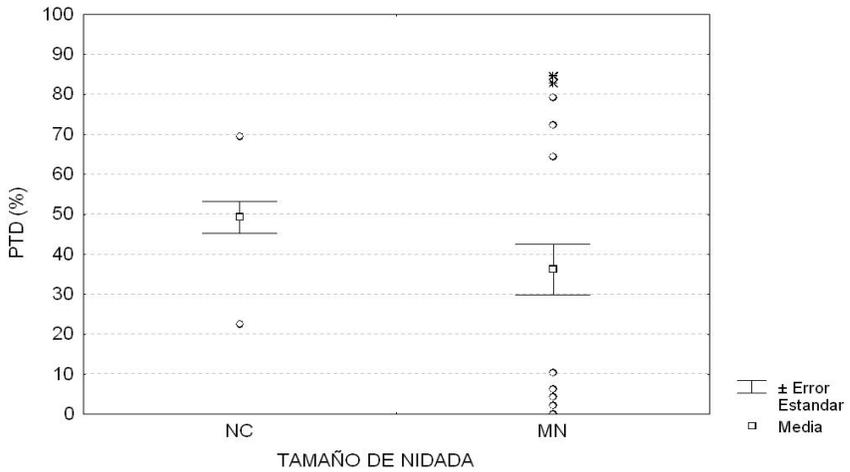
profundidades, el grupo trasplantado a 70 cm obtuvo un porcentaje de tortuguillos deformes ( $20,29 \pm 6,4$ ) significativamente menor que los trasplantados a 60 cm ( $46,62 \pm 5,3$ ) y a 50 cm ( $54,95 \pm 8,1$ ), mientras que estos no difirieron significativamente entre sí (aún cuando a 60 cm el porcentaje fue menor que a 50 cm). En cuanto a los tratamientos, en el grupo de medias nidadas a 70 cm, se registraron porcentajes de tortuguillos deformes significativamente menores ( $6,49 \pm 3,2$ ) respecto a cualquier otro tratamiento (todos por encima de 43%).

Con el ANDEVA de una vía se hallaron diferencias altamente significativas ( $F=5,99$ ;  $P<0,01$ ) para los siete grupos experimentales. Mediante el método de separación de medias por mínimos cuadrados se determinó que el tratamiento MN-70cm difirió significativamente de todos los demás tratamientos y del grupo control, mientras que estos no difirieron entre sí.

El grupo de nidadas bajo el tratamiento MN-70cm obtuvo porcentajes de tortuguillos deformes muy bajos ( $6,49\% \pm 3,2$ ) respecto a cualquier otro tratamiento. Por su parte, el grupo de nidadas naturales obtuvo el mayor porcentaje de tortuguillos deformes ( $63,12\% \pm 7,8$ ), seguido por los tratamientos MN-50cm, NC-60cm, NC-70cm, NC-50cm y MN-60cm.

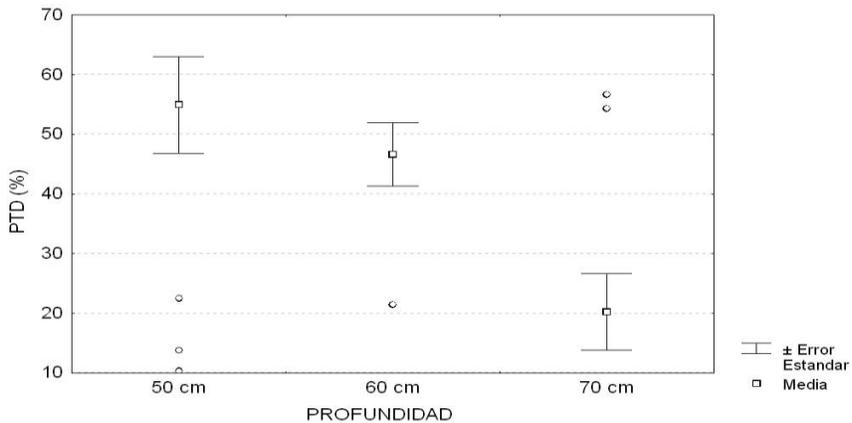
Aun cuando no se observó alguna diferencia estadísticamente significativa entre nidadas completas y medias nidadas para este parámetro (Figura 5), se podría esperar que esta diferencia se hiciera significativa al ensayar con mayor número de muestras. Esta suposición se fundamenta en los resultados de Carvajal (1992) sobre evaluación de nidadas naturales de arrau, donde se establece una correlación positiva entre el porcentaje de tortuguillos deformes y el tamaño de la nidada.

