

## Artículo

# Ecología reproductiva de la matamata (*Chelus fimbriatus*) en el estado Cojedes, Venezuela

Ximena Daza Mendizábal y Martín Correa-Viana

**Resumen.** La ecología reproductiva de la matamata (*Chelus fimbriatus*) fue estudiada en el caño San Jerónimo-Caujaral y los ríos Cojedes y Tinaco, desde octubre 2001 hasta marzo 2002. El mayor índice de densidad relativa (14,37 nidos/km) se registró en el caño (sector Mataclara). El tamaño de la nidada varió de ocho a catorce huevos ( $X = 11,60 \pm 2,31$ ;  $CV = 21,63$  %). El emplazamiento de los nidos próximos al agua ( $X = 1,13 \pm 0,92$  m) podría sugerir una estrategia asociada al incremento del éxito reproductivo. La selección de los sitios para construir los nidos en las barrancas parece no estar condicionada por las variables ambientales ( $p = 0,035$  para eje 1;  $p > 0,05$  y  $p = 0,030$  para todos los ejes;  $p > 0,05$ ). La degradación del hábitat pudiese ser la causa de la aparente reducción de los sitios óptimos para la anidación. La depredación (tanto animal como antrópica), fue reconocida como la causa predominante de la pérdida de los nidos. En el caño, 54 % de los nidos sufrieron depredación natural. En los ríos la depredación de origen humano afectó 40 % de los nidos emplazados.

**Palabras clave.** Anidación. Chelidae. Llanos. Reproducción. Tortuga.

Reproductive ecology of the Matamata (*Chelus fimbriatus*) in Cojedes state, Venezuela

**Abstract.** The reproductive ecology of the Matamata (*Chelus fimbriatus*) was studied in the San Jeronimo-Caujaral stream, and Cojedes and Tinaco rivers, from October 2001 to March 2002. The higher index of relative density (14.37 nests/km) was registered in the stream (section Mataclara). The clutch size varied from eight to fourteen eggs ( $X = 11.60 \pm 2.31$ ;  $V = 21.63$  %). The location of the nests nearness water might suggest a strategy associated with the increase of the reproductive success. The selection of cliffs as nesting sites seems to not be influenced by the environmental factors ( $p = 0.035$  for axis 1;  $p > 0.05$  and  $p = 0.030$  for all the axes). Habitat degradation could be the cause on the apparent reduction of the optimal sites for nesting. Predation (natural and anthropic) was recognized as the predominant source of loss of nests. In the stream, 54 % of nests suffered natural predation. In the rivers, predation by humans affected 40 % of the nests laid.

**Key words.** Nesting. Chelidae. Llanos. Reproduction. Turtle.

## Introducción

*Chelus fimbriatus* (Scheinder, 1783), conocida comúnmente como matamata o caripatua, es una tortuga continental de la familia Chelidae, originaria de América del Sur. Se distingue fácilmente de otras especies de tortugas por su cabeza de forma triangular, ancha y aplanada, con los lados ribeteados con lóbulos cutáneos sensoriales, y terminada en una trompa tubular en cuyo ápice se sitúan las fosas nasales (Mondolfi

1955, Prichard y Trebbau 1984, Müller 1995). Sus ojos son muy pequeños, el cuello es largo y robusto, y presenta numerosas arrugas y pliegues. El espaldar es pardo oscuro y relativamente plano, con escudos vertebrales en forma de pirámide. Los dedos están dotados de membranas interdigitales y la cola es corta en ambos sexos, pero ligeramente más larga en los machos (Müller 1995).

El área de distribución de esta tortuga es exclusivamente neotropical, y está restringida a Suramérica. Según Prichard y Trebbau (1984), Rosenfeld (1987) y Soini (1996) habita en Venezuela, Colombia, Surinam, Ecuador, Perú, Bolivia, zonas norte y central de Brasil, Guayana y Trinidad. Regularmente ocupa hábitats acuáticos lénticos o de flujo muy lento (remansos de río, caños, pozos, pantanos, ciénagas) en los cuales selecciona zonas someras con fondo fangoso, abundante hojarasca en el lecho y aguas oscuras por efecto de los ácidos tánicos (Prichard y Trebbau 1984). En Venezuela se distribuye en muchos de los ríos y caños de la cuenca del Orinoco. Es común en los llanos de los estados Portuguesa, Cojedes, Barinas y Guárico. Aunque también ha sido registrada en Zulia y Delta Amacuro.

La matamata es primariamente carnívora, forrajeadora pasiva con estrategia alimentaria de punto espera. Se alimenta durante la noche, y su dieta incluye peces, anfibios y crustáceos; aunque eventualmente podría consumir aves y pequeños mamíferos (Espenshade 1990, Müller 1995). Empero, Prichard y Trebbau (1984) señalaron que la caripatua solo se alimenta de pequeños peces cíclidos y characiformes, que son tragados enteros.

Exigua, aún, es la información conocida acerca de la ecología reproductiva de la matamata en su ámbito de distribución y de Venezuela en particular. La anidación está sincronizada con el inicio de la temporada seca. En la Amazonía colombiana ocurre en octubre. En noviembre y diciembre deviene en el Putumayo y el Alto Vaupés, respectivamente. En tanto que, en el área entre los ríos Guayabero-Guaviare, Vichada y Meta el desove tiene lugar en septiembre. Playas de arena, el bosque y taludes a orillas de los ríos donde habitan, fueron los emplazamientos utilizados en estas áreas (Medem 1971). Mondolfi (1955) y Prichard y Trebbau (1984) revelaron que en Venezuela la anidación sobreviene desde finales de octubre hasta principios de noviembre. El desove ocurre en hoyos cavados en barrancas arenosas de caños y ríos, y el tamaño de la nidada promedia 20 huevos de forma redonda y cáscara dura y lisa (Mondolfi 1955).

Lograr información concerniente a la ecología reproductiva de la matamata en Venezuela fue la finalidad de esta investigación.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El área de estudio se circunscribió a la porción suroriental del estado Cojedes, 08°32'01"—09°13'58"N y 67°58'23"—68°25'48"O (Delascio 1978). En ella destacan los afloramientos rocosos de las serranías del macizo de El Baúl, formaciones de sabanas,

el caño San Jerónimo-Cajaural y los ríos Cojedes y Tinaco. Los muestreos para recabar la información que soportó esta investigación se completaron en el caño San Jerónimo-Cajaural y los ríos Cojedes y Tinaco.

