
RELACIÓN ENTRE EL TAMAÑO DE HEMBRA Y LA PRODUCCIÓN DE HUEVOS EN EL MORROCOY SABANERO *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) EN UN ZOOCRIADERO COMERCIAL DE VENEZUELA

Omar Hernández y Ernesto O. Boede

RESUMEN

A fin de conocer la estrategia reproductiva de *Geochelone carbonaria* en cuanto a la producción de huevos y su relación con la talla corporal, se seleccionaron tres grupos (I, II, III) de 12 hembras cada uno, con promedios de 364,50; 303,75 y 254,66mm respectivamente, de largo lineal de caparazón. Los especímenes seleccionados fueron mantenidos bajo las mismas condiciones de alimentación y densidad, y su reproducción se evaluó entre mayo 1997 y marzo 1998. Se encontró muy poca variación en el promedio de nidos por grupo, sin observarse tendencia alguna según el tamaño la hembra. El total de huevos por hembra por temporada aumentó con el tamaño de la hembra. En los tres grupos se encontraron diferencias estadísti-

camente significativas en el tamaño del huevo (largos máximo y mínimo, y volumen) y en el tamaño de la nidada, aumentado estas variables con el tamaño de la hembra. La duración de la temporada reproductiva de los tres grupos (I, II y III) fue de 160, 207 y 191 días, respectivamente, sugiriendo que los animales grandes mejoran su aptitud al reducir el tiempo del periodo de anidación. No se encontraron diferencias significativas en el tiempo de incubación según el tamaño del huevo. Los resultados corroboran que esta especie no cumple con la teoría del óptimo tamaño de huevo. Se reporta un récord máximo de ocho nidadas por temporada y un tamaño récord de nidada de 13 huevos.

RELATION BETWEEN FEMALE SIZE AND EGG PRODUCTION IN RED-FOOTED TORTOISE *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) IN A COMERCIAL FARM IN VENEZUELA

Omar Hernández and Ernesto O. Boede

SUMMARY

In order to determine the reproductive strategy of *Geochelone carbonaria*, inasmuch egg production and its relationship with body size, three groups (I, II, III) of 12 females each were selected, with averages of 364.50, 303.75 and 254.66mm, respectively, in lineal size of the carapace. The selected specimens were kept under similar nutritional and density conditions. The observations were made between May 1997 and March 1998. Very few variations were found with respect to the average number of nests per group, without any tendency in relation to the size of the female. The total number of eggs per female per season increased with female size. Statistically significant differ-

ences were found between the three groups with respect to egg size (maximal length, minimal length and volume) and nest size, all of which increased together with the female size. The duration of the reproductive season of groups I, II and III was 160, 207 and 191 days, respectively, suggesting that larger animals improve their performance with a reduced nesting season. There were no significant differences in the incubation time according to egg size. The results corroborate that this species does not behave according to the theory of the optimum egg size. A record maximum of 8 nests per season and a record nest size of 13 eggs are reported.

Introducción

En el ámbito mundial las tortugas se encuentran en serios problemas. Son cazadas, sacrificadas, consumidas y vendidas en cantidades desmedidas. Huevos, crías y adultos son usados como comida, mascotas y en medicina. Son

explotadas de forma indiscriminada y sin consideraciones de sustentabilidad, por lo que muchas especies se encuentran al borde de la extinción y otras ya se han perdido (Turtle Conservation Fund, 2002).

La explotación de tortugas terrestres para mascotas ocurre desde hace cientos de

años y sin duda ello ha sido responsable de significativas reducciones de las poblaciones de tortugas terrestres en muchas partes del mundo, aunque recientemente están teniendo lugar cambios en el mercado de estas especies como mascotas, a través de la oferta de ejemplares naci-

dos en cautiverio (McDougal, 2000).

Las características de la historia de vida de la mayoría de las tortugas que presentan un lento e indeterminado crecimiento, madurez sexual tardía y un largo período de vida reproductiva, limita la sostenibilidad de cosechas de tortugas

PALABRAS CLAVE / Cría en Cautiverio / *Geochelone carbonaria* / Tamaño Corporal / Tamaño del Huevo / Tamaño del Nido /

Recibido: 12/09/2007. Modificado: 21/05/2008. Aceptado: 22/05/2008.