Más aún, al comparar los resultados entre MN-70cm y NC-70cm se nota una marcada diferencia, con valores mucho menores para medias nidadas que para nidadas completas. Lo mismo ocurre entre MN-60cm y NC-60cm aun que con diferencias menores entre ellos y no son estadísticamente significativas (Figura 7). Un caso particular se observa al comparar MN-50cm contra NC-50cm. Aunque las diferencias no son significativas a nivel estadístico, las medias nidadas mostraron mayor porcentaje de tortuguillos deformes que las nidadas completas. Para este hecho no se tiene una explicación bien sustentada, mas se podría especular que es un efecto del trasplante (derrumbamiento del techo de la cámara de huevos p. ej.).



**Figura 5.** Porcentaje de tortuguillos deformes en nidadas completas y medias nidadas.

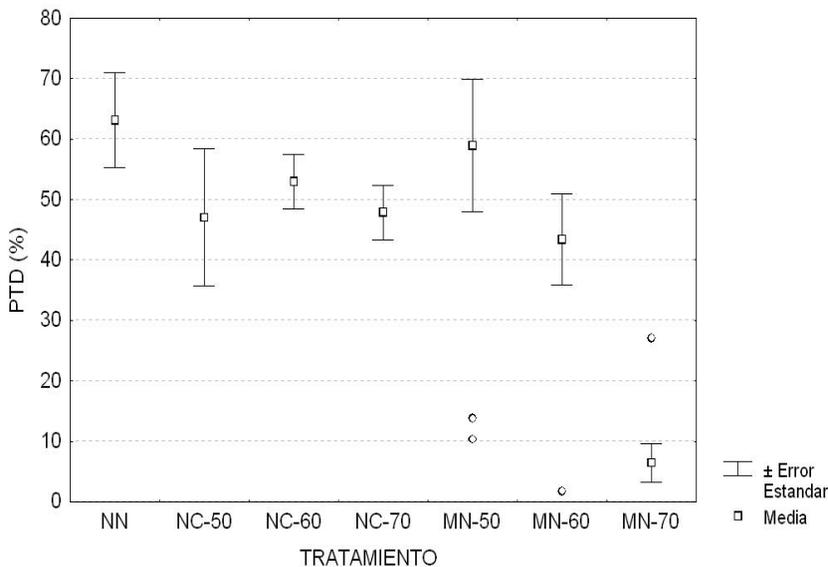
Respecto a la profundidad, Carvajal (1992) afirma que el porcentaje de tortuguillos deformes no guarda relación con esta variable, debido a que no halló correlación significativa entre ambas variables. Los resultados obtenidos en este estudio muestran lo contrario puesto que a 70 cm de profundidad se obtuvo menor porcentaje de tortuguillos deformes que a 60 cm (diferencias estadísticamente significativas), mientras que nidadas trasplantadas a 60 cm arrojaron menor porcentaje de tortuguillos deformes que nidadas a 50 cm de profundidad (Figura 6).



**Figura 6.** Porcentaje de tortuguillos deformes a las tres profundidades ensayadas.

Al considerar los diferentes tratamientos evaluados, se observa una diferencia notoria entre el porcentaje de tortuguillos deformes para medias nidadas a 70 cm, respecto a cualquier otro tratamiento y respecto a las nidadas naturales evaluadas (Figura 7), con lo cual se afirma sin duda, que este tratamiento resulta ser el óptimo entre los ensayados en lo referente a este parámetro.

Los porcentajes de tortuguillos deformes para nidadas naturales, registrados por Hildebrand *et al.* (1997) en el Caquetá (17%), y por Carvajal (1992) para el Orinoco medio (2,39% a 7,07%, sólo considera los vivos) son mucho menores que los obtenidos para el grupo natural ( $63,12 \pm 7,8$ ) de este estudio. Sin embargo, el tratamiento MN-70cm produjo similar o menor porcentaje de tortuguillos deformes que las nidadas naturales estudiadas por los autores antes señalados, reafirmando así lo adecuado que resultó este tratamiento sobre los demás ensayados.



