

VOLUMEN 9-3

ISSN 0210-5985
NUMERO ESPECIAL, 1982

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA



BIOLOGÍA DEL GALAPAGO
(*Podocnemis vogli* Muller, 1935)
EN EL HATO «EL FRIO»
LLANOS DE APURE (VENEZUELA)

por
CRISTINA RAMO

Revista de Vertebrados
de la Estación Biológica de Doñana
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

CALLE DE PARAGUAY, 1.—SEVILLA
ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciada por el Prof. Dr. J.A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaria de Redacción:

Ana C. Andreu

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Serie de Monografías:

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2. Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".
- 8-3. Ramón C. Soriguer. 1981. "Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) en Andalucía occidental".
- 8-4. Carlos Ibañez. 1981. "Biología y ecología de los murciélagos del Hato 'El Frío' Apure, Venezuela".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, calle de Paraguay, 1 - 2, Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Paraguay St. No. 1 - 2, Sevilla - Spain.



Consejo Superior
de Investigaciones Científicas

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 9, N.º 3

BIOLOGIA DEL GALAPAGO
(*Podocnemis vogli* Muller, 1935)
EN EL HATO «EL FRIO»
LLANOS DE APURE (VENEZUELA)

por

CRISTINA RAMO

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

Sevilla, 1982

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN N.º 3

BIOLOGIA DEL GALAPAGO
(Podocnemis vogli Müller, 1935)
EN EL HATO «EL FRIO»
LIANOS DE APURE (VENEZUELA)

por

CRISTINA RAMO

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

A Benjamín

INDICE

I. INTRODUCCION	9
AREA DE ESTUDIO	11
— Los Llanos de Venezuela	11
— El área de estudio	11
— Clima	13
— Vegetación	16
— Descripción de los lugares de muestreo	23
— Otros quelonios existentes en El Frio	28
SISTEMATICA Y DISTRIBUCION DEL GENERO PODOC- NEMIS	29
DESCRIPCION DE LA ESPECIE	40
II. MATERIAL Y METODOS	43
METODOS DE CAPTURA	43
MATERIAL EXAMINADO	46
III. BIOMETRIA	47
MATERIAL Y METODOS	48
RESULTADOS	50
— Alometría	50
— Análisis de Componentes Principales	61
— Tamaño de los individuos de nuestra población	64
— Variación estacional del peso	64
CONCLUSIONES	68
IV. REPRODUCCION	69
MATERIAL Y METODOS	69
RESULTADOS	70
— Tamaño de madurez sexual	70
— Ciclo espermatogénico	70
— Ciclo ovárico	74
— Migración de huevos*	75
— Comportamiento de celo	76
— Puestas	77
DISCUSION Y CONCLUSIONES	84

V. ALIMENTACION	87
MATERIAL Y METODOS	87
RESULTADOS	88
— Alimentación global	88
— Variación estacional	91
— Variación según el hábitat, sexo y tamaño	95
— Observaciones sobre comportamiento alimenticio	96
CONCLUSIONES	97
VI. CRECIMIENTO	99
MATERIAL Y METODOS	100
RESULTADOS	101
— Método de los anillos de crecimiento	101
— Variación estacional del crecimiento	104
— Recapturas	105
— Longevidad	110
CONCLUSIONES	110
VII. RITMO DE ACTIVIDAD	113
MATERIAL Y METODOS	113
RESULTADOS	114
— Soleamiento	114
— Pastar	121
— Desplazamientos terrestres	121
CONCLUSIONES	123
VIII. COMPOSICION DE LA POBLACION	125
MATERIAL Y METODOS	125
RESULTADOS	126
— Estructura en clases de tamaño	127
— Proporción de sexos	133
— Migraciones	135
— Censo	135
— Curva de supervivencia	137
— Conservación y manejo	139
CONCLUSIONES	140
IX. ENEMIGOS, ENFERMEDADES Y PARASITOS	143
X. RELACION DE CICLOS ANUALES	147
XI. RESUMEN Y CONCLUSIONES	151
SUMMARY	153
AGRADECIMIENTOS	155
BIBLIOGRAFIA	157

INTRODUCCION

Los estudios que se han llevado a cabo sobre la herpetofauna neotropical son principalmente de taxonomía o distribución. Entre ellos cabe destacar el catálogo de Peters y Donoso Barros (1970). En cuanto a los quelonios esta escasez se hace más acusada y, sobre todo, muy pocos trabajos abordan el estudio biológico de una especie.

El galápagu, *Podocnemis vogli*, objeto de este trabajo, es una especie que se encuentra en los Llanos de Colombia y Venezuela. A pesar de ser relativamente abundante, ha sido objeto de muy pocas publicaciones. Desde su descripción (Müller, 1935), el trabajo más completo sobre su biología es el de Alarcón Pardo (1969) en Colombia, que trata su morfología y aspectos reproductivos principalmente. En Venezuela tan sólo hemos encontrado notas sueltas (Mondolfi, 1955; Blohm, 1973; Anónimo, 1973).

Los quelonios acuáticos, concretamente las especies del género *Podocnemis* del norte de Suramérica (Colombia, Venezuela, Guayanas, Perú y Brasil) constituyen un recurso alimenticio que ha venido siendo utilizado desde muy antiguo por los pobladores primitivos de esta zona. En la actualidad todavía se siguen explotando con la consiguiente merma de sus poblaciones.

Ciertos autores (Zwinennberg, 1977, Mittermeier, 1978; Smith, 1979) señalan el peligro de desaparición que corren algunas especies, no sólo por la caza abusiva de que son objeto, sino también por la progresiva destrucción de su medio ambiente.

La especie más amenazada, sin lugar a dudas, es *Podocnemis expansa*, llamada en Venezuela tortuga arrau. Su tamaño (hasta 90 cm de longitud de espaldar y 60 kg de peso) y sus peculiares costumbres de reproducción (se agrupan en playas concretas para efectuar la puesta en común) hacen que sea una presa codiciada y fácil para el hombre. El resto de los

Podecnemis (más pequeños y que nidifican en solitario) resultan menos atractivos a causa de la mayor dificultad que presenta su captura.

En el hato El Frío, la población de *P. vogli*, a diferencia de lo que sucede en otros lugares, sigue siendo abundante, debido en gran parte a la protección que los dueños dispensan a la fauna silvestre. Sus efectivos pueden contarse por millares y, junto con la población de babas (*Caiman crocodylus*) constituye una parte importante de la biomasa, no sólo acuática, en caños y esteros, sino en todo el ecosistema de los Llanos.

Considerablemente menor que la tortuga arrau (hasta 34 cm y 4,5 kg) también es objeto de una explotación en menor escala, satisfaciendo en cierto grado las necesidades de proteínas de los habitantes del Llano.

Principalmente son dos las épocas en las que se capturan en mayor cantidad: la época de reproducción, en la que las hembras salen a la sabana a efectuar la puesta, y en Semana Santa, ya que es costumbre muy llanera el comer galápagos asado durante estas fiestas. Tradicionalmente, en estas fechas, los dueños de los hatos dan permiso para «galapaguear»; el producto de la pesca se reparte entre los trabajadores del hato.

Hemos enfocado este trabajo como un estudio global de la biología de esta especie (alimentación, reproducción, ritmo de actividad...) relacionándolo con los factores ambientales y la marcada estacionalidad de esta región.

Esperamos contribuir con este estudio a una mejor comprensión de las leyes que regulan la biología de esta especie y que en un futuro sirva de base para las investigaciones encaminadas hacia la planificación racional del recurso.

AREA DE ESTUDIO

LOS LLANOS DE VENEZUELA

Los Llanos suramericanos se encuentran en una región comprendida entre los meridianos 62° y 72° O y los paralelos 3° y 10° N., localizándose en Colombia y Venezuela. Esta región está limitada al Norte por la Cordillera de la Costa a orillas del mar Caribe, Los Andes por el Oeste y los ríos Orinoco y Guaviare con las montañas de la Comisaría de Vaupes de Colombia por el Este y Sur respectivamente.

Los llanos venezolanos son una región marcadamente ganadera, abarcan una extensión de 180.000 km² de sabanas. Las condiciones climáticas y edáficas de las sabanas llaneras determinan que su uso económico sea principalmente ganadero (Ramia, 1967).

Abarcan la extensa planicie aluvial de desborde que se originó durante el Plioceno-Pleistoceno (Zinck y Stagno 1966).

El proceso de aluvión ocurrió fundamentalmente por desborde de aguas cargadas de sedimentos. Dichos procesos de desborde determinaron una selección granulométrica del material depositado en función de la distancia del cauce, originándose las diversas zonas de terreno que caracterizan las llanuras aluviales de desborde, y que son principalmente los bancos y bajíos. Los bancos ocupan la posición más elevada de la planicie aluvial, están constituidos por material de textura gruesa a media, y no sufren encharcamientos de agua. Los bajíos ocupan las partes bajas, están constituidos por material de textura fina, y sufren encharcamientos prolongados por las aguas de lluvias; frecuentemente se encuentran también afectados por las inundaciones de los ríos y caños. En ellos se puede distinguir esteros y lagunas.

EL AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el hato El Frío, propiedad de Inversiones Ve-

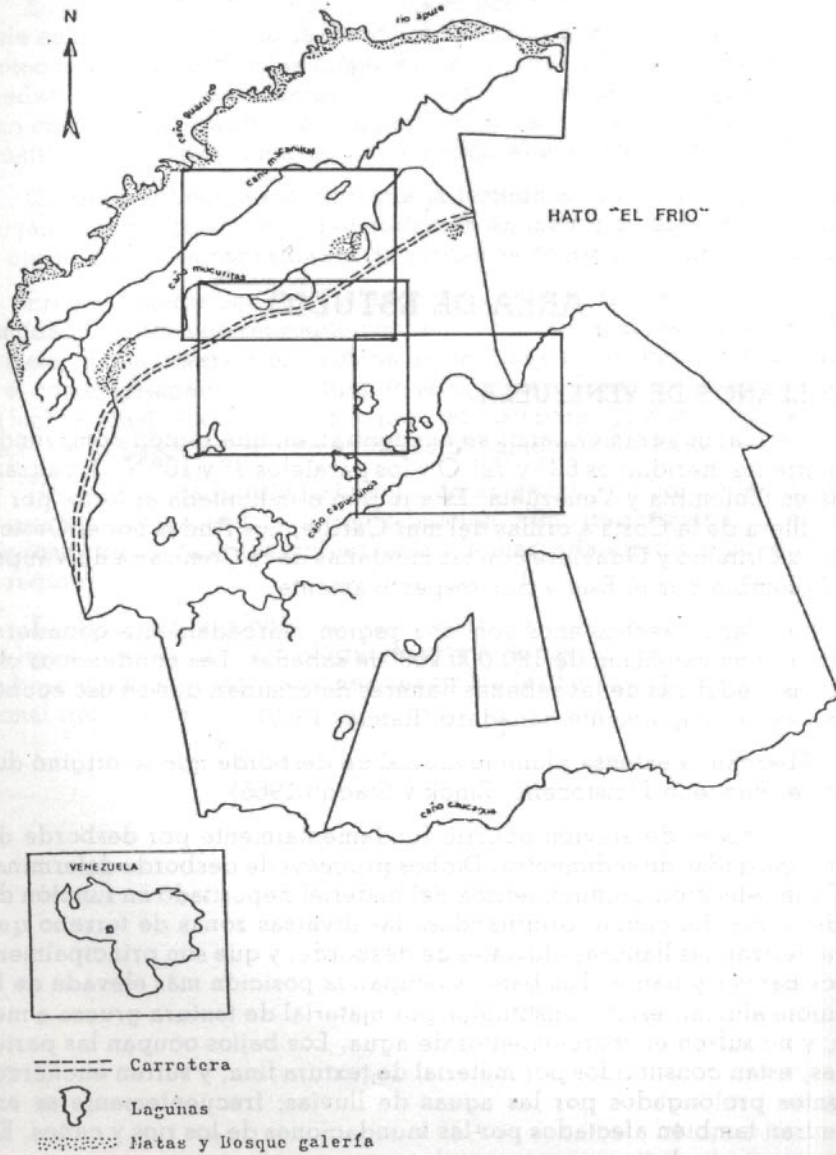


Fig. 1.— Mapa del Hato «El Frio», donde se ha realizado el estudio. Las zonas recuadradas aparecen ampliadas en figuras posteriores.

nezolanas Ganaderas, de una extensión de unas 78.000 Ha. Se encuentra situado en el estado de Apure, entre las localidades del Samán y Mantecal ($7^{\circ} 35' - 7^{\circ} 55' N$ y $68^{\circ} 50' - 69^{\circ} 00' O$), limita al Norte con el caño Guarítico y el río Apure y al Sur con el caño Caucaagua.

Administrativamente pertenece a los distritos Muñoz y Achaguas (Mapa de la fig. 1).

Además el ható está atravesado por cuatro caños: Macanilla, Mucuritas, Rabo de Iguana y Capuchinos. Estos caños están prácticamente colmatados y por ellos no fluye el agua en forma continua, aparecen cortados por «tapas» o terraplenes que actúan a modo de diques con la finalidad de retener agua y mantener pasto verde durante la sequía.

El terreno es plano, con una suave pendiente de Oeste a Este del orden del 0,02%. Todos los puntos se encuentran entre 75 y 65 m. Pertenece al tipo de Sabana de bancos, bajíos y esteros (Ramia, 1967).

CLIMA

El clima de los Llanos se caracteriza por una elevada temperatura, casi constante, y una marcada estacionalidad en las precipitaciones.

A continuación exponemos los datos climatológicos durante el período de estudio (septiembre 1977 a noviembre de 1978) (fig. 27). Estos datos provienen de la Estación Meteorológica de los Módulos de Mantecal situada a unos 40 km. del ható.

Temperatura

La temperatura es prácticamente constante a lo largo del año, presentando oscilaciones muy leves. El mes más cálido durante el período de estudio fue marzo, con una temperatura de $29^{\circ} C$, y el más fresco agosto, con $25,7^{\circ} C$ (fig. 2).

La diferencia de temperaturas entre el día y la noche es algo mayor, $9,5^{\circ} C$.

Precipitación.

En el llano existe una marcada estacionalidad hídrica. Durante el año de estudio cayó un total de 1.827,6 mm, de los cuales el 80% tuvo lugar durante los meses de mayo, junio, julio, agosto y septiembre. En los meses de diciembre, enero y febrero no se registró ninguna precipitación. De acuerdo con esto tenemos dos épocas bien marcadas: la época seca, que coincide con el invierno verdadero, y que en el llano se denomina «verano» y que comprende los meses de diciembre a marzo, y la época húmeda o «invierno», que coincide con el verano, que serían los meses de mayo a octubre. Los meses de abril y noviembre son transicionales entre las dos épocas (entrada y salida de aguas respectivamente) (fig. 3). En adelante utilizaremos los términos «verano» e «invierno» al referirnos a la época seca y época húmeda.

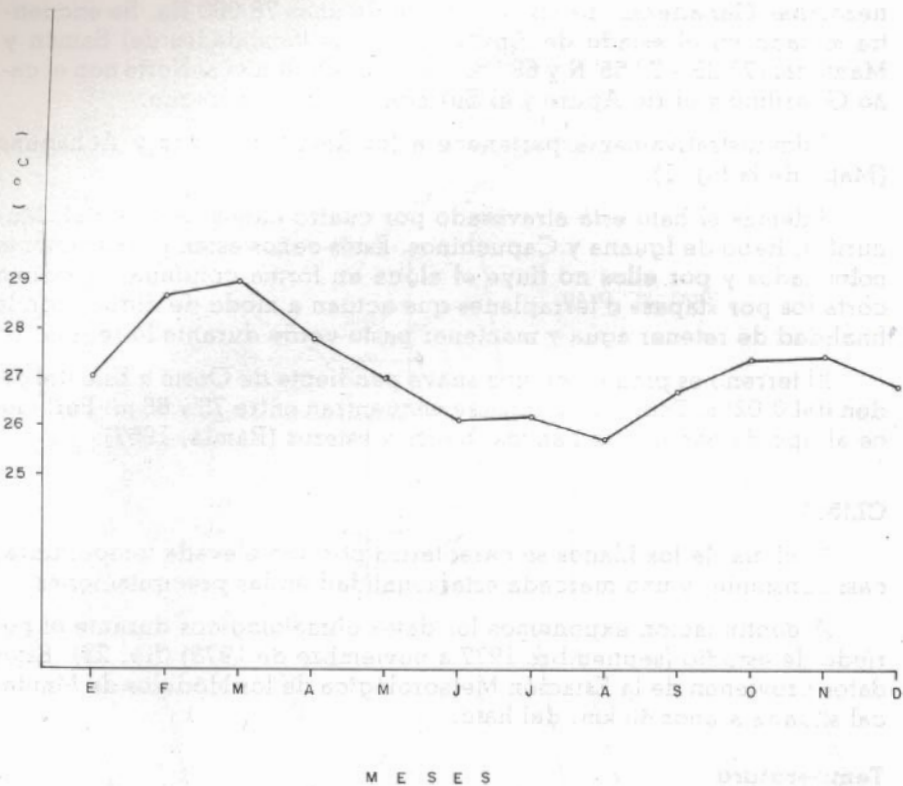


Fig. 2.— Oscilación de las temperaturas medias durante el periodo de estudio. Datos de la Estación meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal.

Evaporación

La evaporación (fig. 4) sigue un patrón inverso a la precipitación, siendo marzo el mes que registró la evaporación más alta (304,9) y agosto la más baja (107,1).

A partir de los datos de precipitación y evaporación hemos construido la gráfica de la fig. 5. En abcisas se encuentran los meses y en ordenadas los valores resultantes de restar a la precipitación el valor de la evaporación, acumulándolo al del mes anterior. Las cantidades negativas se han sustituido por ceros.

Esta gráfica es indicativa del nivel de agua en la sabana y nos va a ser muy útil a la hora de relacionar los factores climatológicos del medio ambiente con el ciclo anual de la especie.

Viento

En la figura 6 damos los datos de velocidad del viento a 65 cm del suelo. Como se puede apreciar, los meses de mayor viento son enero, fe-

brero y marzo (brisa de verano). Los más frecuentes son los del Este y Noroeste (Sánchez Carrillo, 1960).

Insolación.

Las horas de insolación por día varían también según la época. Tenemos que los meses de diciembre, enero y febrero son los que presen-

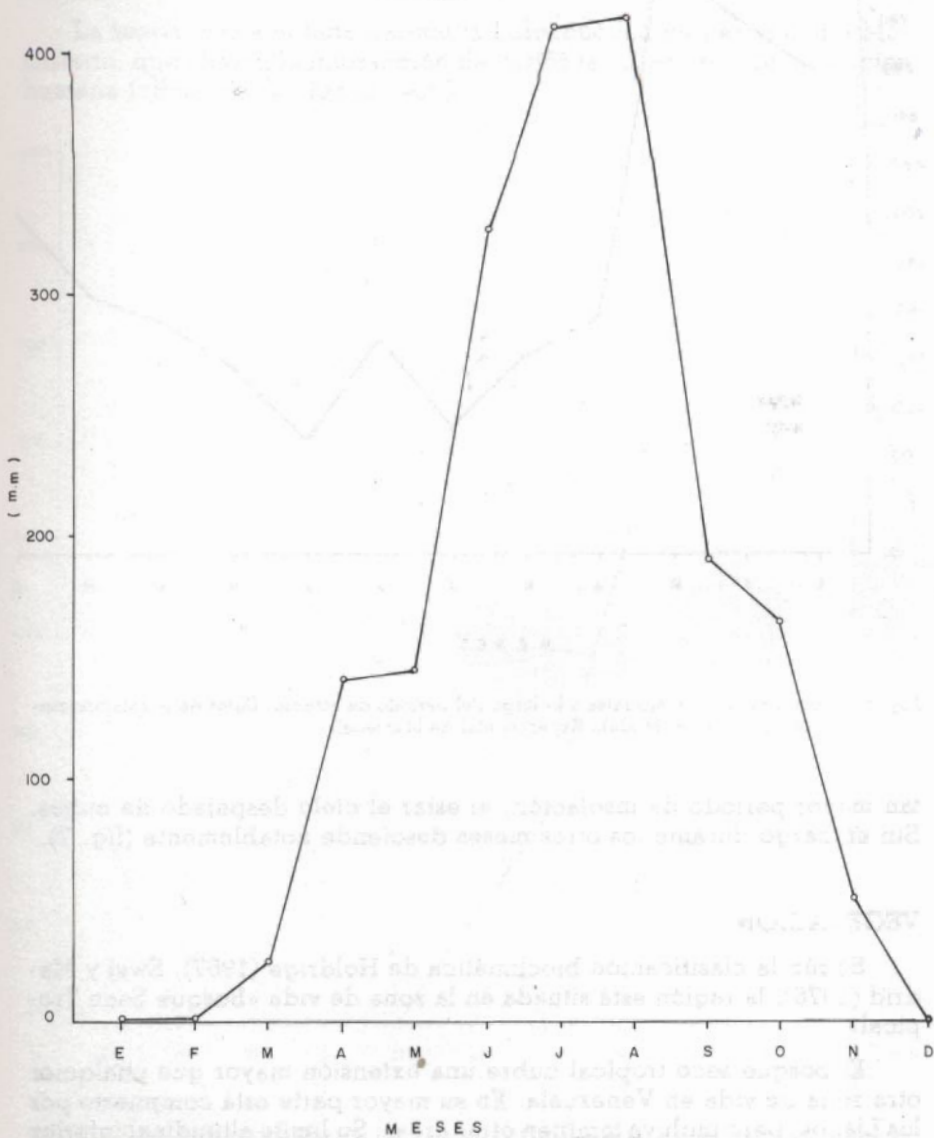


Fig. 3.— Precipitaciones mensuales a lo largo del periodo de estudio. Datos de la Estación meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal.

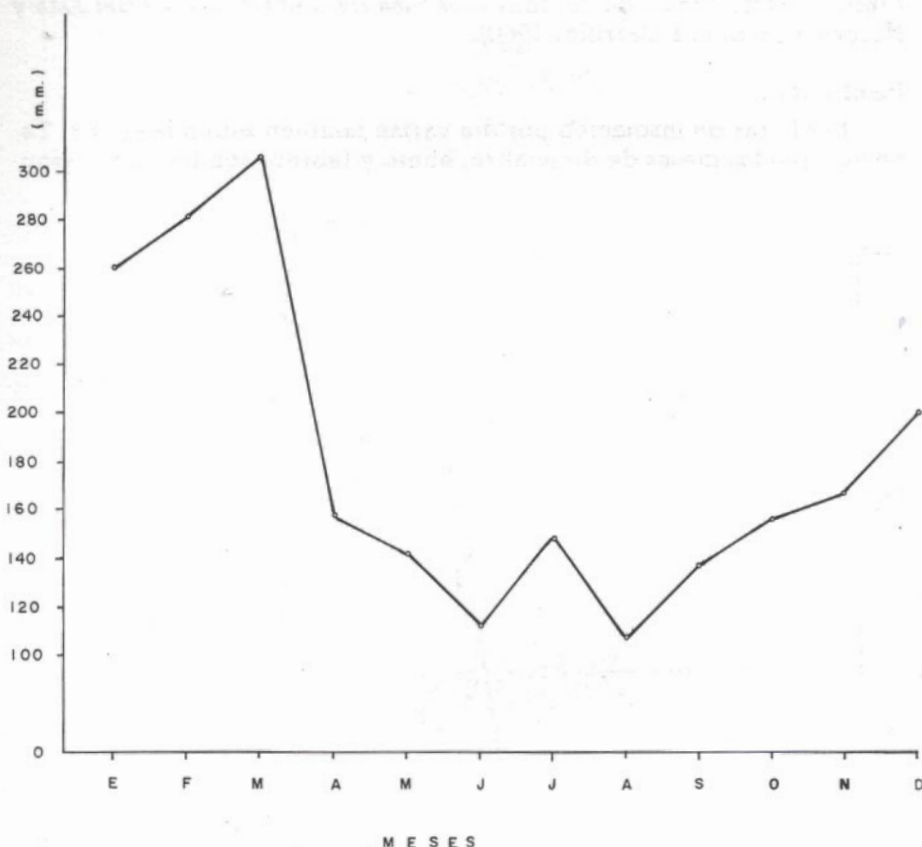


Fig. 4.— Evaporaciones mensuales a lo largo del periodo de estudio. Datos de la Estación meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal.

tan mayor período de insolación, al estar el cielo despejado de nubes. Sin embargo durante los otros meses desciende notablemente (fig. 7).

VEGETACION

Según la clasificación bioclimática de Holdrige (1967), Ewel y Madrid (1976), la región está situada en la zona de vida «Bosque Seco Tropical».

El bosque seco tropical cubre una extensión mayor que cualquier otra zona de vida en Venezuela. En su mayor parte está compuesto por los Llanos, pero incluye también otras áreas. Su límite altitudinal inferior es el nivel del mar y el límite superior se encuentra entre 400 y 1.000 m.s.n.m.

En el hato El Frío un 20% de la superficie está cubierta por vegetación leñosa, el resto está formado por sabanas y masas de agua. Los llaneros dan el nombre de monte a las pequeñas manchas de árboles y bosques galerías, y sabana al resto (bancos, bajíos, esteros).

En torno al origen de las sabanas hay toda una polémica (Ewel y Madrid 1976; Myers 1933; Walter 1969; Sarmiento y Monasterio 1975) sobre si son primarias o de origen antrópico.

La teoría más acertada parece la holocenótica de Sarmiento y Monasterio, que abarca la interacción de varios factores, incluida la acción humana (clima, suelo, fuego, etc.).

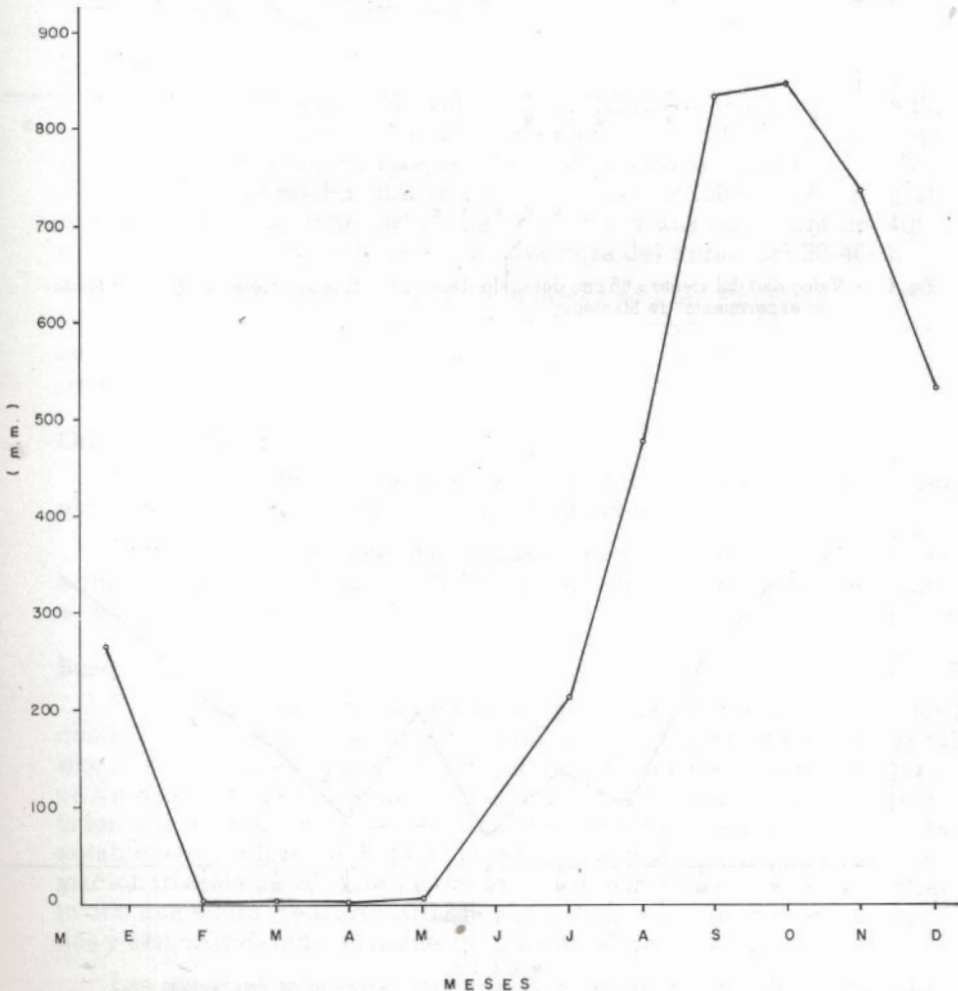


Fig. 5.— Diferencia entre precipitación y evaporación acumulada a la de los meses anteriores. Se ha calculado a partir de los datos de las figuras 3 y 4, empezando en el mes de mayo. Los valores negativos se han considerado como nulos.

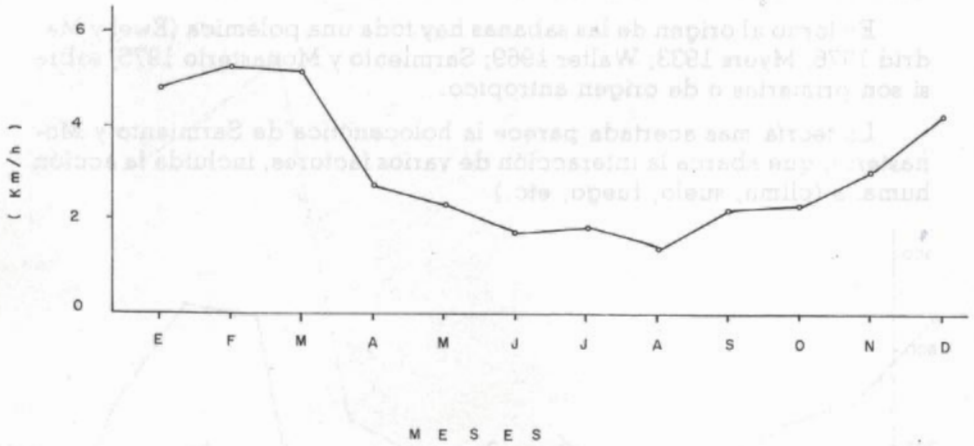


Fig. 6.— Velocidad del viento a 65 cm. del suelo. Datos de la Estación meteorológica del Módulo experimental de Mantecal.

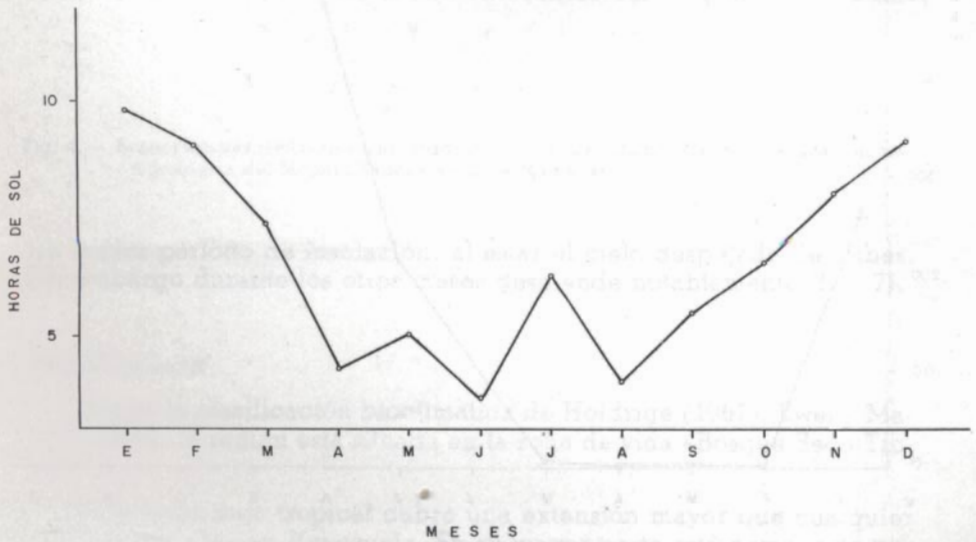


Fig. 7.— Número de horas de sol. Medias mensuales. Datos de la Estación meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal.

En un estudio de vegetación realizado en El Frío, Castroviejo y López (1980) distinguen las siguientes comunidades:

- Dentro de la vegetación leñosa: Mata y orla arbustiva que la rodea situada en la sabana.
Bosque galería y comunidad arbustiva de mangle en el borde de los caños.
- Dentro de la vegetación herbácea: Comunidades de estero y caño.
Comunidades de bajío.
Comunidades de banco.

A continuación reproducimos un extracto de este trabajo (ver fig. 8).

La mata

Son formaciones densas que estarían dentro de lo que se viene llamando «bosque tropófilo» (fundamentalmente caducifolio). Su estructura es la de un bosque tristrato, en el que el estrato arbóreo E_1 tiene unos 20-25 m de altura media, con una cobertura del 90-100%; el E_2 , o estrato arbóreo-arbustivo, tiene una altura de 8-15 m y una cobertura del 40%; el E_3 sería el estrato herbáceo con cobertura del orden del 20-40%.

Las especies arbóreas más abundantes son las siguientes: el jobo (*Spondias mombin*), el uvero (*Coccoloba caracasana*), la ceiba (*Ceiba pentandra*), el cañafistolo (*Cassia moschata*), el totumo (*Crescentia cujete*), etc.

Orla de la mata

En el borde de la mata se suelen desarrollar una serie de especies que constituyen una auténtica orla, generalmente espinosa.

Entre las especies que más frecuentemente la constituyen están: el tornillo (*Helicteres guazumaefolia*), el cachito (*Randia venezuelensis*), el manirito (*Annona jahnü*), etc.

Bosque galería

Son bosques que crecen en el mismo borde de ríos o caños y que con la crecida de éstos soportan no sólo un encharcamiento prolongado sino también que el agua al correr por debajo arrastre la materia orgánica sin descomponer (hierbas, hojas, troncos, etc) dejando limos depositados que enriquecen el ecosistema. La estructura de estos bosques es notablemente diferente de la de la mata; mientras esta última es una formación tristrata de 20-25 m y troncos rectos, el bosque galería es unístrato con una altura media de 10-12 m y con los troncos fuertemente retorcidos y sinuosos debido a las fuertes corrientes de agua.

Las especies más características son: el anoncillo (*Duguetia ribeensis*), el laurel (*Nectandra pichurini*), la macanilla (*Astrocarium sp*), etc.