Omar Hernández. Licenciado en Biología, UCV, Venezuela. Director General de la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI). Vene-

zuela. Dirección: Palacio de las Academias, Av. Universidad, de Bolsa a San Francisco, Caracas 1010-A, Venezuela. e-mail: omarherpad@gmail.com

Ernesto O. Boede. Médico Veterinario, UCV, Venezuela. Investigador Asociado, FUDECI, Venezuela. e-mail: ernesto-boede@gmail.com

RELACÃO ENTRE O TAMANHO DA FÊMEA E A PRODUÇÃO DE OVOS DO JABUTI-PIRANGA *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) EM UM ZOOCRIADEIRO COMERCIAL NA VENEZUELA

Omar Hernández e Ernesto O. Boede

RESUMO

Com o fim de conhecer a estratégia reprodutiva de *Geochelone carbonaria* quanto à produção de ovos e sua relação com o tamanho corporal, se selecionaram três grupos (I, II, III) de 12 fêmeas cada um, com médias de 364,50; 303,75 e 254,66mm respectivamente, de comprimento lineal da carapaça. Os espécimes selecionados foram mantidos sob as mesmas condições de alimentação e densidade, e sua reprodução se avaliou entre maio 1997 e março 1998. Encontrou-se muito pouca variação na média de ninhos por grupo, sem observar-se tendência alguma segundo o tamanho da fêmea. O total de ovos por fêmea por temporada aumentou com o tamanho da fêmea. Nos três grupos se encontraram diferenças estatisticamente significativas

no tamanho do ovo (comprimentos máximo e mínimo, e volume) e no tamanho da ninhada, aumentado estas variáveis com o tamanho da fêmea. A duração da temporada reprodutiva dos três grupos (I, II e III) foi de 160, 207 e 191 dias, respectivamente, sugerindo que os animais grandes melhoram sua atitude ao reduzir o tempo do período de nidificação. Não se encontraram diferenças significativas no tempo de incubação segundo o tamanho do ovo. Os resultados comprovam que esta espécie não cumpre com a teoria do ótimo tamanho de ovo. Relata-se um recorde máximo de oito ninhadas por temporada e um tamanho recorde de ninhada de 13 ovos.

silvestres (Thorbjarnarson *et al.* 2000). Incluso modestas cosechas de poblaciones silvestres probablemente tendrían como resultado la declinación de las poblaciones (Crouse *et al.* 1987). A pesar de ello, aun existen dos países que exportan legalmente ejemplares adultos de *G. carbonaria* y *G. denticulata* extraídos del medio silvestre; Surinam con un cupo para el 2007 de 630 ejemplares de *G. carbonaria* y 692 de *G. denticulata*, y Guyana con 704 ejemplares de cada especie (CITES, 2007). Estas cantidades no han variado para Surinam en los últimos 12 años, pero incrementaron en un 41% para el caso de Guyana (CITES, 1995).

A pesar de que muchos grupos de protección al ambiente señalan que la clave para el mantenimiento de la fauna silvestre son los programas de uso sustentable, las tortugas no son candidatas para estos programas, ni como alimento, ni para venta de caparazones o mascotas. (Klemens, 2000).

En la Unión Europea, Inglaterra es el cuarto mayor importador de tortugas terrestres, después de Francia, España y Alemania. En el período 1996-2001 el 80% de 14812 tortugas terrestres importadas por Inglaterra fueron capturadas en vida silvestre; luego esta cantidad disminuyó debido a la prohibición de la

Unión Europea de importar tortugas terrestres capturadas en vida silvestre (Pendry y Crawford, 2002). Sin embargo, esta cifra llegó a ser mucho más alta. En 1960 Inglaterra importó 250000 tortugas terrestres (*Testudo graeca* y *T. hermannini*) menores de 10cm (Mlymarski y Wermuth, 1980).

G. carbonaria es exportada a EEUU y Europa para suplir el mercado de mascotas (Pritchard y Trebbau, 1984). En tiendas de mascotas de Texas (EEUU) se cotizan en 243USD por ejemplar, siguiendo en precio a *Chelus fimbriatus* (300USD). Este morrocoy fue la tercera especie más frecuente en exposiciones de ventas de reptiles en Texas entre 2000 y 2001 (Ceballos y Fitzgerald, 2004). Solo en los Estados Unidos se estiman en 7,3 millones los reptiles mascotas, siendo su gran mayoría tortugas (Palazzolo, 1996).

La creciente presión pública en países importadores de mascotas en contra de la captura de ejemplares del medio silvestre favorece tácitamente a la cría en cautiverio, por lo que se debe asesorar y orientar las iniciativas privadas de cría en cautividad y rancho, y apoyar proyectos institucionales que tengan en cuenta la viabilidad económica (Ojasti, 1995). Las tortugas nacidas en cautiverio pueden remplazar a los animales silvestres tan-

to en zoológicos como en el mercado de mascotas, lo que puede ayudar a las poblaciones que se encuentran disminuyendo en el medio silvestre (Klemens, 2000).