**Figura 7.** Porcentaje de tortuguillos deformes en tratamientos de trasplante y naturales.

#### EFICIENCIA DEL TRATAMIENTO

En la Tabla 5 se presenta la estadística descriptiva para la eficiencia del tratamiento obtenida para cada uno de los grupos experimentales evaluados. Se

observa que la eficiencia fue baja en el grupo de nidadas naturales y en todos los tratamientos de trasplante excepto en MN-70cm, el cual mostró una alta eficiencia respecto a los demás grupos. MN-60cm ocupó el segundo lugar en eficiencia. Finalmente, los tratamientos de trasplante de nidadas completas fueron quienes exhibieron los valores más bajos de eficiencia de tratamiento.

**Tabla 5.** Estadística descriptiva para el parámetro “Eficiencia del Tratamiento”.

Tratamiento	$\bar{X} \pm EE$	Mínimo	Máximo
NN	24,80 $\pm$ 6,0	15,00	35,58
MN-50cm	23,74 $\pm$ 7,7	0,00	51,06
MN-60cm	35,86 $\pm$ 3,9	24,44	57,14
MN-70cm	79,26 $\pm$ 4,2	61,90	95,65
NC-50cm	8,85 $\pm$ 4,5	0,95	20,83
NC-60cm	8,70 $\pm$ 1,3	6,52	12,26
NC-70cm	22,75 $\pm$ 9,2	6,02	39,51
MN	46,29 $\pm$ 5,8	0,00	95,65
NC	13,43 $\pm$ 3,7	0,95	39,51
50cm	18,78 $\pm$ 51,1	0,00	51,06
60cm	26,81 $\pm$ 4,6	6,52	57,14
70cm	60,43 $\pm$ 8,9	6,02	95,65

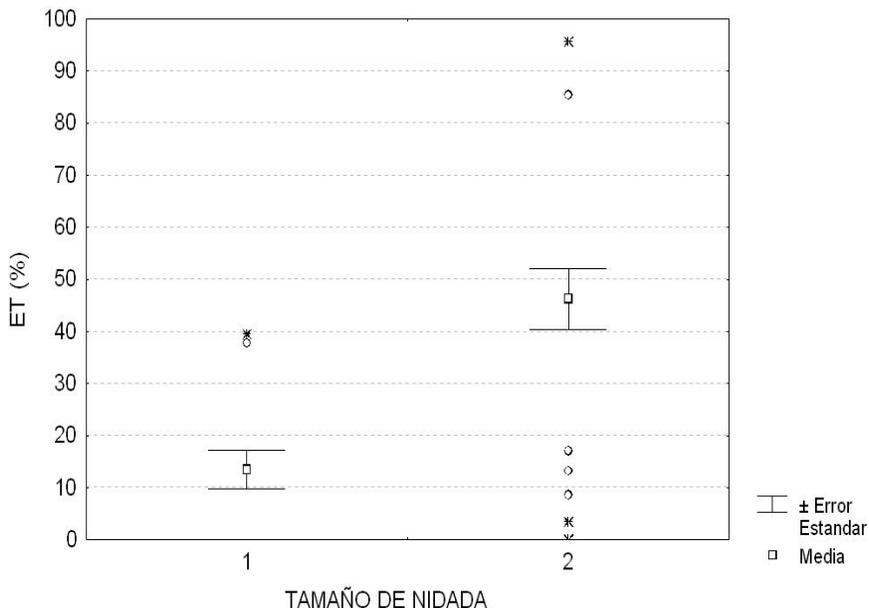
$\bar{X} \pm EE$ : Promedio y error estándar para la eficiencia del tratamiento. **NN**: Nidadas naturales (grupo control). **MN-50cm, MN-60cm y MN-70cm**: Medias nidadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **NC-50cm, NC-60cm y NC-70cm**: Nidadas completas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente. **MN**: Medias nidadas. **NC**: Nidadas completas. **50cm, 60cm y 70cm**: nidadas trasplantadas a 50, 60 y 70 cm de profundidad respectivamente.

Para este parámetro, el ANDEVA de dos vías mostró diferencias altamente significativas entre medias nidadas y nidadas completas ( $F=40,42$ ;  $P<0,01$ ). Entre profundidades, también se hallaron diferencias altamente significativas ( $F=17,19$ ;  $P<0,01$ ), siendo las nidadas a 70 cm significativamente más eficientes respecto a las trasplantadas a 60 cm y a 50 cm, mientras que estas últimas no difirieron entre sí. Entre tratamientos también se obtuvieron diferencias altamente significativas ( $F=5,71$ ;  $P<0,01$ ), en este caso MN-70cm mostró ser significativamente más eficiente que cualquier otro tratamiento. Luego de MN-70cm, el tratamiento MN-60cm fue el más eficiente; este difirió de manera altamente significativa respecto a NC-50cm y NC-60cm.