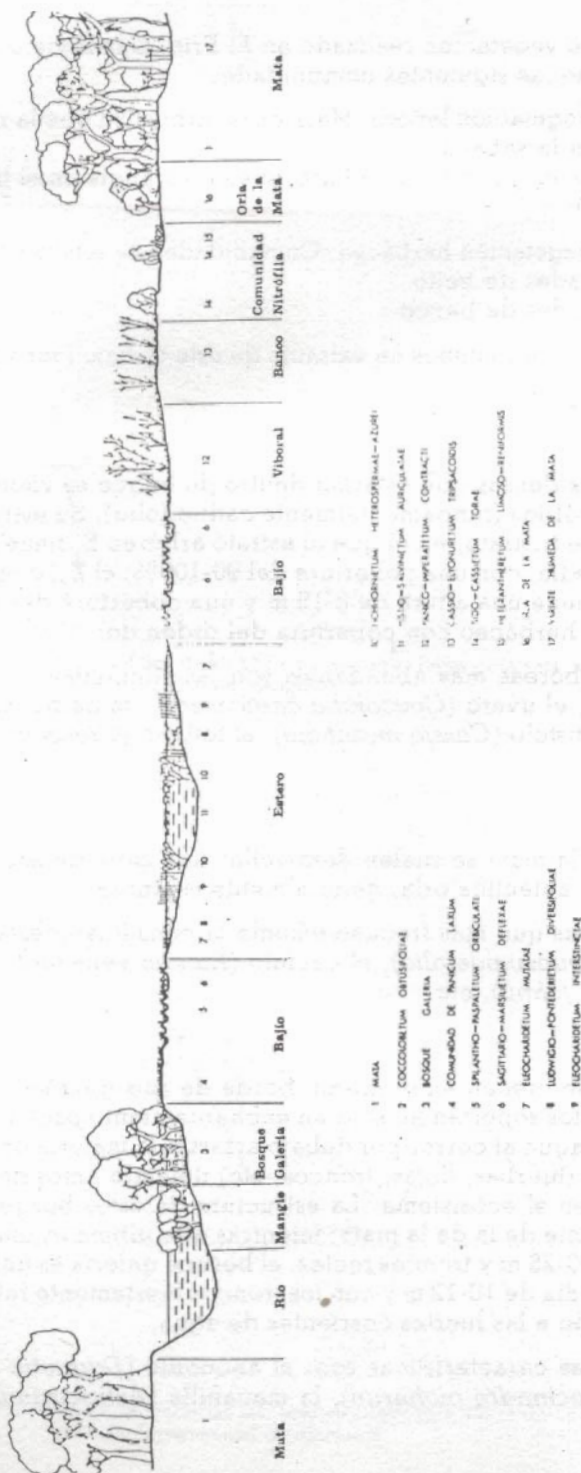


Fig. 8. — Esquema de las comunidades vegetales de la sabana. Tomado de Castroviejo y López, 1980.



Fig. 9.— Vista aérea del Río Guarítico, límite norte del hato «El Frío», en su desembocadura en el Río Apure. Epoca húmeda.



Fig. 10.— Vista aérea de un caño con bosque galería (caño Macanillal). Al fondo la sabana inundada. Epoca húmeda (julio).

Mangle

El bosque galería termina, hacia la sabana, allá donde la influencia del río desaparece, con una orla análoga a la de la mata y hacia el centro del río, donde el agua se mantiene en la estación seca, está orlado por una Polygonaceae (*Coccoloba obtusifolia*) denominada vulgarmente como mangle.

Comunidades de estero y caño

En los terrenos y caños con agua que no circula existe una zonación clara de comunidades vegetales en bandas condicionadas por la profundidad del agua y duración del encharcamiento.

Cuando la profundidad del agua es excesiva para el desarrollo de plantas enraizadas, se presenta una comunidad de especies que flotan libremente. Es la asociación denominada *Pistiosalvinietum-auriculae*, cuyos integrantes más típicos son *Pistia stratioides* y *Salvinia auriculata*.

La banda de vegetación arraigada más interna corresponde a la asociación *Eichhornietum heterospermae-azurei* situada en zonas en que el agua cubre desde 1,20 a cerca de 2 m en la época de inundación. Es una comunidad de «boras» dominadas por *Eichhornia heterosperma* y *E. azurea*. Junto a ellas se encuentra la paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*).

A continuación los juncales con dos asociaciones integradas en la alianza *Eleocharideton interstinctae-mutatae*. El más interno *Eleocharis interstincta* de tallo grueso y redondeado que sobresale hasta 50 cm por encima de la superficie del agua. A continuación viene otro juncal de *Eleocharis mutatae* de tallo más delgado y trígono.

Finalmente quedan por reseñar los hidrófilos flotantes *Ludwigia sedioides-Eichhornietum diversifoliae*, integrada por boras que no sobrepasan la superficie del agua. Las especies más características son *Ludwigia sedioides* y *Eichhornia diversifoliae*.

Comunidades de bajío

El bajío corresponde a las zonas de sabana que se inundan sólo en la época de mayor altura de las aguas.

En ella son frecuentes los denominados «lombrizares» o zonas de pequeños promontorios que en general sobresalen del agua en el momento de máxima inundación, originados por las lombrices y favorecidos por el pisoteo del ganado; estos promontorios determinan una microtopografía sumamente irregular que permite distinguir dos medios ecológicos claros, cada uno con su correspondiente comunidad:

—En los promontorios se instala un pastizal denso perteneciente a la asociación *Spilanthe Paspaleum orbiculati*, en el que la mayoría de las plantas no superan los 10-15 cm de altura, y en el que dominan especies

hemcriptofitas como *Paspalum orbiculatum*, *Panicum laxum*, *Luziola pittieri*, etc.

—En las pequeñas depresiones y charcos comprendidos entre estos promontorios se instalan comunidades hidrófilas enraizadas cuyas hojas flotan en la superficie del agua, pertenecientes a la asociación *Sagittario-Marsilietum deflexae*, cuya especie característica es el trébol acuático (*Marsilia deflexa*).

Comunidades de banco

Dentro del banco se pueden distinguir dos partes bien diferenciadas, y a cada una de ellas le corresponde una comunidad vegetal distinta. En las partes más bajas, en contacto con el bajío, se desarrolla una formación de grandes gramíneas que vulgarmente se denomina viboral (*Panico juncei-imperatetum contracti*), caracterizada por la presencia de víbora (*Imperata contracta*) y el carrizo (*Panicum junceum*), mientras que en la parte más elevada del banco crecen *Cassia rotundifolia*, *Cenchrus pilosus*, que son las que caracterizan la asociación *Cassio rotundifoliae-Elynuretum tripsacoides*.

DESCRIPCION DE LOS LUGARES DE MUESTREO

Fundamentalmente son de tres tipos los cuerpos de agua que se encuentran en la sabana:

- Caño.
- Estero.
- Préstamo.

—El caño, aunque es de origen natural, ha sido cortado cada cierto tramo por tapas. Como dijimos anteriormente, estos diques se construyen con la finalidad de retener agua para el ganado, y también para que el caño al desbordarse inunde las zonas vecinas y se mantenga pasto verde durante la época seca. La mayoría de estos diques se rompen en época de máxima inundación, y el agua pasa hacia el otro lado. Normalmente con la bajada de aguas se vuelven a reconstruir y así permanecen durante toda la época seca, el «verano».

—Los esteros y lagunas son depresiones en el terreno de suelo muy impermeable, de forma que cuando llueve se llenan de agua. El estero es temporal, cuando llega el «verano» se seca, mientras que la laguna permanece con agua durante todo el año.

—Los préstamos son oquedades artificiales rectangulares de hasta 30 m de largo por 6 de anchura. Se hacen con la finalidad de extraer tierra para construir los terraplenes, actúan, por lo impermeable del suelo, como reservorios de agua al llenarse por la lluvia o los desbordamientos.

Caño Mucuritas (1, 2, 3, y 4, ver fig. 11)

Se encuentra al norte de la carretera que atraviesa el hato. Se muestreó en 4 puntos a lo largo de 10 km contados desde la tapa La Carmera, hasta la tapa La Aponterita, entre estas dos tapas sólo había otra, que se encontraba rota. En este trayecto el caño no tenía bosque galería, en «invierno» se encontraba desbordado en las tapas, y las orillas tenían vegetación de boras y gramíneas acuáticas. En «verano» esta vegetación desaparecía y el caño perdía su continuidad, ya que ciertos trozos se secaban por completo. Su anchura máxima en esta época era de unos 30 m en la tapa la Carmera, con una profundidad de 80 cm, disminuyendo en el punto 3 a 1 metro aproximadamente. Entre este punto y el siguiente (4) quedaba un tramo completamente seco.

Préstamos de Las Ventanas (5, ver fig. 11)

Estaban alineados a lo largo del terraplén que conduce a Las Ventanas (fundación situada en la orilla del caño Guarítico). El trayecto muestreado fue de aproximadamente 2 km. Los préstamos eran largos y estrechos situados paralelamente al camino con una profundidad de 1 m. Se caracterizaban por poseer en «invierno» una vegetación muy densa de boras y juncos. En «verano» se secaban por completo.

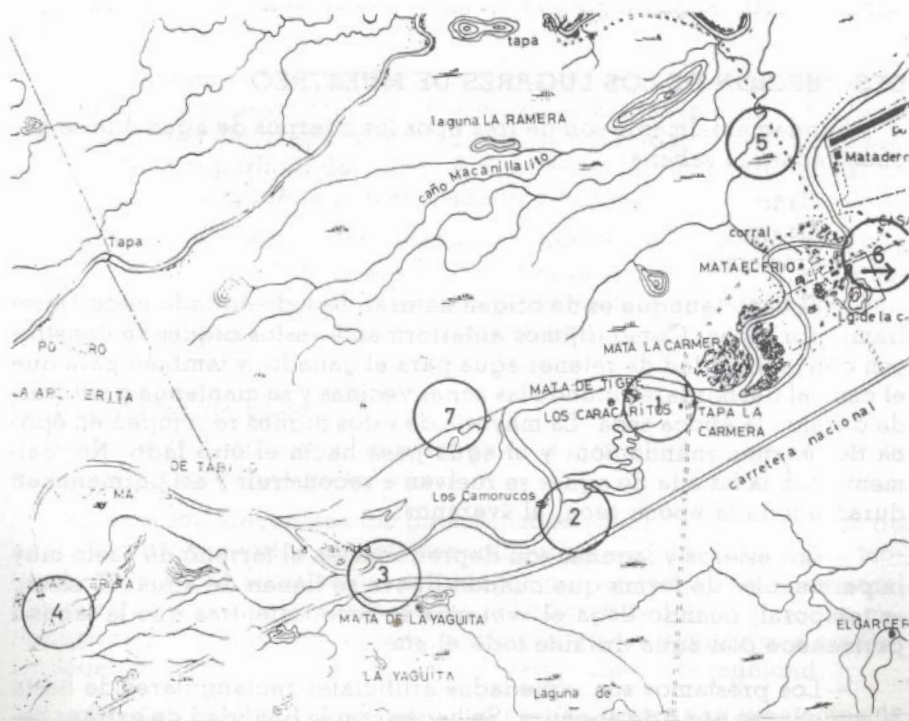


Fig. 11.— Puntos de muestreo en el caño Mucuritas y alrededores. los números corresponden a citas en el texto.

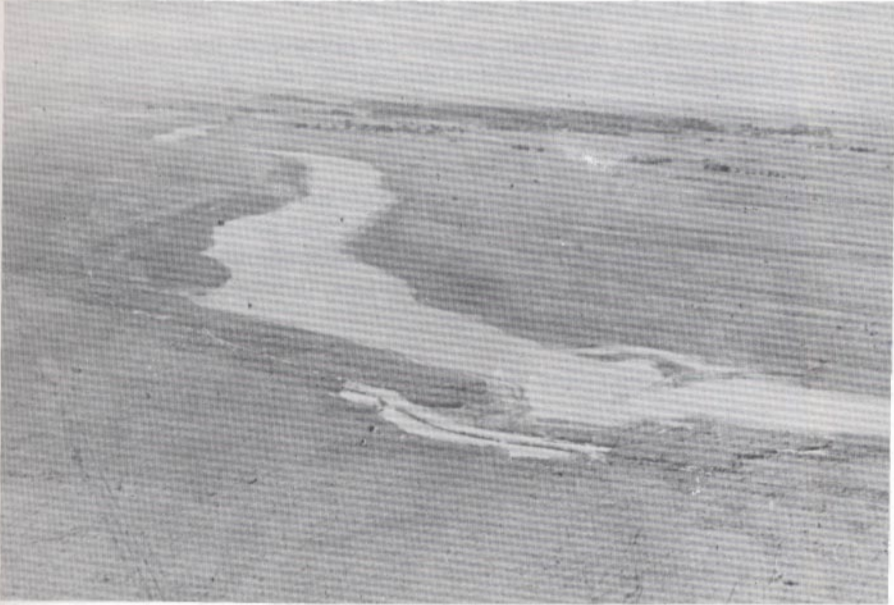


Fig. 12.— Vista aérea de un caño sin bosque galería (Mucuritas). En la parte inferior se observan préstamos al borde de un camino. Al fondo una «mata». Época húmeda (julio).



Fig. 13.— Caño en época seca (marzo) en el que puede apreciarse la concentración de babas (*Caiman crocodylus*).

Préstamos de Luis Herrera (6, ver fig. 11)

Con las mismas características que los anteriores pero situados a lo largo del terraplén que iba desde las casas del hato a la carretera. También se secaron en «verano».

Lagunas de la Piedra (7, ver fig. 11)

Aunque se les da el nombre de lagunas, en realidad son esteros ya que se secan en «verano». Es un conjunto de tres lagunas muy próximas al caño Mucuritas, de unos 40×30 m aproximadamente cada una. En invierno poseen la vegetación típica de boras, juncos y gramíneas acuáticas, y en «verano» se secan.

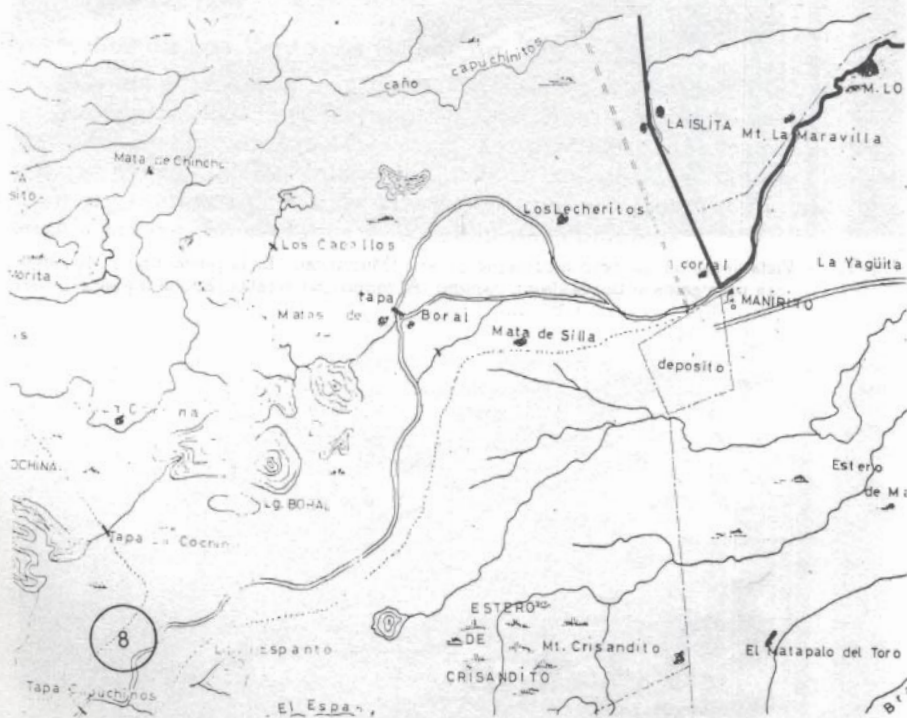


Fig. 14.— Puntos de muestreo en el caño Capuchinos.

Caño Capuchinos (8, ver fig. 14)

Se encuentra al sur de la carretera. Esta zona del hato se caracteriza por ser más seca que la otra, ya que predominan los bancos.

Se muestreó una zona de unos 100 m después de la tapa Capuchinos.

Es un caño que carece de bosque galería, tenía una anchura de 8 m y una profundidad de 50 cm aproximadamente cuando se muestreó en época seca.

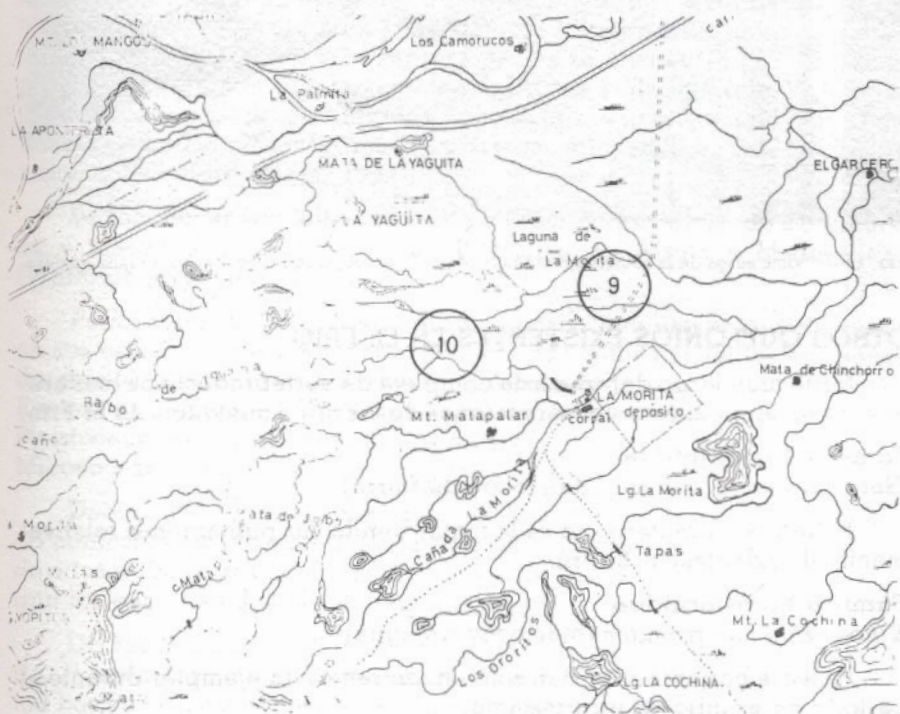


Fig. 15.— Puntos de muestreo en el caño Rabo de Iguana.

Caño Rabo de Iguana (9 y 19, ver fig. 15)

También al sur de la carretera se muestrearon dos puntos, uno al lado de la tapa (9) y otro a unos 2 km (10), es un caño que tampoco tiene bosque galería, y que cuando se efectuó el muestreo tenía una anchura de 20 m en la tapa y 10 m aguas arriba de la misma.



fig. 16.— Vista aérea de la Estación Biológica de «El Frío». Al fondo «préstamos» de Luis Herrera.

OTROS QUELONIOS EXISTENTES EN EL FRÍO

Sería muy largo dar una lista completa de vertebrados; nos limitaremos a comentar algunas observaciones de los otros quelonios de El Frío.

Familia Testudinidae

Geochelone carbonaria (morrocoy de tierra)

El habitat característico es la mata, siendo sus poblaciones relativamente abundantes en El Frío.

Familia Kinosternidae

Kinosternon scorpioides (morrocoy de agua)

Especie bastante rara; tan sólo encontramos un ejemplar durante el período de estudio en un préstamo.

Familia Chelidae

Chelys fimbriata (caripatúa)

El habitat característico de esta especie son los ríos con corriente de agua y playas arenosas, dentro del Frío son abundantes en el río Guarítico.

Familia Pelomedusidae

Podocnemis unifilis (terecay)

Mismo habitat que la especie anterior, todavía es abundante, se encuentra también en caños sin corriente de agua.

Podocnemis expansa (tortuga arrau)

Esta especie es sumamente escasa, sólo pudimos observar un ejemplar capturado por unos pescadores en aguas del Guarítico.

SISTEMATICA Y DISTRIBUCION

El género *Podocnemis* se encuentra actualmente incluido en la familia Pelomedusidae dentro del suborden Pleurodira o tortugas que retraen el cuello hacia un lado. Los pelomedúsidos constituyen una familia de tortugas primitivas cuyos representantes se encuentran hoy en gran parte de América tropical y también en África y Madagascar. Se caracterizan por la ausencia de escama nucal y por la presencia de un par de huesos llamados mesoplastros, que existen solamente en este grupo de tortugas (Nicéforo Maria, 1952).

Se reconocen actualmente tres géneros: *Podocnemis*, de Suramérica y Madagascar; *Pelomedusa* y *Pelusios*, de África y Madagascar (Wermuth y Mertens, 1977).

Podocnemis es un género antiguo y muy ampliamente distribuido en sus orígenes, uno de los tres géneros de reptiles vivientes existentes durante el Cretácico (con *Trionyx* y *Crocodylus*); se conocen fósiles del Eoceno de España, el Cretácico superior de Suramérica y el Eoceno y Pleistoceno de África, pero no de Norteamérica, Asia, o el Cretácico y Mioceno de Europa Central (Pritchard, 1979).

Debido a la problemática existente en torno a su taxonomía, habiendo confusión en la nomenclatura de algunas especies, nos hemos atenido a los trabajos realizados sobre sus cariotipos (Rhodin et al, 1978), según los cuales se distinguen ocho especies.

Un cariotipo típico *Podocnemis* caracteriza a *P. expansa*, *P. lewyana*, *P. sextuberculata*, *P. unifilis*, *P. vogli* y *P. erythrocephala*. La similitud básica de estas seis especies indica que probablemente están más relacionadas entre ellas que con las otras dos especies (*P. madagascariensis*, y *P. dumeriliana*).

La especie *Podocnemis vogli* Müller, 1935, es la última descrita del género. Ha sido relativamente rara en colecciones (Williams, 1954) y por tanto de taxonomía dudosa. A modo de ejemplo podemos decir que de los dos sintipos de *Podocnemis lewyana* de Duméril, uno, el segundo, naturalmente, pertenecía a esta especie. Posteriormente Fiasson (1945) y Mondolfi (1955) se refieren a ella como *P. cayennensis*, especie cuyo status está mal establecido.

La sistemática del género está bien determinada en la actualidad, admitiéndose actualmente las ocho especies ya citadas.

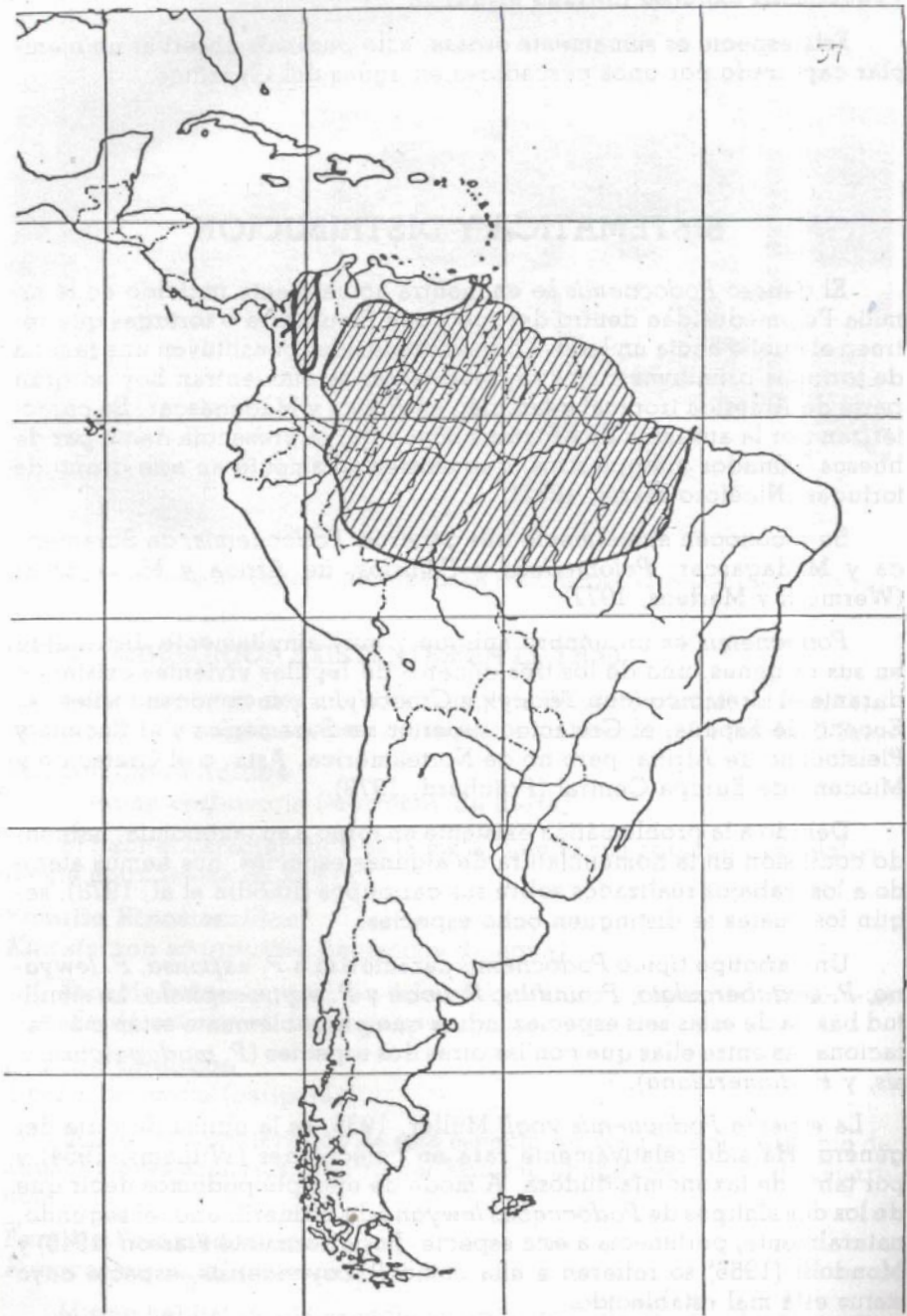


Fig. 17.— Distribución aproximada de *Podocnemis expansa*.

La única dificultad es de nomenclatura y reside en la identificación correcta de la especie *Emys cayennensis* Schweigger, 1812; el tipo de esta especie parece perdido (Williams, 1954) y según se le considere como sinónimo de *P. erythrocephala*, como hace Williams (1954), de *P. unifilis*, como hacen Wermuth y Mertens (1977) o de *P. vogli*, como hacen Fiasson (1945) y Mondolfi (1955), puede cambiar la nomenclatura de las especies.

A continuación damos la distribución de las especies de este género:

Podocnemis expansa (Schweigger, 1812)

Distribución (fig. 17):

—Orinoco, Apure y principales tributarios (Larrea, 1948).

—Todo el norte de Suramérica al este de los Andes y en la cuenca del Magdalena (Williams, 1954).

—Orinoco y afluentes (Blohm, 1948 en Venezuela).

—Curso bajo del Caquetá hasta la angostura de Araracuara, bajo río Yari, bajo río Mariti Paraná, bajo río Apaporis hasta el raudal la Libertad. Alto río Meta hasta la región de Puerto López; río Guamal; río Guayariba; abajo de Acacias, Meta; ríos Putumayo y Amazonas; bajo río Caquetá, área de la Pedrera, Amazonas (Medem, 1956 en Colombia).

—Desde los raudales de Atures y Maipures hasta más abajo de Ciudad Bolívar y los afluentes (Ramírez, 1956).

—Ríos tropicales de América del Sur (Röl, 1959).

—Ríos grandes, aunque también los ríos pequeños y lagos, especialmente los jóvenes. En el Amazonas, entre Atacuari y Leticia; en el Putumayo el límite hacia su nacimiento es el caño la Perecera, situado arriba de Pto. Leguizamo; en el bajo Caquetá, desde la boca del Apaporis hasta aproximadamente la boca del río Yari. (Medem, 1966 en Colombia).

—Cuenca de los ríos Orinoco, Amazonas y Esequibo (Ojasti, 1967).

—Cuencas del Orinoco y Amazonas y algunos ríos de Guayana (Mittermeier, 1978).

Podocnemis lewyana (Duméril, 1852)

Distribución (fig. 18):

—Río Magdalena, entre Honda y Pto. Berrío (Nicéforo María, 1952 en Colombia).

—Cuenca del Magdalena (Williams, 1954 en Colombia).



Fig. 18.— Distribución aproximada de *Podocnemis lewyana*.

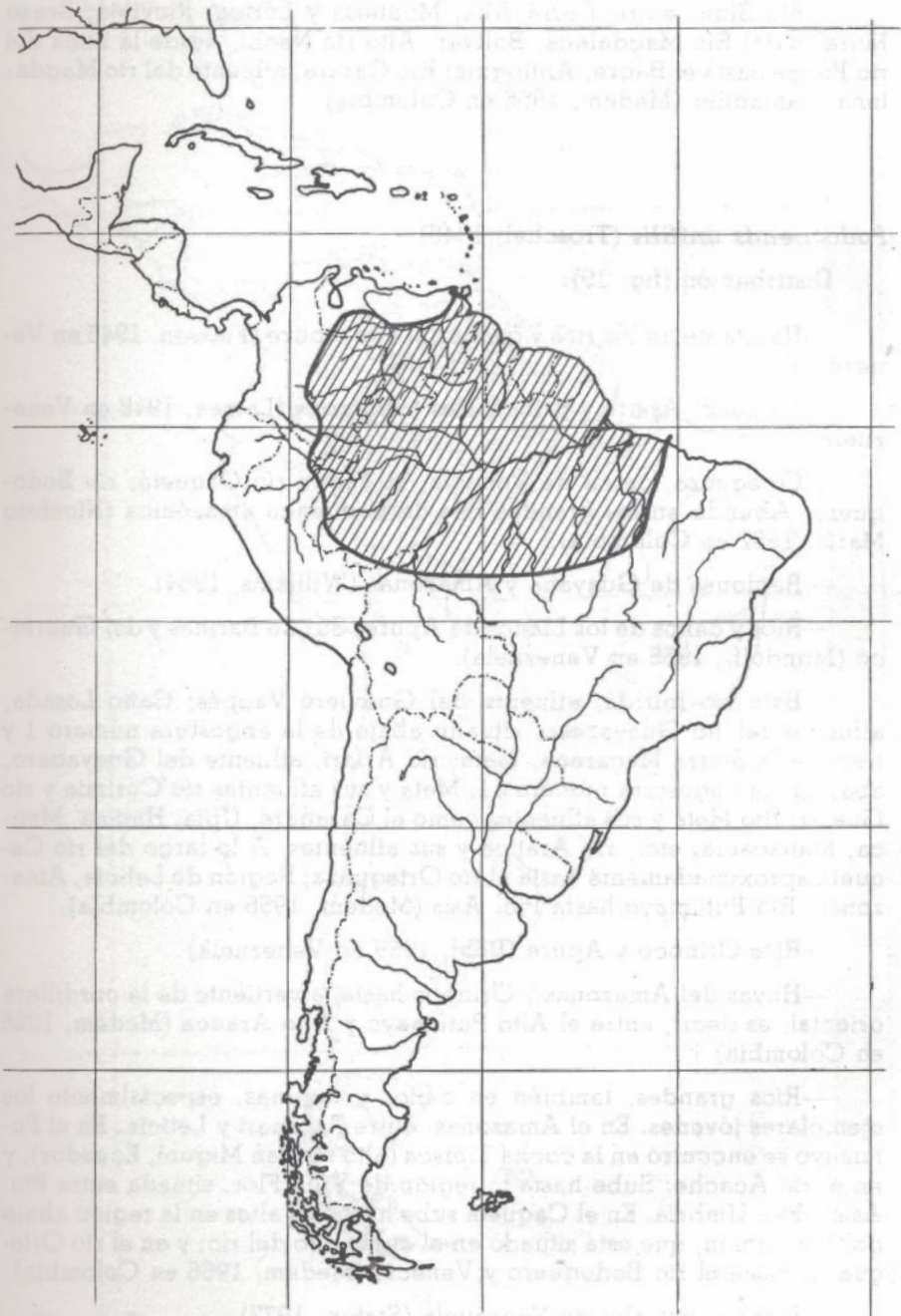


Fig. 19.— Distribución aproximada de *Podocnemis unifilis*

—Río Sinú, entre Tierra Alta, Montería y Lórica, Rioviejo, Brazo Morales del Río Magdalena, Bolívar; Alto río Nechí, desde la boca del río Ponce hasta el Bagre, Antioquía; Río Carare, afluente del río Magdalena, Santander (Medem, 1956 en Colombia).

Podocnemis unifilis (Troschel, 1848)

Distribución (fig. 19):

—Habitante de los ríos y caños del alto Apure (Fiasson, 1945 en Venezuela).

—Orinoco, Apure y principales tributarios (Larrea, 1948 en Venezuela).

—Orteguaza, cerca de Venecia; la Tagua río Caquetá; río Bodoquero. Abunda en los grandes ríos de la cuenca amazónica (Niséforo María, 1952 en Colombia).

—Regiones de Guayana y Amazonas (Williams, 1954).

—Ríos y caños de los Llanos de Apure, Sur de Barinas y del Guaríptico (Mondolfi, 1955 en Venezuela).

—Bajo río Inírida, afluente del Guaviere Vaupés; Caño Losada, afluente del río Guayabero, situado abajo de la angostura número 1 y frente a la Sierra Macarena, Meta; río Ariari, afluente del Guayabero, abajo de la angostura número 11, Meta y sus afluentes río Curimia y río Güejar; Río Meta y sus afluentes como el Casanare. Upía, Humea, Metica, Manacacia, etc., río Arauca y sus afluentes. A lo largo del río Caquetá aproximadamente hasta el río Orteguaza; Región de Leticia, Amazonas. Río Putumayo hasta Pto. Asís (Medem, 1956 en Colombia).

—Ríos Orinoco y Apure (Röhl, 1959 en Venezuela)

—Hoyas del Amazonas y Orinoco hasta la vertiente de la cordillera oriental, es decir, entre el Alto Putumayo y Alto Arauca (Medem, 1966 en Colombia).

—Ríos grandes, también en caños y lagunas, especialmente los ejemplares jóvenes. En el Amazonas, entre Atacuari y Leticia. En el Putumayo se encontró en la cocha Tipisca (alto río San Miguel, Ecuador), y en el río Acache; Sube hasta la región de Villa Flor, situada entre Pto. Asís y Pto. Umbría. En el Caquetá sube hasta los altos en la región abajo del Pto. Limón, que está situado en el curso alto del río; y en el río Orteguaza, hasta el río Bodoquero y Venecia (Medem, 1966 en Colombia).

—Llanos centrales de Venezuela (Staton, 1977).

—Cuencas del Amazonas y Orinoco, y algunos ríos de Guayana (Mittermeier, 1978).



Fig. 20.— Distribución aproximada de *Podocnemis dumeriliana*.



Fig. 21.— Distribución aproximada de *Podocnemis sextuberculata*.

***Podocnemis dumeriliana* (Schweigger, 1812).**

Distribución (fig. 20):

- Regiones de Guayana y Amazonas (Williams, 1954).
- Boca del río Guaviare y bajo Inírida, Vaupés; Río Isana y río Guainia (alto río Negro hasta el Casiquiare) Vaupés; Bajo río Caquetá, abajo de la pedrera, Amazonas (Medem, 1956 en Colombia).
- Charcos profundos de los caños, especialmente debajo de las palisadas, también en los lagos. Entre el Putumayo se ha encontrado en la laguna de Apaya, situada arriba del Pto. Leguizamo; y en el Caquetá en la región de la Pedrera. (Medem, 1966 en Colombia).
- Región de Guayana y Amazonas (Fretey, 1977).
- Ríos de aguas negras de las cuencas del Amazonas y Orinoco. Mayor abundancia en las aguas negras de la cuenca del río Negro. (Mittermeier, 1978).