La viabilidad y rentabilidad de la zocria parece favorecer zocriaderos grandes con alta inversión de capital y tecnología, pero desde el punto de vista social también conviene fomentar criaderos artesanales, creando tecnologías y normas legales simples para incentivar y guiar el establecimiento y la operación de los mismos (Ojasti, 1995). En sintonía con lo señalado, el gobierno de Venezuela ha establecido normas sencillas para el establecimiento de zocriaderos de morrocoy (MPPA, 2007).

El objetivo general de este trabajo es conocer y divulgar diferentes variables que afectan la reproducción en cautiverio de *G. carbonaria*, a fin de mejorar la productividad de su cría. Como objetivo específico se busca determinar cuál es la estrategia reproductiva de *G. carbonaria* con relación a la producción de huevos.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en la Agropecuaria Puerto Miranda (07°55'N, 67°30'O) ubicado en el estado Guárico, Venezuela. La actividad comercial principal de esta empresa es la ganadería; sin embargo, durante

algunos años funcionó un zocriadero comercial experimental de morrocoy (*Geochelone carbonaria*), que producía crías para el mercado internacional de mascotas (Boede y Hernández, 1996). La zona presenta un clima biestacional con un periodo de lluvia entre abril y noviembre, y otro de sequía de diciembre a marzo. La precipitación media anual es de 1412,9mm, con una temperatura promedio anual de 26,8°C, máximo de 32,4°C y mínimo de 23,2°C (Estación Meteorológica de San Fernando de Apure 4404).

Durante enero 1997 se seleccionaron un total de 36 hembras con las que se formaron tres grupos de 12 hembras cada uno, cuyos tamaños promedio de largo lineal de caparazón (LLC) fueron de 364,5; 303,75 y 254,66mm (Tabla I).

Conociendo que las variables reproductivas de *G. carbonaria* dependen de la alimentación, la densidad de animales y el tamaño del corral (Hernández y Boede, 2000; Hernández y Boede, 2001) los tres grupos fueron mantenidos bajo las mismas condiciones. Cada grupo se distribuyó en dos corrales de 6x5m, y a partir del mes de mayo se colocaron dos machos en cada corral, para así obtener un total de ocho ejemplares por corral y una densidad de 0,26ind/m² o

3,84m² por animal. La alimentación consistió en una mezcla de cambur (*Musa sapientum*), ayuama (*Cucurbita maxima*), zanahoria (*Daucus carota*) y pienso para conejos y perros, además de suplementos de vitaminas y minerales. Se suministró alimento tres veces por semana, con una ración equivalente al 8% del peso vivo. En cada corral los animales disponían de agua *ad libitum*.

Para evaluar la postura, cada hembra fue marcada con un número pintado en los lados del caparazón, lo que permitía su identificación a distancia. Desde mayo 1997 hasta febrero 1998 todas las tardes de 3:00 a 7:00pm se supervisó los corrales para detectar hembras anidando. Una vez detectada, se identificaba la hembra y el lugar, y a la mañana siguiente se retiraba la nidada del corral a fin de medir los huevos y colocarlos en la incubadora. Regularmente se revisó las áreas de anidación en busca de nidos que no hubieran sido detectados durante su puesta, lo cual podía ocurrir debido a que algunas hembras pueden anidar tarde en la noche, cuando ya no se hacía la supervisión. Los huevos se midieron con un calibrador de 0,05mm de precisión.

Para verificar si *G. carbonaria* cumple con la teoría de tamaño óptimo de huevo propuesta por Smith y Fretwell (1974) se determinó diámetro máximo del huevo, diámetro mínimo del huevo, tamaño de nidada (número de huevos por nido) y número de nidadas. Asimismo, considerando que los huevos de *G. carbonaria* presentan una forma de elipsoide oblato, para calcular el volumen de los huevos se utilizó la fórmula del volumen de un elipsoide ($V = \frac{3}{4}\pi abc$, donde a, b, y c son los diferentes diámetros del huevo).

Por otra parte, en un pequeño número de huevos (Tabla I) se midió el tiempo de incubación a fin de evaluar si esta variable pudiera estar afectada por el tamaño de la hembra o del huevo.

Para determinar si en los tres grupos existen diferencias entre de las variables: volumen, diámetro mayor y diámetro menor de los huevos, se realizaron pruebas de homogeneidad de varianza (prueba F) entre los grupos con mayor y menor varianza. Comprobada la homogeneidad de varianza se realizó un ANOVA y en caso de no homogeneidad se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis). Para determinar cuáles grupos se diferenciaban se realizaron pruebas a posteriori de contrastes múltiples (Tukey). Para el caso de las variables número de huevos por nido y tiempo de incubación, se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) y luego una prueba a posteriori de Tukey.