El área forma parte de la zona de vida bosque seco tropical (Ewell y Madriz 1968), la cual, por su extensión y la variedad de los ecosistemas que abarca podría ser considerada la más importante de Venezuela (Veillón 1977). La precipitación media anual alcanza 1477 mm, pero se caracteriza por su condición biestacional. Un periodo de sequía (verano) y otro de lluvias (invierno). El primero se extiende de diciembre hasta marzo y el segundo está, usualmente, comprendido desde mayo a noviembre (Nuñez *et al.* 1990, MARNR 1990). La zona puede considerarse de clima caliente. La temperatura media anual se ubica en 27,5 °C. La máxima (28 °C) se registra en marzo, mientras que la mínima (26 °C) ocurre en julio (MARNR 1990).

El bosque secundario, la sabana y el bosque de galería son las formaciones vegetales predominantes en el área de estudio (Nuñez *et al.* 1990). Durante la época seca el bosque secundario pierde una cantidad significativa de masa foliar. Sin embargo, en el invierno la vegetación se torna exuberante. Samán (*Saman samanea*), Drago (*Pterocarpus podocarpus*), Ceiba (*Ceiba pentandra*), Jobo (*Spondias monabin*), Guácimo (*Guazuma ulmifolia*) son algunas de las especies más representativas del bosque. Además, destaca la presencia de lianas, bejucos, plantas herbáceas y numerosos arbustos (Ewell y Madriz 1968, Veillón 1977). Las sabanas son formaciones herbáceas asentadas sobre terrenos que exhiben un relieve plano, y cuya pendiente no supera 5 %. Se presentan como sabana abierta o en asociación con diferentes formaciones vegetales. De esta forma, es posible distinguir sabana asociada con palmas, sabana asociada con árboles y matas y sabana asociada con chaparros (Ramia 1962, Nuñez *et al.* 1990). El bosque de galería es una comunidad predominantemente arbórea que se desarrolla en suelos de alto nivel freático siguiendo el curso de los caños y ríos (Veillón 1989). Esta formación vegetal está influenciada por las inundaciones anuales, la elevación de la masa de agua y la presencia de suelos húmedos. Ecológicamente, funciona como corredor, proporciona cobertura, protege el suelo de la erosión, actúa como barrera cortavientos, preserva la humedad del suelo, contribuye con el reciclaje de nutrientes y es reservorio de biodiversidad.

El caño San Jerónimo-Caujaral, curso de agua que separa la Reserva de Naturaleza Privada Mataclara del hato El Socorro y que luego discurre en territorio del hato Piñero, es un cuerpo de agua turbia que durante la época seca puede tornarse intermitente en sus tramos más elevados. No obstante, el álveo permanece cubierto de agua en su curso bajo. Una densa vegetación acuática cubre el cauce en muchos puntos a lo largo de su trayectoria, la cual le imprime la apariencia de un pantano. En sus márgenes se desarrolla una compleja comunidad de árboles, epífitas y herbáceas que forman un túnel de vegetación, el cual restringe la penetración de la luz solar.

El río Cojedes nace en el estado Lara, donde es nombrado Turbio. Desde su nacimiento hasta llegar al estado Cojedes se extiende 96 km en un curso ancho, poco profundo y fácilmente desbordable. En Cojedes su longitud alcanza 260 km, hasta su

desembocadura en el río Portuguesa (Campo y Rodríguez 1995). En los llanos cojedores la cuenca se divide en un sinnúmero de brazos, caños, madre viejas y corrientes cambiantes (Campos y Rodríguez 1995), muchos de los cuales han sufrido significativas intervenciones humanas desde los años sesenta. Sin embargo, a partir del poblado Merecure el río solo presenta un cauce natural que pasa por las poblaciones de Sucre y El Baúl, para luego desembocar en el río Portuguesa (Campo y Rodríguez 1995).

El río Tinaco tiene su nacimiento en Naraujal, zona limítrofe de los estados Cojedes y Carabobo. Después de unirse con el río Tirgua desemboca en el río Cojedes a la altura de la población de El Baúl (Ruiz 1996). A lo largo de su curso se localizan viviendas de pescadores, fundos y hatos como El Socorro. En sus márgenes se desarrollan bosques de galería, y durante la época de sequía los niveles de agua bajan hasta impedir la navegación en diversos tramos de su cauce.

**Características de las barrancas.** La presencia de nidos, independientemente de su estado, fue el criterio usado para definir una barranca como activa. Se calculó la pendiente de cada barranca en la que se localizaron nidos con base en la relación trigonométrica entre la altura del nido respecto a la superficie del agua (H) y la distancia horizontal al agua (DH). De acuerdo con los valores de la pendiente, se definieron cuatro categorías: suave (0–15 %), moderada (16–31 %), acentuada (32–47 %) y abrupta (mayor de 48 %).

Un termómetro digital fue empleado para registrar la temperatura del suelo en cada barranca activa, sobre la entrada del nido en el caso de los no depredados y en un punto cercano a la entrada para el caso de los nidos definidos en el resto de las categorías. Igualmente, se colectaron muestras de suelo para determinar la textura, pH, contenido de calcio y magnesio. Las muestras fueron procesadas en el laboratorio de Suelos y Aguas de la UNELLEZ, Guanare. Muestras de la flora asociada a las barrancas también se colectaron para su identificación ulterior en el Herbario Universitario de la UNELLEZ, Guanare.

**Pérdida de nidos.** Los nidos depredados por animales se reconocieron por la presencia de las cáscaras de los huevos esparcidas alrededor de la abertura de entrada. Contrariamente, nidos perfectamente abiertos y sin señales de cáscaras, caracterizados por la presencia en su entorno de huellas de calzado y muchas veces de los instrumentos utilizados para cavar (ramas, latas, trozos de metal, entre otros) se registraron como depredados por humanos. Aquellos nidos en los que el depredador no consumió todos los huevos se identificaron como parcialmente depredados. Los que presentaron la entrada descubierta, inexistencia de cáscaras en sus adyacencias y ausencia de otros rastros y en algunas ocasiones huevos se catalogaron como abandonados. Finalmente, los que quedaron sumergidos por una crecida extraordinaria del nivel del agua (caños y ríos) se reconocieron como inundados. La depredación se cuantificó relacionando el número de nidos depredados por animal o humano con el total de nidos registrados.