***Podocnemis sextuberculata* (Cornalia, 1849)**

Distribución (fig. 21):

- Región del Amazonas (Williams, 1954).
- Pto. Nariño, cerca de la desembocadura del río Loretoyaco, Amazonas (Nicéforo María, 1958 en Colombia).
- Lagos, lagunas y caños. En el Amazonas, entre Pto. Nariño y Leticia; en el Putumayo se extiende hasta Yarinal, localidad situada abajo de Bellavista; y en el Caquetá, en la región de la Pedrera (Medem, 1966 en Colombia).
- Ciertas partes de la cuenca del Amazonas. Particularmente abundante en el Alto Amazonas, o Solimoes, y en el Caquetá, en la región de la Pedrera (Medem, 1966 en Colombia).
- Ciertas partes de la cuenca del Amazonas. Particularmente abundante en el Alto Amazonas, o Solimoes, y en algunos tributarios del Bajo Amazonas (Mittermeier, 1978).

***Podocnemis madagascariensis* (Grandidier, 1867).**

Distribución:

- Madagascar (Williams, 1954).

***Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824).**

Distribución (fig. 22):

- El sistema de Río Negro en Brasil y tributarios, parte alta del Orinoco en el sudeste de Venezuela, río Cassiquiare (Mittermeier, 1974).



Fig. 22.— Distribución aproximada de *Podocnemis erythrocephala*.



Fig. 23.— Distribución aproximada de *Podocnemis vogli*.

***Podocnemis vogli* (Müller, 1935).**

Distribución (fig. 23):

—Río Guatiquía (Intendencia del Meta) (Nicéforo María 1952 en Colombia).

—Cuenca del Orinoco (Williams, 1954 en Venezuela).

—Area de los ríos Aranea y Casanare; Oroché, río Meta; Sabanas al lado del río Ariari, Meta; Sabana de San Juan de Arama, Meta, hasta la laguna de la Marcela, situada al norte de San Juan de Arama y cerca de la Mesa de Hernández. El río Guaviere forma aparentemente el límite occidental para su distribución (Medem, 1956 en Colombia).

—Lagunas y caños dentro de las sabanas de los Llanos orientales. Arauca, Boyacá, Casanare, Meta y Vichada (Llanos Orientales) hasta la región del río Guayabero (Guaviare) (Alarcón Pardo, 1969 en Colombia).

—Cerca de los ríos y en plena sabanas del Alto Apure (Fiasson, 1945 en Apure-Venezuela).

—Llanos de Apure, sur de Barinas y Guárico. En lagunas y ríos de corrientes suaves (Mondolfi, 1955 en Venezuela) (Röhl, 1959) lagunas y charcos del interior de Venezuela.

—Llanos centrales de Venezuela (Staton, 1977).

—Lagos y lagunas de los Llanos de Colombia y Venezuela (Mittermeier, 1978).

DESCRIPCION

Los ejemplares que hemos observado presentan un caparazón ovoide con una ligera escotadura en la parte anterior. El espaldar es convexo, de superficie bastante lisa, con cinco placas vertebrales, cuatro pares de costales y doce pares de marginales. No existe nugal. El peto es plano, presentando una intergular, un par de gulares, un par de humerales, un par de pectorales, un par de abdominales, un par de femorales y, por último, un par de anales. En la cabeza tiene una placa frontal, con un surco entre los ojos, una interparietal y dos grandes parietales. Debajo del ojo, una subocular y detrás de ésta se encuentra la temporal. Las labiales están soldadas formando un pico con una pequeña escotadura en la parte media de la mandíbula superior. Tiene dos bárbulas en la parte anterior de la región gular. Las extremidades anteriores presentan cinco dedos con uñas. Las posteriores, también con cinco dedos pero sólo con cuatro uñas, ya que el quinto carece de ella. La cola presenta unas protuberancias córneas alargadas y es más bien corta.

Los jóvenes recién nacidos son muy redondeados. El color del caparazón es verde. Sobre la cabeza tiene una serie de manchas amarillas si-

tuadas en las escamas frontal y temporales, que al crecer van desapareciendo. El peto es de color amarillo. Las extremidades y la cola son de color gris verdoso.

En los adultos, el color del caparazón es variable, dependiendo del sustrato donde se encuentran, en El Frío lo más frecuente es un color marrón verdoso, y el peto amarillo ocre. Algunos galápagos presentan tonos claramente rojizos, probablemente debido al óxido ferroso. Unos ejemplares de colorido normal que se mantuvieron en cautividad en un pozo de Guanare (Portuguesa) adquirieron en pocos meses dicho color rojizo. La cabeza es de color oliváceo claro; en las hembras las manchas amarillas juveniles desaparecen por completo; en los machos persiste una manchita residual en la punta del hocico.

El dimorfismo sexual es poco aparente en esta especie. Aparte de la manchita amarilla en el hocico de los machos y el mayor tamaño de las hembras, podemos decir en líneas generales que en el macho el peto presenta cierta concavidad a nivel de las abdominales. La diferencia más acusada reside en la zona precloacal, siendo en los machos más larga y gruesa debido a la presencia de los hemipenes.

En la bibliografía aparecen varias descripciones (Fiasson, 1945; Nicéforo María, 1952; Alarcón Pardo, 1969). Las únicas discordancias de estas descripciones con nuestra población son la quilla del espaldar que menciona Alarcón Pardo (1969) y el número de bárbulas. Fiasson (1945) menciona dos para el macho y una para las hembras; queremos hacer notar que los ejemplares observados por nosotros poseen en su mayoría dos bárbulas; sólo ocasionalmente aparecía algún individuo con una. No creemos que sea un carácter sexual.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo de campo se realizó de septiembre de 1977 a noviembre de 1978, con un nuevo período de campo durante los meses de marzo y abril en 1978 y 1979.

Se contó con los medios (laboratorio, casa, vehículo) que la Estación Biológica del Frío posee en dicho hato. Contamos también con la colaboración de un ayudante llanero, Esteban Torres, gran conocedor de la sabana.

METODOS DE CAPTURA

Se capturó un total de 1815 galápagos; los métodos empleados para la obtención de los ejemplares fueron los siguientes:

1) *A mano.*

Se utilizó principalmente con las hembras que salían a desovar; también de esta manera se capturaban los galápagos que se encontraban desplazándose por la sabana. En charcos pequeños pasando un palo a ras del suelo se detectaban fácilmente, y no había dificultades a la hora de la captura a mano.

Este método se practicó en doce ocasiones, consiguiéndose el 4,7% de las capturas.

2) *Chuceando.*

En época de sequía, algunos caños se secaban hasta tal punto que en algunos tramos sólo quedaba barro, y los galápagos y babas se encontraban enterrados en el fango. Superficialmente lo único que se observaba era una depresión. Al ir con un palo o «chuzo» (de ahí viene la expresión llanera de chucear) tanteando estos lugares, se comprobaba la presencia de estos animales; si era un baba por lo general al tocar con el palo salía corriendo de su refugio; si, por el contrario, era lápago, se quedaba quieto y había que desenterrarlo.

De esta forma en tres ocasiones capturamos el 5,65 por ciento del total de la muestra.

3) Con estaquillada.

Este procedimiento lo emplean mucho los llaneros para capturar galápagos, aprovechándose de sus costumbres de soleamiento. Consiste en poner una empalizada o una red en el agua, a lo largo de un soleadero ya conocido a una distancia de 1 a 1,5 m de la orilla, pegada al suelo que llegue aproximadamente a unos 15 cm de la superficie.

El galápago sale a asolearse nadando en la superficie, pero cuando se asusta por algún motivo se zambulle en el agua a ras del suelo, de modo que choca con la red y queda retenido por algunos segundos, momento que hay que aprovechar para capturarlos.

Se utilizó la estaquillada en 27 ocasiones, consiguiéndose el 6,51% de galápagos capturados por este método.

4) Con chinchorro.

El chinchorro (fig. 24) es una red de arrastre que lleva plomos en su parte inferior y flotadores en la superior, de manera que puede arrastrarse entre dos personas. En este trabajo utilizamos chinchorros que medían 15 m de largo y 5 cm de malla, aproximadamente.



Fig. 24.— Método de captura con «chinchorro» en el caño Mucuritas.

Esta red se arrastraba por el centro del caño o laguna, de modo que todo lo que se desplazaba a lo largo quedaba retenido. Así se capturan, además de los galápagos, babas, rayas, otros peces, e incluso en una ocasión una anaconda. Fue el método con el que logramos mayor éxito de captura. En 40 veces que lo utilizamos capturamos el 85,13% del total.

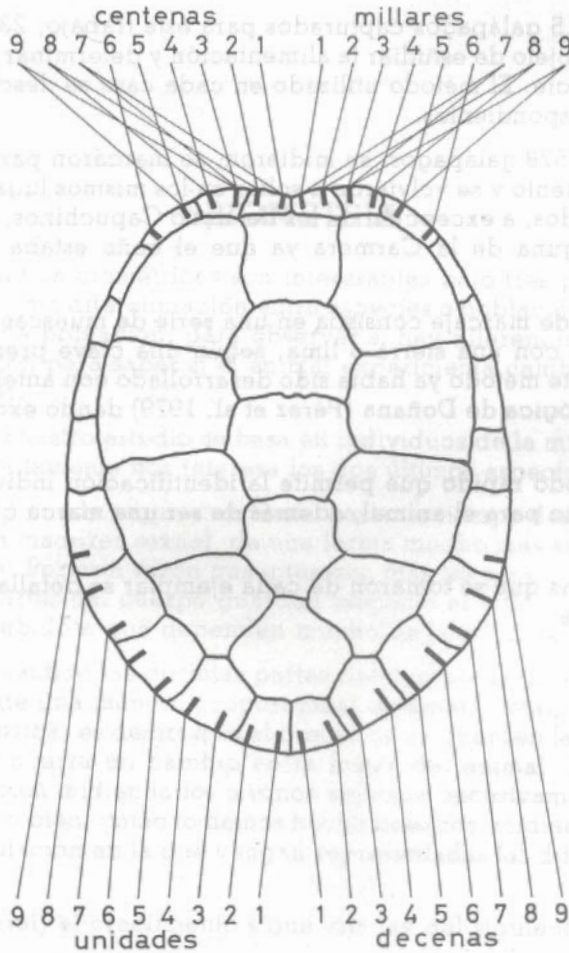


Fig. 25.— Clave de marcaje utilizada para los galápagos en el estudio.

5) En canoa.

Se efectuaron recorridos en canoa para ver si desde ella, con ayuda de una manga, se podían coger galápagos. Dado que el método fue totalmente ineficaz, se abandonó desde el principio.

MATERIAL EXAMINADO.

De los 1.815 galápagos capturados para este trabajo, 236 se disecionaron con objeto de estudiar la alimentación y determinar el ciclo sexual de la especie. El método utilizado en cada caso se describe en los capítulos correspondientes.

El resto, 1.579 galápagos, se midieron, se marcaron para su posterior reconocimiento y se volvieron a soltar en los mismos lugares en que fueron capturados, a excepción de los del caño Capuchinos, que se soltaron en la laguna de la Carmera ya que el caño estaba próximo a secarse.

El método de marcaje consistía en una serie de muescas en las placas marginales con una sierra o lima, según una clave preestablecida (ver fig. 25). Este método ya había sido desarrollado con anterioridad en la Reserva Biológica de Doñana (Pérez et al. 1979) dando excelentes resultados.

Es un método rápido que permite la identificación individual y no supone perjuicio para el animal, además de ser una marca que perdura bastantes años.

Las medidas que se tomaron de cada ejemplar se detallan en el capítulo biometría.

BIOMETRIA

Los estudios biométricos son interesantes bajo tres puntos de vista diferentes: como diferenciación entre especies o poblaciones distintas; y dentro de una población, para observar si hay diferencias entre los sexos, o también para saber si el animal experimenta cambios morfológicos al crecer.

Ya que nuestro estudio se basa en individuos de la misma especie y población, solamente nos interesa los dos últimos aspectos.

Un reptil puede seguir creciendo bastante tiempo después de haber alcanzado la madurez sexual, de una forma mucho más acusada que un homeotermo. Por esta razón nos interesan más las proporciones que las diferentes partes del cuerpo guardan respecto al total que las medidas absolutas, debido a que dependen mucho de la edad del individuo.

En este sentido las distintas partes del cuerpo de un individuo pueden crecer de una manera proporcional al tamaño total, o bien de una forma alométrica, es decir, que al crecer no se guarden las mismas proporciones y ocurra un cambio en la forma del animal. Esto se puede comprobar bien midiendo los mismos animales sucesivamente a medida que crecen, o bien, como lo hemos hecho nosotros, midiendo una muestra de la población en la que vengan representadas las diferentes clases de tamaño.

En general, el crecimiento sigue una ley del siguiente tipo:

$$y = bx^a \text{ (Huxley, 1967).}$$

Siendo y la medida de una parte cualquiera y x la longitud total. En el caso que $a = 1$ tenemos una recta que pasa por el origen, y el crecimiento sería proporcional o isométrico.

Si a es menor que 1 el crecimiento parcial es relativamente menor, y la alometría sería negativa.

Como la mayoría de las medidas se efectúan sobre el caparazón que es un objeto duro, éstas se pueden dar con bastante precisión, siendo el error de medida mínimo.

Los trabajos que se refieren en concreto a la biometría son escasos, en general tratan de relacionar el peso con distintas medidas lineales (Lagler y Aplegatte 1943; Dunson, 1967; Mosiman, 1958; Collado, 1980). Muchos otros trabajos dentro de contextos más generales dan medidas de quelonios, frecuentemente se refieren a dimensiones de individuos o medidas de grupos de individuos de edades conocidas (Jackson et al 1976; Vroom, 1978; Rau, 1971; Medica et al, 1975; Legler y Webb, 1970). Otros al fin dan relaciones entre distintas medidas (Dobie, 1971; Pérez et al, 1979; Petzold, 1968; Moll y Legler, 1971; Gibbons, 1969).

MATERIAL Y METODOS

Con el fin de realizar el estudio biométrico de la especie se tomaron de los galápagos capturados 16 medidas (fig. 26).

Para ello se utilizó un calibre con nonius de 15 cm apreciando hasta 0,05 mm, y cuando la medida excedía estas dimensiones se utilizaba un compás de puntas curvas que luego se llevaba sobre una regla metálica graduada de un metro. Para el peso se utilizaron dinamómetros de distinta precisión según el tamaño del animal.

A continuación se describe cómo se efectuaron las medidas:

1. Peso (P): Se metía el galápagos en una malla y se pesaba con el dinamómetro.
2. Longitud del espaldar (LE): desde el borde de la sutura de las dos primeras marginales hasta el borde de la sutura de las placas supra-caudales.
3. Longitud del peto (LP): desde la mitad del borde de la placa intergular hasta la sutura de las placas caudales. Corresponde a la longitud de la sutura medio-ventral dada por Medem (1976).
4. Anchura del cuerpo (AC1): a nivel de la tercera placa marginal.
5. Anchura del cuerpo (AC2): a nivel de la quinta placa marginal.
6. Anchura del cuerpo (AM): a nivel de la novena placa marginal.
7. Anchura del peto a nivel de las femorales (AF).
8. Longitud de la sutura de las femorales (SF).
9. Longitud de la sutura de las anales (SA).
10. Distancia cloaca-curva de la cola recogida (LCo).
11. Distancia precloacal, desde la sutura de las placas anales al borde anterior de la cloaca, estando la cola estirada (X).
12. Longitud total de la cola estirada (LCol).
13. Distancia espaldar-peto, entre el borde de la sutura de las placas supra-caudales en el espaldar (DEP).
14. Longitud del píleo (LPil): con el cuello extendido se mide desde la punta del hocico hasta el extremo posterior del cráneo.

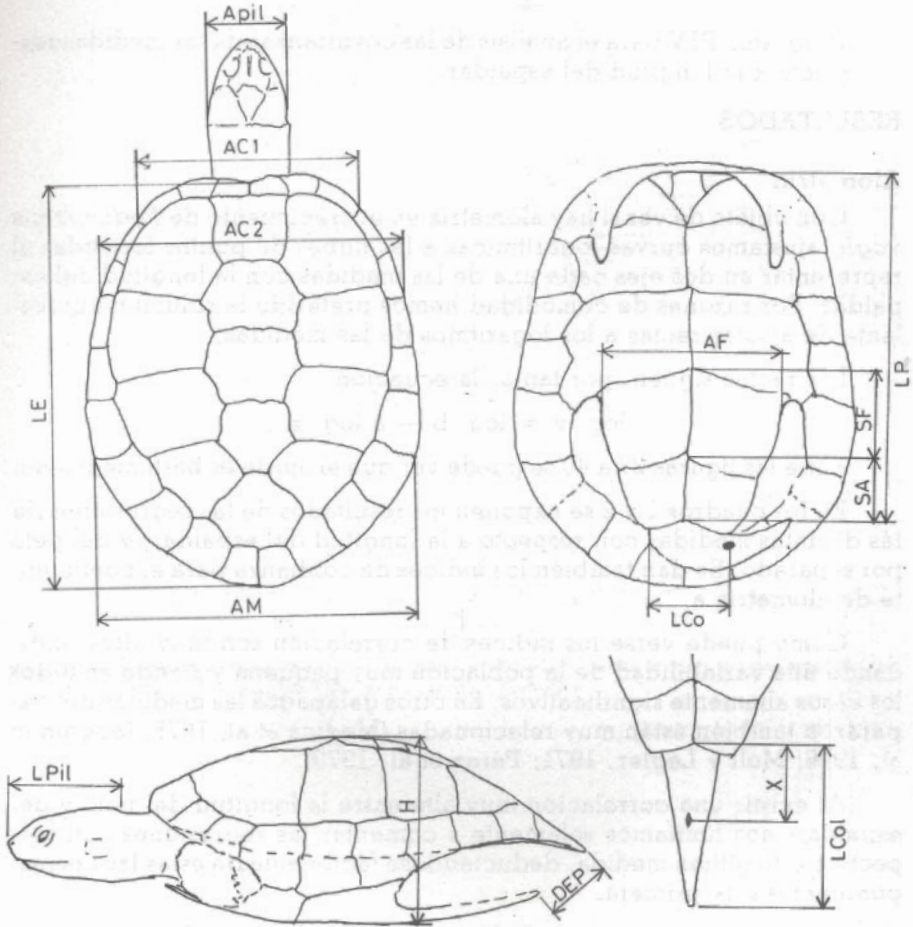


Fig. 26.— Forma en que se tomaron las medidas en los galápagos.

15. Anchura del píleo (APil): estando el cuello extendido se mide la anchura de la cabeza a nivel de los tímpanos.

16. Altura del caparazón (H): desde el centro del peto al centro del espaldar. (Tan sólo se tomó en 27 casos. Coinciden con la altura dada por Medem, 1976).

Para el análisis estadístico de los datos se utilizaron los siguientes programas de la serie BMDP (Dixon, 1975):

Programa P6D para obtener las regresiones entre las distintas medidas.

Programa P4M para el análisis de las componentes principales.

Programa P9D para cálculos estadísticos del coeficiente de condición en los distintos meses del año.

Programa P1V para el análisis de las covarianzas de las medidas respecto a la longitud del espaldar.

RESULTADOS

Alometría

Con objeto de ver si hay alometría en el crecimiento de *Podocnemis vogli*, ajustamos curvas logarítmicas a las nubes de puntos formadas al representar en dos ejes cada una de las medidas con la longitud del espaldar. Por razones de comodidad hemos preferido la solución equivalente de ajustar rectas a los logaritmos de las medidas.

Las rectas siguen, por tanto, la ecuación:

$$\log. y = \log. b - a \log. x$$

Entre las figuras 27 a 40 se puede ver que el ajuste es bastante bueno.

En los cuadros 1 y 2 se exponen los resultados de las regresiones de las distintas medidas con respecto a la longitud del espaldar, y del peto por separado. Se dan también los índices de confianza para el coeficiente de alometría a .

Como puede verse los índices de correlación son muy altos, indicando una variabilidad de la población muy pequeña y siendo en todos los casos altamente significativos. En otros galápagos las medidas del caparazón también están muy relacionadas (Medica et al, 1975; Jackson et al, 1978; Moll y Legler, 1971; Pérez et al, 1979).

Al existir una correlación muy alta entre la longitud del peto y del espaldar, nos limitamos solamente a comentar las regresiones con respecto a esta última medida, deduciéndose fácilmente de éstas las correspondientes a la primera.

Como era de esperar dada la precisión de las medidas y la escasa variabilidad de la población, se detectó alometría en todas ellas con la única excepción de la anchura del peto a nivel de las femorales AF, que no difiere significativamente de 1 en las hembras.

Dentro de las que presentaban alometría negativa, las más características son:

Las medidas correspondientes a la anchura AC1, AC2 y AM son alométricas en ambos sexos. Al igual que en *Mauremys caspica* (cf. Pérez et al 1979) los coeficientes de los machos son menores que los de las hembras y en ambos sexos se observa con el aumento de tamaño un estrechamiento más acusado de la parte delantera.

La longitud y la anchura del píleo presentan una clara alometría, reduciéndose proporcionalmente al aumentar el tamaño, como es regla en casi todos los animales, al mismo tiempo en ambos sexos se observa un estrechamiento progresivo de la cabeza, ya que los valores de a correspondientes a la anchura son menores que los de la longitud.

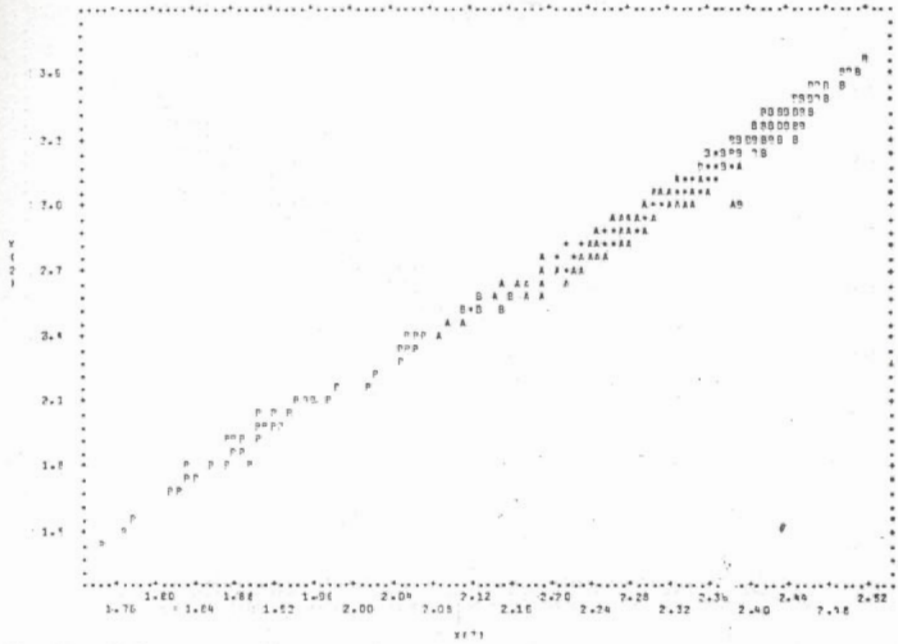


Fig. 27. — Relación entre el logaritmo del peso (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas). A = machos. B = hembras. P = juveniles.

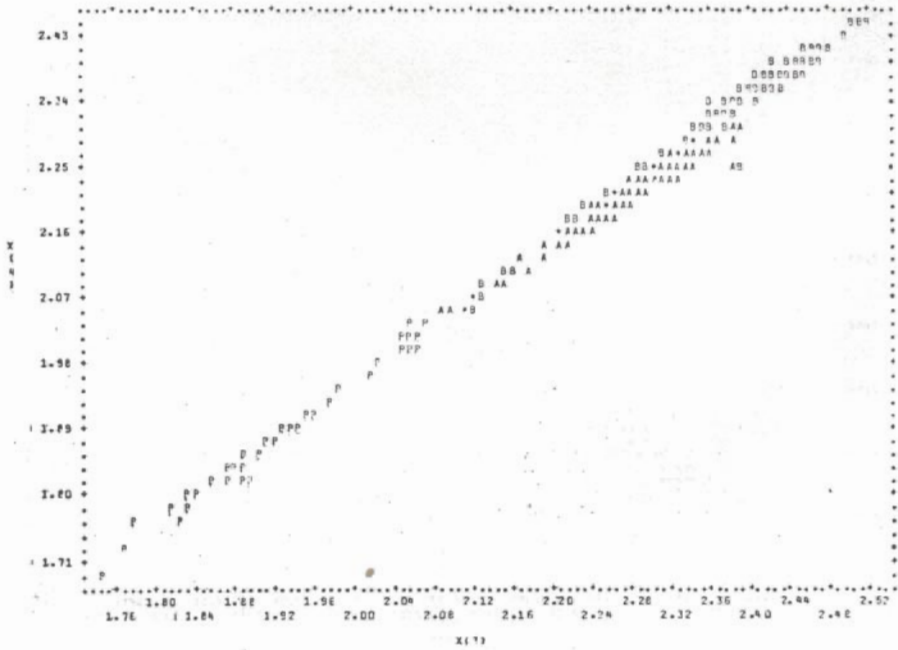


Fig. 28. — Relación entre el logaritmo de la longitud del pecho (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

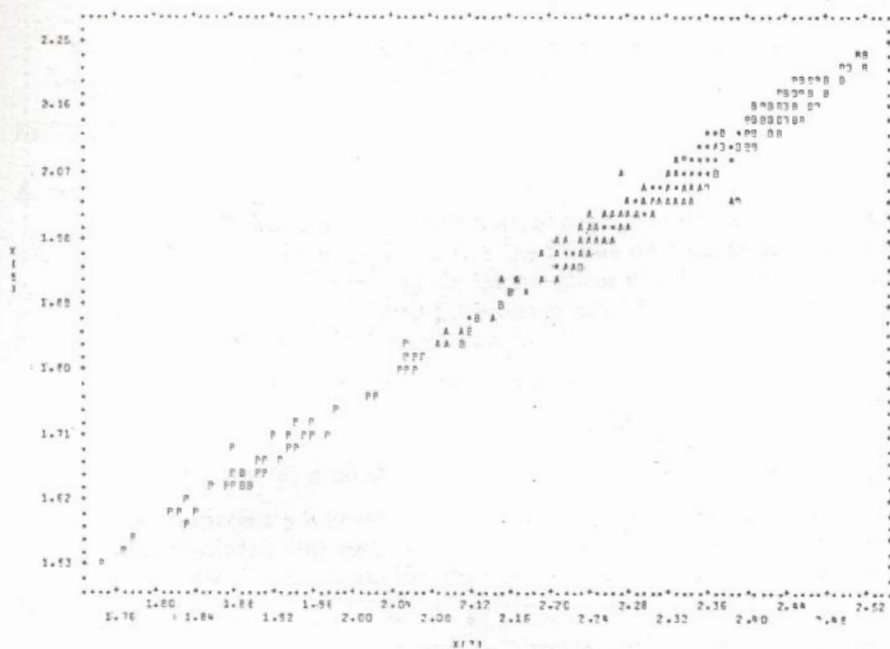


Fig. 29.— Relación entre el logaritmo de la anchura a nivel del tercer par de marginales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

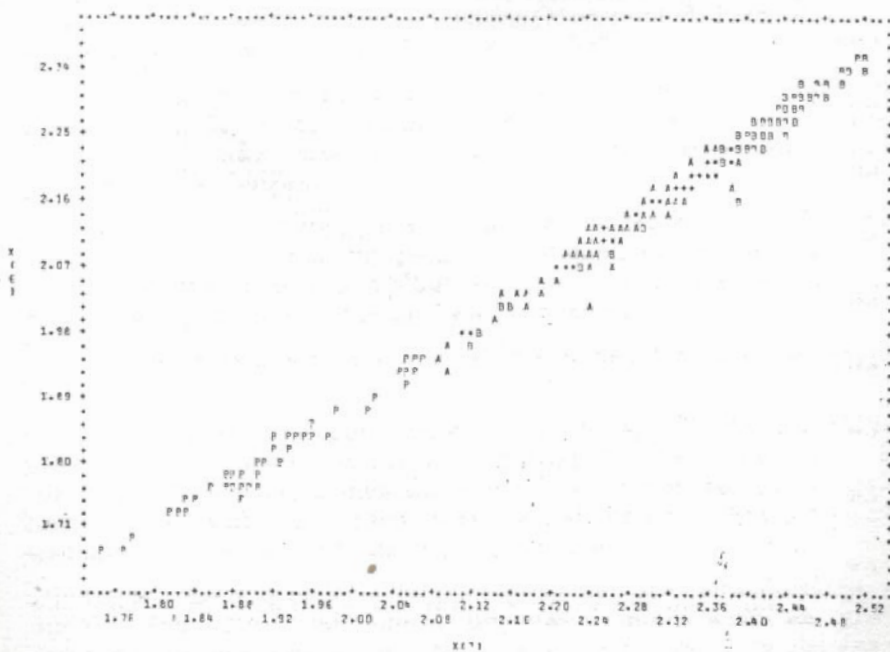


Fig. 30.— Relación del logaritmo de la anchura a nivel del quinto par de marginales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

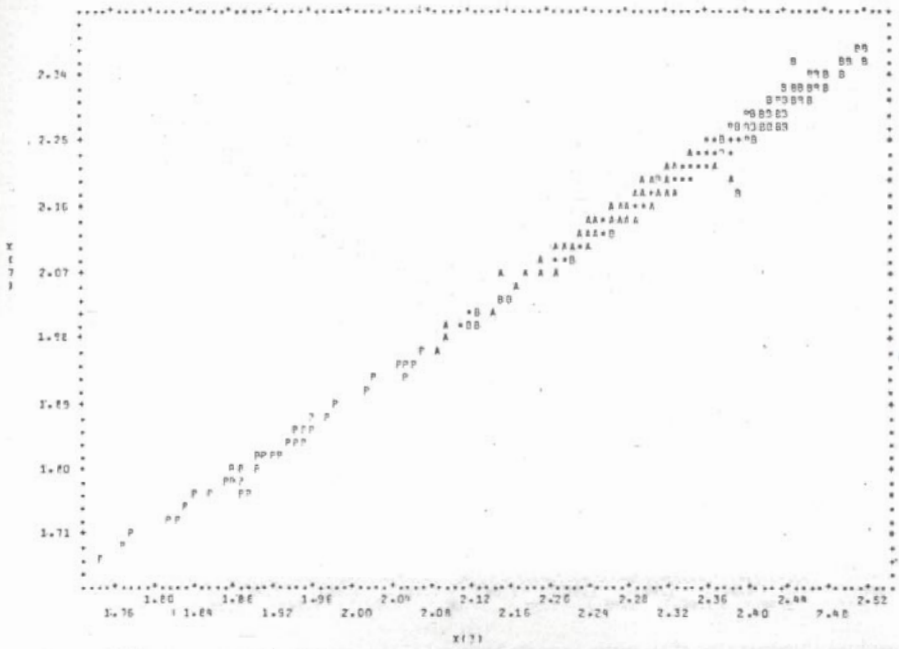


Fig. 31.— Relación entre el logaritmo de la anchura a nivel del noveno par de marginales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

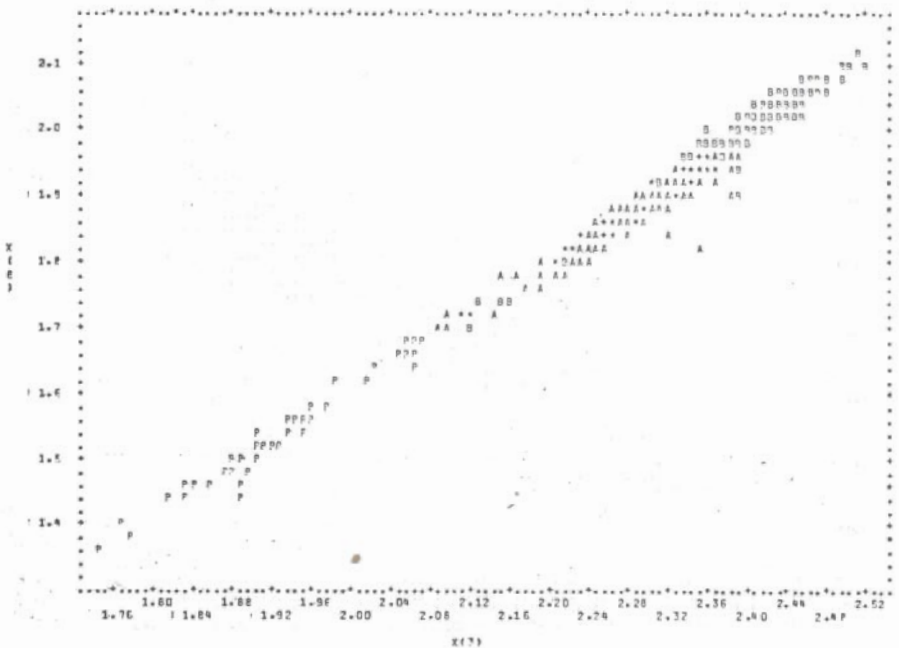


Fig. 32.— Relación entre el logaritmo del peto a nivel de las femorales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

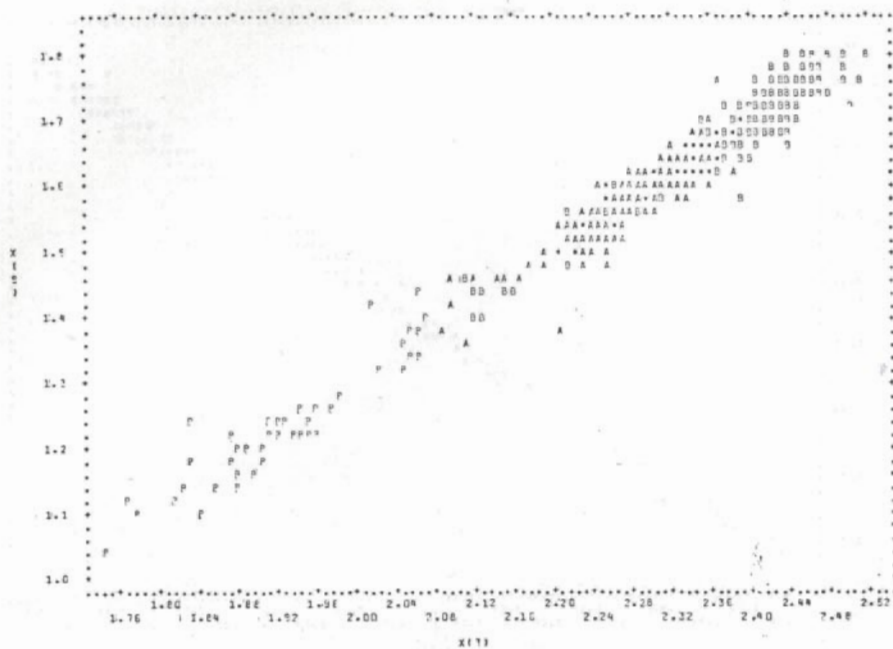


Fig. 33.— Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura entre las femorales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

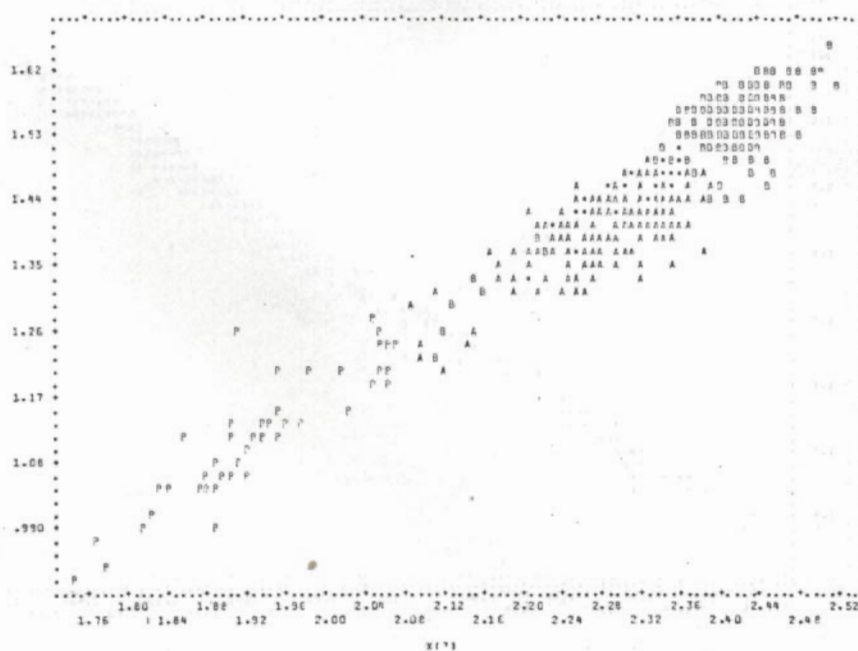


Fig. 34.— Relación entre el logaritmo de la longitud de la sutura entre las anales (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

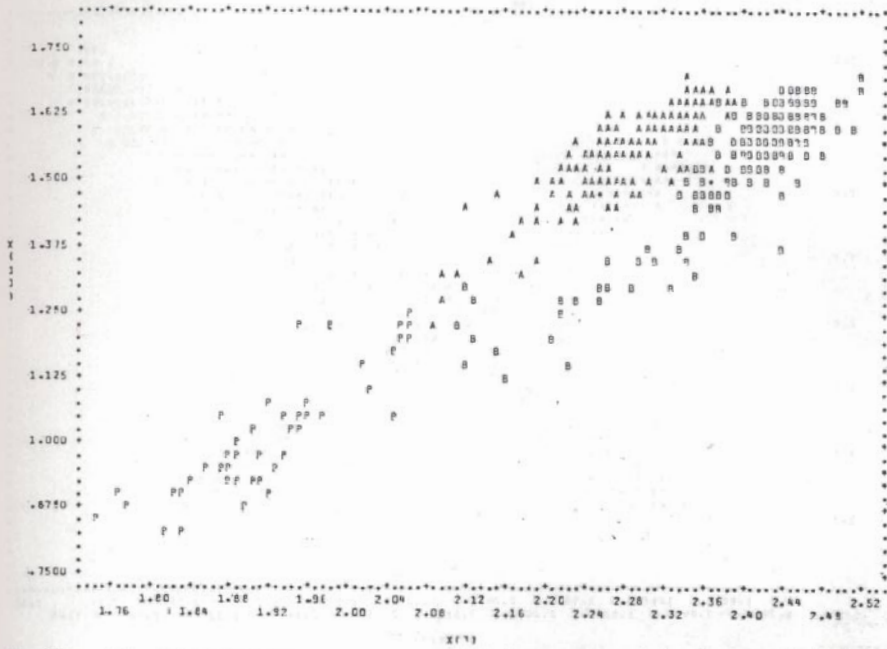


Fig. 35.— Relación entre el logaritmo de la longitud cloaca - curva de la cola recogida (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abcisas).