Considerando que durante las revisiones de los corrales se encontraron nidos a los que no se registró a cuál hembra pertenecían, no se hicieron análisis estadísticos sobre el número de nidos por hembra y de huevos totales por hembra; solo se presenta el promedio de ambas variables

por grupo (Tabla I). Hay que señalar que para el análisis estadístico de las otras variables productivas por grupo se incluyeron todos los nidos encontrados (n= 97).

Resultados

Las tallas promedio por grupo se muestran en la Tabla I, donde se aprecia que el grupo I fue el menos homogéneo; las diferencias en el largo lineal del caparazón (LLC) y en peso entre el ejemplar mayor y menor de cada grupo fueron, respectivamente, de 10,3 y 20,3% para el grupo I; 2,9 y 19,8% el II; y de 3,5 y 10,5% para el III.

Un total de 97 nidos fueron producidos por todas las hembras, existiendo poca variación en el total de nidos por grupo (Tabla I), no habiendo una tendencia según el tamaño la hembra. En cuanto al total de huevos por hembra por temporada se observa que la variable aumenta con el tamaño de la hembra.

No todos los huevos fueron medidos, debido a que algunos se rompieron durante la

puesta o durante su manipulación. Sin embargo, los huevos rotos fueron contabilizados como huevos puestos. Para los grupos I, II y III se midieron el 79, 81 y 99% de los huevos puestos, respectivamente.

Durante la revisión de los corrales se detectaron nidos de los cuales se desconocía a cuál hembra pertenecían; 5 en el grupo I, y 6 para los grupos II y III, haciendo un total de 17 nidos, equivalente al 17,5% del total.

En la Tabla I también se presenta los valores de producción de huevos, pudiéndose observar que el promedio de nidos por hembra por temporada no presenta una tendencia definida asociada al tamaño de la hembra, aunque el intervalo de valores es muy amplio, desde hembras sin registro de nidos hasta una hembra con 6 nidos.

En cuanto al tamaño máximo de nidada, una hembra del grupo I (LLC= 346mm) produjo una nidada de 13 huevos (Figura 1) y el máximo de nidadas por hembra, por temporada, correspondió a un ejemplar de LLC= 307mm

TABLA I
VARIABLES REPRODUCTIVAS TOMADAS PARA LOS TRES GRUPOS DE MORROCOY SABANERO ESTUDIADOS

VARIABLES	Grupo I	Grupo II	Grupo III
Largo lineal del caparazón (mm)*	364,50 (12,76)	303,75 (3,10)	254,66 (3,22)
Peso de la hembra (g)*	8383,33 (860,98)	5016,66 (343,86)	2996,66 (153,93)
Primera anidación	06/08/97	21/07/97	29/07/97
Última anidación	13/01/98	13/02/98	05/02/98
Temporada de anidación (días)	160	207	191
Total de nidos	32	35	30
Total de huevos	166	126	111
Promedio de huevos por hembra*	13,87	10,05	9,25
Promedio de nidos por hembra*	2,66	2,91	2,5
Promedio de huevos por nido*	5,19 (1,92)	3,6 (1,35)	3,7 (1,29)
Máximo de huevos por nido	13	7	7
Diámetro mayor del huevo (mm)*	48,17 (2,23)	46,98 (3,24)	42,49 (2,98)
Diámetro menor del huevo (mm)*	44,52 (1,86)	41,60 (1,54)	37,83 (2,62)
Volumen del huevo (cm ³)*	54,36 (6,96)	48,42 (7,58)	36,18 (7,14)
Huevos medidos por grupo	131	102	110
Días promedio de incubación*	154,04 (20,97), n=21	143,45 (20,25), n=31	154,66 (26,33), n=30

* Se muestran las medias obtenidas y entre paréntesis la desviación estándar.

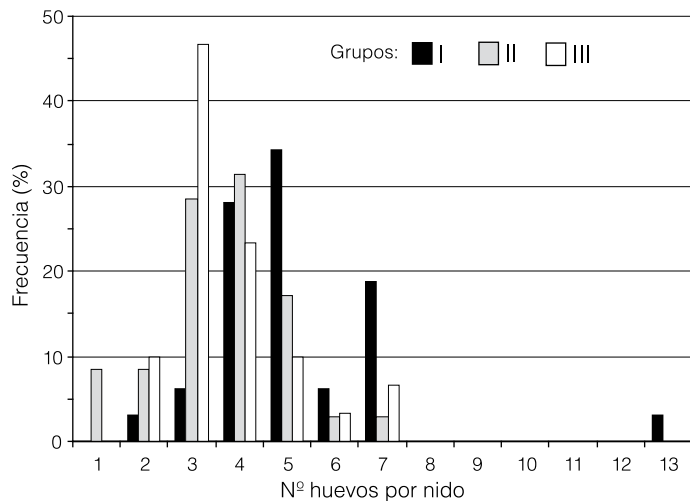


Figura 1. Distribución de frecuencia relativa de tamaño de nidos por grupo.

del grupo II, con 6 nidadas. La duración de la temporada reproductiva de los grupos I, II y III duró 160, 207 y 191 días, respectivamente.