Se colocaron trampas de huellas alrededor de algunos nidos y se llevaron a cabo observaciones e identificación de rastros para distinguir a los depredadores animales. En dos ocasiones se construyeron nidos artificiales en los que se enterraron huevos

inviabiles de matamata, previamente untados con clara de huevos de gallina. Cada nido fue rodeado con una alfombra de cal para lograr la impresión de las huellas del depredador.

**Localización, conteo, estado y densidad relativa de los nidos.** La búsqueda, localización, conteo y determinación del estado y densidad de los nidos comenzó en octubre y finalizó en diciembre 2001. Recorridos previos al inicio de la investigación, así como la información aportada por los lugareños de aquellos sitios con mayor posibilidad de encontrar las tortugas soportaron el establecimiento de dos transectos de muestreo. Estos transectos fueron establecidos en el caño San Jerónimo-Cajaural; uno en el río Cojedes y otro en el río Tinaco. El primero de los transectos del caño se extendió 1,80 km en el tramo este, límite entre el hato El Socorro y la Reserva Privada de Naturaleza Mataclara. El otro (3,80 km) se fijó en el curso bajo del caño, en tierras del hato Piñero. El correspondiente al río Cojedes abarcó 20 km de longitud, desde el fundo La Merecura hasta la desembocadura en el río Portuguesa. En el río Tinaco se cubrieron 15,50 km de transecto, desde la población de El Baúl hasta la localidad de las Moritas. Las barrancas y márgenes del caño se recorrieron a pie. En el caso de los ríos, se empleó un bote equipado con motor fuera de borda.

Los sitios en los que se localizaron nidos fueron señalados con una cinta reflectante para garantizar su ubicación posterior. Paralelamente, cada barranca activa y los nidos en ellas emplazados se identificaron con un número. Nido no depredado (E) nido parcialmente depredado (PD), nido depredado (D), nido abandonado (Ab) y nido inundado (In), fueron las categorías seleccionadas para describir el estado de los nidos.

**Ubicación relativa de los nidos.** Las variables distancia nido-agua (DNA), distancia nido-vegetación (DNV), altura del nido con respecto al nivel del agua (H) y la distancia horizontal del nido al agua (DH), definidas por Pacheco (1998) soportaron el cálculo de la ubicación relativa de los nidos. En adición, la distinción de la ubicación en relación con las márgenes izquierda o derecha de los ríos y caños se logró usando como referencia el sentido (aguas abajo) en el cual fluía la corriente de agua.

**Tamaño de la nidada.** El recuento de los huevos en dos nidos no depredados y las cáscaras localizadas en los nidos parcialmente depredados fueron los registros utilizados para calcular el tamaño de la nidada.

**Dimensión de los nidos.** De acuerdo con la metodología propuesta por Pacheco (1998) se registraron el diámetro de la abertura de la entrada (AB), el ancho de la cámara (A) y la profundidad de la cámara de incubación (PN). Una cinta métrica de un milímetro de precisión fue el artílugio empleado con esa finalidad.

**Biometría de los huevos.** Los huevos se pesaron usando un dinamómetro de 100 g de capacidad. Un calibrador vernier fue empleado para medir los diámetros menor ( $\emptyset$  m) y mayor ( $\emptyset$  M). El peso y diámetro de los huevos se empleó para calcular la masa del volumen de la nidada. Cada huevo fue considerado una esfera, y su volumen se determinó usando la fórmula  $V = 4/3 \pi r^3$ , en la que  $r = 1/2$  de  $\emptyset$  m (Maritz y Douglas 1994).

**Selección de las barrancas.** Un análisis multivariado de correspondencia canónica (CCA) fue utilizado para examinar cuáles variables ambientales pudiesen ser condicionantes de la selección de las barrancas en las cuales se establecerían los nidos (Ter Braak y Smilaur 1998). Se construyó una matriz principal en la cual se incluyeron las variables distintivas de los nidos: altura, ángulo de inclinación, porcentaje de pendiente, distancia nido-agua, distancia nido vegetación y temperatura del suelo. Esta matriz se asoció posteriormente a otra matriz secundaria que incluía las variables intrínsecas de los nidos: abertura de la entrada, ancho de la cámara (A), profundidad de la cámara, estado del nido, pérdidas de nidos y números de huevos y cáscaras. La significancia estadística del análisis se midió usando una prueba de permutación de Monte Carlo (199 permutaciones y 95 % de confianza).

## Resultados y discusión

**Periodo de nidificación.** La época de nidificación inicia durante el final del periodo de lluvias y comienzo del periodo seco, cuando el nivel del agua en caños y ríos empieza su descenso. En Venezuela la nidificación tiene lugar desde finales de octubre hasta principios de noviembre (Mondolfi 1955, Prichard y Trebbau 1984). Esta temprana anidación en comparación con *Podocnemis vogli* y *P. unifilis*, especies con las que comparte hábitat, quizás es una estrategia para garantizar el nacimiento y sobrevivencia de las crías antes del inicio del periodo lluvioso, porque la duración del lapso de incubación de la matamata supera al correspondiente a las especies precitadas. Se localizaron 62 nidos en la temporada reproductiva 2001 (Tabla 1).

La resequedad de las cáscaras de los huevos y la humedad del suelo fueron los indicios para suponer que la construcción de los nidos se había iniciado en octubre. El primer nido (PD) se localizó el 9 de octubre de 2001, en una barranca de 30,20 % de inclinación, ubicada en el transecto Mataclara. Ningún otro nido fue localizado durante ese mes. Sin embargo, la concordancia de la resequedad y la humedad registrada en los nidos localizados posteriormente conducía a inferir que efectivamente la temporada reproductiva había tenido su inicio a principios de octubre. No obstante,

Tabla 1. Número de nidos localizados en la temporada de reproducción 2001 de *Chelus fimbriatus*.