El ANDEVA de una vía también arrojó diferencias altamente significativas entre los siete tratamientos ( $F=18,60$ ;  $P<0,01$ ). Mediante el procedimiento de separación de medias por mínimos cuadrados, se estableció que el tratamiento MN-70cm difirió de manera altamente significativa respecto

al tratamiento NN y a los demás tratamientos de trasplante. A su vez, el tratamiento MN-60cm también difirió de manera altamente significativa respecto a los tratamientos NC-50cm y NC-60cm. Los demás tratamientos no mostraron diferencias significativas entre sí.

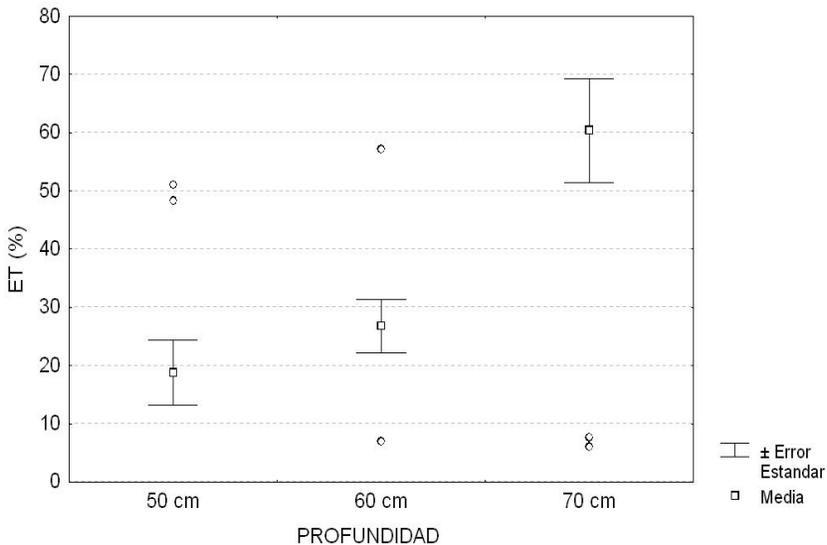
En el gráfico de eficiencia de tratamiento en nidadas completas y medias nidadas (Figura 8), se observa que el grupo de medias nidadas obtuvo valores significativamente más altos ( $46,29 \pm 5,8$ ) que el grupo de nidadas completas ( $13,43 \pm 3,7$ ), este resultado es reflejo de una elevada tasa de supervivencia de tortuguillos físicamente normales, asociada a tamaños de nidada bajos (alrededor de los 50 huevos por nido).



**Figura 8.** Eficiencia del tratamiento en nidadas completas y medias nidadas.

De igual manera, nidadas trasplantadas a 70 cm de profundidad, resultan mucho más eficientes ( $60,43 \pm 8,9$ ) que aquellas trasplantadas a 60 cm ( $26,81 \pm 4,6$ ) ó 50 cm ( $18,78 \pm 5,6$ ) (Figura 9), hecho que puede estar asociado a una mayor estabilidad de las condiciones microclimáticas de humedad y temperatura durante el periodo de incubación en nidadas profundas (Valenzuela 2001a), ofreciendo mejores condiciones al desarrollo embrionario y produciendo así, una alta tasa de tortuguillos sanos, en buenas condiciones físicas y con altas probabilidades de supervivencia. Estas suposiciones son

basadas en estudios en los que se sugiere que la profundidad puede afectar el microclima del nido y por tanto la incubación (McGehee 1990).