Para comparar el tamaño de las nidadas entre los grupos se realizó una prueba no paramétrica (Kruskal-Wallis) encontrado que sus medias son diferentes ($X^2_{(2)} = 19,794$; $p < 0,001$). La prueba a posteriori (Tukey) señaló que hay diferencias significativas de las medias entre el grupo I y los grupos II y III, pero no entre los dos últimos.

En la Figura 1 se muestra la distribución de frecuencia relativa del número de huevos por nido para los tres grupos. La categoría más abundante en cada grupo aumenta con el tamaño de la hembra, siendo de 3, 4 y 5 huevos para los grupos III, II y I, respectivamente.

Las dimensiones promedio de los huevos se muestran en la Tabla I para cada grupo. Con el fin de comparar las medias entre los grupos, se realizó una prueba F a los valores de diámetro mayor y menor, encontrado que no hay homocedasticidad, ($F_{(101,130)}_{0,025} = 0,694$; $p > 0,05$). Luego, mediante un prueba de Kruskal-Wallis se encontró que las medias son significativamente diferentes ($X^2_{(2)} = 146,28$; $p < 0,001$) y una prueba a pos-

teriori (Tukey) reveló que las medias del diámetro mayor del huevo en los tres grupos son significativamente diferentes entre si ($P < 0,01$).

Al comparar las medias del diámetro menor del huevo para los tres grupos, se encontró que entre las varianzas mayor y menor (II vs III) no existe homocedasticidad ($F_{(101,109)}_{0,025} = 0,679$; $p > 0,05$); luego mediante una prueba de Kruskal-Wallis se encontró que las medias son diferentes ($X^2_{(2)} = 232,484$; $p < 0,001$) y la prueba a posteriori (Tukey) reveló que las medias del diámetro menor del huevo en los tres grupos son diferentes entre si.

En cuanto al volumen de los huevos, mediante una prueba F se encontró que hay homocedasticidad ($F_{(101,130)}_{0,025} = 0,694$; $p > 0,05$), por lo que se realizó un ANOVA de una vía encontrado que existen diferencias entre las medias de los tres grupos ($F_{(2, 340)} = 194,061$ $P < 0,05$) y la prueba a posteriori (Tukey) señaló que las medias del volumen del huevo en los tres grupos son significativamente diferentes entre si.

Se midió el período de incubación para un pequeño número de huevos por cada grupo (Tabla I) y para comparar si existe diferencias entre las medias de los días de incubación según el tamaño de la hembra, se realizó una prueba

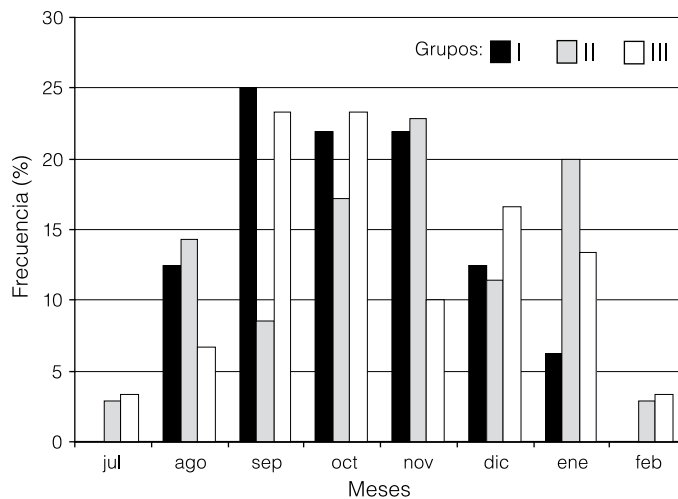


Figura 2. Distribución de frecuencia relativa de nidos en el tiempo por grupo.

de Kruskal-Wallis encontrando que no son diferentes ($X^2_{(2)} = 5,44$; $p = 0,066$).