Mes	Transecto	Número de nidos
Octubre	Mataclara	1
Noviembre	Mataclara	15
	Piñero	1
	Cojedes	4
	Tinaco	6
Diciembre	Mataclara	5
	Piñero	19
	Cojedes	8
	Tinaco	3

el advenimiento de precipitaciones extraordinarias a comienzo de octubre elevaron el nivel de las aguas y muchos de los nidos construidos resultaron inundados. Seguramente, la atipicidad de esta inundación fue la causa por la cual se retrasó el desove en el caño, y podría ayudar a comprender el por qué solo 1,60 % de los nidos fue localizado en octubre.

**Características de las barrancas.** *Chelus fimbriatus* selecciona playas de arena, el bosque o taludes a orillas de los ríos donde habita para desovar (Prichard y Trebbau 1984). Mondolfi (1955) informó que en Venezuela los sitios preferidos para nidificar son las barrancas gredosas localizadas a orillas de cuerpos de agua que le sirven de hábitat. Esta última afirmación coincidió con nuestros hallazgos. Las barrancas son quiebres de distintas alturas que permanecen descubiertas luego del descenso del agua en caños y ríos. Generalmente, están cubiertas de vegetación herbácea y arbustiva en la zona media y superior. Troncos y ramas de árboles frecuentemente tapizan el sustrato de los caños y ríos en las áreas de barrancas. En el caño San Jerónimo-Cajaural y los ríos Cojedes y Tinaco se presentan playas de arena cuando baja el nivel de sus aguas. Las orillas localizadas fueron barrancas como las descritas, y los pocos lugares con características de playas (pendiente suave o moderada) hallados presentaron suelos duros, sin material arenoso.

La pendiente de las barrancas en el caño fluctuó de 0 a 45 %, y los ángulos de inclinación variaron de 0 a 45°. En el caso de los ríos la pendiente osciló desde 24 hasta 54 %, mientras que la inclinación tuvo un mínimo de 22° y un máximo de 52°. La pendiente pudiera ser un factor limitativo para la selección y edificación del nido. Pacheco (1998) destacó desigualdad entre la cantidad de nidos establecidos por el terecay (*Podocnemis unifilis*) en terrenos con pendientes diferentes. Posiblemente, la relación entre el grado de la pendiente y el costo energético de la hembra para alcanzar el sitio de excavación es directamente proporcional. En contraste, esa inclinación podría ser una ventaja para el rápido retorno de la hembra al agua si es perturbada durante la excavación del nido. Igualmente, facilitaría que los tortuguillos alcanzaran el agua en forma expedita, luego de abandonar el nido.

En el caso de la matamata todavía es limitada la información que pueda aportarse en lo que concierne a la selectividad del sitio de nidificación. Sin embargo, 48 (69 %) de los nidos localizados fueron emplazados en el caño (pendiente 0–45 %). Entonces, la pendiente podría ser efectivamente, uno de los factores determinantes de la posible selección, debido a su efecto sobre la aptitud de la tortuga. En un sentido más amplio, como expresó Wittenberger (1981), las señales específicas para la definitiva elección deberían depender de los costos y beneficios asociados con el uso del hábitat y aquellos microhábitat necesarios para cumplir funciones ecológicas en particular.

Suelos de texturas franco-arenosas, francosa, areno-francosa y arcillosa, con niveles de calcio y magnesio medios y altos distinguieron los sitios de desove. El grado de compactación del sustrato y el tamaño de su grano son dos de los factores que inciden en la disponibilidad de oxígeno para los huevos (Ackerman 1991). Asimismo,

el contenido de agua en el ambiente de incubación depende de las características del sustrato. Sustratos de grano fino permiten mayor retención de agua comparados con los de grano grueso (Mortimer 1990). Pacheco (1998) subrayó diferencias significativas en la frecuencia de nidos establecidos por *Podocnemis unifilis* en distintos sustratos de las áreas de nidificación del Parque Nacional Aguaro-Guaritico. No obstante, sentenció que la mayor proporción nidos/playas se registró en sustratos de textura franco-arenosa. Todavía es discutible si la matamata exhibe o no preferencias por un determinado tipo de sustrato. Medem (1971) divulgó que esta tortuga anida en playas arenosas y taludes a orillas de los ríos. Mondolfi (1955) resaltó la selección de las barrancas gredosas de los caños y ríos donde habita. Franco-arenosas, francosa y areno-francosa fueron las texturas que definieron granulometría de 57 (82 %) de los sitios donde se construyeron los nidos detectados en esta investigación. A pesar de que estos resultados no son irrefutables, quizá, pudiesen conducir a examinar la eventualidad de una preferencia de los sitios caracterizados por esas texturas.

El pH de los suelos de las barrancas usadas para nidificar en el caño fue 4,5 (Mataclara) y 4,6 (Piñero). Opuestamente, los suelos de las barrancas de los ríos resultaron básicos, Cojedes (7,1) y Tinaco (6,0). El pH es solo una de las variables físico-químicas que contribuye a crear las condiciones que repercuten sobre el desarrollo embrionario, el proceso de incubación y el éxito reproductivo (Mortimer 1990).

La temperatura media registrada en los sitios de emplazamiento de los nidos en el caño fue 26,81 °C (IC: 95 %; 26,09–27,52 °C). En los ríos se obtuvieron valores de 28,28 °C (IC: 95 %; 27,93–28,62 °C). Esta disimilitud quizá está determinada por la disminución de la cobertura vegetal en los ríos, pero resultaría apresurada cualquier precisión sobre el efecto de esta diferencia en la posible selección de las barrancas de los ríos para el establecimiento de los nidos.

La vegetación cumple una importante función asociada con el incremento del éxito de la nidada. La cobertura vegetal crea zonas de sombra donde disminuye la incidencia de la radiación solar sobre la superficie del suelo de las barrancas. Esta disminución de energía incidente podría contribuir no solo a mantener la humedad adecuada en la cámara de incubación, sino también las condiciones térmicas requeridas para el desarrollo óptimo de los huevos. Los nidos observados en los caños estaban, en su mayoría, protegidos por la sombra del bosque de galería. En contraste, en los ríos fueron construidos debajo de arbustos, árboles aislados, vegetación herbácea o raíces emergentes que, comparativamente, brindaban menor protección contra la radiación solar.