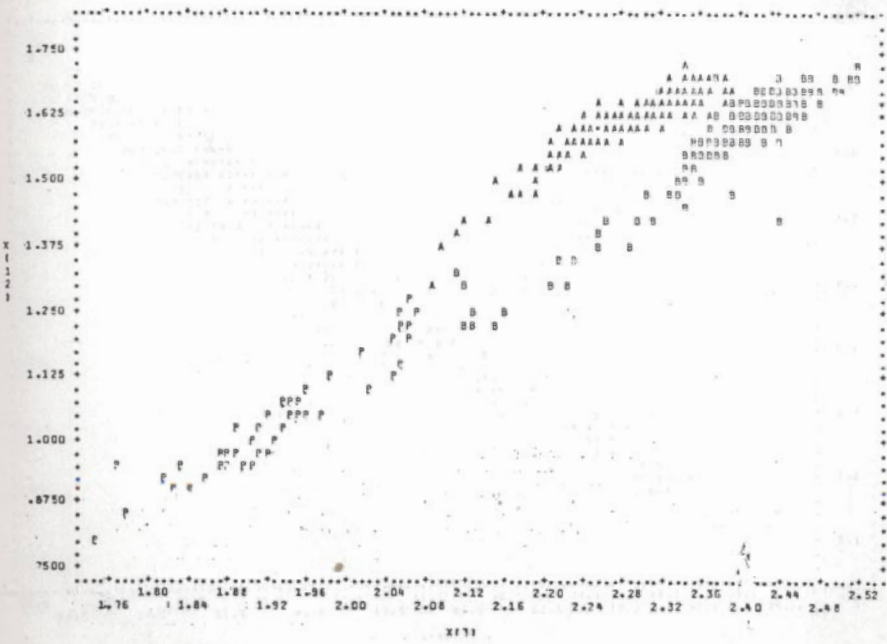


Fig. 36.— Relación entre el logaritmo de la distancia precloaca (ordenadas) y el logaritmo del espaldar (abcisas).

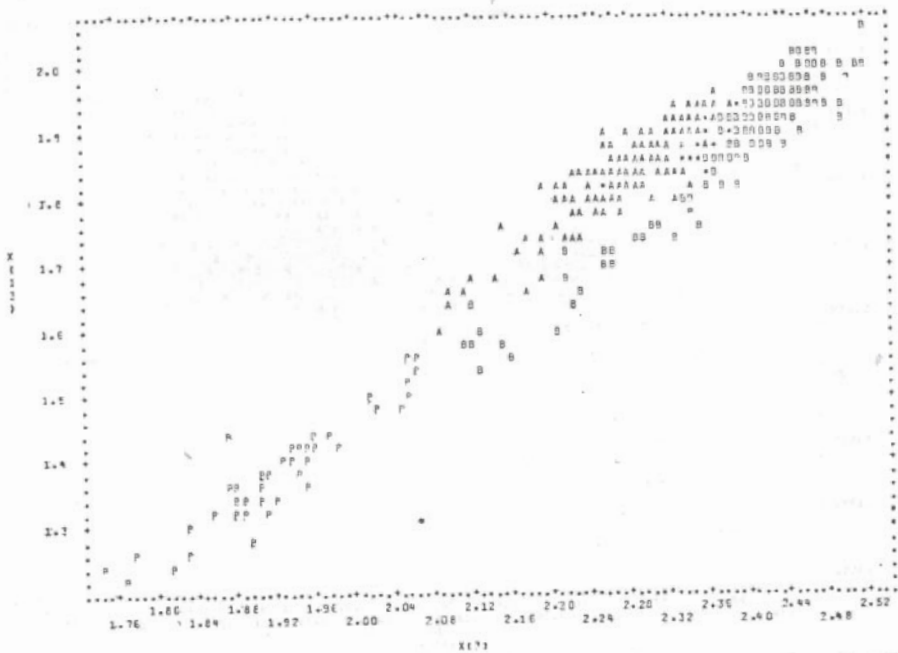


Fig. 37.— Relación entre el logaritmo de la longitud de la cola (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

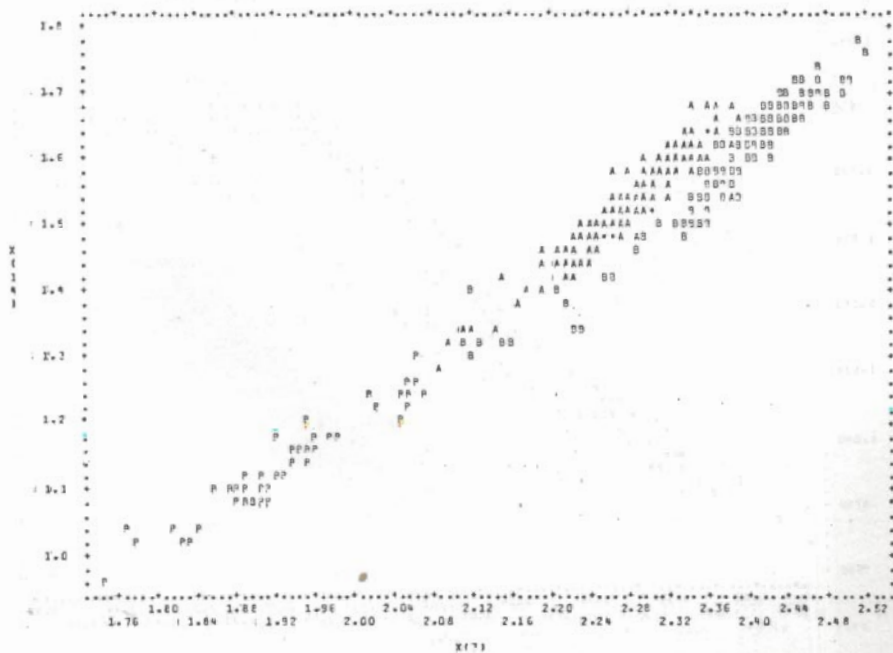


Fig. 38.— Relación entre el logaritmo de la distancia peto - espaldar (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

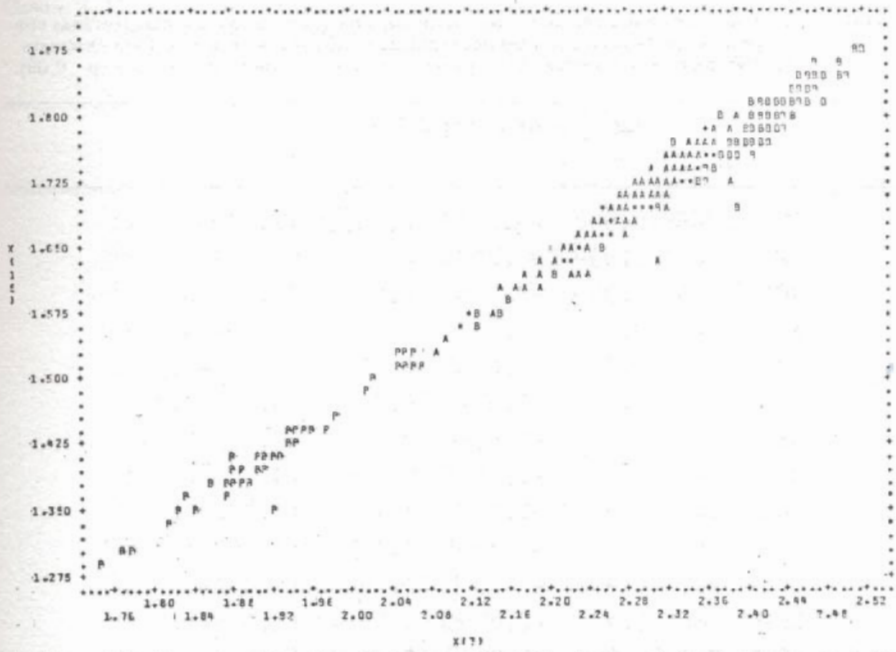


Fig. 39.— Relación entre el logaritmo de la longitud del pileo (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

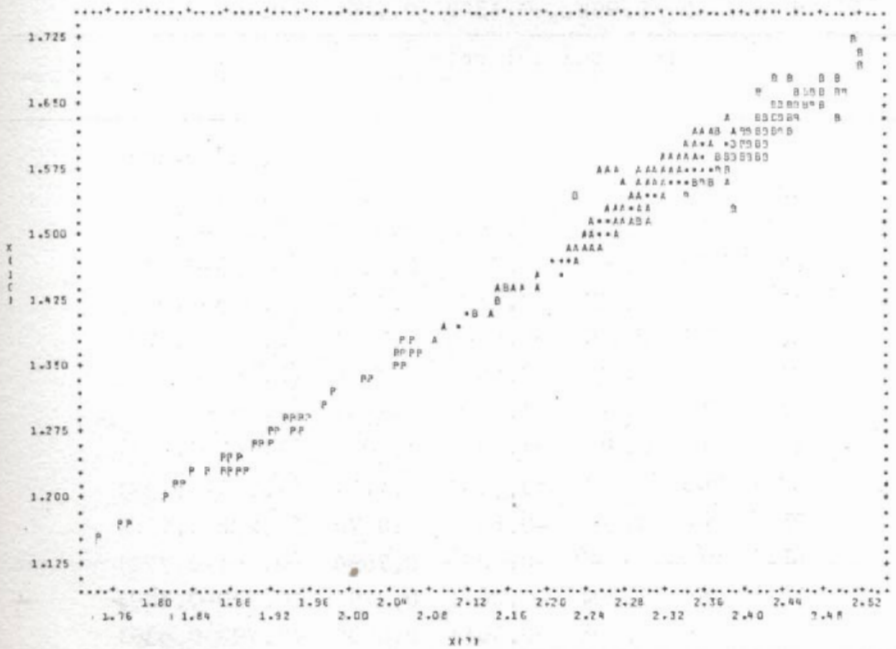


Fig. 40.— Relación entre el logaritmo de la anchura del pileo (ordenadas) y el de la longitud del espaldar (abscisas).

Cuadro 1. Correlaciones e índices de regresión de los logaritmos de las distintas medidas con respecto a los de las longitudes del espaldar y del peto, en machos. Para abreviaturas ver material y métodos. Entre paréntesis, intervalo de confianza de a ($p = 0,05$).

Longitud del espaldar					
	n	r	b	a	
P	266	0,998	-3,2747	2,7333	(2,712-2,754)
LP	267	0,999	-0,0074	0,9801	(0,973-0,988)
AC1	266	0,997	-0,0744	0,9161	(0,908-0,925)
AC2	267	0,998	0,0536	0,9125	(0,906-0,919)
AM	267	0,998	0,0538	0,9212	(0,914-0,928)
AF	266	0,997	-0,3772	0,9910	(0,982-1,000)
SF	267	0,990	-0,6369	0,9715	(0,955-0,998)
SA	267	0,979	-0,5646	0,8712	(0,849-0,893)
LCu	265	0,969	-1,1626	1,1266	(1,092-1,161)
x	266	0,988	-1,2481	1,1855	(1,163-1,208)
LCo1	259	0,988	-0,7390	1,1088	(1,080-1,122)
DEP	266	0,992	-0,8795	1,0414	(1,025-1,057)
LPil	261	0,996	-0,0412	0,7575	(0,749-0,766)
APil	261	0,994	-0,0938	0,7079	(0,698-0,717)
H	5	0,998	-0,1712	0,8866	(0,797-0,977)

Longitud del peto					
	n	r	b	a	
P	270	0,998	-3,2500	2,7873	(2,766-2,808)
AC1	270	0,998	-0,0654	0,9338	(0,927-0,941)
AC2	271	0,998	0,0650	0,9290	(0,922-0,936)
AM	271	0,999	0,065	0,9379	(0,933-0,943)
AF	270	0,998	-0,3688	1,0107	(1,003-1,018)
SF	271	0,990	-0,6284	0,9911	(0,974-1,008)
SA	271	0,982	-0,5552	0,8876	(0,867-0,908)
LCu	269	0,968	-1,1336	1,1405	(1,105-1,176)
x	269	0,988	-1,2392	1,2095	(1,187-1,232)
LCo1	263	0,988	-0,7135	1,1157	(1,095-1,137)
DEP	268	0,989	-0,8590	1,0570	(1,038-1,076)
LPil	265	0,996	-0,0279	0,7696	(0,761-0,778)
APil	265	0,994	-0,0811	0,7191	(0,710-0,729)
H	6	0,998	-0,0644	0,8601	(0,790-0,930)

Cuadro 2. Correlaciones e índices de regresión de los logaritmos de las distintas medidas con respecto a los de las longitudes del espaldar y del peto, en hembras. Para abreviaturas ver material y métodos. Entre paréntesis, intervalo de confianza de a ($p = 0,05$).

	n	r	Longitud del espaldar		
			b	a	
P	201	0,986	-3,2991	2,7246	(2,661-2,789)
LP	212	0,998	0,0023	0,9590	(0,951-0,967)
AC1	212	0,996	0,0594	0,8813	(0,871-0,892)
AC2	212	0,997	0,0563	0,9094	(0,900-0,919)
AM	212	0,998	0,0471	0,9248	(0,917-0,933)
SF	212	0,989	-0,7635	1,0246	(1,006-1,047)
SA	212	0,972	-0,6125	0,8815	(0,853-0,910)
LCu	211	0,979	-1,2779	1,2395	(1,204-1,275)
x	212	0,988	-1,4267	1,3287	(1,291-1,367)
LCol	199	0,956	-0,6756	1,1015	(1,053-1,150)
DEP	210	0,989	-0,8429	1,2341	(1,223-1,274)
LPil	212	0,994	0,0075	0,7406	(0,730-0,752)
APil	212	0,989	0,0165	0,6638	(0,650-0,677)
H	20	0,997	-0,1813	0,8914	(0,859-0,923)

	n	r	Longitud del peto		
			b	a	
P	203	0,988	-3,6102	2,9517	(2,888-3,015)
AC1	214	0,996	-0,0130	0,9180	(0,907-0,929)
AC2	214	0,997	0,0377	0,9468	(0,937-0,929)
AM	214	0,998	0,0274	0,9632	(0,995-0,971)
SF	214	0,990	-0,7876	1,0700	(1,049-1,091)
SA	214	0,976	-0,6397	0,9222	(0,894-0,950)
LCu	212	0,979	-1,3031	1,2904	(1,254-1,327)
x	213	0,990	-1,4601	1,3861	(1,359-1,413)
LCol	200	0,959	-0,7723	1,1804	(1,132-1,229)
DEP	210	0,985	-0,8550	1,0800	(1,282-1,234)
LPil	214	0,992	0,0050	0,7698	(0,757-0,783)
APil	214	0,985	0,0082	0,6886	(0,672-0,705)
H	20	0,998	-0,1747	0,9154	(0,889-0,942)

Por último nos queda comentar la altura H, que también es alométrica, haciéndose más plano el animal al crecer.

Entre las que presentan una alometría positiva, encontramos las siguientes:

Todas las medidas relacionadas con la cola, LC, X y LCol, crecen proporcionalmente al aumentar el tamaño, correspondiendo los coeficientes mayores a los machos.

La distancia espaldar-peto, DEP, también aumenta ligeramente con el tamaño.

Y por último el peso, como es lógico, aumenta proporcionalmente con el tamaño, aunque su coeficiente de alometría es significativa distinto de tres, que sería el esperado, lo que se explica por la clara alometría de las medidas de las anchuras y de la altura (cf. Collado, 1980; Mosimann, 1958; Pérez et al, 1979).

En algunas medidas se observan (cuadro 1 y 2) coeficientes distintos para ambos sexos, que indican un cierto dimorfismo sexual. Con objeto de detectar la significación de los mismos se hizo un análisis de covarianza entre las regresiones con respecto a los logaritmos de la longitud del espaldar de los de las distintas medidas de los ejemplares adultos.

Cuadro 3. Resultados del análisis de covarianza entre las regresiones para ambos sexos de los logaritmos de las distintas medidas respecto a los de la longitud del espaldar.

Medidas	Igualdad de pendiente		Igualdad de medias ajustadas	
	f	prob.	t	prob.
P	9,9321	0,0017	12,3205	0,0000
LP	93,6410	0,0000	19,3452	0,0000
AC1	1,9452	0,1638	-0,6622	0,5082
AC2	0,3822	0,5368	3,4853	0,0005
AM	4,7640	0,0296	-2,0049	0,0046
AF	24,8766	0,0000	10,7114	0,0000
SF	0,0783	0,7798	0,8169	0,4144
SA	24,2411	0,0000	6,7962	0,0000
LCu	0,0067	0,9347	-28,8679	0,0000
x	24,0524	0,0000	-47,9273	0,0000
LCol	16,2137	0,0001	-20,7462	0,0000
DEP	34,5845	0,0006	-13,9409	0,0000
LPil	25,3539	0,0000	-7,7086	0,0000
APil	38,8101	0,0000	-6,1619	0,0000

Los resultados se exponen en el cuadro 3.

La mayor parte de las medidas presentan dimorfismo sexual en las pendientes, este dimorfismo sexual se acentúa con el tamaño. Entre estas medidas podemos destacar: peto (LP), anchura máxima (AM), longitud y anchura del píleo (LPil, APil), anchura del peto a nivel de las femorales (AF) y naturalmente la distancia precloacal (X) y la longitud de la cola (LCol).

Del resto de las medidas casi todas presentan dimorfismo sexual al comparar las medias ajustadas de las regresiones.

De todas éstas, las más claras a la hora de separar el sexo en el campo, son las precloacales x y LCu. Siendo en los machos bastante mayores que en las hembras.

Esto viene corroborado por la disección de 218 ejemplares en los que el sexo estaba muy claro en 213 casos, los restantes eran individuos jóvenes y a simple vista la identificación del sexo era casi imposible. (Ejemplares menores de 11 cm).

La distancia precloacal parece ser un carácter sexual bastante generalizado dentro de los quelonios. (*Mauremys caspica*; Pérez et al, 1979; *Chelydra serpentina*, White y Murphy, 1973; Gibbons, 1969, en *Dermodochelys reticularia*; *Macrochelys temminckii*, Dobie, 1971).

Análisis de Componentes Principales

Para ver la relación de las medidas entre sí se realizó un análisis de componentes principales.

En un primer análisis se incluyeron todas las medidas brutas excepto la altura (H) que se había tomado en muy pocos ejemplares.

La varianza absorbida por cada eje del análisis y los factores de carga de las variables sobre dichos ejes se presentan en el cuadro 4.

Vemos que el primer eje, con el 88,8% de la varianza, representa principalmente el tamaño de los ejemplares, ya que está fuertemente correlacionado con todas las medidas.

Aplicando una rotación Varimax (cuadro 4) aparecen tres ejes con proporción de varianza mayor que 1. El primero de ellos presenta mayores correlaciones con las medidas del caparazón y el peso. Las medidas de la cola (LC, X y LCol) aparecen más correlacionadas con el segundo eje, y las medidas de la cabeza (LPil y APil) con el tercero.

Con objeto de eliminar la influencia del tamaño que, como ya hemos visto es la principal fuente de varianza, hicimos un segundo análisis con las medidas transformadas según la fórmula

$$y' = \frac{(y)^{1/a}}{LE}$$

Cuadro 4. Factores de carga y varianza absorbida por los primeros ejes en el análisis de componentes principales aplicado a las medidas sin transformar. Arriba: sin rotar. Abajo: rotación varimax.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5
P	0,901	-0,329	-0,065	-0,053	0,155
LE	0,956	-0,065	-0,080	0,189	0,033
LP	0,985	-0,147	-0,040	-0,042	-0,036
AC1	0,988	-0,080	-0,038	-0,035	-0,052
AC2	0,991	-0,096	-0,036	-0,029	-0,040
AM	0,991	-0,082	-0,039	-0,027	-0,058
AF	0,983	-0,140	-0,045	-0,041	-0,033
SF	0,977	-0,083	-0,023	-0,030	-0,030
SA	0,946	-0,174	-0,045	-0,076	-0,128
LCu	0,861	0,456	-0,120	-0,031	-0,006
x	0,889	0,403	-0,095	0,025	-0,136
LCol	0,901	0,253	-0,136	-0,172	0,226
DEP	0,933	0,020	-0,086	0,313	0,082
LPil	0,897	0,075	0,430	-0,001	0,020
APil	0,886	0,087	0,450	0,007	0,030
VP	13,256	0,662	0,457	0,181	0,131
P	0,865	0,248	0,315	0,123	0,091
LE	0,700	0,436	0,355	0,321	0,102
LP	0,802	0,404	0,391	0,144	0,113
AC1	0,762	0,456	0,401	0,152	0,106
AC2	0,773	0,446	0,402	0,155	0,101
AM	0,766	0,459	0,401	0,154	0,095
AF	0,798	0,411	0,387	0,147	0,110
SF	0,753	0,444	0,408	0,145	0,102
SA	0,789	0,366	0,365	0,114	0,102
LCu	0,365	0,853	0,322	0,117	0,066
x	0,406	0,811	0,349	0,152	0,028
LCol	0,496	0,654	0,317	0,120	0,458
DEP	0,611	0,476	0,348	0,520	0,085
LPil	0,459	0,367	0,792	0,125	0,083
APil	0,436	0,361	0,807	0,130	0,087
VP	6,790	3,873	3,036	0,619	0,331

Cuadro 5. Factores de carga y varianza absorbida por los primeros ejes en el análisis de componentes principales aplicado a las medidas transformadas. Arriba: sin rotar. Abajo: rotación varimax.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5
P	-0,524	0,470	0,059	0,132	-0,236
LP	-0,833	0,284	0,079	0,102	-0,136
AC1	-0,127	0,671	0,047	-0,197	0,420
AC2	-0,251	0,761	-0,058	-0,025	0,370
AM	-0,088	0,816	0,162	0,037	0,062
AF	-0,603	0,508	0,043	0,037	-0,197
SF	0,020	0,281	-0,347	0,805	-0,140
SA	-0,512	0,063	0,561	-0,340	-0,338
LCu	0,848	0,274	0,326	0,081	-0,094
x	0,838	0,223	0,346	0,105	-0,034
LCo1	0,727	0,320	0,407	0,173	-0,127
DEP	0,737	0,249	-0,135	-0,128	0,047
LPi1	0,397	0,518	-0,369	-0,247	-0,252
APi1	0,346	0,357	-0,562	-0,379	-0,309
VP	4,463	3,022	1,341	1,102	0,750
P	-0,144	0,216	0,195	0,925	0,102
LP	-0,421	0,438	0,092	0,277	0,244
AC1	0,048	0,129	0,229	0,070	0,049
AC2	-0,045	0,149	0,904	0,201	-0,002
AM	0,174	0,201	0,412	0,149	0,126
AF	-0,210	0,872	0,176	0,246	0,155
SF	0,039	0,057	0,047	0,051	-0,133
SA	-0,126	0,138	0,008	0,099	0,941
LCu	0,929	-0,125	-0,008	-0,033	-0,086
x	0,893	-0,195	-0,007	-0,187	-0,024
LCo1	0,917	0,022	-0,018	-0,012	-0,080
DEP	0,418	-0,078	0,029	-0,071	-0,190
LPi1	0,204	0,002	0,107	0,005	-0,077
APi1	0,087	-0,009	0,034	-0,027	-0,087
VP	3,018	1,162	1,133	1,114	1,080

donde α es el coeficiente de alometría de dicha medida con respecto a la longitud del espaldar (cuando los coeficientes eran distintos para cada sexo se tomó la media aritmética).

Con esta transformación las variables son adimensionales y por tanto independientes del tamaño.

En el cuadro 5 se expresa los resultados de este análisis.

En el primer eje, con un marcado carácter sexual y un 31,8% de varianza absorbida, tenemos a la longitud del peto, las medidas de la cola (LC, X y LCol) y la distancia espaldar-peto (DEP). En el segundo aparecen las anchuras, y en el cuarto aisladamente la longitud de la sutura de las femorales (SF). El resto de las medidas presentan correlaciones relativamente bajas con todos los ejes.

Aplicando la rotación varimax, tenemos a las medidas de la cola en el primer eje con un autovalor de más de 3, y el resto de las medidas cada una en un factor.

Como es lógico, el primer factor separa muy bien a los dos sexos, estando casi todos los machos en el semiplano positivo, y casi todas las hembras en el negativo.

Tamaño de los individuos de nuestra población

Aunque hemos dicho que los valores absolutos tienen poca importancia al hablar de reptiles, creemos que puede ser interesante saber cuáles son los tamaños máximos alcanzados. En el cuadro 6 se dan las medidas de los 6 machos y 6 hembras estudiados, y de 6 galápaguillos recién nacidos de nidadas observadas en cautividad.

Comparando estas medidas con las dadas en el único trabajo que conocemos de *P. vogli*, (Alarcón Pardo, 1969) vemos que los individuos de nuestra población alcanzan tamaños mayores que los de los llanos colombianos (el mayor macho era de 224 y la mayor hembra de 310). Esta diferencia puede deberse simplemente al reducido tamaño de la muestra colombiana, aunque no hay que descartar la posibilidad de una diferencia real en talla.

El único recién nacido en el trabajo antes citado se encuentra dentro del recorrido de nuestra muestra.

Variación estacional del peso

Así como la mayor parte de las medidas crecen sólo en un sentido, el peso de los galápagos, que está afectado por los depósitos de grasa y la condición general del individuo, presenta una marcada variación individual, pudiendo aumentar o disminuir.

Creemos interesante conocer si existe estacionalidad en dicha variación.

Cuadro 6. Dimensiones de los seis machos mayores, las seis hembras mayores y seis recién nacidos. Peso en gramos, medidas en milímetros.

P	IE	LP	AC1	AC2	AM	AP	SF	SA	ICu	x	LCol	DEP	LPil	APil	H
Machos															
1.650	242	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	84
1.500	242,5	198	123,8	164	170,5	89,4	46,9	30	47,2	48,4	79	41,1	60	40,1	-
1.650	243	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1.600	243	196	129,5	170,5	175	88,5	48,2	23,8	45,2	49,3	88	48,6	60,2	40,3	-
1.500	245	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1.525	246	203,5	135,8	163	175	91	49,7	29	44,3	46	86,4	45	62,8	42	-
Hembras															
3.950	315	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	111
3.500	316,5	271,5	159	219	220	122,9	55,6	39	43,8	48,4	92,5	52,4	77,1	49,5	-
4.200	318	275	167	218	227	125,7	51,5	41,6	45,3	47,4	96,2	52	69,4	46,8	-
3.600	320	265	158	212	219	122,7	57,4	45,3	42,5	45	110	54,4	69,8	47,4	-
4.450	329	285	165	220,5	226	128,5	63,6	39,3	48,2	51,6	113,4	56,5	74,1	49,7	-
4.500	331	282,5	169	223,5	233	127,2	63,4	40,7	48,9	50	102,2	58,4	75	50,8	-
Recién nacidos															
10,3	39,5	35,2	26,6	32,7	33,4	16,1	7,7	5,9	5,6	5	10,2	7,5	15,8	12,1	16,8
9,8	39,4	34,6	26	32,3	32,8	16	6,3	5,9	4,8	3,9	-	6,7	15,5	11,9	17,7
9,3	39	34,1	25,5	32,7	32,7	15,5	7,1	6,35	4	4,6	-	6,1	15,7	12	16,4
6,8	34,2	30,7	22,2	27,1	28,1	13,4	6,3	4,8	4,3	3,8	-	5,6	14	12,4	15,2
9,8	37,9	33,2	25,5	31	31,8	16,5	7,2	5,9	5,5	4,2	-	6	15,2	12	16,5
6,5	33,7	30	21,4	26,5	28	13,8	6,2	4,7	4,2	4,5	-	6,7	14,3	11	14,7

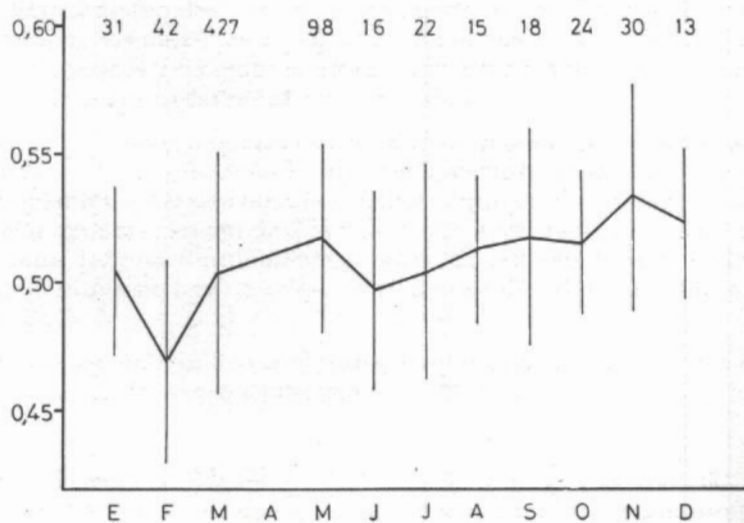
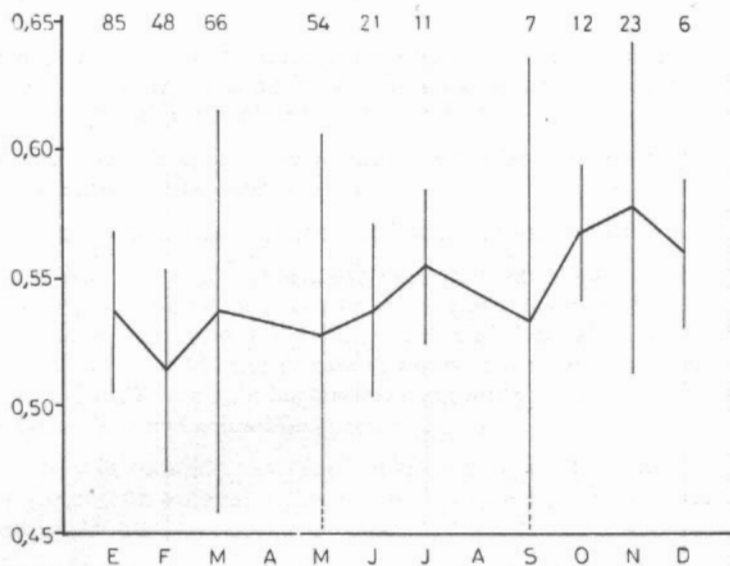


Fig. 41.— Variación a lo largo del año del índice de condición g. La línea poligonal une las medidas de los valores encontrados en cada mes. Los trazos verticales representan la desviación típica, llevada a uno y otro lado de la media. El número representa el tamaño de la muestra. Arriba = hembras. Abajo = machos.