Discusión

Vanzolini (1999) revisó 12 trabajos publicados con datos de tamaño de nidada de *G. carbonaria*, donde la nidada máxima se señala entre 10 y 15 huevos, pero este dato fue tomado de relatos de una expedición de mediados del siglo XIX y no está claro si los mismos fueron suministrados verbalmente por lugareños. Por su parte, Legler (1963) señaló un número máximo de huevos por nido de 13, aunque este dato lo obtuvo mediante disección de dos hembras y contando los folículos de tamaño similar, pudiendo incluir folículos de más de una nidada.

Castano y Lugo (1981) señalan que el máximo de nidos por hembra fue de 5 y el máximo de huevos por nido de 7. En Venezuela han sido reportadas nidadas de 10 huevos y entre 4 a 6 nidadas por temporada (Hernández, 1997; Hernández y Boede, 2000). La presente investigación reporta un tamaño récord de nido de 13 huevos y ratifica el dato máximo de 6 nidadas por temporada. Sin embargo, paralelamente a este ensayo en el zoológico se realizó el seguimiento de las nidadas de todas las 451 hembras, re-

gistrándose un nido con 12 huevos, el segundo de mayor tamaño registrado. Asimismo se registró una hembra con un récord de 8 nidadas en la temporada y un total de 9 hembras con 6 nidos por temporada.

Aparentemente el número de nidos por hembra no está relacionado con el tamaño de la hembra, pero el período de anidación fue más corto para las hembras de mayor talla (Tabla I) y la frecuencia de anidación del grupo I tiende a parecerse a una curva normal (Figura 2) en comparación a los otros grupos, que presentan varios picos durante la temporada de anidación. Se pudiera interpretar que las hembras más grandes concentran la anidación en un período más corto de tiempo, lo cual, aunado a que no existe diferencia en el tiempo de incubación según el tamaño del huevo, pudiera traer dos ventajas: concentrar la anidación en la mejor temporada para su incubación y aumentar la supervivencia de las crías al lograr que los nacimientos ocurran al inicio de las lluvias, con suelo húmedo y blando que facilita su salida del nido y con mayor cobertura vegetal, lo que brinda alimento y refugio.

Por otra parte, en los tres grupos hubo hembras (2, 1 y 3 para los grupos I, II y III respectivamente) que no fue-

ron observadas anidando, sin detectarse tendencia alguna relacionada con el tamaño. Esto ha sido reportado anteriormente (Hernández y Boede, 2000; Hernández y Boede, 2001), sugiriéndose que las hembras de *G. carbonaria* tienen pausas en la reproducción, como se ha señalado para algunas especies de tortugas marinas (Pritchard y Trebbau, 1984).

Smith y Fretwell (1974) en su teoría de tamaño óptimo del huevo, señalan que existe un balance óptimo entre el tamaño de la cría y el tamaño de la nidada, considerando que al aumentar la camada disminuye la inversión energética por cría y, por lo tanto, la aptitud de las crías disminuye cuando aumenta el tamaño de la camada. Este modelo señala que el tamaño óptimo del huevo ocurre en un punto donde un incremento en su tamaño puede disminuir la aptitud de la madre, ya que al aumentar el tamaño del huevo reduce el número de huevos, lo cual no compensa el incremento de supervivencia de las crías. En otras palabras, los autores suponen que el tamaño de los huevos puede aumentar con el tamaño de la hembra, pero llega a un punto donde por más grande que sea la hembra el tamaño del huevo se hace constante, aumentando solo el tamaño de la nidada.

Con estos mismos argumentos, Moll (1979) señala que el tamaño del huevo generalmente se relaciona inversamente con el tamaño del nido, lo cual ha sido reportado intraspecíficamente para muchas especies. En general, las tortugas más grandes tienden a poner nidadas grandes y se espera que pongan huevos relativamente más pequeños.

Smith y Fretwell (1974) indican también en su mencionada teoría que cuando aumenta la energía empleada para producir una cría, el tamaño de la camada disminuye pero aumenta la aptitud de la cría. Comentan que es difícil visualizar la relación entre la energía invertida para producir una cría y la aptitud de la madre, cuyo genotipo influen-

cia la manera como se distribuye esta energía metabólica a la cría.

Sin embargo, al comparar la producción de huevos de *G. carbonaria*, se aprecia que al incrementar el tamaño de la hembra, incrementan conjuntamente el tamaño del huevo, su volumen y el tamaño de la nidada. Considerando que se utilizaron hembras con un amplio intervalo de tallas y al ver que el tamaño de huevo no llegó a alcanzar un tamaño límite, se puede decir que la estrategia reproductiva de la especie no se ajusta a la teoría del óptimo tamaño de huevo. Asimismo, se observa que esta especie aparentemente no presenta restricciones físicas o fisiológicas que limiten el tamaño del huevo a un máximo, por lo que la aptitud de la hembra y la cría aumenta con la talla de la hembra.