El número de nidos de *Podocnemis vogli* en las playas de nidificación del Parque Nacional Aguaro-Guaritico resultó desigual según la vegetación asociada a cada una de las playas (Pacheco 1998). Guzmán y Osma (1990 en Pacheco 1998) argumentaron que el desarrollo embriológico de los huevos de *P. vogli* requiere de temperaturas diarias superiores a 26 °C. Podría especularse entonces, que los requerimientos térmicos de la matamata para la incubación de los huevos sean parecidos.



**Pérdida de nidos.** Después de finalizar el ciclo de excavación de la cámara de incubación y completado el desove, los nidos quedan expuestos a contingencias de saqueo, depredación, inundación (aumento extraordinario del nivel de las aguas de caños y ríos), erosión o arrastre por escorrentía (Plummer 1976). El estado de los nidos varió de acuerdo con las características de los sitios donde fueron emplazados. En el caño San Jerónimo-Cajaural, 54 % de los nidos sufrieron depredación natural. Una inusual crecida del nivel de las aguas ocasionó la pérdida de 25 % de los nidos, y la proporción de los nidos construidos y abandonados representó 21 %. En los ríos la mayor pérdida de nido sobrevino por depredación (40 %). Se identificó al mato (*Tupinambis teguixin*) como principal depredador natural de los huevos de la matamata.

La depredación antrópica pudiese reducir el éxito reproductivo de la matamata, incluso más que la depredación natural y las inundaciones de los nidos. Medem (1969) adujo que la depredación natural de huevos y crías de terecay no afecta el tamaño de sus poblaciones porque es un evento natural y usualmente, ninguno de los depredadores basa su dieta exclusivamente en terecayas. Ojasti (1993) concluyó que sólo ocasionalmente la inundación de los nidos se traduce en una elevada mortalidad.

**Localización, conteo, estado y densidad relativa de nidos.** En total, 62 nidos fueron localizados durante los tres meses de muestreo, de ellos, 41 nidos se encontraron en las barrancas del caño San Jerónimo-Cajaural (21 [33,87 %] en el transecto Mataclara y 20 [32,26 %] en el transecto Piñero). En las barrancas de los ríos Cojedes y Tinaco se identificaron respectivamente, 12 (19,35 %) y 9 (14,52 %) nidos.

La escasa información acerca de la ecología reproductiva de la matamata en nuestro país limita la contrastación de los resultados obtenidos en esta investigación. No obstante, el desove en las barrancas de los caños y los ríos podría estar limitado por la alteración y destrucción, a veces irreversible, de los microhábitat propicios para la construcción de los nidos. La deforestación, principalmente en el borde inundable de los ríos; la retracción de la densidad de cobertura vegetal, el tráfico de embarcaciones, la pesca, la presencia de conglomerados humanos y el vertido de agentes contaminantes podrían ser determinantes en el proceso de deterioro ambiental.

La depredación fue manifiesta en 45,80 % de los nidos localizados en el caño. La pérdida por inundación afectó 25,00 % de los nidos registrados en el caño hato Piñero (Figura 1). En los ríos la depredación se elevó a 66,60 % (Figura 2). Sin embargo, la mayor proporción de esta pérdida puede atribuirse a saqueos. Los nidos abandonados representaron 25,50 % de los hallazgos en ambos ríos (Figura 1 y 2). El abandono de los nidos podría explicarse, quizás, por el sobresalto de las tortugas como respuesta al ruido producido por los motores fuera de borda de los botes que sirven para la navegación, así como otras perturbaciones de origen antrópico. Estas perturbaciones cuya ocurrencia es reiterativa, en combinación con las alteraciones y destrucción del hábitat pudiesen incidir negativamente sobre la capacidad de adaptación de la matamata, si la velocidad con la cual se producen los impactos supera la velocidad adaptativa de la población en ambos cuerpos de agua.

La densidad relativa de los nidos en el transecto Mataclara fue 14,37 nidos/km y 6,57 nidos/km en el tramo correspondiente a Piñero. En el río Cojedes resultó 0,60 nidos/km y 0,59 nidos/km en el río Tinaco. En las barrancas del río Cojedes el número de nidos varió de uno a tres. Opuestamente, en el río Tinaco solo se encontró uno por barranca. Esta semejanza no puede admitirse todavía como concluyente. Sin embargo, podría especularse que en los ríos Cojedes y Tinaco está ocurriendo una merma de los sitios que proveen los requerimientos microambientales indispensables para el establecimiento de los nidos. Incluso, ese hipotético rechazo de las barrancas de los ríos para desovar, si ciertamente está ocurriendo, podría interpretarse también como una expresión de cuidado parental. Burger y Zappalorti (1986) argumentaron que el único medio para manifestar cuidado parental en los reptiles ovíparos es la

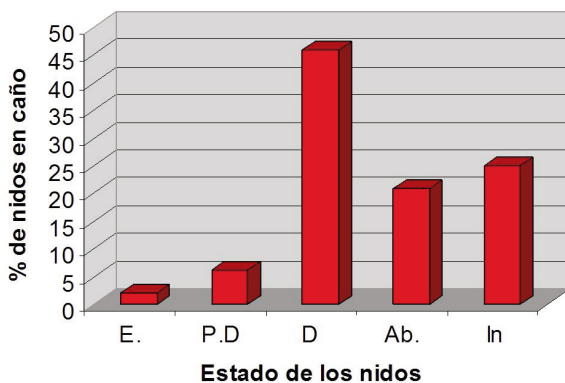


Figura 1. Porcentaje de nidales de matamata en el caño San Jerónimo-Cajualar según su estado. E (nido no depredado), PD (nido parcialmente depredado), D (nido depredado), Ab (nido abandonado) y In (nido inundado).