Cuadro 7. Comparación mediante el test «t de Student» de los coeficientes de condición correspondientes a los distintos meses del año. En la parte superior se representan los machos y en la parte inferior de la matriz las hembras. El número superior representa los grados de libertad y el inferior el valor de t. + = p 0,05; ++ = p 0,01.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
E	-	71 3,856 ++	456 0,103	-	127 1,906	45 0,685	51 0,088	44 0,826	47 1,258	53 1,128	59 2,552	42 1,750
F	132 4,023 ++	-	467 4,401 ++	-	138 6,846 ++	56 2,285 +	62 3,083 ++	55 3,753 ++	58 4,164 ++	64 4,806 ++	70 6,244 ++	53 4,380 ++
M	149- 0,087	112 1,976 +	-	-	523 2,998 ++	441 0,548	447 0,003	440 0,752	443 1,297	449 1,160	455 3,353 ++	438 1,476
A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	137 0,946	100 1,290	118 0,569	-	-	112 2,140 +	118 1,687	111 0,596	114 0,064	120 0,489	126 1,756	109 0,352
J	104 0,079	67 2,479 +	85 0,011	-	73 0,472	-	36 0,483	29 1,268	32 1,509	36 1,686	44 2,724 ++	27 1,996
J	94 1,649	57 3,294 ++	75 0,728	-	63 1,065	30 1,417	-	35 0,731	38 1,056	44 1,074	50 2,412 +	33 1,462
A	-	-	-	-	-	-	-	-	31 0,417	37 0,218	43 1,598	26 0,924
S	90 0,424	53 0,892	71 0,186	-	59 0,068	26 0,243	16 0,714	-	-	40 0,309	46 1,146	29 0,356
O	95 3,180 ++	58 4,625 ++	76 1,364	-	64 1,716	31 2,734 +	21 1,162	-	17 1,203	-	52 1,753	35 0,839
N	106 3,986 ++	69 5,107 ++	87 2,146 +	-	75 2,542 +	42 2,457 +	32 1,043	-	28 1,393	33 0,394	-	41 0,747
D	89 1,611	52 2,794 ++	70 0,688	-	58 0,939	25 1,446	15 0,313	-	11 0,642	16 0,661	27 0,612	-

Disponemos de los datos de 1.482 galápagos (de 763 machos y 719 tomados a lo largo del año).

Para poder comparar individuos de distinto tamaño, en lugar del peso absoluto, se tomó un índice de condición que tiene en cuenta la longitud. Dado que, como hemos visto, el peso guarda una relación alométrica con la longitud del espaldar de la forma:

$$P = b LE^a$$

nos ha parecido oportuno utilizar como valor indicativo del estado de nutrición del animal el calculado según la fórmula

$$g = \frac{\text{Peso}^{1/a}}{LE}$$

El índice g es mayor en los individuos más pesados, es decir, los que a una longitud dada tienen mayor peso.

La constante a , vale para los machos 2,7246 y para las hembras 2,7333.

En la figura 41 se dan los estadísticos de los valores de g para cada mes.

Para detectar el posible cambio de la variación anual del peso ocasionado por la madurez sexual, hemos separado los ejemplares de pequeño tamaño de los grandes. El límite se ha puesto en 130 mm. de espaldar para los machos y 230 mm. para las hembras que, como veremos en el capítulo de reproducción, marca el comienzo de la madurez sexual. Debido al reducido número de machos jóvenes, hemos preferido no hacer uso de los resultados correspondientes a esta clase de edad tanto en machos como en hembras.

Se observa una clara variación a lo largo del año, con diferencias claramente significativas (cuadro 7).

Tanto en machos como en hembras se observa un mínimo de peso en febrero, y un máximo en noviembre. Más adelante compararemos estas variaciones con el ciclo anual de la especie.

CONCLUSIONES

El galápagos es un animal que presenta un crecimiento claramente alométrico.

Posee dimorfismo sexual en casi todas las medidas, sobre todo en las de la cola, siendo éstas en el macho mayores que en la hembra.

Se observa una clara estacionalidad en los valores del peso, con un máximo en noviembre y un mínimo en febrero, tanto en la hembra como en el macho.

REPRODUCCION

La reproducción es un aspecto fundamental en la biología de cualquier animal para garantizar la continuidad de la especie. Constituye asimismo un factor esencial en la dinámica poblacional.

Existen bastantes trabajos que hacen referencia a los ciclos sexuales de los quelonios, e innumerables notas que contienen datos sobre la puesta y comportamiento durante la cópula. La mayoría de ellos son trabajos realizados en Norteamérica, no obstante la bibliografía existente para Suramérica es relativamente abundante (Ojasti, 1971; Sexton, 1960; Medem, 1975; Larrea, 1948; Jackson y Awbrey, 1978; Fretey, 1976; Foote, 1978).

Datos de reproducción de *P. vogli* han sido publicados por: Alarcón Pardo (1969), Mondolfi (1965) y Blohm (1973).

MATERIAL Y METODOS

Ochenta y cinco machos y 133 hembras de los colectados en el hato El Frío de septiembre de 1977 a septiembre de 1978 se seleccionaron para estudiar la reproducción. Las capturas tuvieron lugar cada 15 días aproximadamente.

En el momento de su captura fueron sacrificados y en fresco se tomaron las siguientes notas:

- En todos los ejemplares el peso y la longitud del espaldar.
- En las hembras:
 - n°. y tamaño de los folículos, dividiendo a éstos en 4 clases:

Clase I	$\phi > 15$ mm.
Clase II	5 - 15 mm.
Clase III	< 5 mm.
Clase IV	cuerpos lúteos

- n^o, tamaño y peso de los huevos con cáscara.
- Estado en que se encontraban las trompas.

—En los machos:

- peso y medidas de los testículos.
- color y consistencia del testículo.
- estado de los epidídimos.

Se anotaron independientemente los datos del lado derecho de los del izquierdo.

Se efectuaron recorridos frecuentes por la sabana durante la época de puesta para coger las hembras que salían a poner. De cada una de ellas se anotaba la distancia del agua más próxima, la hora de captura y las dimensiones.

Se anotaban además las características de todas las puestas observadas, la mayor parte de ellas predadas.

De las hembras próximas a poner se sacaron los huevos y se enterraron para observar el tiempo de incubación. De una muestra de 68 puestas, 39 se enterraron en terreno arcilloso y el resto (29) en arena. A fin de evitar los predadores se protegieron con un armazón de tela metálica.

Las medidas se tomaron con un calibre de aproximación 0,05 mm, y los pesos con una balanza de resorte de 5 g. (caso de los testículos, etc) y de 50 g. (caso de los huevos con cáscara, etc.).

RESULTADOS

Tamaño de madurez sexual

Para determinar la madurez de los machos se tuvieron en cuenta dos cosas: el aspecto morfológico del testículo, y la presencia o ausencia de esperma en los epidídimos.

Según esto, y durante la época activa, el menor macho encontrado con las características de madurez fue de 130 mm de espaldar, longitud que se tomó como límite de madurez.

Se consideraron maduras las hembras que presentaban huevos en los oviductos, folículos de la clase I, II y/o cuerpos lúteos, e inmaduras las que sólo tenían folículos de la clase III durante todo el año.

De acuerdo con esto las hembras alcanzan la madurez sexual con una longitud de espaldar de aproximadamente 230 mm (ver fig. 42).

Ciclo espermatogénico

En los individuos inmaduros los testículos son de un color rosa pálido y los epidídimos se encuentran vacíos aún en la época activa. En los maduros, y en la época activa, presentan un color amarillento y los epidídimos se encuentran llenos de un líquido blanquecino, el líquido esper-

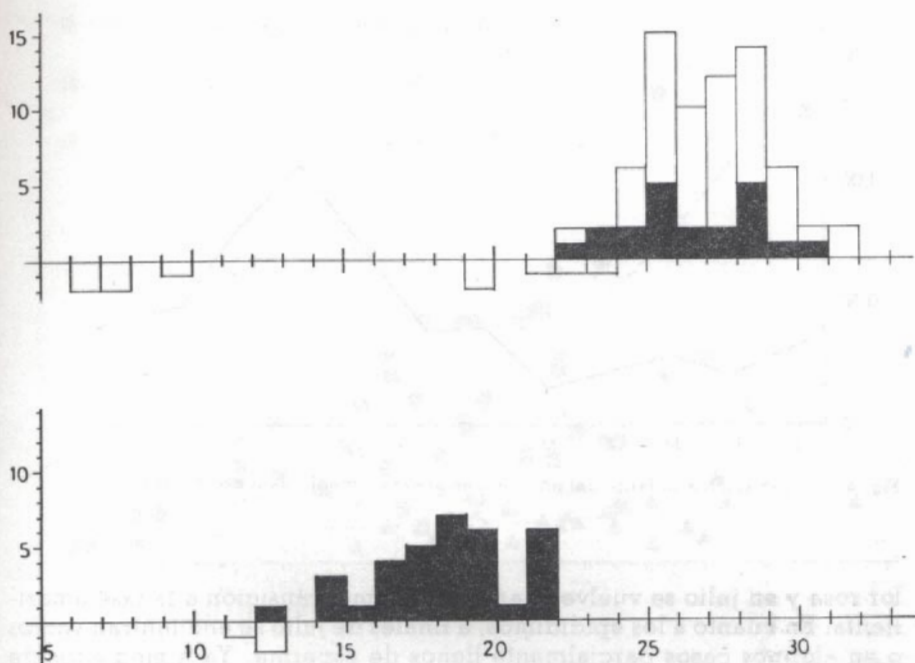


Fig. 42.— Distribución por tamaños (longitud del espaldar en cm.) de la muestra tomada para ver la madurez sexual. Arriba: hembras. Abajo: machos. Por encima del eje se representan los ejemplares maduros y por debajo los inmaduros. En las hembras maduras, los rectángulos rayados representan individuos que salían a poner.

mático. En la época inactiva presentan el mismo aspecto que los inmaduros.

A partir de aquí solo vamos a referirnos a los individuos maduros.

Si observamos la gráfica de la figura 43 vemos que a fines de julio el peso relativo de los testículos sufre un aumento, alcanza un máximo en septiembre y luego comienza a descender. En enero los valores son muy bajos y en febrero, marzo, abril y mayo son mínimos. La longitud relativa del testículo sigue el mismo proceso. Tanto el aumento en peso como en longitud lo interpretamos como un comienzo de actividad en el testículo. No hemos hechos cortes histológicos que comprueben esta hipótesis, pero en otros trabajos (Robinson y Murphy, 1978 en *Trionyx spiniferus spiniferus*; White y Murphy, 1973 en *Chelydra serpentina serpentina*; Moll y Legler 1971 en *Pseudemys scripta*), se observa que las variaciones de los pesos en el testículo reflejan los cambios histológicos, y que el aumento en peso y longitud se corresponde con el inicio de la producción de esperma.

El aspecto externo del testículo también varía a lo largo del año. De agosto a diciembre presenta un color amarillento, en enero pasa a un co-

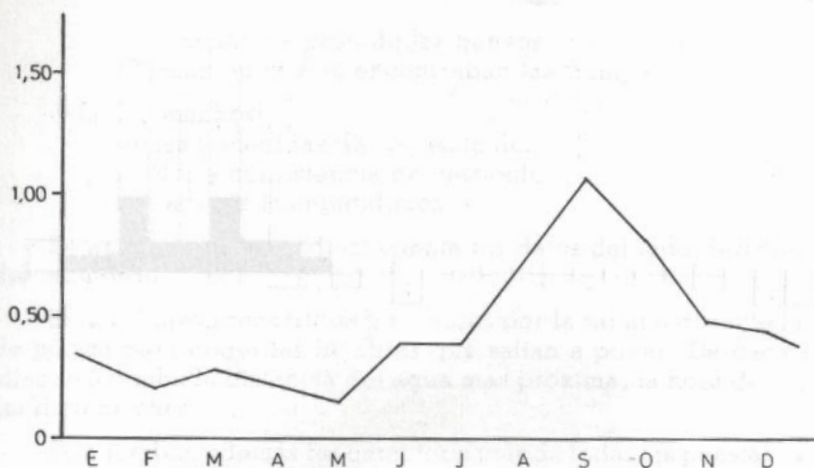


Fig. 43.— Variación a lo largo del año del peso relativo medio de los testículos.

lor rosa y en julio se vuelve anaranjado como transición a la fase amarillenta. En cuanto a los epidídimos, a finales de julio se encuentran vacíos o en algunos casos parcialmente llenos de esperma. Ya a mediados de agosto todos los machos diseccionados tenían los epidídimos llenos, a finales de diciembre, en la parte distal todavía se conserva esperma y a primeros de febrero están vacíos (ver cuadro 8).

En la figura 44 se dan las gráficas de los pesos del testículo en relación con la longitud del espaldar, para tres épocas del año: 1) Medios de agosto hasta mediados de diciembre; 2) enero a principios de julio; 3) segunda quincena de diciembre y segunda quincena de julio.

Cuadro 8. Variación del color del testículo y estado de los epidídimos a lo largo del año.

Vacíos	Parci. llenos	lentos	Amari- llos	Anaran- jados	Rosados	Fecha
1	2	2	2	3	-	22-7/9-8
1 ⁺	1	13	11	4	-	9-8/16-12
-	10	1	6 ⁺⁺	-	5	25-12/9-1
28	2	-	-	10	19	3-2/4-8

+ Es un ejemplar pequeño y probablemente inmaduro.

++ Los testes presentan unas manchitas blancas.

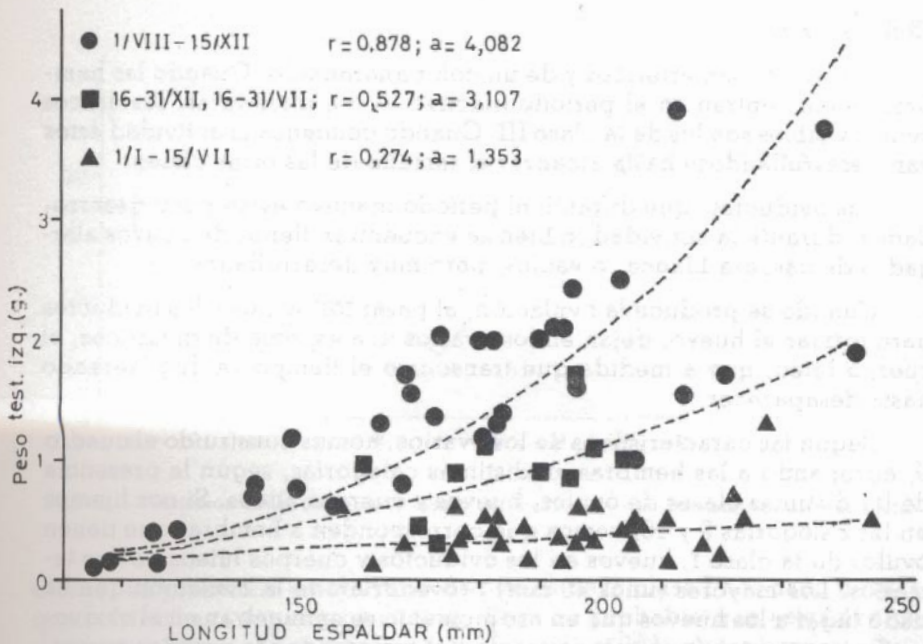


Fig. 44.— Relación entre el peso del testículo izquierdo y el tamaño del macho en tres épocas diferentes del año.

Se observa claramente la gran diferencia de peso relativo de los testículos entre los ejemplares de los dos primeros grupos, ocupando el tercer grupo una posición intermedia.

Ajustando a cada uno de los tres grupos ecuaciones de la forma $P = b LE^a$ se encuentran valores de a de 4,082, 1,353 y 3,107 respectivamente.

El tercer grupo parece representar una fase intermedia en la que el peso del testículo es proporcional al cubo de la longitud espaldar.

Los valores distintos de 3 de los otros dos grupos sugieren quizás variaciones de tipo hormonal a partir de un tamaño determinado. Los valores estimados correspondientes para una longitud de espaldar de 20 mm en las tres épocas son muy próximos, por lo que parece que la madurez sexual se alcanza en un punto posterior, que coincidiría con el valor de 130 mm que hemos dado antes.

De todo esto concluimos que el ciclo está dividido en dos fases: una activa, que comienza a finales de julio y acaba a mediados de diciembre (aunque puede conservar esperma en los epidídimos hasta mediados de enero), y una época inactiva que abarca el resto del año.

Los periodos de transición son cortos, encontrándose uno en la segunda quincena de julio y otro en la segunda quincena de diciembre.

Ciclo ovárico

Los óvulos son esféricos y de un color anaranjado. Cuando las hembras se encuentran en el periodo inactivo, o son inmaduras, los únicos óvulos visibles son los de la clase III. Cuando comienza la actividad éstos van desarrollándose hasta alcanzar el tamaño de las otras clases.

Los oviductos, que durante el periodo inactivo están poco desarrollados, durante la actividad, o bien se encuentran llenos de huevos alargados de cáscara blanca, o vacíos, pero muy desarrollados.

Cuando se produce la ovulación, al pasar los óvulos a los oviductos para formar el huevo, dejan en los ovarios una especie de cicatrices, el cuerpo lúteo, que a medida que transcurre el tiempo va degenerando hasta desaparecer.

Según las características de los ovarios, hemos construido el cuadro 9, agrupando a las hembras en distintas categorías, según la presencia de las distintas clases de óvulos, huevos y cuerpos lúteos. Si nos fijamos en las categorías 9 y 10, vemos que corresponden a hembras que tienen óvulos de la clase I, huevos en los oviductos y cuerpos lúteos de dos tamaños. Los mayores (unos 10 mm) provendrían de la ovulación que ha dado lugar a los huevos que en ese momento se encuentran en el oviducto. Los pequeños (que son un tercio del tamaño de los grandes aproximadamente) provendrían de una ovulación anterior (inicialmente tendrían el tamaño de los grandes, pero al pasar el tiempo se han ido reabsorbiendo). Por lo tanto estas hembras ya han experimentado dos ovula-

Cuadro 9. Características de los ovarios. Los números correspondientes a las casillas de los meses son las hembras que hay en cada categoría. En el resto de las casillas están las medidas del número de óvulos de clase I, II, huevos (h) y cuerpos lúteos de los dos tamaños (CI = grandes, CII = pequeños).

Categ.	II	I	H	CI	CII	N	D	E	F	M	M	J	J	A	S	O	Total
1	0	0	0	0	0	-	-	-	-	5	9	2	-	1	1	-	18
2	25,14	0	0	0	0	-	-	-	1	-	1	-	8	-	-	-	15
3	23,43	14,89	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	7
4	6	0	11,5	11,5	0	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	3
5	0	13,71	14,43	14,43	0	1	3	2	-	-	-	-	-	-	-	1	7
6	13,86	14,71	14,57	14,57	0	4	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	7
7	19,5	17,5	0	16	0	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2
8	6,5	0	14,5	14,5	5,5	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2
9	2,5	12,5	17	17	6,5	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2
10	0	14,28	15,33	15,33	8	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	7
11	0	0	15,75	15,75	8,1	-	-	2	30	-	-	-	-	-	-	-	32
12	0	0	13,38	13,38	0	-	-	4	4	-	-	-	-	-	-	-	8
13	0	0	0	20,71	-	-	-	2	1	4	-	-	-	-	-	-	7

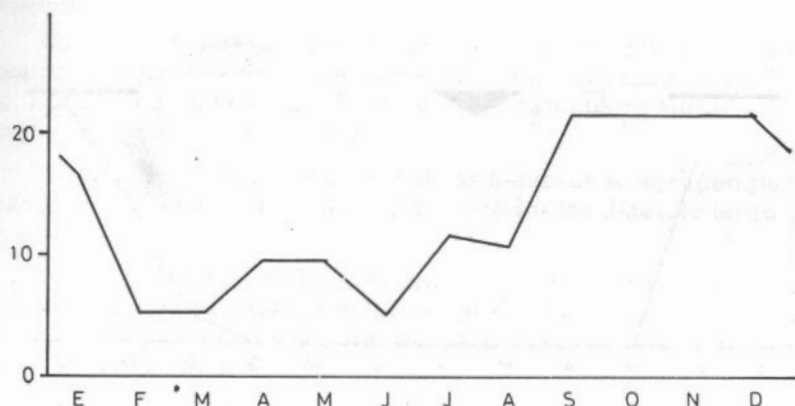


Fig. 45.— Variación anual del tamaño medio del óvulo mayor en las hembras diseccionadas.

ciones. La presencia en el ovario de óvulos de la clase I nos hace pensar que sufrirán una tercera ovulación. Es poco probable que estos óvulos degeneren, pues ello supondría que en enero el 36% de las hembras tendrían óvulos de la clase I que iba a degenerar.

El crecimiento de los folículos comienza a primeros de julio. Los primeros que alcanzan el tamaño de la clase I lo hacen a finales de septiembre, y los últimos en desaparecer a finales de enero (fig. 45). Los primeros huevos en el oviducto aparecen a finales de febrero (fig. 46). A partir de esta época sólo se observan folículos de la clase III; ocasionalmente se han encontrado algunos de la clase II en mayo, pero su consistencia blanda y su color rojizo hacen suponer que hubieran sido reabservidos.

A primeros de marzo, un mes después de que desaparezcan los últimos huevos, todavía se observan cuerpos lúteos, lo que hace pensar que tardan por lo menos un mes en desaparecer (cuadro 9).

Migración de huevos

En algunos casos nos encontramos con migraciones de los huevos de uno a otro oviducto. Este hecho se comprobó al ver que el número de cuerpos lúteos no se correspondía con el número de huevos en los oviductos de ese mismo lado, por lo tanto ha habido óvulos que han pasado de un ovario al oviducto del lado contrario.

Hemos tomado nota de nueve casos en los que sucedía, pero es probable que suceda en muchos más, ya que el número de cuerpos lúteos de un lado en bastantes hembras era mucho mayor que en el otro.

Este fenómeno ha sido descrito en otras especies (Moll y Legler, 1971; Dobie, 1971; Plumer, 1977; Williams y Marion, 1978). Moll y Le-

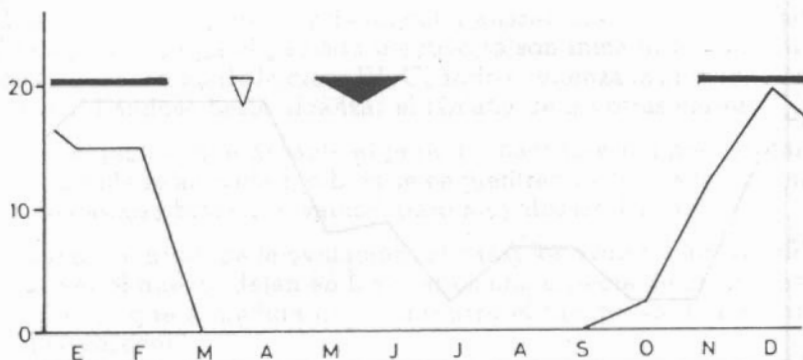


Fig. 46.— Variación a lo largo del año del número medio de huevos con cáscara en los oviductos de las hembras diseccionadas. El triángulo blanco indica la fecha de aparición de los primeros galapaguillos en la sabana. La línea negra representa el periodo de puesta observado.

gler (1971) sugieren que este fenómeno se debe al azar tal como dice Tinkle (1959 en Moll y Legler 1971). Nosotros creemos que puede deberse a una mejor distribución de los huevos en el espacio disponible en los oviductos, como indica Legler (1958 en Moll y Legler, 1971).

Comportamiento de celo

Durante la época de celo y al atardecer (18-19 horas), cuando los galápagos están aprovechando las últimas horas de sol, se observa una actividad que no se da durante el resto del año. Tanto los machos como las hembras entran y salen del agua repetidas veces. Los machos persiguiendo a las hembras y olisqueándoles la zona de la cloaca. En algunos casos la hembra con la pata trasera golpea el hocico al macho y éste se tira al agua dejándola sola. En otros, los dos se introducen en el agua y entonces de vez en cuando se ven sobresalir los caparazones de los dos galápagos, uno detrás de otro, o bien uno de ellos describe círculos alrededor del otro. Es probable que después de este proceso tenga lugar la cópula, pero en estos casos no llegamos a observarla.

Disponemos de dos datos de cópula, uno de primeros de julio de 1978, vista por E. Torres, ayudante nuestro, en la que sólo se veían las dos cabezas muy juntas una detrás de otra; el otro es del 2-8-78, también vimos las dos cabezas que se sumergían a intervalos y cuando salían alargaban mucho el cuello.

Puestas

Periodo de puesta. La primera hembra encontrada en la sabana que iba a poner fue del 10 de noviembre, y las tres últimas del 5 de marzo. La época de puesta, por lo tanto, dura casi cuatro meses y comienza con el inicio de la época seca.

No hay fechas concretas en que las hembras se agrupen para efectuar la puesta en común, sino que salen todos los días a lo largo de toda la época.

Alarcón Pardo (1969) encuentra que *Podocnemis vogli* en el Llano colombiano sale a finales de octubre y acaba a principios de enero, o sea que se adelanta un mes y la duración del periodo de puesta es menor que la encontrada por nosotros.

Número de puestas. El hecho de que las hembras tengan tres ovulaciones indica que efectúan tres puestas por regla general. Si nos fijamos en el cuadro 9, vemos que en la categoría 9 hay cuatro hembras que incluso podrían efectuar una cuarta puesta.

La bibliografía sobre puestas múltiples en los quelonios es bastante abundante. (Robinson y Murphy, 1978 en *Trionix spiniferus*; Cox y Marion, 1978 en *Sternotherus minor*; Iverson, 1977 en *Sternotherus odoratus*, *Kinosternon bauri*, *Kinosternon subrubum*; Gibbons, 1969 en *Deirochelys reticularia*; Jackson y Jackson en Iverson, 1977 en *Chrysemys concinna*; Ernst y Barbour en Iverson, 1977 en *Trionix muticus*; Moll y Legler, 1971 en *Pseudemys scripta*).

Alarcón Pardo (1969) menciona dos puestas al año para el *Podocnemis vogli* en Colombia. Sus datos parecen estar basados principalmente en informaciones, y no se puede descartar la posibilidad de una tercera o cuarta puesta. Si la regla general son dos puestas, esto se debe sin duda al menor periodo de postura.

Sitio de puesta. Los sitios de puesta son generalmente bajíos de textura arcillosa. La distancia al agua puede variar desde dos metros hasta, en algunas ocasiones, un km.

Se han encontrado nidadas predadas en terreno arenoso pero dudamos que los huevos llegaran a eclosionar. De una muestra de 68 puestas enterramos 39 en terreno arcilloso y 29 en arenoso, de estas últimas no llegó a salir ningún galapaguillo, tan sólo encontramos tres embriones muertos en un estado bastante avanzado. La explicación a este fenómeno podría ser que con la arena no se forma un verdadero tapón (ver apartado de construcción del nido) y por lo tanto debajo no queda una cámara con los huevos, como ocurre normalmente, y al sobrecalentarse la arena no salga adelante por un exceso de temperatura y sequedad.

Mondolfi (1955) observa que las posturas se efectuaban en los bancos de sabana y Alarcón Pardo (1969) dice que las hembras escogen tie-

rras altas para poner, ya que al llegar las lluvias, con la humedad los huevos podrían pudrirse.

Nosotros, después de la observación de más de 100 nidos predados en la sabana, hemos visto que sólo algunos estaba en bancos y la mayoría en bajíos. Un sitio donde es frecuente también ver nidadas es el borde de los caminos.

El banco tiene una textura arenosa y el bajío arcillosa, hecho que viene a corroborar nuestra conclusión.

La afirmación de Alarcón Pardo de que eligen sitios altos para evitar que los huevos se pudran, nos parece discutible ya que, por lo menos en Apure, al llegar las primeras lluvias el embrión está muy desarrollado y es al humedecerse el tapón con el agua cuando puede romperlo y salir.

Comportamiento durante la puesta. Para la construcción del nido, la hembra expulsa líquido por la cloaca abundantemente para ablandar la tierra, y con las patas de atrás alternativamente va cavando

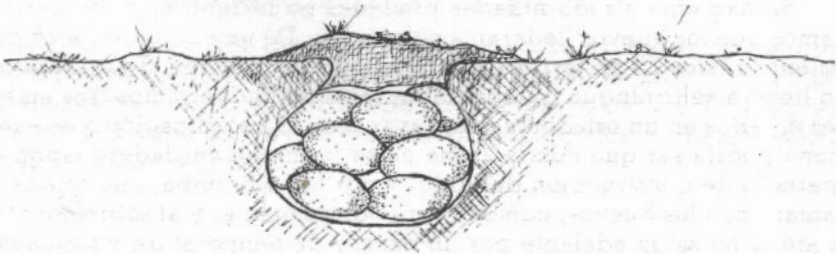
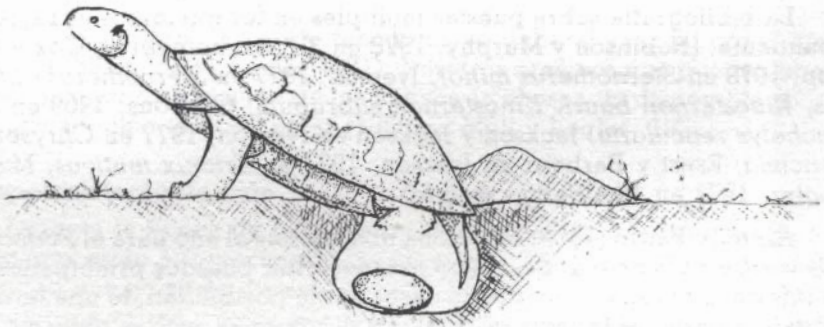


Fig. 47.— Arriba: galápaga poniendo. Abajo: esquema de una nidada. Nótese la concavidad más pronunciada en la parte anterior del nido.

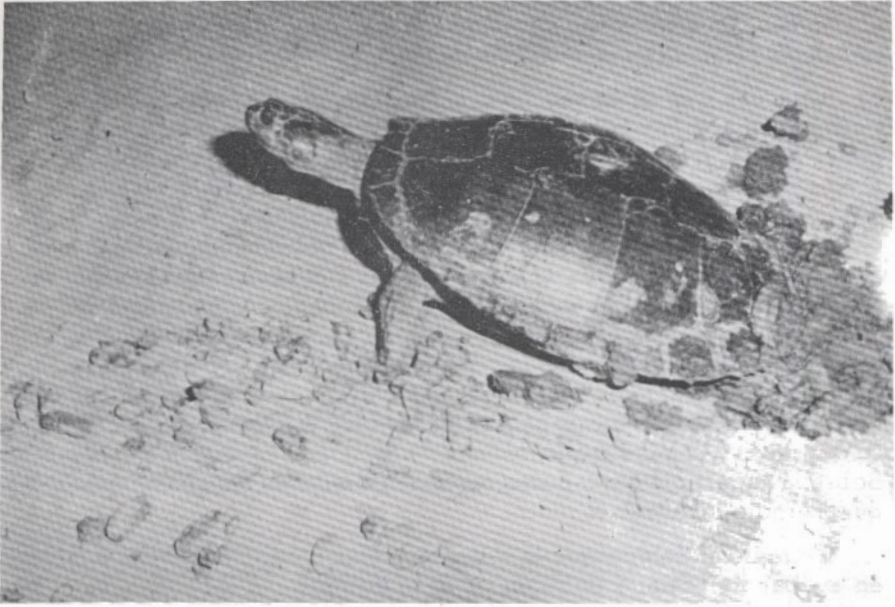


Fig. 48.— Hembra de galápago poniendo. Foto Universidad Simón Bolívar.

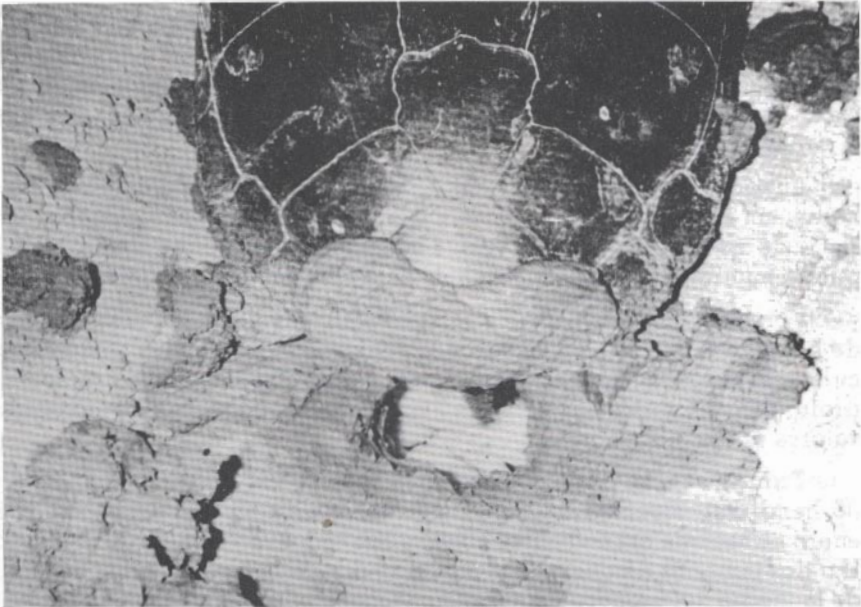


Fig. 49.— Detalle de la puesta de la foto anterior. Foto Universidad Simón Bolívar.

el agujero. En este estado encontramos tres hembras que al vernos dejaron de cavar y salieron huyendo.

Una vez que el hueco tiene la profundidad necesaria, la hembra permanece con la parte del caparazón un poco enterrada y comienza a poner (fig. 47). Sólo encontramos un individuo en esta situación, lo retiramos y vimos que había puesto algunos huevos. Al dejarlo en su sitio siguió poniendo. Cuando caía el huevo lo empujaba con la cola y lo colocaba en sitio adecuado. Una vez terminado el proceso comenzó a tapar el agujero. Siempre con las patas de atrás y alternativamente, del montón de barro que había sacado antes, arrancaba pedazos que iba colocando en el agujero, hasta hacer un tapón compacto en la boca del hueco. Durante todo el proceso la cola permanecía dentro del hueco, seguramente como punto de referencia. A continuación pisoteó el tapón hasta dejarlo apretado, rasguñando incluso los alrededores y arrancando las hierbas. Al acabar salió andando con la parte posterior embarrada. Sobre la superficie del tapón quedaban huellas de las uñas, único rastro que permite localizar el nido.

Durante el tiempo que la estuvimos observando tardó doce minutos en acabar de poner y ocho en tapar el agujero.

Hora. La hora de salida es el atardecer. Todas las hembras que encontramos en la sabana (98) lo fueron a partir de las 17 h. Tres estaban haciendo el agujero a las 18,05; 18,35 y 19,05; dos lo estaban tapando a las 20 y a la 1. La que encontramos poniendo, lo fue a las 21,25 horas.

En todos los casos, menos en uno, estaban poniendo cuando ya no había luz. Creemos que las hembras empiezan a salir del agua al atardecer y cuando oscurece es cuando comienza la puesta, dependiendo, por tanto, la distancia al agua del lugar de la puesta de la hora en que salió a la sabana.

Encontramos una hembra en plena sabana camino del agua a las 12 horas; sin embargo no observamos que tuviera el caparazón embarrado, señal de que ya hubiera puesto. Según informes de los llaneros se las puede encontrar poniendo también a primeras horas de la mañana.

Forma del nido. El nido es un hueco excavado en el suelo en forma de bolsa con una de las paredes más cóncava de las otras. La boca es circular y más estrecha que la base, suele medir de 6 a 8 cm de diámetro, la profundidad viene a ser de unos 7 a 10 cm., aunque se han encontrado valores entre 5,5 y 10 cm.