**Figura 9.** Eficiencia del tratamiento a las tres profundidades ensayadas.

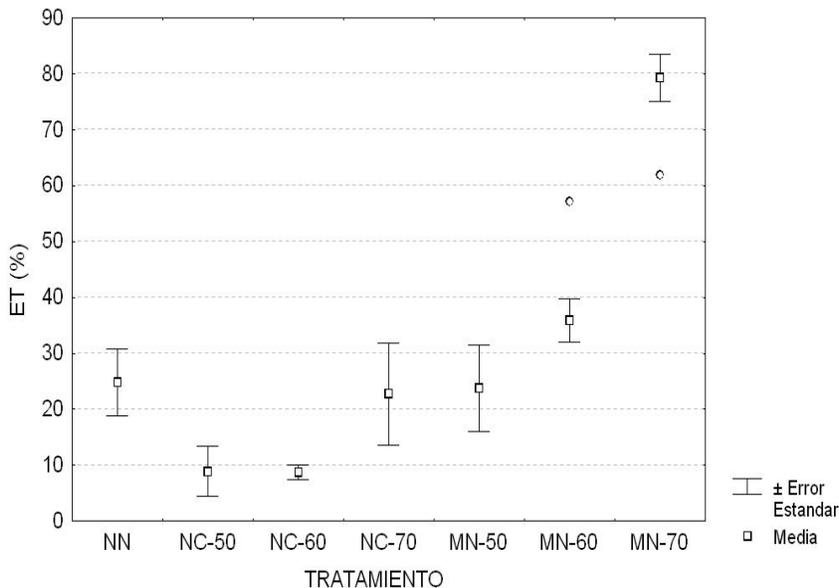
Mortimer (1990) también ha afirmado que en *Chelonia mydas* la profundidad de la nidada está positivamente correlacionada con la supervivencia. Aunque este parámetro no es equivalente a eficiencia de tratamiento, si tiene influencia sobre la misma (una alta eficiencia requiere en principio una alta supervivencia) y por tanto, esta acotación tiene cabida.

Al considerar los tratamientos de trasplante entre sí (Figura 10), es evidente que el tratamiento MN-70cm muestra una altísima eficiencia ( $79,26 \pm 4,2$ ) respecto a todos los demás (por debajo del 36%). Este resultado es de esperar, si se considera lo argumentado anteriormente sobre incremento en la eficiencia del tratamiento debido a la disminución del tamaño de la nidada y al aumento en la profundidad, puesto que tales efectos se combinan en el tratamiento MN-70cm.

Más aún, al evaluar la eficiencia entre tratamientos de trasplante y nidadas naturales, MN-70cm sigue mostrándose más eficiente que cualquier otro tratamiento, inclusive que los tratamientos de nidadas naturales (Figura 10). Este hecho suma otro argumento para considerar a este tratamiento como el más adecuado.

El tratamiento MN-60cm resultó como el segundo tratamiento más eficiente ( $35,86 \pm 3,9$ ) y con valores significativamente mayores que los obtenidos de los tratamientos NC-50cm y NC-60cm, quienes arrojaron los resultados más bajos. Es importante mencionar, que MN-60cm aunque no difirió significativamente de NN (nidadas naturales), obtuvo una eficiencia mayor que este grupo, y por tanto puede también ser considerado como un buen tratamiento de trasplante, más un si se considera que esta técnica implica menor esfuerzo físico al momento de elaborar los nidos receptores para el trasplante.

La eficiencia de tratamiento resulta prácticamente imposible de comparar con otros estudios, puesto que el parámetro ha sido definido en este trabajo; sin embargo, Carvajal (1992) en su estudio sobre viabilidad de huevos de nidadas naturales de tortuga arrau en el Orinoco medio para las temporadas reproductivas 1991 y 1992, muestra datos tabulados de los que fue posible deducir la eficiencia del tratamiento en un 93,03% para la temporada de 1991 (total de tortuguillos vivos normales = 17.014, dividido por el total de huevos fértiles = 18.288, y el resultado multiplicado por 100).



**Figura 10.** Eficiencia del tratamiento en grupos de trasplante y nidadas naturales.

Asumiendo que los datos tabulados por Carvajal (1992) para la temporada de 1991, son correctos y que sin duda la eficiencia del tratamiento (natural) fue de 93,03%, sólo cabe suponer dos cosas: que las condiciones de incubación de esa temporada reproductiva fueron particularmente buenas o que la supervivencia fue alta pero no fueron muy rigurosos al clasificar los tortuguillos deformes.

Los máximos valores de eficiencia de tratamiento obtenidos en este estudio (MN-70cm = 79,26%), no son tan elevados como los deducidos del estudio de Carvajal (1992); sin embargo, se consideran buenos, tomando en cuenta que se trata de nidadas trasplantadas y que además fueron mucho más altos que los obtenidos de las nidadas naturales evaluadas 24,80% ( $\pm 6,0$ ).