Variaciones insignificantes en el tamaño de huevos y de nidadas entre hembras de diferentes tallas dentro de una población es algo que ha sido interpretado como evidencia de la existencia de un tamaño óptimo del huevo (Congdon y Gibbons, 1987). Sin embargo, contrariamente muchos otros estudios no han encontrado esta relación (Judge, 2001).

En otros casos se ha comprobado que algunas especies de tortugas presentan restricciones morfológicas (Congdon y Gibbons, 1987; Clark *et al.*, 2001) y/o fisiológicas (Bowden *et al.*, 2004) que limitan el tamaño del huevo con relación al tamaño de la hembra, sin que esta relación tenga que ver con la teoría del tamaño óptimo del huevo. Bernardo (1996) menciona que una nueva teoría sobre el tamaño y número de crías debe incorporar realidades de la fisiología, desarrollo y genética, y debe acomodarse a la naturaleza dinámica de los ambientes que seleccionan la evolución del tamaño del huevo.

Roff (1992) señala que la suposición hecha por Smith y Fretwell (1974) y Vance (1973) sobre la teoría del tamaño óptimo del huevo, parte del principio de que los huevos no

incrementan constantemente su tamaño al incrementar el tamaño de la hembra, debido a que hay una relación negativa entre el número y tamaño de los huevos. Sin embargo, estos autores no proveen evidencia experimental de tal relación y a pesar de esa falta de evidencia, muchos autores aceptan esta teoría como sólida y válida.

Vanzolini (2003) encontró que *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* no se ajustan a esta teoría. Para *Emydura macquarii* el tamaño del cuerpo explicó la mayoría de las variables reproductivas dentro de sus poblaciones, donde el tamaño de nidada, la masa de nidada, la masa de huevo y el ancho de huevo fueron todos correlacionados con el tamaño de cuerpo (Judge, 2001).

Asimismo, Valenzuela (2001) señala que si la producción de huevos de tamaño óptimo se viera limitada en hembras pequeñas por constricciones físicas, como la cintura pélvica, es de esperar que a medida que crecen las tortugas produzcan huevos más grandes hasta llegar a un tamaño constante de huevo (tamaño óptimo), pero no encontró evidencia de esto en *Podocnemis expansa*.

Roff (1992) sostiene que correlaciones entre el tamaño de la hembra y el tamaño del huevo han sido encontradas en un amplio grupo de taxa, donde en algunos de ellos no existen constricciones por factores mecánicos, y sugiere que la correlación general puede ser consecuencia de diferentes mecanismos biológicos operando en diferentes taxa.

Por lo visto las hembras de *G. carbonaria* mejoran su aptitud y la de sus crías al aumentar de talla corporal, lo que les permite aumentar el número de huevos por nido y por temporada, producir crías más grandes producto de huevos más grandes, concentrar la anidación en el mejor periodo para la incubación y concentrar los nacimientos en una temporada donde sus crías tengan más éxito de supervivencia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la gerencia de la Agropecuaria Puerto Miranda, a su propietario José Antonio Martínez y a los Gerentes Manuel Denis y Pedro Azuaje, por hacer posible esta investigación, a Guillermo Barrero por su ayuda en el procesamiento estadístico de los datos y a Ricardo Babarro por la revisión del manuscrito.

REFERENCIAS

- Boede EO, Hernández O (1996) Zoolocriadero de Morrococoyes, *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*. *Natura, Soc. Cien. Nat. La Salle* 106: 10-13.
- Bowden RM, Harms HK, Paitz RT, Janzen FJ (2004) Does optimal egg size vary with demographic stage because of a physiological constraint? *Funct. Ecol.* 18: 522-529.
- Bernardo J (1996) The Particular Maternal Effect of Propagule Size, Especially Egg Size: Patterns, Models, Quality of Evidence and Interpretations. *Am. Zool.* 36: 216-236.
- Castaño O, Lugo M (1981) Estudio Comparativo del Comportamiento de dos especies de morrococoy: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa. *Cespedia* 10: 55-122.
- Ceballos CP, Fitzgerald LA (2004) The trade in native and exotic turtles in Texas. *Wildlife Soc. Bull.* 32: 881-891.
- CITES (2007) Cupos de exportación para especímenes de especies incluidas en los Apéndices de la CITES para 2007. <http://www.cites.org/common/quotas/2007/ExportQuotas2007.pdf>
- CITES (1995) *Notificación de las partes N° 874*. Secretaria de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre. Ginebra, Suiza. <http://www.cites.org/esp/notif/1995/874.txt>
- Clark PJ, Ewert MA, Nelson CE (2001) Physical apertures as constraints on egg size and shape in the Common Musk Turtle, *Sternotherus odoratus*. *Funct. Ecol.* 15: 70-77.
- Congdon JD, Gibbons JW (1987) Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 84: 4145-4147.