Tamaño de la puesta. Potencial reproductivo. De una muestra de 36 hembras colectadas durante los meses de noviembre, diciembre y enero en las que eran visibles huevos con cáscara y óvulos de la clase I y II o dos tamaños de cuerpos lúteos y óvulos de la clase I, hemos calculado la media del número de huevos que pone en cada puesta. Los resultados se expresan en el cuadro 10. La segunda puesta es significativamente más productiva que la primera.

Cuadro 10. Media del número de huevos por hembra en cada una de las tres puestas.

	nº huevos	nº hembras	DT
1ª puesta	13	34	4,26
2ª puesta	14,96	29	3,14
3ª puesta	14,2	20	5,73

Sesenta y siete hembras fueron colectadas con huevos en los oviductos. En el cuadro 11 se indican correlaciones y distintos parámetros estadísticos de algunas variables consideradas.

Cuadro 11. Correlaciones y estadísticas para los distintos parámetros del huevo. A: anchura, L: longitud, P: peso, N°: número de huevos, LE: longitud de espaldar de la hembra, M: media, DT: desviación típica.

	A/L	P/A ² L	Fecha	L	A	P	Nº	LE
A/L	1,000							
P/A ² L	-0,248	1,000						
Fecha	-0,169	0,021	1,000					
L	-0,167	-0,005	0,259	1,000				
A	0,505	0,164	0,117	0,766	1,000			
P	0,159	0,398	0,166	0,811	0,815	1,000		
Nº	0,331	0,105	-0,066	0,079	0,286	0,269	1,000	
LE	0,267	0,102	0,005	0,528	0,663	0,643	0,406	1,000
M	0,630	0,006		42,197	26,563	18,416	13,522	270,992
DT	0,024	0,001		2,256	1,612	3,193	2,642	19,740

Vemos que el tamaño de la puesta está correlacionado significativamente con el tamaño de la hembra ($p < 0,01$) al igual que en otros quelonios (*Sternotherus minor*, Cox y Marion, 1978; *Sternotherus odoratus*, Iverson 1977; *Trionyx muticus*, Plummer 1977; *Pseudemys scripta*, Moll y Legler 1971), sin embargo no está correlacionado con la fecha.

El potencial reproductor lo definimos como el nº de huevos que es capaz de poner una hembra por término medio en un año. En nuestro caso tiene un valor de 42,16.

Tamaño del huevo. El tamaño del huevo varía mucho de un ejemplar a otro. Viendo el cuadro 11 de correlaciones, observamos que con la longitud del espaldar están correlacionados significativamente ($p < 0,01$) la longitud, anchura y peso. O sea, que las hembras más grandes ponen los huevos mayores.

Con la fecha sólo se correlaciona la longitud ($p < 0,05$) por lo tanto los últimos huevos en ponerse son los más largos.

Con el tamaño de la nidada se correlaciona la anchura y el peso ($p < 0,05$), o sea que cuanto más grande es la nidada más pesados y anchos son los huevos.

La densidad ($p/A^2 L$) de cada huevo se correlaciona solamente con el peso ($p < 0,01$). Esto no lo explicamos como una mayor densidad para los huevos más pesados, sino como un cambio de forma del huevo que con las mismas dimensiones es capaz de contener más substancia, o sea tendería a rellenar el paralelepípedo, teniendo los extremos más redondeados.

Se hizo un análisis de componentes principales de las distintas medidas y se vio que el 42% de la varianza era absorbida por el primer eje que engloba casi exclusivamente la longitud del espaldar de la hembra. La fecha está aislada en un eje y el tamaño de la puesta con algo del peso en otro. El resto de la longitud del espaldar está sola en un eje.

Tiempo de incubación y eclosión de los huevos. Se enterraron, como dijimos anteriormente, 68 nidadas, de las cuales 29 no llegaron a eclosionar (en terreno arenoso). Las 39 restantes (en terreno arcilloso) salieron adelante. De un total de 621 huevos enterrados eclosionaron 125, lo que nos da un 48% de nacimientos, cifra que nos parece algo baja. Debe tenerse en cuenta que los huevos pueden sufrir con el traslado y que nunca llegan a ser enterrados exactamente igual a como lo haría una galápaga.

Blohm (1973) en un experimento de incubación artificial de huevos de *P. vogli* encuentra que enterrándolos en 4 capas la eclosión era de un 100% en la superior, 80%, 40%, 0% en las restantes. Esto nos da un promedio del 55%, algo superior al encontrado por nosotros.

El periodo de incubación para nuestras nidadas oscila entre tres meses y tres meses, 22 días.

Blohm da los siguientes periodos: 127, 127, 129, 143, 147, 147 días, datos que indican una duración mayor que la que encontramos.

En algunas nidadas observamos que a pesar de haber un agujero en el tapón, los galapaguillos permanecían un periodo de tiempo antes de salir. El caso de mayor permanencia en el nido observado por nosotros fue de 11 días, pero es probable que sea mayor ya que el nacimiento puede pasar inadvertido al observar las nidadas.

Moll y Legler (1971) en *Pseudemys scripta* encuentran que este periodo dura de 7 a 8 semanas.

La permanencia en el nido tras nacer favorecería a las nidadas puestas en noviembre, que tendrían que salir a mediados de marzo, justo en la época más seca. Los galapaguillos morirían por falta de agua; sin embargo si permanecen dentro del nido hasta que las primeras lluvias mojen el tapón, pueden sobrevivir y salir cuando las condiciones del medio les son favorables. También explicaría el hecho de que la mayoría de los galapaguillos aparecieran más o menos al mismo tiempo (abril, mayo). Esto no supone que unos tendrían un periodo de incubación mayor, sino que unos permanecen en el nido más tiempo que otros.

Predación. Los predadores observados fueron: caricare (*Caracara plancus*), zorro (*Cercocydon thous*), tejú o mato (*Tupinambis teguixin*) y el hombre. Las hormigas en el caso de que los huevos estén cascados se los comen hasta dejarlos huecos.

En el cuadro 12 expresamos los datos obtenidos de la observación de 83 nidadas preparadas.

Cuadro 12. Relación de los principales predadores de las nidadas de *Podocnemis vogli*.

Predador	nº nidadas comidas	%
Caricare	48	55,17
Zorro	22	25,28
Mato	9	10,34
Hombre	4	4,36
Total	83	

El criterio para determinar cuál había sido el predador está basado en la manera de cómo quitan el tapón y cómo dejan las cáscaras del huevo una vez comido.

Las caricares generalmente se encontraban presentes comiéndose los huevos. En caso contrario, si el tapón de la puesta estaba entero y los huevos con un agujero o rotos en dos partes pero sin estrujar, consideramos que estaban comidos por ellos.

Los zorros comían las nidadas de noche localizándolas probablemente por el olor de la orina, o, como en algunos casos que observamos, siguiendo a las hembras. Sólo disponemos de una observación directa de un zorro comiéndose la nidada, en el resto de los casos nos atuvimos al tapón deshecho, debido a que el zorro escarba hasta romperlo. La mayoría de las veces sus huellas quedaban impresas en el barro. Bisbal (1979) encuentra que en el análisis de 99 estómagos 4 contenían huevos de galápagos.

Los matos dejan las cáscaras muy estrujadas. De nueve casos, en uno se encontraba comiendo, en otros dos se veían huellas frescas y el resto nos atuvimos al estado de las cáscaras.

El hombre quita el tapón y se lleva los huevos sin dejar ninguna cáscara.

Las primeras nidadas que enterramos fueron comidas por un caracara a pesar de que no presentaban las características externas de una nidada natural. En vista de esto adoptamos la precaución de proteger todas las nidadas criadas artificialmente con malla metálica, a pesar de esto fueron objeto de predación por parte de una pareja de rabipelados (*Didelphis marsupialis*) que se habían cebado en ellas entrando por un agujero de la malla.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La selección natural actúa favoreciendo la reproducción en determinados periodos del año, a determinada edad y dejando un cierto número de crías y de puestas (Emlen, 1973).

La época de cría debe seleccionarse de tal modo que posibilite el considerable gasto de energía que supone la actividad sexual de los machos, la formación y desarrollo de los huevos en las hembras y la supervivencia de los jóvenes tras nacer. Normalmente, por tanto, los periodos de cría coinciden con épocas de abundante disponibilidad de alimento y/o con otros factores favorables. En un capítulo posterior compararemos los ciclos observados con las condiciones ambientales y con otros aspectos de la biología del galápagu.

Otro aspecto importante en la estrategia reproductora es el tamaño a que empiezan a criar. En el galápagu, el macho, como dijimos, alcanza la madurez sexual con una longitud de espaldar de 130 mm, lo que supone una edad de unos tres años. La hembra con una longitud de 230 mm, o sea, cuando tiene ocho o nueve años. Esto tiene importantes implicaciones en la dinámica de la población de la especie que no vamos a discutir aquí.

Un tercer aspecto es el promedio del número de huevos puestos por una hembra en una estación reproductora. Dos estrategias límite en este sentido son la puesta de gran número de huevos con pocas posibilidades individuales de supervivencia (estrategia r) o la puesta pequeña pero más protegida (estrategia K , Pianka, 1970). El caso del galápagu parece acercarse más a la r .

Como hemos visto, las hembras realizan tres, y quizás en ocasiones, cuatro, puestas, aprovechamiento máximo del tiempo disponible para poner. Ello implica una producción anual de 42,16 huevos por hembra. En otras áreas, los galápagos tienen producciones anuales medias considerablemente menores (*Chelydra osceola*, $\bar{x}=16,6$, 1 puesta; *Sternotherus odoratus*, $\bar{x}=3,2$, 3 ó 4 puestas; *Chrysemys floridiana*, 15-16 huevos,

dos puestas, Iverson 1977). Ello podría deberse a que la época favorable para la puesta sea menor. En cualquier caso la predación parece mucho más importante en *Podocnemis vogli* que en las restantes especies. Para *Pseudemys scripta* en Panamá, Moll y Legler (1971) dan una puesta máxima de 25 huevos y para las hembras mayores cinco puestas, e incluso seis, a lo largo del año. Esta alta productividad es debida probablemente a las mejores condiciones climáticas de la zona.

ALIMENTACION

La alimentación es uno de los aspectos de la biología de los quelonios a los que menor interés se les ha dado. Esto queda reflejado en los escasos trabajos que hemos encontrado. De *P. vogli* tan sólo hay publicados dos estudios. Alarcón Pardo (1969), en Colombia, encuentra en contenidos estomacales de esta especie «plantas acuáticas, partes de tallo, hojas y semillas y élitros de insectos indeterminados». Castroviejo (en anónimo, 1973) en el análisis de ocho estómagos de ejemplares colectados en El Frío (Apure) durante marzo, encuentra «bora (*Eichhornia* sp), gramíneas, ciperáceas, espinas grandes de pez y pelos».

En este capítulo tratamos de dar una visión global de la dieta del galápag en el área de estudio a lo largo de todo el año.

MATERIAL Y METODOS

Nuestros resultados se basan en el análisis de los contenidos de 148 estómagos de ejemplares colectados desde septiembre del 77 hasta septiembre del 78 (14 estómagos en septiembre, 12 en noviembre, 9 en diciembre, 16 en enero, 29 en febrero, 10 en marzo, 19 en mayo, 6 en junio, 20 en julio y 17 en agosto).

Los ejemplares recién colectados se mataban y entonces se procedía a la disección. Con una sierra se cortaban los bordes del peto, y éste se levantaba dejando al descubierto la cavidad visceral. El estómago se extraía cortando a nivel del cardias y del píloro.

Se anotaba el peso del estómago con su contenido y una vez vacío y limpio se volvía a pesar. La diferencia entre estos dos valores nos daba el peso del contenido estomacal. Este se lavaba en un colador, se extendía en una bandeja con agua y se procedía a su examen.

La identificación de los contenidos estomacales se hizo a simple vista comparándolos con especímenes enteros. Los resultados se expresan en frecuencia de aparición.

RESULTADOS

Alimentación global

En los cuadros 13 y 14 se exponen los resultados del análisis de los estómagos agrupados por meses. En algunos casos no se conocía el nombre científico de la especie y se da el nombre común empleado por los llaneros.

A veces en los estómagos había materia vegetal muy digerida que no se pudo saber a qué especies pertenecía.

Los alimentos se agruparon en 13 categorías según afinidades sistémicas y de habitats (algas, boras flotantes, praderas encharcadas, moluscos, crustáceos, insectos, peces y carroña.

La materia vegetal parece predominar en la dieta ya que de los 148 estómagos examinados, 144 (94,74%) contenían restos vegetales y sólo 90 (59,21%) restos de origen animal.

Como era lógico esperar, prácticamente todos los alimentos consumidos eran acuáticos o se encontraban en las orillas.

Analizando cada uno de los componentes de la dieta, se observa que las gramíneas son, con bastante diferencia, las que se consumen más veces, apareciendo en el 79,6% de los estómagos. En un segundo plano, y en orden de importancia, tenemos a los crustáceos (32,24%), boras enraizadas y flotantes (30,26 y 16,45%) y peces (21,71%).

Los peces consumidos, chorrosco (*Pimelodus sp*) y curito (*Hoplosternum littorale*) principalmente, son peces de fondo; el curito incluso puede permanecer enterrado en el barro cuando el caño o laguna se seca. Los peces nadadores son escasos en su dieta, las escamas y vértebras que no se pudieron identificar pertenecen a peces grandes y el galápagos no parece lo suficientemente rápido como para capturarlos. Pensamos que se los comió una vez muertos. La falta de peces pequeños nos hacen suponer que tampoco caza al acecho como otros galápagos.

Aunque los insectos aparezcan en un porcentaje relativamente elevado (15,97%) pensamos que son más bien ocasionales, ingeridos al mismo tiempo que las plantas acuáticas. Una excepción la constituye un hemíptero de gran tamaño (*Belostoma sp*) cuyos restos aparecían en algunos casos. Lo mismo ocurre con las algas que también son ocasionales.

Dentro de la categoría «carroña» hemos incluido restos de animales que por lógica le es imposible cazar debido a su gran tamaño, como la baba (*Caiman crocodylus*), chigüire (*Hidrochoerus hidrochaeris*), galápagos (*Podocnemis vogli*) y gallito (*Jacana jacana*). Los restos encontrados fueron placas dérmicas y escamas de baba, incisivos y trozos de huesos de chigüire, placas córneas de galápagos y una pluma de gallito.

En una ocasión veíamos como varios galápagos se comían a una to-

Cuadro 13. Porcentaje de estómagos conteniendo los diversos alimentos vegetales en cada mes. Entre paréntesis se indica la frecuencia absoluta.

	B	F	M	M	J	J	A	S	N	D
ALGAS	0	0	0	0	16,67 (1)	0	11,76 (2)	7,14 (1)	0	11,1 (1)
<i>Fistia striatiles</i>	6,25 (1)	3,85 (1)	0	10,53 (2)	0	13,97 (3)	5,88 (1)	3,7 (5)	0	0
<i>Salvinia auriculata</i>	12,5 (2)	3,85 (1)	10 (1)	0	0	0	11,76 (2)	35,7 (5)	25 (3)	11,1 (1)
PLANTAS	18,75 (3)	7,9 (2)	10 (1)	10,53 (2)	0	12,97 (3)	17,65 (3)	50 (7)	25 (3)	11,1 (1)
<i>Eichhornia</i> sp.	18,75 (3)	45,83 (11)	10 (1)	0	16,67 (1)	0	11,76 (2)	28,57 (4)	0	0
<i>Ludwigia helminthioides</i>	0	19,23 (5)	0	21,05 (4)	0	36,84 (7)	2,41 (5)	7,14 (1)	8,33 (1)	0
<i>Ludwigia sedioides</i>	6,25 (1)	0	20 (2)	0	0	0	6,98 (1)	0	8,33 (1)	0
ENRAIZADAS	18,75 (3)	3,85 (1)	30 (3)	21,05 (4)	16,67 (1)	26,86 (7)	11,18 (7)	28,57 (4)	16,67 (2)	0
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	7,7 (3)	11,54 (3)	10 (1)	47,39 (9)	83,3 (5)	26,32 (5)	29,41 (5)	21,43 (3)	8,33 (1)	0
Otras gramíneas	43,75 (7)	76,92 (20)	50 (5)	32,63 (10)	0	5,42 (13)	70,52 (12)	50 (7)	66,67 (8)	55,5 (5)
DE AGUA	62,5 (10)	28,46 (23)	60 (6)	100 (10)	83,3 (3)	14,74 (10)	26,12 (16)	71,4 (10)	7, (1)	55,5 (5)
<i>Eleocharis interstincta</i>	0	3,85 (1)	0	0	100 (6)	2,32 (5)	17,65 (3)	0	33,3 (4)	0
<i>Eleocharis mutatae</i>	0	0	10 (1)	0	0	0	0	0	8,33 (1)	22,2 (2)
JUNCOS	0	3,85 (1)	10 (1)	0	100 (6)	26,32 (5)	17,65 (3)	0	41,67 (4)	22,2 (2)
<i>Marsilea</i> sp.	0	0	0	0	16,67 (1)	0	5,88 (1)	0	0	0
<i>Limncharis</i> sp.	6,25 (1)	0	0	0	0	0	5,88 (1)	0	8,33 (1)	0
DE BAJO	6,25 (1)	0	0	0	16,67 (1)	0	11,76 (2)	0	8,33 (1)	0
<i>Mimosa</i> sp.	0	7,69 (2)	20 (2)	26,31 (9)	0	0	76,47 (13)	7,14 (1)	8,33 (1)	11,1 (1)
<i>Orejita de ratón</i>	0	0	0	5,26 (1)	0	26,32 (5)	11,76 (2)	0	0	0
ENCHARCADAS	0	7,69 (2)	20 (2)	31,55 (6)	0	26,32 (5)	76,47 (13)	7,14 (1)	8,33 (1)	11,1 (1)
Materia vegetal sin identificar	(8)	13,38 (6)	20 (2)	3,9 (1)	0	17,32 (4)	41,17 (7)	32,7 (3)	25 (3)	33,3 (3)
TOTAL MATERIA VEGETAL	81,25 (13)	100 (9)	100 (13)	100 (10)	100 (6)	100 (10)	100 (10)	100 (10)	100 (10)	100 (10)
Nº estómagos examinados	16	26	10	19	6	13	17	14	12	9

Cuadro 14. Porcentaje de estómagos conteniendo las diversas categorías de alimento animal en cada mes. Entre paréntesis se indica la frecuencia absoluta.

	E	F	M	J	J	A	S	H	D
Pomacea sp.	12,5 (2)	0	0	0	0	0	0	33,33 (4)	0
Almeja	0	3,85 (1)	10,00 (1)	21,05 (4)	0	0	0	0	0
MOLUSCOS	12,5 (2)	3,85 (1)	10,00 (1)	21,05 (4)	0	0	0	33,33 (1)	0
Cámaronas	0	0	20,00 (2)	5,26 (1)	0	5,26 (1)	0	0	0
Dillocarcinus dentatus	43,75 (7)	30,77 (6)	0	0	16,67 (1)	31,58 (6)	29,41 (5)	7,47(11)	33,33 (3)
CRUSTACEOS	43,75 (7)	30,77 (6)	20,00 (2)	5,26 (1)	16,67 (1)	36,84 (7)	29,41 (5)	7,47(11)	33,33 (3)
Hemípteros	0	0	0	0	0	10,53 (2)	0	25	(3) 11,11 (1)
Coleópteros	12,5 (2)	3,85 (1)	10,00 (1)	0	0	0	7,14 (1)	0	22,22 (2)
Odonatos	6,25 (1)	3,85 (1)	0	0	33,3 (2)	3,26 (1)	0	7,14 (1)	8,33 (1)
Otros insectos	0	0	0	10,53 (2)	0	0	0	7,14 (1)	0
INSECTOS	16,75 (3)	11,24 (2)	10,00 (1)	10,53 (2)	33,3 (2)	13,75 (3)	0	21,43 (3)	33,33 (3)
Hoplosternum littorale	12,5 (3)	7,69 (2)	0	0	0	0	0	8,33 (1)	11,11 (1)
Fimeledus sp.	0	3,85 (1)	10,00 (1)	0	0	0	0	7,14 (1)	0
Prochilodus mariae	6,25 (1)	3,85 (1)	0	0	0	0	0	0	0
Restos sin identificar	19,75 (3)	7,69 (2)	10,00 (1)	1,76 (3)	16,67 (1)	3,84 (7)	0	14,29 (2)	0
FECES	37,5 (6)	30,10 (6)	20,00 (2)	1,76 (3)	16,67 (1)	36,84 (7)	0	21,43 (3)	8,33 (1)
Caiman crocodilus	0	3,85 (1)	0	0	0	0	0	7,14 (1)	0
Podocnemis vogli	0	0	0	0	0	5,26 (1)	0	0	0
Hidrochoerus hydrochaeris	12,85 (2)	3,85 (1)	0	0	0	0	0	0	11,11 (1)
Jacana jacana	0	0	0	0	0	5,26 (1)	0	0	0
CARROÑA	12,5 (2)	7,69 (2)	0	0	0	15,73 (3)	0	7,14 (1)	0
BARRO	6,25 (1)	3,85 (1)	30,00 (3)	5,26 (1)	0	0	0	21,43 (3)	0
TOTAL MATERIA ANIMAL	81,25	57,70	70,00	47,39	33,33	63,16	29,41	89,61	66,67
Nº estómagos examinados	16	26	10,00	19	6	17	14	12	9

nina o delfín de agua dulce (*Inia geoffrensis*) muerta que estaba flotando en el caño. Al mismo tiempo un babo la empujaba hacia la orilla, también probablemente para comérsela.

No es extraño que se coma cualquier tipo de animal que haya muerto en el agua.

Variación estacional

Para observar la posible variación estacional agrupamos los estómagos en las cuatro clases siguientes: época seca (enero a marzo), entrada de aguas (abril a junio), época lluviosa (julio a septiembre) y salida de aguas (octubre a diciembre).

En los cuadros 15 y 16 se expresan los porcentajes de alimentos corridos en estas 4 épocas, y los valores de X^2 resultantes al comparar las

Cuadro 15. Comparación mediante test de contingencia de la proporción de las distintas categorías alimenticias vegetales a lo largo del año. 1 = Enero a Marzo. 2 = Abril a Junio. 3 = Julio a Septiembre. 4 = Octubre a Diciembre. ++ = p 0,001. + = p 0,05.

	1 y 2	1 y 3	1 y 4	2 y 3	2 y 4	3 y 4
Algas	4,271 ⁺	-	-	0	-	0,021
P.stratiodes	5,331 ⁺	5,307 ⁺	0,830	1,332	-	4,329 ⁺
S.auriculata	2,028	1,054	1,977	3,860 ⁺	5,220 ⁺	0,288
TOTAL	0,227	3,517	0,713	3,375	1,228	0,393
Eichhornia sp.	6,331 ⁺	4,425 ⁺	7,625 ⁺⁺	1,261	-	2,753
L.helminorrhiza	0,667	4,709 ⁺	0,467	0,951	1,488	4,214 ⁺
L.sediodes	1,501	0,961	0,029	-	-	-
TOTAL	2,624	0,066	5,950 ⁺	2,007	0,971	5,123 ⁺
H.amplexicaulis	15,400 ⁺⁺	2,542	1,160	6,510 ⁺	13,635 ⁺⁺	4,214 ⁺
Otras gramíneas	3,159	0,066	0,001	3,896 ⁺	2,190	0,028
TOTAL	5,005 ⁺	2,842	0,522	1,261	6,835 ⁺⁺	4,500 ⁺
E.interstincta	9,957 ⁺⁺	6,279 ⁺	6,876 ⁺⁺	0,703	0,165	0,098
E.mutatae	-	-	4,414 ⁺	-	3,821	7,458 ⁺⁺
TOTAL	7,366 ⁺⁺	4,258 ⁺	12,033 ⁺⁺	0,703	0,490	2,666
Marsilia sp.	-	-	-	-	-	-
Limnocharis sp.	-	-	-	-	-	-
TOTAL	-	0,385	-	0	-	0,021
Mimosa sp.	2,718	7,233 ⁺⁺	0,067	0,564	0,971	2,892
Orejita de ratón		7,816 ⁺⁺	-	1,749	-	3,262
TOTAL	3,973 ⁺	13,407 ⁺⁺	0,067	1,467	1,665	5,757 ⁺
Total materia vegetal	2,028	4,003 ⁺	1,709	0	0	0

Cuadro 16. Comparación mediante test de contingencia de la proporción de las distintas categorías alimenticias animales a lo largo del año. ++ = p 0,01. + = p 0,01.

	1 y 2	1 y 3	1 y 4	2 y 3	2 y 4	3 y 4
Guarura	0,987	-	4,582 ⁺	-	5,215 ⁺	10,092 ⁺⁺
Almeja	3,471	-	-	8,451 ⁺⁺	3,680	-
TOTAL	1,252	4,003 ⁺	1,977	8,451 ⁺⁺	0,074	10,092 ⁺⁺
Camarón	0,001	0,304	-	-	-	-
D.dentatus	6,331 ⁺	2,532	0,143	12,542 ⁺⁺	6,835 ⁺⁺	0,696
TOTAL	5,538 ⁺	1,894	0,003	9,926 ⁺⁺	4,654 ⁺	0,972
Insectos	0,089	0,049	3,811	0,231	1,885	4,500 ⁺
Peces	1,125	0,679	0,075	0,176	0,442	0,129
Carroña	2,571	0,083	0,467	2,113	-	0,237
Total materia animal	3,813	0,945	0,003	1,312	6,543 ⁺	3,415

épocas consideradas mediante un test de contingencia.

A continuación comentamos los aspectos más sobresalientes.

Algas: aunque son muy poco importantes en la dieta, se observa que no son consumidas en «verano». Pensamos que son accidentales y que son ingeridas con cualquier otro tipo de alimento.

La ausencia de este alimento en los estómagos de «verano» se explica por su escasez en la época seca.

Boras flotantes: no existen variaciones significativas en la utilización de este recurso a lo largo del año. Puede verse, sin embargo, considerando las dos especies por separado que su consumo no coincide. Mientras que *Pistia* es comida principalmente en invierno y entrada de agua, *Salvinia* lo es en invierno y salida de aguas. Es extraña esta separación ya que ambas especies normalmente se encuentran juntas en el mismo habitat (Castroviejo y López, 1980).

Boras enraizadas: las come durante todo el año disminuyendo significativamente su consumo en la salida de aguas. *Eichhornia sp* aparece más frecuentemente en verano, y *Ludwigia helminorrhiza* en invierno.

Gramíneas o pajas de agua: aparecen muy frecuentemente a lo largo de todo el año, con un máximo en entrada de aguas y un mínimo en la salida de éstas. Tal como en los casos anteriores, varían las especies consumidas de una estación a otra.

Juncos: se comen también durante todo el año, aunque menos frecuentemente en verano. *E. mutata* sin embargo se encuentra casi exclusivamente en estómagos correspondientes a salida de aguas.

Plantas de praderas encharcadas: como es lógico, las dos especies que se incluyen en esta categoría tienen un máximo de consumo en «invierno». La orejita de ratón, más sensible a la falta de aguas, desaparece de la dieta al acabar las lluvias. Globalmente considerada, la materia vegetal se consume en menor cantidad durante el «verano» debido sin duda a la sequía.

Moluscos: este recurso no es aprovechado en invierno, y en escasa cantidad durante la sequía. La guarura se come principalmente en la salida de aguas y la almeja en entrada de aguas.

Crustáceos: El que tiene mayor importancia es el cangrejo (*Dilocarcinus dentatus*) que presenta un mínimo en su consumo durante la entrada de aguas. Observando la tabla 14 se ve que su ausencia efectiva tiene lugar realmente entre los meses de marzo a mayo, coincidiendo con la época que pasa enterrado en el barro.

Insectos: Como ya hemos dicho anteriormente son poco importantes en la dieta y no se observan variaciones notables a lo largo del año, sólo un pequeño máximo durante la salida de aguas.

Peces: Se consumen a lo largo de todo el año sin presentar variaciones significativas.

Carroña: Alimento ocasional que tampoco presenta variaciones significativas en su consumo. Falta, sin embargo, en la entrada de aguas.

Considerando en su conjunto la materia animal se observa cierta estacionalidad con un máximo en salida de aguas y un mínimo en entradas de agua.

La diversidad de tipos de alimentos consumidos es prácticamente constante a lo largo de todo el año: varía de 2,55 bits en junio a 3,69 bits en enero.

En el cuadro 17 se dan los pesos medios por mes de los estómagos en relación al tamaño del animal. Aunque este dato es muy variable, ya que depende de la hora de captura y el tiempo que medió entre ésta y el sacrificio del animal, pueden apreciarse algunas diferencias. En marzo los pesos son mínimos, reflejo de la menor disponibilidad de alimento; en los meses de junio a agosto los pesos de los estómagos son mayores, ya que es época de lluvias y el galápagos puede comer más.

Cuadro 17. Pesos medios mensuales de los estómagos en relación con la longitud del espalda.
N: número; DT: Desviación típica.

	N	Media	DT
Septiembre	10	0,044	0,032
Octubre	9	0,040	0,014
Noviembre	13	0,033	0,016
Diciembre	13	0,054	0,025
Enero	7	0,063	0,016
Febrero	5	0,044	0,016
Marzo	17	0,022	0,014
Mayo	20	0,043	0,017
Junio	7	0,062	0,017
Julio	20	0,043	0,020
Agosto	17	0,068	0,024

Cuadro 18. Comparación mediante test de contingencia de la proporción de las distintas categorías alimenticias en dos hábitats diferentes.

	Caño	χ^2	Préstamo
Algas	0	-	1
Boras flotantes	3	0,012	3
Boras enraizadas	6	0,203	8
Pajas de agua	18	0,022	20
Juncos	2	0,451	1
Plantas de bajo	0	-	0
Praderas encharcadas	5	0,451	4
Moluscos	2	0,140	3
Crustáceos	1	4,825 ⁺	7
Insectos	4	0,054	4
Peces	1	6,013 ⁺	8
Carroña	1	0,004	1
Barro	1	0,918	3
Total estómagos	23		25

Variación según el habitat, sexo y tamaño

Para ver si había diferencias en la alimentación según el tipo de habitat, separamos los ejemplares de caño y de préstamo capturados en los meses de diciembre a mayo. Desgraciadamente carecíamos de datos de caños tomados en época de máxima inundación (junio a noviembre). Los resultados de análisis de 48 estómagos de esta época separados por habitats se expresan en el cuadro 18.

Utilizando el test de contingencia encontramos que variaba significativamente ($P < 0,05$) el consumo de peces y crustáceos, siendo estos recursos alimenticios más utilizados en el préstamo que en el caño. Esto lo explicamos por una mayor abundancia de crustáceos en el préstamo. Los peces, lógicamente, debían ser más abundantes en el caño. Nuestra opinión es que en los préstamos al sufrir más la sequía (la mayoría se secan en «verano») los peces de fondo son más abundantes, por estar mejor adaptados a esas condiciones.

Cuadro 19. Comparación mediante test de contingencia de la proporción de las distintas categorías alimenticias en los dos sexos. ++ = $p < 0,01$. + = $p < 0,05$.

	Machos	χ^2	Hembras
Algas	2	0,01395	3
P.stratioides	6	0,07498	7
S.auriculata	11	6,46250 ⁺	4
Eichhornia sp.	6	2,47300	11
Ludwigi sp.	15	2,27900	12
H.amplexicaulis	12	1,28600	23
Otras gramíneas	39	0,44100	48
Eleocharis sp.	11	0,12500	13
Plantas de bajos	1	0,51900	3
Mimosa sp.	9	0,53100	16
Orejita de ratón	4	0,19100	4
Pomacea sp.	1	1,71600	5
Almeja	0	4,63500 ⁺	6
Camarón	3	1,76900	1
D.dentatus	17	0,60700	28
Insectos	11	0,30800	12
Peces	8	5,83400 ⁺	25
Carroña	8	0,40500	8
Total estómagos	63		85

Cuadro 20. Comparación mediante test de contingencia de la proporción de las categorías alimenticias según el tamaño. ++ = p 0,01. + = p 0,05.

	130-180	x ²	180-250	x ²	250
Algas	1	0,004	3	1,101	1
Boras flotantes	6	0,678	10	0,106	9
Boras enraizadas	4	3,385	22	0,030	23
Pajas de agua	17	5,188 ⁺	54	2,554	49
Juncos	4	0,518	14	4,130 ⁺	6
Plantas de bajo	0	1,274	3	0,243	2
Praderas encharcadas	7	0,028	16	2,747	9
Moluscos	1	0,034	3	2,321	8
Crustáceos	11	1,666	18	0,006	19
Insectos	6	1,542	8	0,451	11
Peces	4	0,021	9	4,934 ⁺	20
Carroña	2	0,891	2	2,003	6

En cuanto al sexo, las únicas variaciones encontradas se refieren a la *Salvinia*, más comida por los machos, y moluscos y peces que son más consumidos por las hembras, quizás para satisfacer las necesidades de calcio requeridas para la formación de la cáscara de los huevos (cuadro 19).

Con la finalidad de observar si había cambios en la dieta relacionados con el tamaño del animal, los agrupamos en tres clases de tamaño: 1) 130-180; 2) 180-250; 3) más de 250 mm. Los datos se exponen en el cuadro 20. Utilizando de nuevo el test de contingencia observamos que las únicas diferencias se dan en el consumo de paja de agua y de juncos, que es más elevado en la clase 2, y en el de peces, que es mayor en los tamaños grandes. Carecemos de ejemplares pequeños de 1 ó 2 años de edad (130 mm) que probablemente sean los que presenten una mayor diferencia en la dieta, y al igual que otros galápagos acuáticos (Mahmoud y Klicka, 1979) sean más carnívoros que los adultos.

Observaciones sobre comportamiento alimenticio

En la obtención del alimento, si bien la materia vegetal no presenta ningún problema, no ocurre así con las presas animales.

Las tortugas acuáticas presentan diversos comportamientos de caza que varían desde una persecución activa de la presa hasta el acecho de la misma. Uno de los comportamientos de caza al acecho más curioso lo presenta la caripatúa (*Chelys fimbriatus*). Este quelonio común en los ríos de Apure, presenta una serie de apéndices carnosos en los bordes laterales del cuello, el caparazón tiene una serie de abultamientos, de modo que si permanece quieta puede pasar desapercibida asemejándose a un tronco.

Al mover los apéndices del cuello atrae a los pececillos que traga por succión al abrir su enorme boca. Otra técnica más sofisticada descrita por Newman (en Mahmoud and Klicka, 1979) es la que emplea *Chelydra*. Esta especie tiene una lengua vermiforme muy larga que utiliza como señuelo para atraer los peces, en *Macroclmys* la lengua tiene un apéndice bifurcado que cambia de gris a rojo cuando se mueve (por procesos de vasodilatación) que también utiliza para atraer los peces.

Un comportamiento alimenticio bastante raro es la neustophagia; éste fue observado en cautividad en *P. unifilis* (Belkin and Gans, 1968) y consiste en comer pequeñas partículas de alimento que se encuentran flotando en la superficie del agua (neuston). El animal traga el agua donde se encuentran las partículas y una vez filtrada la expulsa por la nariz, reteniendo así el alimento.