#### CONSIDERACIONES SOBRE EL TRASPLANTE DE NIDADAS

Numerosos estudios han demostrado que el desarrollo embrionario en tortugas acuáticas es influenciado por las condiciones térmicas e hídricas experimentadas por los huevos durante la incubación. De esta manera, las condiciones de humedad del sustrato pueden afectar la tasa de desarrollo embrionario, el período de incubación, la tasa absorción de nutrientes desde el saco vitelino, la talla de los tortuguillos al eclosionar, la mortalidad embrionaria, el éxito de eclosión, la habilidad locomotora post-eclosión, la supervivencia y la tolerancia a deshidratación post-eclosión (Packard *et al.* 1987, Packard *et al.* 1988, McGehee 1990, Mortimer 1990, Brooks *et al.* 1991, Packard *et al.* 1991, Finkler 1999). Adicionalmente, las características del sustrato ejercen influencia sobre la humedad (McGehee 1990) y por tanto pueden guardar relación con todos los parámetros antes mencionados.

La temperatura también puede afectar la tasa de crecimiento, el período de incubación, la absorción de nutrientes desde el saco vitelino, la tasa de mortalidad embrionaria, el éxito de eclosión, la talla de los tortuguillos al eclosionar, y más importante aún, la proporción de sexos (Alho *et al.* 1985, Packard *et al.* 1987, Packard *et al.* 1988, Ewert y Nelson 1991, Valenzuela 2001a, Brooks *et al.* 1991).

La temperatura de incubación es quizás, el factor ambiental más a tener en cuenta en *P. expansa*, puesto que esta especie, amenazada de extinción y enteramente dependiente de programas de conservación, al igual que muchas otras especies de tortugas y otros reptiles, muestra determinación sexual

dependiente de la temperatura de incubación (Valenzuela 2001b), particularmente el patrón TSDia (Ewert y Nelson 1991), en el que se produce un mayor porcentaje de hembras a altas temperaturas y mayor porcentaje de machos a bajas temperaturas (Alho *et al.* 1985).

En condiciones naturales de incubación, *P. expansa* mantiene una relación de sexos aproximadamente 1:30 en favor de las hembras (Alho *et al.* 1984, 1985). Sin embargo, actualmente en el Orinoco medio un porcentaje considerable de nidadas deben ser trasplantadas durante la temporada reproductiva (en algunas ocasiones en su totalidad) a fin de evitar su pérdida por inundación, saqueo o depredación, pero alterando de esta manera el ambiente de incubación natural y muy posiblemente afectando la proporción de sexos o algún otro proceso fisiológico con dependencia ambiental (McNight y Gutzke 1993).

El hecho de que en este estudio se hayan obtenido tratamientos de trasplante de nidadas que proporcionen buenos resultados (MN-70cm y MN-60cm) en lo que respecta a éxito de eclosión, porcentaje de tortuguillos deformes y eficiencia de tratamiento, puede ser indicativo de que estos son tratamientos adecuados; sin embargo, debe considerarse el evaluar algunos parámetros fisiológicos y la proporción sexual.

Adicionalmente, y considerando que este estudio está basado en un tamaño muestral pequeño (limitado por la logística disponible y por las restricciones debidas al estatus de conservación de esta especie), y que el tamaño de las nidadas (NC y MN) no fue estandarizado, sería de gran importancia desarrollar estudios similares y a mayor escala que corroboren sí los resultados aquí obtenidos sobre los tres parámetros evaluados mantienen su tendencia al ensayar con muestras mayores.

Por otro lado, se desconoce si estas técnicas están afectando la proporción natural de sexos, la condición física de los tortuguillos y su viabilidad a largo plazo, lo cual puede complicar los esfuerzos de recuperación poblacional de la especie a futuro.

Por tal motivo, sería de gran importancia caracterizar las condiciones microclimáticas del ambiente de incubación al cual son sometidos los huevos bajo las técnicas de trasplante aplicadas, y determinar su efecto sobre todos los parámetros mencionados, en especial la proporción de sexos.

### AGRADECIMIENTO

Los autores expresan su agradecimiento a la Dirección de Fauna Acuática del MinAmb por permitir el desarrollo de este estudio en el marco del Programa de Conservación de la Tortuga Arrau. También agradecen al personal obrero y profesional que labora en el Refugio de Fauna Silvestre de la Tortuga Arrau por toda la colaboración prestada durante las labores de campo. Finalmente expresan su agradecimiento a todos aquellos que de una u otra manera hicieron posible la consecución de este estudio.