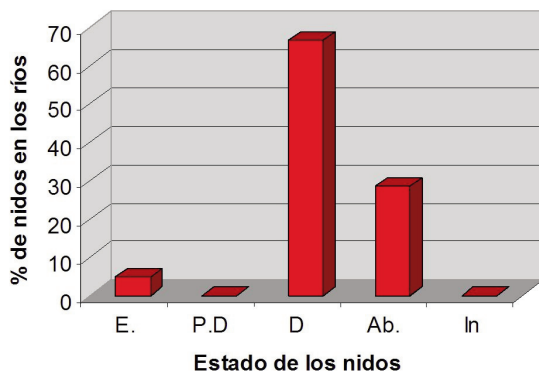


Figura 2. Porcentaje de nidales de matamata en los ríos Cojedes y Tinaco según su estado. E (nido no depredado), PD (nido parcialmente depredado), D (nido depredado), Ab (nido abandonado) y In (nido inundado).

selección del sitio en el cual los huevos puedan completar su desarrollo. No obstante, cualquier precisión acerca de las causas de la aparente baja densidad de nidos en ambos ríos es todavía apresurada. Futuras investigaciones son requeridas para tratar de dilucidar ese comportamiento.

**Ubicación relativa de los nidos.** La máxima distancia nido-agua fue 3,38 metros ( $X = 1,43 \pm 0,92$ ;  $n = 68$ ). Sin embargo, 27 (40,30 %) de los nidos se localizaron en el intervalo 1,10–2,00 metros. La distancia nido-vegetación osciló entre 0,00 y 3,00 metros ( $X = 1,13 \pm 0,76$  m;  $n = 67$ ), y 31 (46,30 %) nidos fueron emplazados en el intervalo 1,10–2,00 metros de la vegetación. La altura de los nidos (H), localización respecto al nivel del agua, varió de 1,00 a 1,60 metros ( $X = 0,55 \pm 0,44$  m;  $n = 67$ ), y 55 (82,10 %) de ellos se distribuyó en el rango 0,00–1,00 metros de altura.

La estrecha distancia de los nidos al agua pareciera establecer un compromiso entre el incremento a la propensión a inundarse y el éxito reproductivo de la marmata. Menores distancias no solo contribuirían a reducir el costo energético asociado con la búsqueda y selección de los sitios de ovoposición, sino también el periodo de exposición ante posibles depredadores. Si esta elección obedece a una predisposición genética, aún se ignora. Empero, la influencia de factores ambientales, e incluso de origen antrópico, podrían actuar como estímulos que generan señales que modifican la preferencia de los lugares de nidificación. Ciertamente cabría esperar que el riesgo de inundación de los nidos aumente proporcionalmente en relación con la distancia al agua, pero una errada selección del sitio para construir el nido podría, adicionalmente, resultar en el emplazamiento de los nidos en un microambiente que afectaría el genotipo y aptitud individuales de las crías (Bull 1988). Resetaist (1996) propuso que la selección natural debería incrementar la capacidad de las hembras nidificadoras para discriminar entre sitios óptimos y no óptimos de desove, así como de aquellos que por sus características aportarían mejores condiciones para el éxito de la incubación.

La distancia nido-vegetación pudiera estar mediada, en parte, por la variabilidad que exhibe el arreglo de los componentes vegetales a lo largo de los cursos de agua del caño y los ríos. Pero destaca que 88,10 % de los nidos registrados se ubicaron entre 0,00 y 1,99 metros de la vegetación. Por consiguiente, no debería descartarse que la decisión final para la seleccionar de estos espacios responda a un proceso no aleatorio vinculado con la estrategia reproductiva de la especie.

La vegetación, además de permitir el camuflaje, puede crear zonas de sombra que reducen la cantidad de radiación solar incidente sobre la porción de suelo que cubre el nido. Por tanto, puede jugar un importante papel como factor codeterminante de la temperatura de incubación.

La preferencia de lugares con mayor elevación con respecto al nivel del agua del caño y ríos supone una estrategia para prevenir la inundación de los nidos y la consecuente pérdida de los huevos. Un incremento de la altura nido-agua significaría una mayor probabilidad de sobrevivencia de los nidos; lo que se traduciría, eventualmente, en una fecundidad más elevada. Sin embargo, la edificación de nidos en los puntos más altos de las barrancas podría significar un aumento del gasto energético y

del riesgo de depredación. Pacheco (1998) reportó nidos de *Podocnemis unifilis* en barrancas de los ríos Guaritico, Faldiquera y San Bartolo que, en algunos puntos, superaban 30 % de pendiente.

**Tamaño de la nidada.** Las nidadas variaron desde ocho hasta 14 huevos ( $\bar{X}=11,60 \pm 2,51$ ;  $CV=21,63\%$ ). Medem (1971) informó que la zona entre los ríos Guayabero-Guarive, Vichada y Meta, el tamaño de las nidadas estuvo definido por un mínimo de 12 y un máximo de 28 huevos. En Venezuela, el promedio de huevos/nido señalado por Mondolfi (1955) fue de 20 huevos.

Los resultados de la presente investigación se aproximan a los señalados para Colombia, pero pudiesen discrepar con los que correspondieron a Venezuela. Sin embargo, todavía no son concluyentes. Cierta precaución es necesaria antes de que investigaciones ulteriores permitan el aporte de más elementos acerca de esta característica biológica de la matamata. Por ejemplo, la disponibilidad de los recursos alimentarios, la depredación, el clima y la integridad del hábitat fueron señalados por Perrin y McCleary (1989) como factores que contribuyen a detraer el tamaño de la nidada.

**Dimensión de los nidos.** Los nidos se caracterizaron por una abertura de entrada casi circular. Los diámetros variaron de 0,13 a 0,17 m ( $\bar{X}=0,14 \pm 0,01$ ;  $CV=8,50\%$ ). La abertura comunica directamente con la cámara de incubación. La base de la cámara, su parte más ancha, registró una amplitud media de  $0,12 \pm 0,01$  m ( $CV=15,12\%$  y 0,10–0,19 m) de valores extremos. La profundidad fluctuó desde 0,11 hasta 0,22 m ( $\bar{X}=0,18 \pm 0,02$  m;  $CV=11,53\%$ ;  $n=58$ ). Solo se registraron dos mediciones de la profundidad al primer huevo 0,05 y 0,06 m, respectivamente.