- Crouse DT, Crowder LB, Caswell H (1987) A state-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Hernández O (1997) Reproducción y Crecimiento del Morrocoy, *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824), Testudinidae. *Biollania* 13: 165-183.
- Hernández O, Boede EO (2001) Efectos de la Densidad y la Proporción de Sexos en la Reproducción en Cautiverio del Morrocoy *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria*, (spix 1824). *Acta Biol. Venez.* 21:29-37.
- Hernández O, Boede EO (2000) Efecto de la Alimentación Sobre el Crecimiento y Producción de Huevos de *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) Bajo Condiciones de Cautiverio. *Acta Biol. Venez.* 20: 37-43.
- Judge D (2001) The ecology of the polytypic freshwater turtle species, *Emydura macquarii macquarii*. Tesis. University of Canberra. Australia. 167 pp. http://aerg.canberra.edu.au/reprints/2001_Judge_thesis.pdf
- Klemens M (2000) From information to action, development more effective strategies conserve turtle. En Klemens M (Ed.) *Turtle conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, EEUU. pp. 239-258.
- Legler JM (1963) Tortoises (*Geochelone carbonaria*) in Panama: Distribution and Variation. *Am. Midland Natur.* 70: 490-503.
- McDougal J (2000) Conservation of tortoises and terrestrial turtle. En Klemens M (Ed.) *Turtle conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, EEUU. pp. 180-206.
- Mlynarski M, Wermuth H (1980) Die Schildkröten. En Grzimek HCB (Ed.) *Grzimeks Tierleben, Band 6, Kriechtiere*. Deutscher Taschenbuch/Kindler. Zurich, Suiza. pp. 75-127.
- Moll E (1979) Reproductive cycles and adaptations. En Harless M, Morlock H (Eds.) *Turtles perspective and research*. Wiley. Nueva York, NY, EEUU. pp. 305-331.
- MPPA (2007) Normas para el programa de zootecnia de la especie *Geochelone carbonaria* (Morrocoy sabanero). Resolución del MPP para el Ambiente N° 0095 del 17/08/2007. Gaceta Oficial N° 38.750 del 20/08/2007. Caracas, Venezuela. 356290-356291 pp.
- Ojasti J (1995) *Uso y Conservación de la Fauna en la Amazonía*. Secretaría Pro-Tempore. N° 35. Tratado de Cooperación Amazónica. 216 pp.
- Palazzolo C (1996) Adding reptile patients to your practice. En Mader D (Ed) *Reptile Medicine and Surgery*. Saunders. Philadelphia, PA, EEUU. pp. 1-8.
- Pritchard P, Trebbau P (1984) *The turtles of Venezuela*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ann Arbor, MI, EEUU. 403 pp.
- Pendry S, Crawford A (2002) "Selling like Hot Cakes" An Investigation into the Trade in Tortoises in Great Britain. TRAFFIC International/Defra. Cambridge, RU. 22 pp. www.defra.gov.uk/wildlife-country-side/resprog/findingstortoise/tortoisetrade.pdf
- Roff D (1992) *The Evolution Life Histories, Theory and Analysis*. Chapman and Hall. New York, NY, EEUU. 535 pp.
- Smith CC, Fretwell SD (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Natur.* 108: 499-506.
- Thorbjarnarson J, Lagueux C, Boize D, Klemens M, Meylan A (2000) Human use of turtle: a worldwide perspective. En Klemens M (Ed.) *Turtle conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, EEUU. pp. 33-84.
- Turtle Conservation Fund (2002) *A Global Action Plan for Conservation of Tortoises and Freshwater Turtles. Strategy and Funding*. Prospectus 2002-2007. Conservation International / Chelonian Research Foundation. Washington, DC, EEUU. 30 pp.
- Valenzuela N (2001) Maternal effects on life-history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *J. Herpetol.* 35: 368-378.
- Vance R (1973) Reply to Underwood. *Am. Natur.* 108: 879-880.
- Vanzolini PE (1999) A note on the reproduction of *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* (testudines, testudinidae). *Rev. Bras. Biol.* 59: 593-608.
- Vanzolini PE (2003) On clutch size and hatching success of the South American turtles *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) and *P. unifilis* Troschel, 1848 (Testudines, Podocnemididae). *Anais Acad. Bras. Ciênc.* 75: 415-430.