### LITERATURA CITADA

- ALHO, C.J., T. DANNI Y L.F. PÁDUA. 1984. Influência da temperatura de incubação na determinação do sexo da tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). Revista Brasileira de Biologia 44(3): 305-311.
- ALHO, C.J., T. DANNI Y L.F. PÁDUA. 1985. Temperatura-dependent sex determination in *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae) in Brazil. Biotropica 17: 75-78.
- BOHER, S., J.L. MÉNDEZ-ARROCHA, J. OJASTI, J.P. RODRÍGUEZ Y F. ROJAS-SUÁREZ. 1999. Sobre explotación de la fauna silvestre y destrucción de su hábitat en Venezuela. En: Jornadas Sobre Desarrollo Sostenible del Medio Rural. Fundación Polar, MARNR, MAC. Caracas, Venezuela. 276 pp.
- BROOKS, R.J., M.L. BOBYN, D.A. GALBRAITH, J.A. LAYFIELD Y E.G. NANCEKIVELL. 1991. Maternal and environmental influences on growth and survival of embryonic and hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). Canadian Journal of Zoology 69: 2667-2676.
- CABRERA, J. J. ROJAS, G. GALEANO Y V. MEZA. 1996. Mortalidad embrionaria y éxito de eclosión en huevos de *Trachemys scripta* (Testudines: Emydidae) incubados en un área natural protegida. Revista de Biología Tropical 44(2): 841-846.
- CARVAJAL, L. 1992. Evaluación de la viabilidad en huevos de tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en una playa del río Orinoco medio, Estado Apure. Trabajo Especial de Pasantía, Instituto Universitario de Tecnología de Yaracuy, San Felipe. 110 pp.
- DAL PONT M., E. Y L. KRAUSE. 2001. As conseqüências do manejo sobre os ninhos de *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766), junto ao Prometo TAMAR-IBAMA, espiritu Santo, Brasil. Cuadernos de Herpetología 15(2): 97-106.
- ECKERT, K.L. Y S.A. ECKERT. 1990. Embryo mortality and hatch success *in situ* and traslocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. Biological Conservation 53: 37-46.

- EWERT, M.A. Y C.E. NELSON. 1991. Sex determination in turtles: Diverse patterns and some possible adaptative values. *Copeia* 1991(1): 50-69.
- FINKLER S., M. 1999. influence of water availability during incubation on hatchling size, body composition, desiccation tolerance, and terrestrial locomotor performance in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72(6): 714-722.
- FUDECI. 2002 Informe final del proyecto "Estudio Base para la Conservación de la Tortuga Arrau (*Podocnemis expansa*) y el Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el Refugio de Fauna Silvestre de la Tortuga Arrau y en los Parques Nacionales Cinaruco-Capanaparo y Aguaro-Guariquito. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Informe técnico. Caracas, Venezuela. 96 pp.
- HILDEBRAND, P., N. BERMÚDEZ Y M.C. PEÑUELA. 1997. *La tortuga charapa (Podocnemis expansa) en el río Caquetá, Amazonas, Colombia. Aspectos de la biología reproductiva y técnicas para su manejo*. Disloque Editores. Santafé de Bogotá, Colombia. 152 pp.
- HERNÁNDEZ, O. Y E. MARÍN. 2008. Tortuga arrau, *Podocnemis expansa*. Pp: 172. En: J.P. Rodríguez y F. Rojas-Suárez (eds.) Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Tercera Edición. Provita y Shell Venezuela, S.A., Caracas, Venezuela.
- HINESTROZA, L.M. Y V. PÁEZ. 2001. Anidación y manejo de la tortuga golfita (*Lepidochelys olivacea*) en la playa La Cuevita, Bahía Solano, Chocó, Colombia. *Cuadernos de Herpetología* 14(2): 131-144.
- LICATA, L. 1994. La tortuga arrau y su conservación. *Cuadernos Ecológicos Corpoven*. Caracas, Venezuela. 43 pp.
- LICATA, L. Y X. ELGUEZABAL. 1997. Management plan for the giant amazonian turtle, *Podocnemis expansa*, in De La Tortuga Arrau Wildlife Refuge, Orinoco river, Venezuela. Pp 171-173. *En: Proceedings: Conservation, restoration, and management of tortoises and turtles - An international conference*. New York Turtle and Tortoise Society.
- MCGEHEE, M. A. 1990. Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 46(3): 251-258.
- MCNIGHT, C.M. Y W.H. GUTZKE. 1993. effects of the embryonic environment and of hatchling housing conditions on growth of young snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia* 1993(2): 475-482.
- MARÍN, E. 2001. Métodos de campo para la conservación "in situ" de la tortuga arrau, temporada reproductiva 2001-2002. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Informe Técnico. Caracas, Venezuela. 18 pp.
- MARN. 2000. Informe de la temporada reproductiva 1999-2000 de la *Podocnemis expansa* en el Refugio de Fauna silvestre y Zona Protectora de la Tortuga Arrau. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Informe técnico. Caracas, Venezuela. 22 pp.