Ninguna correlación fue observada entre la abertura de entrada y la profundidad del nido ( $r_s=0,030$ ;  $n=58$ ) y tampoco, entre la abertura de entrada y el ancho de la cámara ( $r_s=0,054$ ;  $n=58$ ). Por el contrario, la profundidad del nido y el ancho de la cámara de incubación sí evidenciaron interdependencia ( $r_s=0,551$ ;  $n=58$ ). Esta interrelación podría constituirse en un factor condicionante del arreglo de los huevos en la cámara de incubación, así como de las condiciones de temperatura, humedad y concentración de oxígeno requeridos para la sobrevivencia y desarrollo de los huevos.

**Biometría de los huevos.** Insuficiente y fragmentada es aún la información conocida en Venezuela relacionada con los huevos de matamata. Mondolfi (1955) los describió de forma redonda y cáscara dura y lisa. Forma esférica, concha calcárea y un color amarillo-blanquecino fueron las características propias de los huevos observados durante el desarrollo de nuestra investigación. Pero, las peculiaridades que singularizan la biometría de los huevos de los reptiles pueden ser modeladas por las estrategias de sobrevivencia, la dimensión del canal pélvico y la fisiología del proceso de ovoposición (Iverson y Ewert 1991).

Las medias resultantes de las mediciones de los diámetros menor y mayor de 52 huevos fueron  $3,43 \pm 0,18$  y  $3,93 \pm 0,23$ , respectivamente. Estos valores resultaron cercanos a los divulgados por Prichard y Trebbau (1984). Por su parte Espenshade (1990), mencionó que el diámetro aproximado de los huevos de matamata era 3,50 x 4,00 cm. Disimilitudes en el tamaño de los huevos en tortugas son atribuibles en parte, a la talla de las hembras (Pacheco 1998).

La media del peso de los huevos registrados fue 36,34 g ( $\pm 6,34$ ). No obstante, el 55,86 % de los huevos pesaron entre 39,00 y 44,00 g. Las medias, expresadas en gramos de la masa de los huevos y de la nidada registraron valores de 35,75 y 436,25, respectivamente. No se evidenció desigualdad ( $p = 0,78$ ) entre las masas de los huevos, y tampoco de la contrastación de las masas de los nidos ( $p = 0,78$ ).

El volumen de los huevos se distribuyó desde un mínimo de 49,80 hasta un máximo de 57,30 cm<sup>3</sup> ( $X = 49,60 \pm 5,30$  cm<sup>3</sup>;  $CV = 10,60$  %). La correlación volumen-diámetro menor ( $r_s = 1,0000$ ;  $p < 0,01$ ) fue perfecta. Significativa ( $r_s = 0,6558$ ;  $p < 0,05$ ) entre el volumen y el diámetro mayor. Igualmente, la correlación peso de los huevos-volumen arrojó significancia ( $r_s = 0,6916$ ;  $p < 0,05$ ).

El vacío de información relacionada con la ecología reproductiva, y particularmente de los huevos de la matamata, impide la contrastación de los resultados obtenidos durante esta investigación. No obstante, las características que particularizan los huevos de la matamata podrían, como ha sido señalado en otros reptiles, estar relacionadas con factores evolutivos, ecológicos, anatómicos o fisiológicos de la especie (Maritz y Douglas 1994). También, el tamaño del huevo puede depender de la eficiencia reproductiva (Sinervo 1990).

**Selección de las barrancas.** La expresión gráfica de la relación entre las características inherentes de los nidos y las variables ambientales que distinguen los lugares de anidación se muestra en la Figura 3.

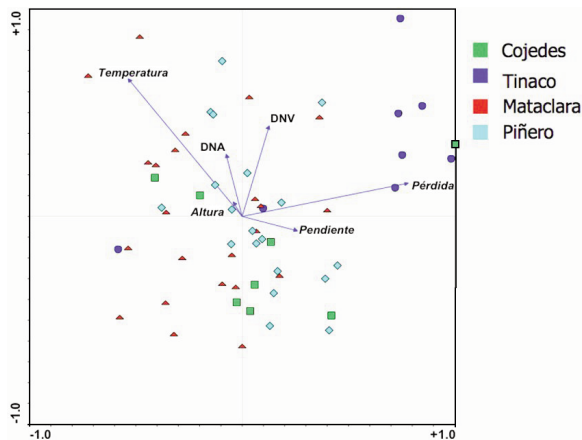


Figura 3. Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) para la selección de las barrancas.

La selección de las barrancas para edificar los nidos parece no estar condicionada ( $p = 0,0355$  para eje 1;  $p > 0,05$  y  $p = 0,030$  para todos los ejes,  $p > 0,05$ ) por las variables ambientales. Este resultado conduce a especular que la matamata sustenta la selección del lugar de nidación en alguna señal ambiental distinta a las definidas. Cabría pensar igualmente, en un mecanismo intrínseco que permita procesar las señales del ambiente.

Otros quelonios, *Podocnemis unifilis* por ejemplo, exhiben cierta flexibilidad en la selección de los sitios de anidación (Soini 1996). Aunque otros autores han discutido sobre el peso que podrían tener la altura del nido, la textura del sustrato, la temperatura y humedad del suelo y las distancias nido-agua y nido-vegetación para decidir la ubicación del lugar de anidación (Froote 1978, Thorbjarnarson *et al.* 1993, Soini 1996, Pacheco 1998, Daza *et al.* 1999).

La ubicación de los sitios de anidación puede comprometer el éxito reproductivo de los animales ovíparos. Por esa razón se plantea, que la selección definitiva del sitio para edificar el nido debe estar influenciada por el riesgo de depredación y la disponibilidad, en las adyacencias del nido, de recursos alimentarios, así como por los requerimientos de microhábitat (Ricklefs 1969, Martin 1995).

**Agradecimientos.** Al zoológico de Cleveland Ohio (Cleveland Metro Zoo Parks) y el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos de América (USFWS) por el financiamiento para realizar este estudio. A MANFAUNA, la Reserva Privada de Flora y Fauna Mataclara y hato Piñero por el apoyo logístico. Finalmente a José González Fernández por su colaboración durante el trabajo de campo y a toda la familia González Fernández.