El *P. vogli*, como hemos visto, es un animal omnívoro que come tanto vegetales como presas animales. Principalmente contamos con observaciones fuera del agua que a continuación pasamos a describir.

En los meses de mayo y junio es frecuente observar como los galápagos salen del agua a comer las gramíneas de los bordes del caño. Caminaban un tramo de unos dos metros y permanecían durante algunos segundos cortando la hierba con el pico, para después volver rápidamente al agua; los tiempos registrados fuera del agua nunca fueron superiores a un minuto, continuamente salían y entraban. Es posible que para tragar el alimento necesiten, como en el caso de la baba (*Caiman crocodylus*) tragar agua (Ayarzagüena, comunicación personal).

En una ocasión observamos a un galápagos dentro del agua comiéndose las gramíneas de la orilla; estiraba el cuello para poder alcanzarlas y cortaba los tallos con su pico.

Las únicas observaciones que poseemos de comportamiento alimenticio debajo del agua se hicieron con tres ejemplares jóvenes en un acuario. La comida que se les suministraba era carne de vaca. Una vez que la cogían se la comían en el fondo del acuario, ayudándose de sus patas delanteras para desgarrarla.

Queremos resaltar la fuerza del pico de este animal que, una vez cerrado, es muy difícil de abrir. Según nos contaron los llaneros, cuando habían sido mordidos por este galápagos tuvieron que cortarle el cuello ante la imposibilidad de desprenderlo. Hemos podido comprobar en la persona de uno de nuestros compañeros la profunda herida que ocasiona su mordedura. Si bien en este caso no tuvimos que cortarle el cuello para soltarlo.

CONCLUSIONES

El galápagos es un animal omnívoro que aprovecha las posibilidades que el medio acuático o semiacuático le ofrece para alimentarse. Las variaciones en la dieta, tanto estacionales como debidas al habitat, pare-

cen determinadas por las distintas disponibilidades del alimento, encontrando que la cantidad de alimento ingerido presenta un mínimo en el mes de marzo, coincidiendo con la máxima sequía.

No es un animal cazador como otros galápagos, ya que sus presas, por lo general, son animales lentos fáciles de capturar, o bien cadáveres.

Podemos considerar que la dieta se compone básicamente de dos tipos de alimento, por un lado las gramíneas como materia vegetal fundamental, y por otro el cangrejo (*Dilocarcinus dentatus*) que constituye la base de su alimentación animal.

CRECIMIENTO

En la biología de los reptiles, uno de los aspectos más interesantes a estudiar es el crecimiento. Este grupo taxonómico tiene la particularidad de que éste se prolonga durante la mayor parte de la vida individual. En este capítulo lo trataremos como relación entre el tamaño (LE) y la edad.

Existen diversas técnicas para el estudio en los reptiles. La más directa consiste en marcar individuos, recapturarlos y observar el incremento de tamaño durante ese lapso de tiempo. Este sistema ha sido utilizado por diversos autores: Pearse (1923) en *Chrysemys picta*; Medica et al (1975) en *Gopherus agassizi*; Gorzula (1978) en *Caiman crocodylus*. Sin embargo, no siempre es factible, debido a veces a la dificultad de la captura de los ejemplares, o a las pocas probabilidades de recaptura en animales que tengan mucha movilidad.

Otra posibilidad es mantener un cierto número de individuos en cautividad y medirlos periódicamente: Medem et al (1979), en *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*; Jackson et al, (1978) en *Gopherus agassizi*; Hildebrand (1932) en *Malaclemys centrata*; Withan y Futch (1977) en *Dermochelys coriacea*, *Caretta caretta* y *Chelonia mydas*. Este método tiene el inconveniente que los resultados pueden ser diferentes de los que se obtendrían en condiciones naturales, ya que el medio y la disponibilidad de alimento en ambos casos no son iguales.

Se han desarrollado otros métodos indirectos para calcular la edad y el crecimiento. Así Valverde (1967) determina la edad de los ofidios contando las bandas claras y oscuras que aparecen por transparencia en el ensanchamiento distal del pterigomaxilar. Estas bandas indican los periodos de intensa calcificación (oscuros) y la asimilación escasa (claros), que corresponden respectivamente al periodo de actividad y alimentación estival y al letargo invernal. El mismo autor encontró (1975) para el cocodrilo (*Osteolaemus tetraspis*) que había una relación lineal entre las capas de deposición de cutícula en la tercera escama de la cola y la edad del animal.

Mattox (1935, en Graham 1978) demostró que existía una correlación entre el número de anillos de la sección del húmero y el fémur y la edad de *Chrysemus picta*.

Para los quelonios se ha utilizado mucho el método de los anillos de crecimiento de las placas del espaldar. Estos están relacionados con las diferencias estacionales en el metabolismo (Zangerl, 1977); según lo dicho, al sufrir el animal un periodo de inactividad (letargo estival o invernal) se forma un surco que separa los anillos. Varios autores han seguido este procedimiento: Sergeev (1937) en *Emys orbicularis* y *Testudo graeca*; Sexton (1959, 1965) en *Chrysemys picta marginata*; Dobie (1971) en *Macrodemys temmincki*; Moll y Legler (1971) en *Pseudemys scripta*. En algunos casos se ha comprobado que los resultados obtenidos por el método de captura-recaptura y medición de anillos coinciden. (Cagle, 1946, 1948 en *Pseudemys scripta elegans* y *P. troosti*; Pérez et al, 1979 en *Mauremys caspica*).

Existe un último método más utilizado para peces que consiste en la observación de la distribución de frecuencias de tamaño de una población. Cuando existe una estacionalidad en los nacimientos puede observarse una clara separación entre las cohortes más jóvenes. Sergeev (1937) para *Lacerta saxicola*.

MATERIAL Y METODOS

En este estudio hemos utilizado los métodos de captura-recaptura y medición de anillos para obtener la curva de crecimiento.

En el llano, al haber un periodo muy marcado de sequía (diciembre a marzo) en el que los galápagos pueden sufrir una estivación, hemos considerado que cada anillo corresponde a un año de crecimiento.

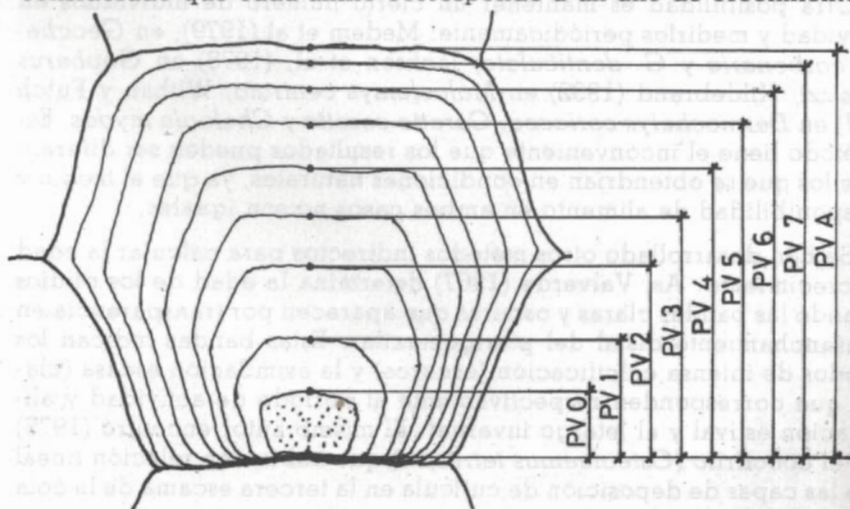


Fig. 50.— Forma en que se tomaron las medidas de los anillos de crecimiento de la tercera placa vertebral.

Se midieron los anillos de la tercera placa vertebral de 80 hembras y 137 machos. En la figura 50 se muestra cómo se tomaron las medidas. En muchos casos los anillos iniciales no se veían debido al desgaste y sólo se midieron los correspondientes a los últimos años.

Durante el periodo de estudio se recapturaron 34 hembras y 56 machos; el tiempo que medió entre la captura y la recaptura varía desde algunas semanas hasta dos años.

RESULTADOS

Método de los anillos de crecimiento

A partir de las longitudes de los anillos de la tercera placa vertebral (PV) se estimaron las longitudes del espaldar sucesivas para cada individuo, siguiendo el método de Pérez et al, 1979, en el que se tiene en cuenta la alometría de la placa con respecto al espaldar según la fórmula:

$$LE = (C \cdot PV)^{1/a}$$

En la que:

- a = coeficiente de alometría
- LE = longitud del espaldar
- PV = longitud de la placa
- C = coeficiente específico para cada individuo, que se calcula a partir de los valores actuales de PV y LE.

La diferencia entre las longitudes de espaldar sucesivas así obtenidas representan el crecimiento anual. En los cálculos no se tomaron en cuenta las LE correspondientes al último anillo, ya que en la mayoría de los casos no constituye un periodo completo de crecimiento.

Igualmente se despreciaron los valores correspondientes a individuos de tamaño pequeño (en su segundo año) que, debido a su gran número, desviaban el primer año a causa de la sequía del año 1976.

Estos valores se agruparon según el tamaño del individuo al comienzo de la época de crecimiento. En la gráfica de las figuras 51 y 52 se representan los valores medios para cada longitud de espaldar.

Tanto en machos como en hembras se aprecia claramente que la tasa de crecimiento disminuye con la edad, y en las hembras se presenta de una manera más irregular que en los machos.

Algunos autores señalan que hay una disminución del crecimiento una vez que se alcanza la madurez sexual (Dobie, 1971; Cagle, 1946-1948; Pérez et al., 1979). Estos últimos observan que antes de la madurez ocurre un aumento de la tasa de crecimiento.

En nuestros datos, aunque las diferencias en la tasa de crecimiento no son significativas, podemos apreciar cómo antes de la madurez se-

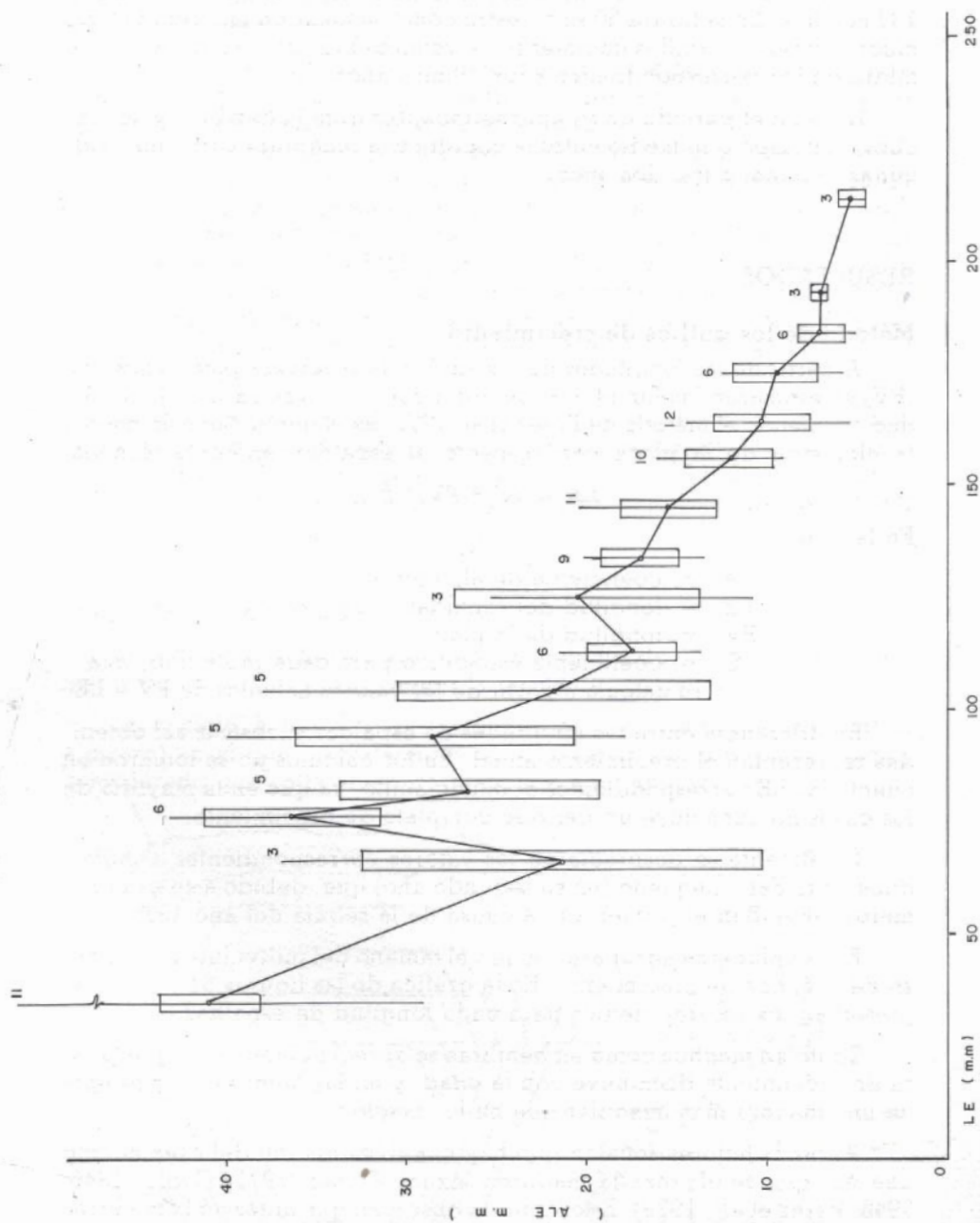


Fig. 51. — Crecimiento de los machos estimado a partir de los anillos. La línea vertical representa el recorrido, el rectángulo blanco la desviación típica tomada a cada lado de la media y la línea poligonal une los valores medios.

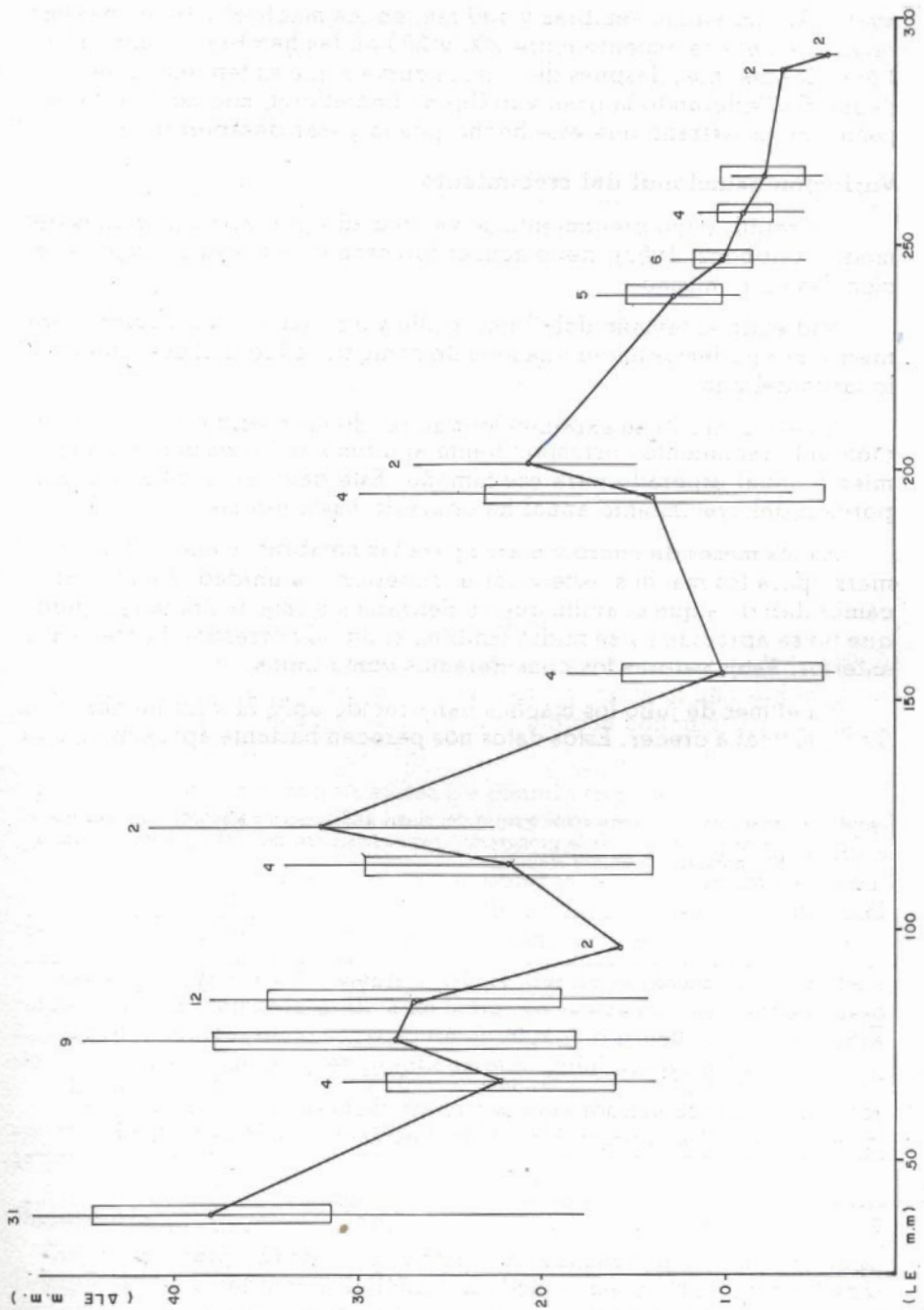


Fig. 52.— Crecimiento de las hembras estimado a partir de los anillos. Simbología como en la figura 42.

xual (230 mm en las hembras y 130 mm en los machos) hay un máximo relativo en el crecimiento entre 200 y 220 en las hembras y entre 110 y 130 en los machos, después del cual la curva sigue su tendencia descendente. Considerando la gran variabilidad en el crecimiento de estas especies no es extraño que este hecho pueda pasar desapercibido.

Variación estacional del crecimiento

Un reptil, cuyo crecimiento se ve afectado por las condiciones del medio (Gibbons, 1967), debe acusar forzosamente las variaciones estacionales en el mismo.

Midiendo el tamaño del último anillo y agrupando estos valores por meses, nos podemos hacer una idea de cómo tiene lugar el crecimiento a lo largo del año.

En el cuadro 21 se exponen los valores de las medidas de la proporción del crecimiento correspondiente al último anillo respecto al crecimiento anual esperado para ese tamaño. Este dato nos indica qué proporción del crecimiento anual ha ocurrido hasta ese mes.

En los meses de enero y marzo para las hembras, y enero, febrero y marzo para los machos, este valor es superior a la unidad. Esto lo explicamos debido a que el anillo que comenzaba a formarse era tan pequeño que no se apreciaba y se midió también el anillo correspondiente al año anterior. Estos valores los consideramos como nulos.

En el mes de julio los machos han crecido un 0,71 y las hembras un 0,68 del total a crecer. Estos datos nos parecen bastante aproximados ya

Cuadro 21. Estimación del crecimiento a partir del último anillo, (arriba machos, abajo hembras). \bar{x} = valores medios de la proporción crecida hasta ese mes. DT = desviación típica. N = números de anillos medidos.

	Machos				
	ENERO	FEBRERO	MARZO	JULIO	AGOSTO
\bar{x}	1,03	1,05	1,07	0,71	0,61
DT	0,42	0,34	0,35	0,23	0,13
N	3	18	67	19	2
	Hembras				
\bar{x}	1,15	0,88	1,16	0,68	-
DT	0,39	0,32	0,61	0,31	-
N	12	14	60	52	-

Cuadro 22. Proporción de crecimiento (LE observado/ LE anual) encontrada en las recapturas con tiempos inferiores a un año.

machos			hembras		
Período	N	Crecimiento medio	Período	N	Crecimiento medio
Feb.-Mar.	2	0	Feb.-Mar.	1	0
Feb.-Jun. ó Mar.-Jun.	4	0,23	Mar.-Mayo	6	0,25
Mar.-Mayo	1	0,14	Feb.-Jun. ó Mar.-Jun.	2	0,43
Jul.-Ago.	2	0,60	Oct.-Dic.	1	0
Ago.-Oct.	1	0,20	Mayo-Jun.	2	0
Oct.-Nov.	1	0			
Nov.-Dic.	1	0			

que el número de mediciones es muy elevado.

Teniendo en cuenta la recapturas de menos de un año (cuadro 22) y dividiendo el primer incremento observado durante el año según el tamaño inicial, obtuvimos los puntos que se indican con un triángulo de la gráfica de la fig. 53.

Estos valores nos dan una idea de cuándo se produce el crecimiento. Tanto los machos como las hembras comienzan a crecer con la llegada de las lluvias (principios de abril), las hembras lo hacen a un ritmo uniforme hasta junio, mes en el que se observa un punto de inflexión para seguir creciendo a un ritmo más bajo, en octubre ya ha alcanzado el tamaño que le corresponde a ese año y deja de crecer.

El crecimiento de los machos difiere del de las hembras en su fase inicial. Si observamos la gráfica de la fig. 53 vemos que de marzo a junio hay un crecimiento lento seguido de un aumento brusco durante el mes de julio, a partir de aquí es prácticamente igual al de las hembras.

Según lo dicho, el más activo para el crecimiento en los machos es julio. En las hembras es más uniforme, prolongándose de abril a octubre.

Recapturas

Se recapturaron 34 hembras y 56 machos al cabo de tiempo variable. Dividiendo las diferencias de longitud observadas por la de las ordenadas correspondientes a las fechas de captura y recaptura en la curva de la fig. 53 se estimó el crecimiento que hubiera ocurrido en un año. Los

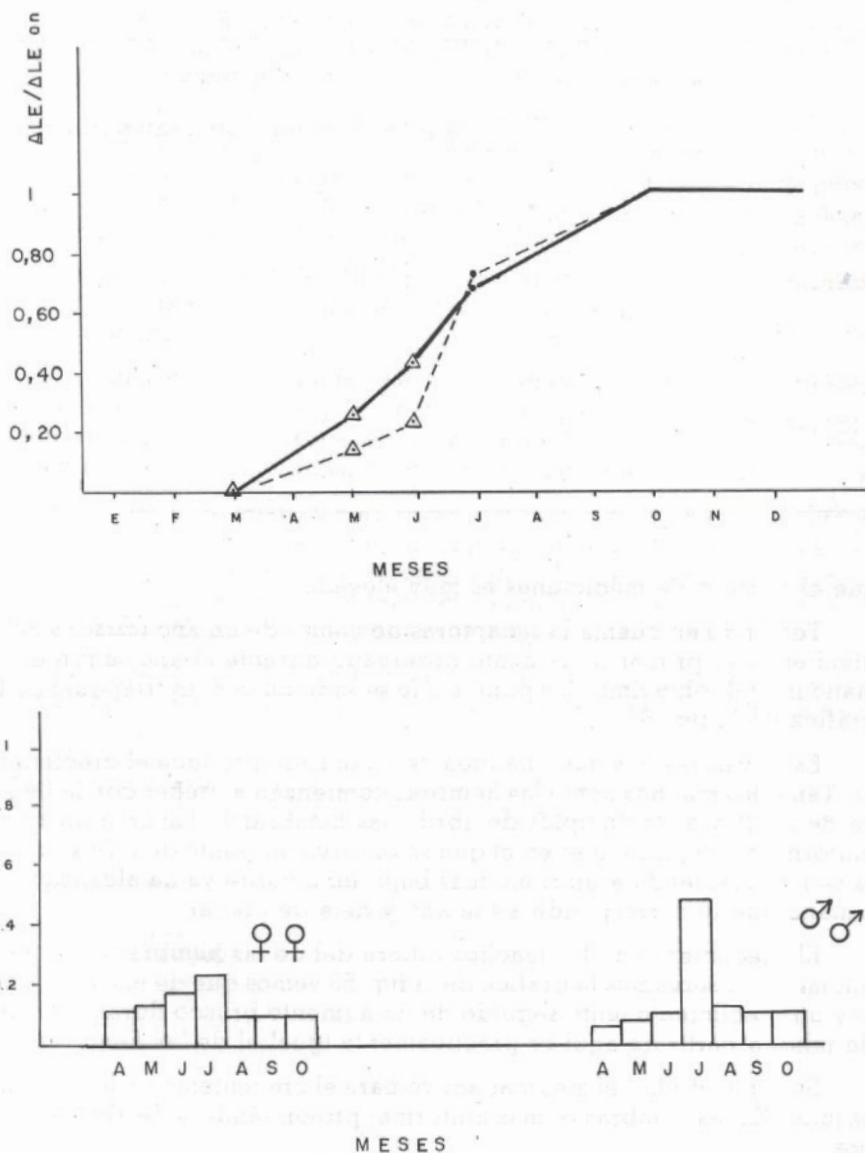


Fig. 53.— Variación anual del crecimiento. En la parte superior, la línea continua representa a las hembras y la punteada a los machos. En la parte inferior se indica la proporción de crecimiento para cada mes.

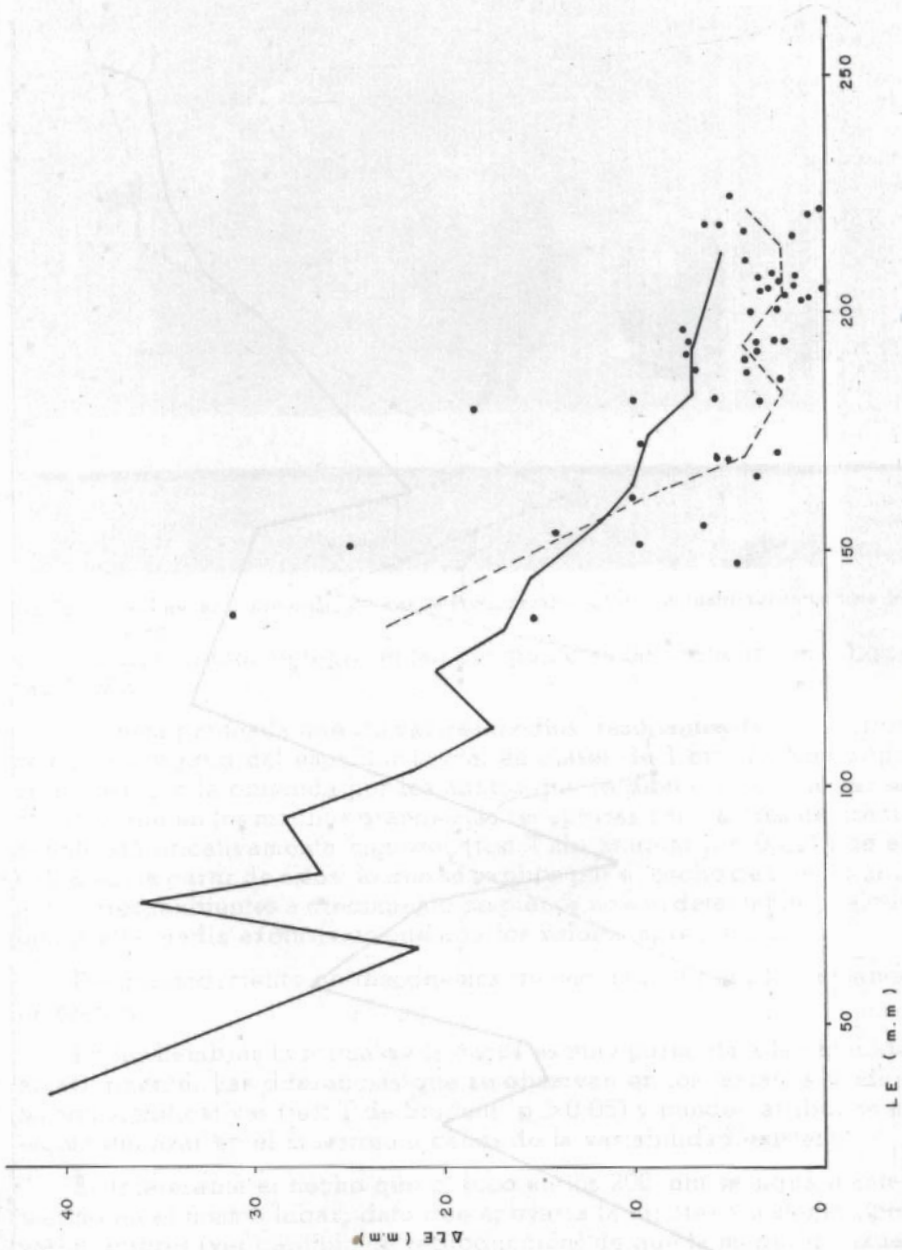


Fig. 54.— Crecimiento de los machos estimado a partir de las recapturas. La línea de puntos une las medias para las distintas clases de tamaño. La línea continua coincide con la de la figura 51.

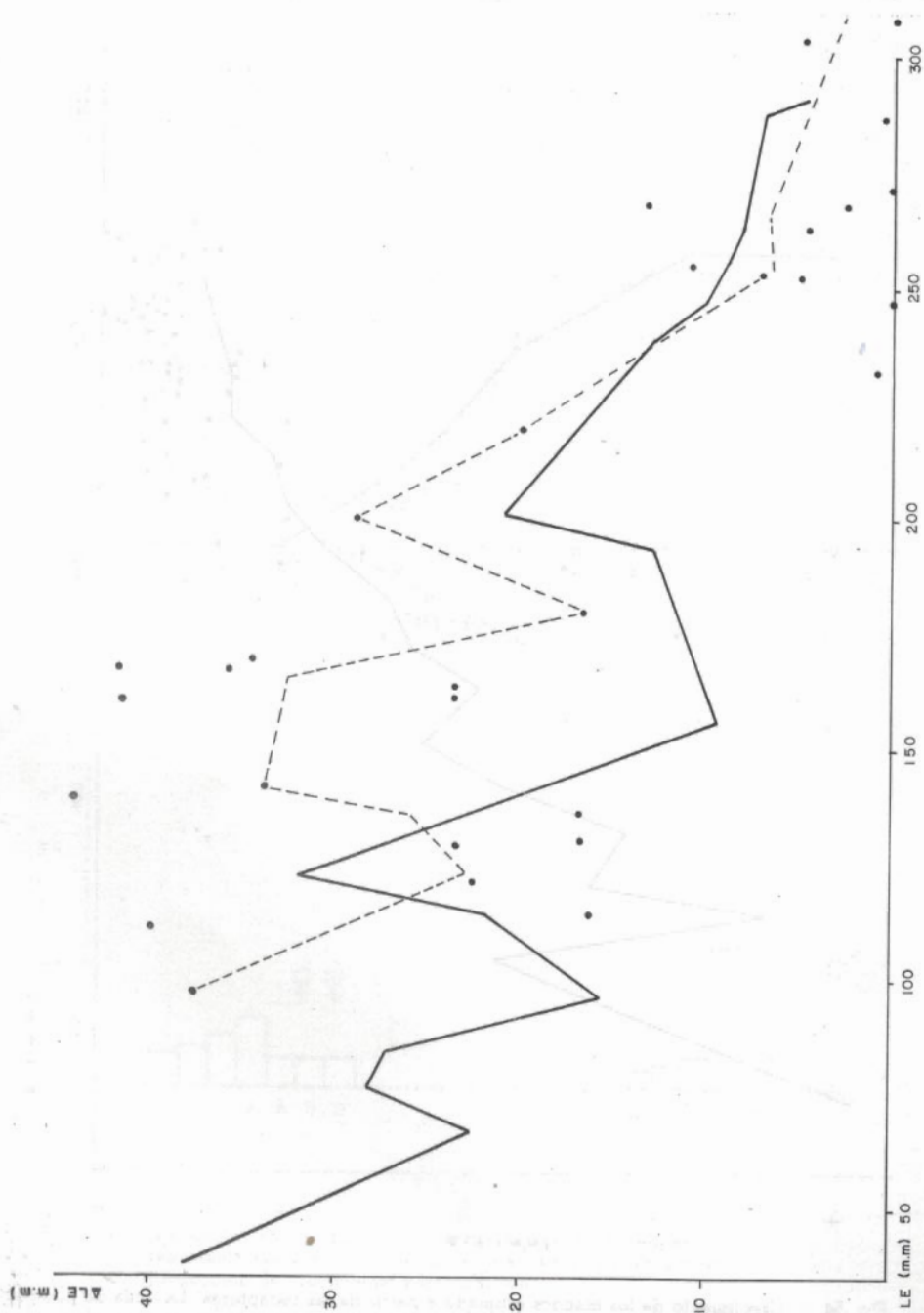


Fig. 55.— Crecimiento de las hembras estimado a partir de las recapturas. Simbología como en la figura 54.

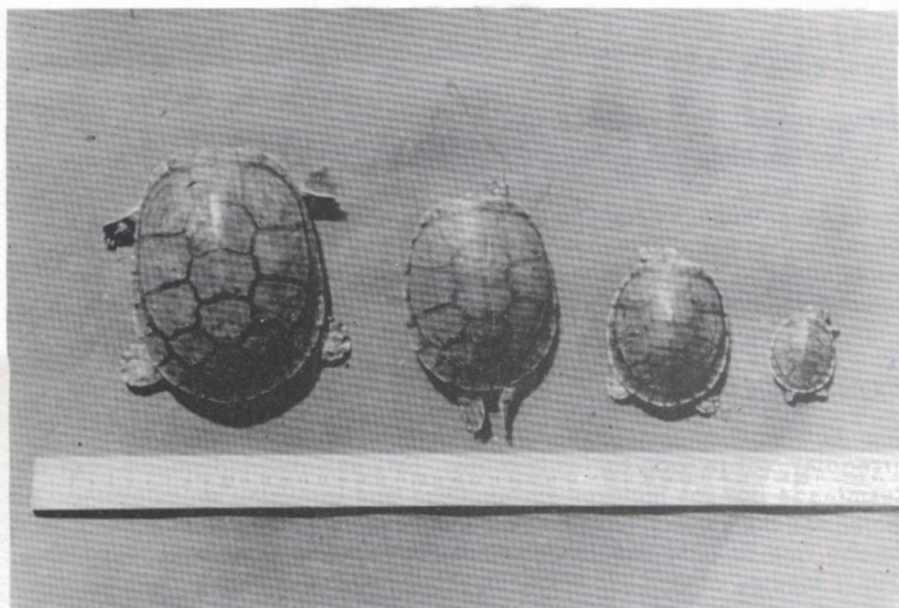


Fig. 56.— De derecha a izquierda, jóvenes de *Podocnemis vogli* en sus cuatro primeros años de edad.

valores encontrados se representan con punto en las gráficas de las figuras 54 y 55.

La línea punteada une los valores medios, resultantes de agruparlos según la longitud del espaldar inicial en clases de 1 cm. Comparando esta línea con la obtenida por los anillos que se dibuja superpuesta, se observa que en los machos grandes las recapturas dan valores de crecimiento significativamente menores (test T de Student $p < 0,01$) que el calculado a partir de éstos, lo que se explica por el hecho de que los anillos correspondientes a crecimiento pequeños no son detectables, calculándose la media exclusivamente con los valores apreciables.

Desgraciadamente no disponemos de recapturas para los tamaños pequeños.

En las hembras la forma de la curva es muy parecida a la obtenida anteriormente. Las diferencias que se observan en los tamaños medios no son significativas (test T de Student, $p > 0,05$) y pueden atribuirse al efecto del azar en el muestreo a causa de la variabilidad existente.