- MARN. 2001. Informe de la temporada reproductiva 2000-2001 de la *Podocnemis expansa* en el Refugio de Fauna silvestre y Zona Protectora de la Tortuga Arrau. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Informe técnico. Caracas, Venezuela. 37 pp.
- MORTIMER, J.A. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990(3): 802-817.
- MOSQUEIRA, J.M. 1945. Las Tortugas del Orinoco. Ensayos biológicos de la arrau (*Podocnemis expansa*) Editorial Crisol. Caracas, Venezuela. 43 pp.
- OJASTI, J. 1971. La tortuga arrau del Orinoco. *Defensa de la Naturaleza* 2: 3-9.
- PACKARD, G.C., M.J. PACKARD Y L. BENIGAN. 1991. Sexual differentiation, growth, and hatching success by embryonic painted turtles incubated in wet and dry environments and fluctuating temperatures. *Herpetologica* 47(1): 125-132.
- PACKARD, G.C., M.J. PACKARD, K. MILLER Y T.J. BOARDMAN. 1987. Influence of moisture, temperature, and substrate on snapping turtle eggs and embryos. *Ecology* 68(4): 983-993.
- PACKARD, G.C., M.J. PACKARD, K. MILLER Y T.J. BOARDMAN. 1988. effects of temperature and moisture during incubation on carcass composition of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Journal of Comparative Physiology B* 158: 117-125.
- PAOLILLO, A. 1982. Algunos aspectos de la biología reproductiva de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en las playas del Orinoco medio. Trabajo Especial de Grado, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 131 pp.
- PRITCHARD, P.C. Y P. TREBBAU. 1984. The Turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio, EUA. 403 pp.
- ROZE, J.A. 1964. Pilgrim of the river life cycle of the Orinoco turtle has many unusual features. *Natural History* 73(7): 34-41.
- RUEDA-ALMONACID, J. V., J. L. CARR, R. A. MITTERMEIER, J. V. RODRÍGUEZ-MAHECHA, R. B. MAST, R. C. VOGT, A. G. J. RHODIN, J. DE LA OSSA-VELÁZQUEZ, J. N. RUEDA, C. G. MITTERMEIER. 2007. Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo No. 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Bogotá, Colombia, 538 pp.
- SANTOS, A.S., M.A. MARCOVALDI Y M.H. GODFREY. 2000. Update on the nesting population of loggerhead sea turtle in Praia do Forte, Bahia, Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 89: 8-11.
- SMITH, N. 1974. Destructive exploitation of the South American river turtle. *Association of Pacific Coast Geographers* 36: 85-101.
- SOINI, P. 1987. Estudio e incubación de los huevos de quelonios acuáticos. Proyecto Reserva Nacional Pacaya-Samiria. Informe de Pacaya No. 22. R.A. XXII-L/DFP. Iquitos, Perú. 7 pp.

- SOINI, P. Y M. SOINI. 1986. Un resumen comparativo de la ecología reproductiva de los quelonios acuáticos. Proyecto Reserva Nacional Pacaya-Samiria. Informe de Pacaya No. 19. R.A. XXII-L/DFF. Iquitos, Perú. 18 pp.
- VALENZUELA, N. 2001a. Constant, shift, and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82(11): 3010-3024.
- VALENZUELA, N. 2001b. Life history of Amazonian giant turtle. *Journal of Herpetology* 35(3): 368-378.
- VALLE, R. C., J. ALFINITO Y M. M. F. DA SILVA. 1973. Contribuição ao estudo da tartaruga amazônica. Pp. 66-88. En: Preservação da Tartaruga Amazônica. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Ministério da Agricultura, Pará.
- VANZOLINI, P.E. 2003. On clutch size and hatchin success of the South American turtles *Podocnemis expansa* (Sweigger, 1812) and *Podocnemis unifilis* Troshel, 1848 (Testudines, Podocnemididae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 75(4): 415-430.