## Bibliografía.

- AKERMAN, R. A. 1991. Growth and gas exchange of embryonic sea turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 4: 757–765.
- BULL, J. J. 1980. Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology* 55(1): 3–21.
- Burger, J. y R. T. Zappalorti. 1986. Nest site selection by Pine snakes, *Pituophis melanoleucus*, in the New Jersey pine barrens. *Copeia* 1: 116–121.
- CAMPO, M. y E. RODRÍGUEZ. 1995. Evaluación de la calidad del ambiente acuático del río Cojedes. PROFAUNA/MARNR. Dirección de Manejo de Fauna Acuática. 202 pp.
- DAZA, X., FERREIRA, P. VAN DAMME y F. GOITIA. 1999. Abundancia, distribución y preferencias de nidificación de *Podocnemis unifilis* en el río Ichilo, Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología* 6: 77–86.
- DESLACIO, F. 1978. Nuevos records para el estado Cojedes, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 109: 31–41.
- ESPENSHADE, W. 1990. Matamata, *Chelus fimbriatus*. *Tortuga Gazette* 26(5): 3–5.
- Ewell, J. y A. Madriz. 1968. Zonas de vida de Venezuela. MAC. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas. 265 pp.
- FROOTE, R. 1978. Nesting of *Podocnemis unifilis* (Testudines: Pelomedusidae) in the Colombian Amazon. *Hepertologica* 34(4): 333–339.
- IVERSON, J. B. y M. A. EWERT. 1991. Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs. Pp. 87–100. *En*: Deeming, D. C. y M. W. J. Ferguson (Eds), *Egg incubation: its effect on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.

- MARITZ, M. Y R. DOUGLAS. 1994. Shape quantization and the estimation of volume and surface area of reptile eggs. *Journal of Herpetology* 28(3): 281–291.
- MARNR. 1990. Atlas de vegetación del estado Cojedes. Serie Informes Técnicos, zona 8/IT/317. Guanare, Venezuela.
- MARTIN, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- MEDEM, F. 1969. Estudios adicionales sobre los Crocodylia y Testudinata del Alto Caquetá y río Caguán. *Caldasia* 10: 329–353.
- MEDEM, F. 1971. *Ecological and disease transmission potential in the Colombian Amazonan River*. Final Technical Report. AFOSR Grant. 68141B. 133 pp.
- MONDOLFI, E. 1955. Anotaciones sobre la biología de tres quelonios de Los Llanos de Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 42: 173–187.
- MORTIMER, J. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival on Green Turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 3: 802–817.
- MÜLLER, G. 1995. *Tortugas terrestres y acuáticas en el terrario*. Omega, Barcelona. 229 pp.
- NÚÑEZ, O., A. R. LÓPEZ Y R. MILIANI. 1990. *Atlas de vegetación del estado Cojedes*. Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables. Guanare. 120 pp.
- OJASTI, J. 1993. *Utilización de la fauna silvestre en América Latina. Situación y perspectiva para un manejo sostenible*. Guías FAO: Conservación (Roma) 25: 248 pp.
- PACHECO, P. 1998. Ecología reproductiva del terecay (*Podocnemis unifilis*) en el Parque Nacional Aguaro-Guaritico, estado Guárico. Tesis de Maestría. Unellez, Guanare. 105 pp.
- PERRIN, C. H. AND R. H. MC CLEARY. 1989. Laying dates and clutch size in the Greatit. *Wilson Bulletin* 101: 236–253.
- PLUMMER, M. V. 1976. Some aspects of nesting success in the turtle, *Trionix miticus*. *Herpetologica* 32(4): 353–359.
- PRICHARD, P. Y P. TREBBAU. 1984. The turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology 2. Society for the Study for Amphibians and Reptiles. *Ithaca*. 403 pp.
- RAMIA, M. 1962. *Sabanas llaneras*. MAC. Dirección General de RNR. División de Investigaciones. Sección Sabanas. Caracas, Venezuela. 12 pp.
- RESETARIST, W. J. 1996. Ovoposition site choice and life history evolution. *American Zoologist* 36: 205–2015.
- RICKLEFS, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Zoology* 9: 1–48.
- ROSENFELD, A. 1987. *Exotic Pets*. Simon and Shuster. New York. 225 pp.
- RUÍZ, J. D. 1996. Evaluación de las aguas subterráneas de la zona delimitada por la carretera nacional Troncal 5 y los ríos Cojedes y Tinaco en el estado Cojedes. Tesis de Maestría. Universidad Ezequiel Zamora, Unellez, Guanare.
- SINERVO, B. 1990. Experimental and comparative analysis of eggs size in lizzards: constraints on the adaptive evolution of maternal investment per offspring; the unity of evolution biology. Pp. 725–734. En: Oudley, L. (Ed.), *Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*. Dioscorides Press, Portland.
- SOINI, P. 1996. Ecología y manejo de quelonios acuáticos en la amazonía peruana. Pp. 167–173. En: *Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía*. La Paz.
- TER BRAAK, C. J. F. Y P. SMILAUER. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Centre for Biometry Wageningen. USA. 351 pp.

- THORBJAMARSON, J., N. PÉREZ Y T. ESCALONA. 1993. Nesting of *Podocnemis unifilis* in the Capanaparo River, Venezuela. *Journal of Herpetology* 27(3): 334–347.
- VEILLÓN, J. P. 1977. *Los bosques naturales de Venezuela*. Parte III. Universidad de Los Andes, Mérida. 127 pp.
- VEILLÓN, J. P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela*. Parte I. *El medio ambiente*. Universidad de Los Andes. Instituto del Silvicultura, Mérida. 118 pp.
- WITTENBERGER, J. F. 1981. *Animal social behaviour*. Duxbury Press, Boston. 122 pp.

Recibido: 12 mayo 2014

Aceptado: 11 junio 2015

Publicado en línea: 14 diciembre 2015

---

Ximena Daza Mendizábal<sup>1</sup> y Martín Correa-Viana<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny, Cochabamba, Bolivia. xtulipan@hotmail.com

<sup>2</sup> Programa Ciencias del Agro y del Mar. Universidad Ezequiel Zamora, UNELLEZ, Guanare 3350. Venezuela. mcorvia@hotmail.com.