Es interesante el hecho que el pico en los 200 mm se siga manteniendo en el mismo lugar, dato que apoyaría la hipótesis sostenida por varios autores (ver capítulo de reproducción) de que la madurez sexual está en función del tamaño más que de la edad.

A partir de la curva de crecimiento estimada de los anillos, se calcularon los tamaños correspondientes a las diversas edades de las hembras. En los machos se utilizó la curva de los anillos hasta los 160 mm, a

partir de este tamaño se tomó la gráfica correspondiente a las captura-recapturas (cuadro 23).

Longevidad

No tenemos datos de cautividad con los que podamos calcular la longevidad de esta especie. Por el crecimiento observado un galápagos tarda en alcanzar su tamaño máximo casi 20 años. A partir de este punto es imposible calcularle la edad ya que el crecimiento es mínimo y puede estar anulado por el desgaste del caparazón, pero es lógico pensar por los datos de otras especies que pueden vivir mucho más.

CONCLUSIONES

El crecimiento de esta especie disminuye con la edad, siendo muy irregular, sobre todo en las hembras. Esta variabilidad puede estar determinada por los factores ambientales que influirían en el periodo de actividad del animal, tales como clima, disponibilidad de alimento, etc., hecho que ha sido señalado para otras especies (Cagle, 1946; Dobie, 1971; Medica et al, 1975; Jackson et al, 1976; Gibbons, 1967).

Se considera que en un año se forma generalmente solo un anillo de crecimiento.

Cuadro 23. Tamaños medios correspondientes a las diversas edades en los galápagos de nuestra población.

AÑOS	MACHOS	HEMBRAS
0	35,52	38,07
1	76,69	76,17
2	111,96	104,43
3	137,29	122,81
4	153,90	153,73
5	167,06	164,48
6	173,43	183,47
7	177,18	201,72
8	180,43	222,61
9	183,18	232,32
10	185,55	245,02
11	188,05	255,48
12	191,05	264,47
13	194,68	273,42
14	198,83	281,49
15	202,33	289,00
16	205,08	295,33

RITMO DE ACTIVIDAD

En este capítulo nos referiremos exclusivamente a las actividades realizadas fuera del agua, tales como soleamiento, desplazamiento terrestre y comer, debido a la imposibilidad, por falta de medios, de hacer observaciones cuando estaban sumergidos.

Hacemos especial hincapié en el soleamiento, que para esta especie es importante, y dejamos las actividades de reproducción, que se han visto anteriormente.

MATERIAL Y METODOS

Para las actividades de soleamiento y comer fuera del agua se cuenta con nueve días completos de observación durante los meses de mayo a noviembre en cuatro soleaderos diferentes.

A partir de las 7:30 y hasta las 19, cada hora y media se realizaba un conteo que duraba media hora. El máximo número de galápagos que se contabilizó para cada uno de los soleaderos es el siguiente: Caño Mucuritas 49, Laguna La Carmera 73, Laguna de Luis Herrera 63, Caño Rabo de Iguana 28. En cada conteo se anotaba el número de galápagos que se encontraban soleándose o comiendo. Los datos se expresan en porcentaje sobre el máximo de galápagos observados fuera del agua, sin tener en cuenta los que están sumergidos. Las observaciones se realizaron con ayuda de unos prismáticos de 9×35 desde un lugar escondido a fin de no perturbar la actividad de los galápagos.

Para detectar los desplazamientos nocturnos se hicieron recorridos nocturnos utilizando un foco de alta potencia, anotando el número de galápagos que se encontraban desplazándose fuera del agua.

RESULTADOS

Soleamiento

En los reptiles como heterotermos, la actividad de soleamiento es de enorme importancia. Debido a la falta de regulación térmica tienen que aprovechar los factores externos para conseguir ésta.

El comportamiento de soleamiento para los quelonios acuáticos es bastante común, y se ha citado para muchas especies: *Podocnemis expansa* (Mosqueira Manso, 1945); *Pseudemys scripta elegans*, *Chelydra serpentina serpentina*, *Pseudemys concinna*, *Sternotherus odoratus*, *St. carinatus*, *Trionyx ferox*, *Graptemys*, sp. *Deirochelys reticularia*, *Kinosternon leucostomum*, (Boyer, 1965); *Elseya latisternum*, *Emydura macquarii*, *E. subglobosa*, (Web, 1978); *Mauremys caspica*, *Emys orbicularis*, (observaciones propias), *Trionyx muticus* (Plummer, 1977).

Mucho se ha escrito sobre los efectos que produce el soleamiento en los reptiles; parece ser que el principal es la regulación de la temperatura, otros posibles beneficios serían: favorecer la digestión (Hennerman, 1979), ayudar a la eliminación de los parásitos externos (Cagle, 1950 en Hennerman 1979), y en la especie *Podocnemis expansa* parece ser que el soleamiento antes de la puesta es imprescindible (Mosqueira Manso, 1945).

El galápagos (*P. vogli*) es un quelonio que muestra una gran tendencia a solearse, en la época seca se pueden contar por centenares en las orillas de los caños y pozos. Sin embargo, en la época de lluvias, al subir el nivel del agua, la mayoría de estos soleaderos quedan inundados, aprovechando entonces para salir cualquier tronco sobre el agua, bordes de las tapas, e incluso hemos llegado a observar en un alarde de equilibrio a tres galápagos subidos en un alambre de espinos de una de las cercas del hato, a unos quince centímetros encima de la superficie del agua.

De esta especie, Alarcón Pardo (1969) ya hace referencia sobre sus costumbres de soleamiento, apuntando que es una especie estrictamente diurna soleándose por la mañana y por la tarde.

Marcellini (1979) estudia la actividad de soleamiento de este galápagos durante los meses de sequía (febrero, marzo y abril).

En la figura 59 se dan las gráficas de soleamiento para cada día de observación. La línea continua indica el porcentaje de galápagos que están soleándose, y la punteada el porcentaje que están comiendo durante el conteo. Se indica además con un símbolo encima de la curva el estado del tiempo (soleado, nublado, parcialmente nublado, lluvia) durante el conteo.

Durante el periodo de estudio los primeros galápagos en salir del agua lo hicieron a las 7:15 y los últimos en meterse a las 18:38. Es decir, que salían poco después del amanecer y volvían al agua una vez que el



Fig. 57.— Galápagos soleándose en una isleta de la laguna del hato. Pueden verse también dos viudas. (*Himantopus himantopus*).



Fig. 58.— Concentración de galápagos en su soleadero en la época seca.

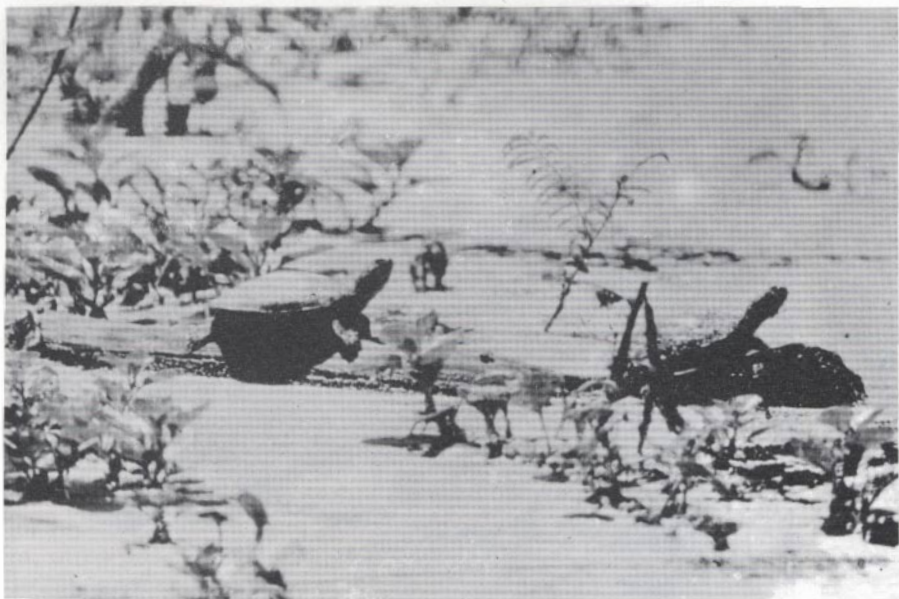


Fig. 59.— Jóvenes de *Podocnemis vogli* soleándose encima de un tronco.

sol se había puesto. En dos días que amanecieron nublados (28 de junio y 20 de agosto) durante el primer censo de 7:30 a 8 h. no se contabilizó ningún galápagos, por lo que suponemos que hasta que no se caliente el ambiente, los galápagos no salen.

A la vista de los datos de la fig. 59 podemos decir que la lluvia afecta negativamente esta actividad, de modo que cuando llueve con cierta intensidad los galápagos permanecen en el agua. Durante tres conteos, en que se produjo lluvia fuerte, no se observó ningún galápagos fuera del agua; sin embargo, en una ocasión fuera de estos días, observamos que nueve individuos estaban en un soleadero a pesar de la llovizna.

Si nos fijamos en las gráficas para cada día vemos que en las cuatro primeras tenemos una curva unimodal con un máximo en las horas centrales del día (12 a 14 horas); en las cuatro siguientes, la curva pasa a ser bimodal con un máximo de 10 a 14 h. otro de 16 a 18 h. y un último en las horas centrales del día. La última gráfica presenta un sólo máximo a las 10 de la mañana.

El mínimo en las horas centrales se corresponde con días de mucho sol en los que no hay nubes. Estas horas son las más calurosas, a excepción del 17 de septiembre en el que este mínimo se debe a la lluvia.

Optamos por agrupar todas estas gráficas en una sola con el fin de tener una idea global de la actividad de soleamiento de esta especie durante el invierno y poder comparar estos datos con los obtenidos por

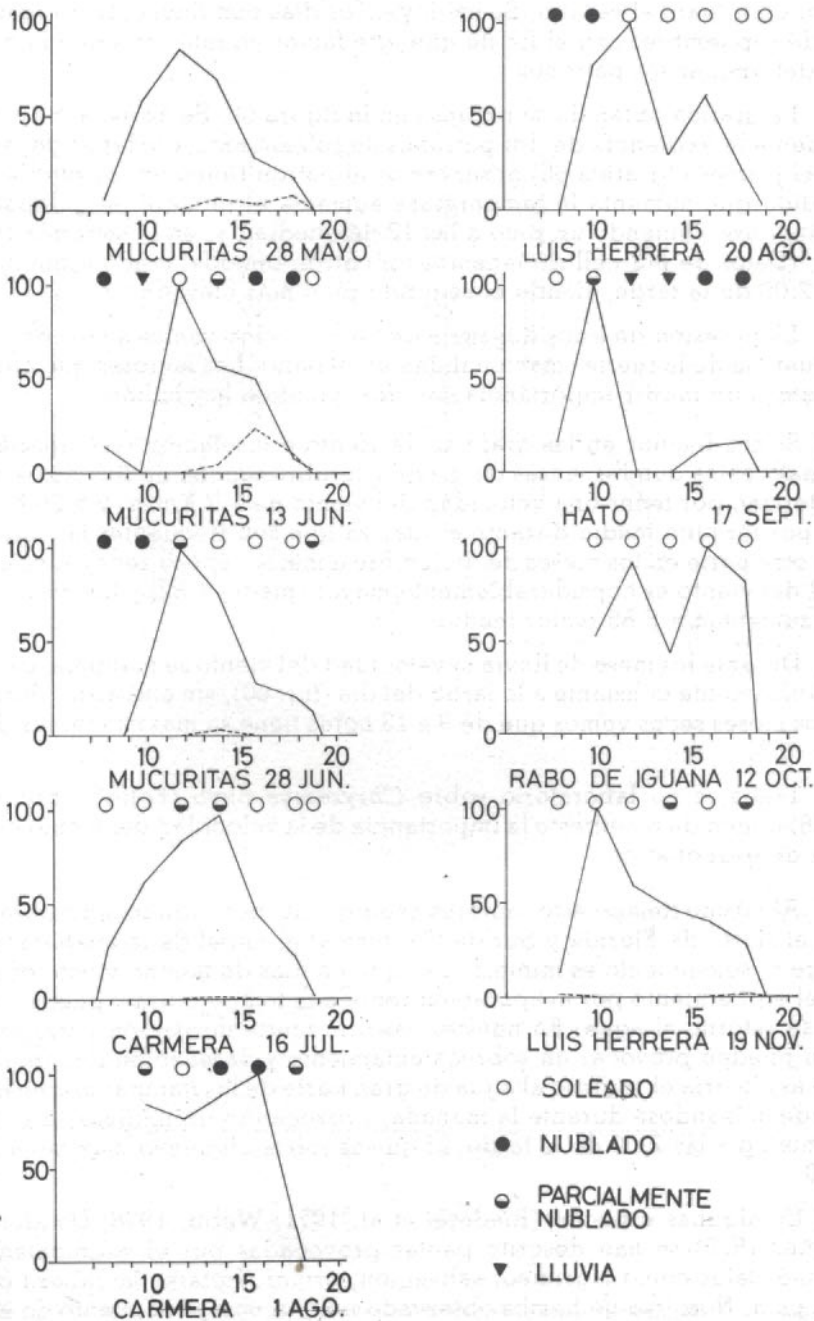


Fig. 60.— Número de galápagos observados fuera del agua en los conteos realizados en los lugares y fechas que se indican. Los valores se expresan en tanto por ciento de la máxima cantidad contada en el día. La línea continua representa los galápagos soleándose y la de puntos los que se encontraban comiendo.

Marcellini para el verano. Se excluyen los días con lluvia (12 de junio y 17 de septiembre) con el fin de que este factor no interviniese a la hora de determinar los patrones.

La gráfica obtenida se expresa en la figura 60. Se aprecia muy claramente la existencia de dos patrones de soleamiento a lo largo del año. En el primero (gráfica 60) observamos el patrón típico en los reptiles, a medida que aumenta la temperatura aumenta el número de galápagos soleándose, teniendo un pico a las 12 del mediodía; en la segunda (fig. 61), (Datos de Marcellini) tenemos un patrón bimodal con un mínimo a las 2:00 de la tarde, siendo el segundo pico más elevado.

La posesión de estos dos tipos de curva, como vamos a ver, es consecuencia de la fuerte estacionalidad en el llano. Los factores que consideramos de mayor importancia son dos: viento e insolación.

Si nos fijamos en las gráficas de viento e insolación (ver apartado clima) vemos que los meses de mayo a octubre (época de lluvias) se caracterizan por tener una velocidad del viento de 1,7 Km/h. y 5,25 h. de sol por término medio durante el día, ya que son frecuentes las nubes; por otra parte en los meses de diciembre a marzo (época seca) la velocidad del viento es considerablemente mayor (media 4,82) y las horas del sol aumentan a 8,85 (valor medio).

Durante los meses de lluvia la velocidad del viento se mantiene baja y prácticamente constante a lo largo del día (fig. 60), sin embargo, durante los meses secos vemos que de 9 a 13 horas tiene su máxima intensidad (fig. 61).

Trabajos de laboratorio sobre *Chrysemys picta* (Foley y Spotila, 1978) ponen de manifiesto la importancia de la velocidad del viento en la tasa de evaporación.

Al mismo tiempo estos autores añaden que en condiciones naturales (en el Norte de Florida y Sur de California) el papel de la evaporación sobre el soleamiento es mínimo, excepto en días de mucho viento cuando el enfriamiento por evaporación reduce la temperatura y puede causar su retorno al agua. En nuestro caso, la fuerte insolación y evaporación pueden provocar un sobrecalentamiento y desecación del animal, que explicaría el regreso al agua de gran parte de los galápagos que han estado soleándose durante la mañana, provocando un mínimo en el soleamiento a las 2:00 de la tarde, al que seguiría un nuevo máximo a las 3:00.

En algunas especies (Riedesel et al. 1971; Webb, 1978; Douglas y Layne, 1978) se han descrito pautas provocadas por el sobrecalentamiento, tales como lagrimeo, salivación, orinar, frotarse la cabeza con una pata. Nosotros no hemos observado ningún comportamiento de este tipo. En una ocasión vimos cómo un galápagos, apoyándose fuertemente sobre sus cuatro patas, frotaba el peto contra el suelo hacia los lados y de adelante hacia atrás; esto lo interpretamos más bien como un movimien-

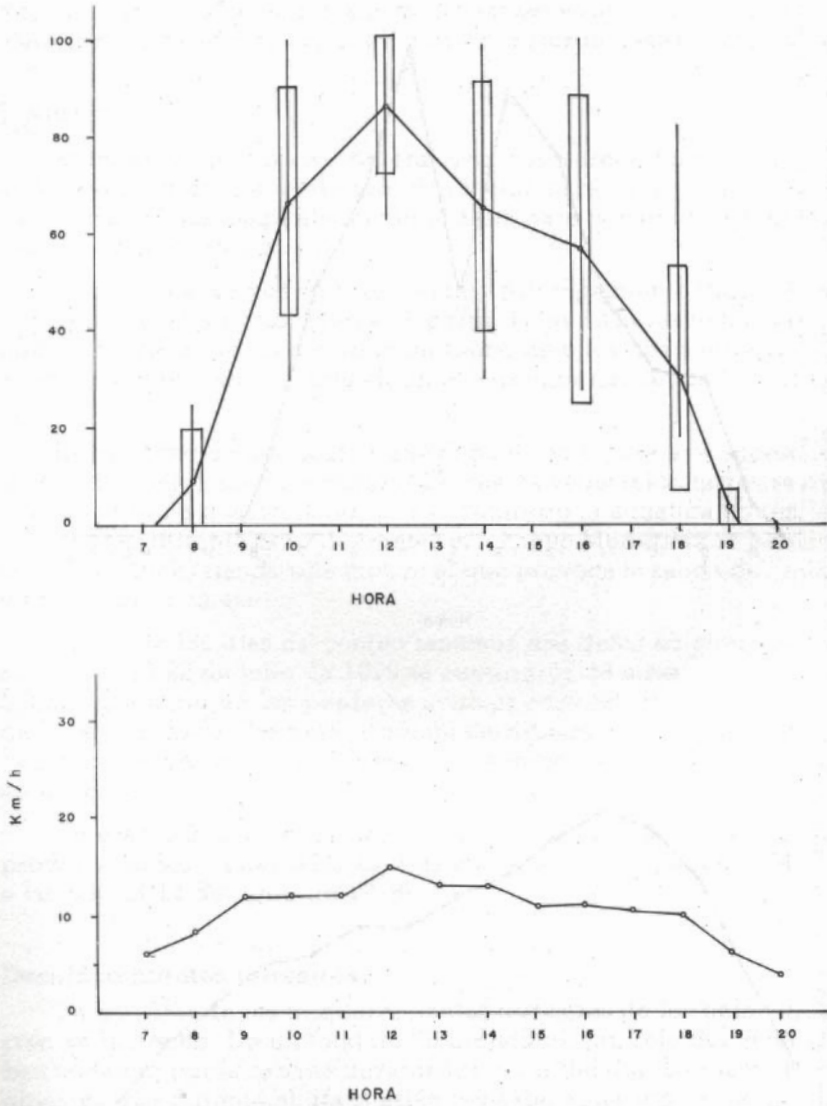
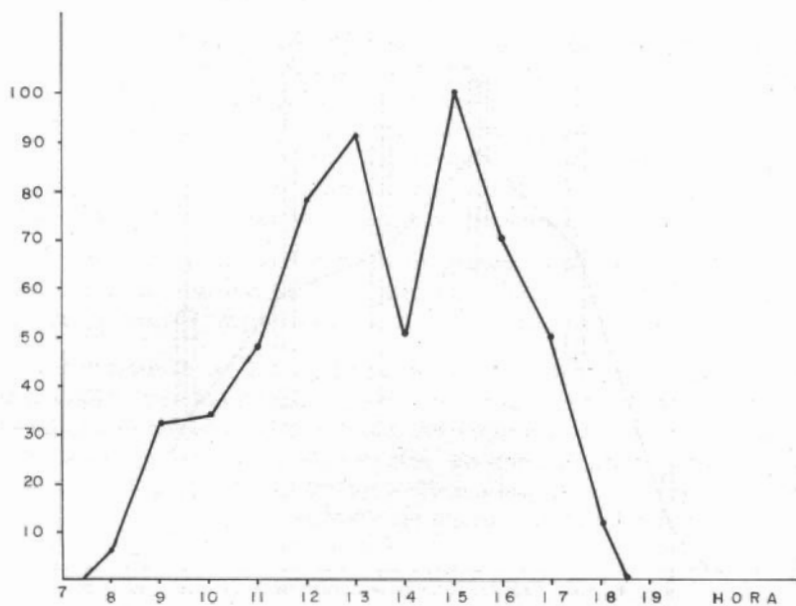


Fig. 61.— Patrón de soleamiento para la estación de lluvias (mayo a noviembre). Abajo: velocidad del viento para estos mismos meses a lo largo del día. Simbología como la de la figura 51.



HORA

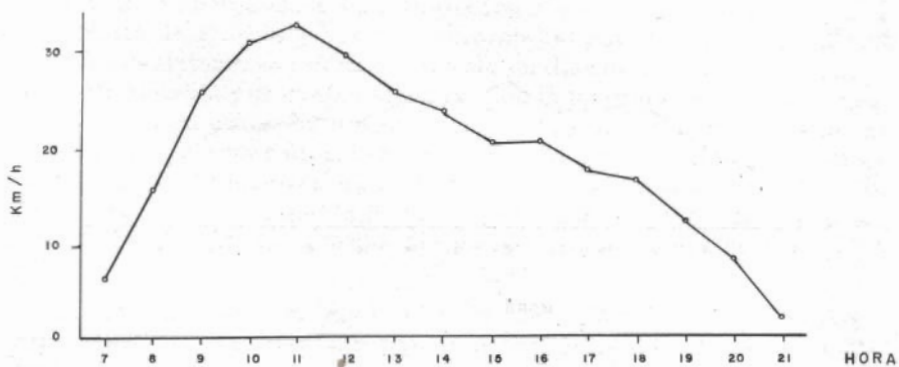


Fig. 62.— Patrón de soleamiento para la estación seca (febrero a abril). Según datos de Marcellini. Abajo: velocidad media del viento para estos mismos meses a lo largo del día.

to que favorece la desparasitación (sanguijuela, garrapatas). En otras ocasiones el galápago, al salir del agua, se echaba arena con las patas sobre el caparazón, pasando de ser un objeto brillante (por estar mojado) a opaco, esto se observó incluso cuando el sustrato era barro duro y no se lograba ningún efecto. No sabemos las implicaciones que pudiera tener esta acción, quizás lograr un mejor mimetismo con el medio.

Pastar

El término «pastar» a primera vista nos parece fuera de lugar, sin embargo no hemos encontrado otro mejor para denominar esta actividad ya que el galápago abandona el agua para comer hierba en los bordes del caño o laguna.

Esto lo observamos en mayo y junio principalmente (fig. 59) y esporádicamente en los otros meses. A partir de las 13 horas había galápagos que salían del agua, caminaban un tramo de unos dos metros como máximo y permanecían durante algunos segundos comiendo (ver alimentación).

La explicación más lógica que encontramos para este suceso es que en mayo y junio, con las primeras lluvias, la vegetación terrestre de gramíneas ya se ha desarrollado, por el contrario la acuática no (en las observaciones durante estos dos meses en el caño Mucuritas no había vegetación acuática) siendo este motivo el que provoca la salida del galápago a tierra para comer.

Fuera de los días de conteo tenemos dos datos adicionales de esta actividad: el 22 de julio de 1979 se capturaron 14 ejemplares que se hallaban comiendo en las praderas encharcadas (20 cm de profundidad) de la laguna de la Carmera, durante las últimas horas de la tarde. Aunque no se veían, su presencia se detectaba por el movimiento de la paja en el agua.

En días nublados observamos que la salida a tierra para comer se producía en las primeras horas de la mañana (10 galápagos en Mucuritas a las 8 h. el 14 de junio de 1978).

Desplazamientos terrestres

La mayoría de los desplazamientos terrestres de los galápagos ocurren en la noche. De un total de 88 individuos tan sólo dos se encontraban andando por la sabana durante las horas del día. La razón de esto es obvia ya que durante el día si están lejos del agua son presa fácil de los caricares, si el sol no acaba antes con ellos.

Creemos que son dos causas las que originan los desplazamientos terrestres:

- 1^a. La migración de un cuerpo de agua a otro.
- 2^a. La puesta.

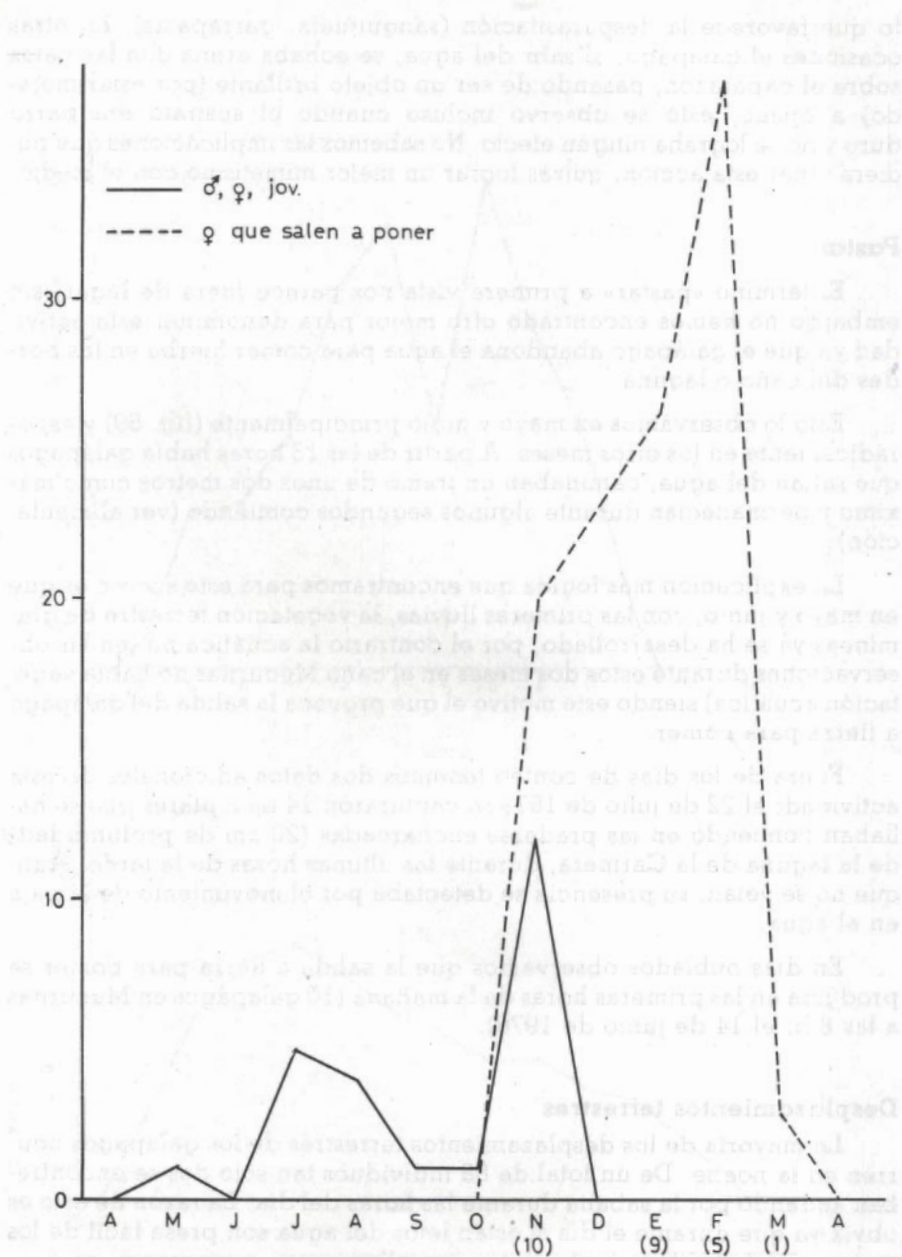


Fig. 63.— Desplazamientos nocturnos de galápagos observados durante recorridos por el área de estudio. En algunos meses se indica debajo, entre paréntesis, el número de noches que se salió.

La curva continua de la figura 62 representa los desplazamientos del primer tipo. Durante los meses de mayo a octubre se contabilizó un total de 21 galápagos de los cuales 8 eran juveniles, 5 machos, 2 hembras, y de los cinco restantes no se anotó el sexo. Pese al reducido tamaño de la muestra, podemos observar una proporción más elevada de machos y jóvenes. Distribuyéndolos según los meses hay un pico en julio y otro en noviembre.

La curva punteada de la figura 62 corresponde al número de hembras que salen a la sabana a desovar. Esta actividad tiene lugar desde mediados de Noviembre a finales de Febrero.

Tan sólo en el mes de noviembre hay una superposición de los desplazamientos de ambos tipos. En este mes el nivel de agua comienza a bajar por lo tanto los galápagos migran de los charcos que se están secando hacia cuerpos de agua de mayor volumen, al mismo tiempo se inicia la época de puesta.

No sabemos si las hembras que salen a poner aprovechan esta salida para mudarse a lugares más favorables.

CONCLUSIONES

El *P. vogli* es un animal diurno que aprovecha las horas nocturnas para los desplazamientos terrestres o las actividades reproductivas.

Estamos de acuerdo con Marcellini (1979) en que es la luz lo que determina su salida del agua para solearse.

Creemos que son tres los factores que actúan sobre los hábitos de soleamiento, la lluvia en «invierno» (mayo a octubre), la insolación y el viento en «verano» (diciembre a marzo).

Los galápagos utilizan las horas de la tarde para salir a comer, aunque en los días nublados observamos que esta actividad se realiza también en las primeras horas de la mañana.

COMPOSICION DE LA POBLACION

En una población es necesario conocer ciertos parámetros, tales como la estructura en clases de edad y sexo, natalidad, etc. Esta información es indispensable cuando se trata de una especie susceptible de explotación.

Algunos autores (Wilbur, 1975; Schwarz, 1974 en Stickel 1978) sugieren que una de las causas de la disminución de la población de ciertas tortugas es el deterioro del medio ambiente. Si esto es cierto para la generalidad de los quelonios, éstos serían unos buenos indicadores de la calidad ambiental. En este sentido Bury (1979) lo propone como una línea de investigación dentro de este grupo taxonómico.

En nuestro caso, dada la dificultad de llevar un buen control de la natalidad y la mortalidad, nos limitaremos a dar los parámetros correspondientes a la estructura de la población, sugiriendo tan sólo los posibles mecanismos en lo que respecta a la dinámica poblacional.

A la hora de hablar de una población, una de las primeras cosas que hay que hacer es delimitarla. Aunque el estudio se ha llevado a cabo en varios puntos del hato El Frío, fundamentalmente nuestros datos se refieren al caño Mucuritas y alrededores. Estos resultados pueden extrapolarse con reserva al hato mientras no se realicen estudios más detallados.

MATERIAL Y METODOS

Se muestreó en diez puntos diferentes del hato, de los cuales: a) siete estaban en caños (Mucuritas, Rabo de Iguana y Capuchinos) y en ellos se capturaron un total de 950 galápagos; b) dos en préstamos (Las Ventanas y Luis Herrera), en éstos se capturaron 258 galápagos, y c) tan sólo uno en estero (Lagunas de la Piedra), con 128 galápagos como muestra. La descripción de los lugares de muestreo se dan en el apartado «Área de estudio».

Los muestreos se efectuaron con chinchorro, estaquillada y a mano (ver capítulo de material y métodos general). De los galápagos capturados se anotó el sexo y las dimensiones. Los resultados para cada clase de tamaño y sexo se dan en porcentaje sobre el total de la muestra capturada en cada punto concreto (las clases de tamaño se tomaron de dos en dos cms).

RESULTADOS

Para una mejor comprensión de la distribución de los galápagos en los distintos habitats acuáticos y su variación estacional, es necesario relacionarlo con la dinámica de las aguas. En la época de máxima inundación podemos considerar la sabana como una gra lámina de agua interrumpida sólo por las zonas más elevadas (bancos y terraplenes). En «verano» (época seca) el agua se mantiene sólo en los caños y en algunas lagunas grandes. Dentro del caño el mayor volumen de agua se encuentra donde están colocadas las tapas; a partir de aquí, y a medida que nos alejamos aguas arriba, el caño se va estrechando y puede llegar a secarse casi por completo, hasta que se encuentra otra tapa que contiene agua y vuelve a repartirse el mismo proceso (ver fig. 63).

Según la distancia de la sección muestreada a la tapa, lo clasificamos en tres categorías:

- A: aguas arriba de la tapa
- B: mitad entre una tapa y la proxima
- C: aguas abajo de la tapa.

Según esta clasificación los distintos puntos de muestreo de los caños serían:

Caño Mucuritas, los puntos 1 y 4 corresponderían a la categoría A, el 2 a la B y el 3 a la C.

Caño Rabo de Iguana, el punto 9 sería de tipo A y el 10 del C.

Caño Capuchinos. (punto 8) pertenecía a la Clase C.

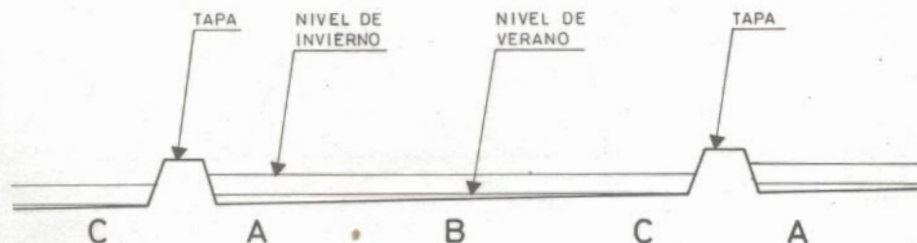


Fig. 64.— Esquema del corte longitudinal de un caño mostrando las «tapas» y las distintas zonas de muestreo consideradas.

Estructura en clases de tamaño

En las figuras 64 a 68 se expresa la distribución en clases de tamaño para hembras, machos y jóvenes por separado, en cada punto de muestreo.

La línea discontinua representa los valores correspondientes a la época húmeda (entrada de aguas en el caño Mucuritas y lagunas de la Piedra; y máxima inundación en los préstamos de Luis Herrera y las Ventanas). En algunos puntos sólo hicimos muestreos en una época del año.

Si comenzamos observando los datos de verano del caño Mucuritas, vemos que los individuos grandes se encuentran principalmente en las zonas consideradas como A (puntos 1 y 4), es decir, en donde hay más agua. De un 31,58% de hembras adultas existentes en 1, pasamos a un valor nulo en los otros puntos (2 y 3) y de un 13,85% de subadultas a un 23,42 por ciento en 2. En los machos así como en 1 el máximo está entre 210 y 240 mm, en 2 baja, estando entre 170 y 190. Por el contrario el porcentaje de jóvenes que en 1 es de 0,66, aumenta a 21,11% en 2, y en el último tramo (3) constituye el 100% de la muestra.

Aplicando el test de contingencia vemos que las diferencias de las distribuciones en clases de sexo y tamaño son estadísticamente significativas ($p < 0,001$) entre los puntos 1, 2 y 3. Quedan así bien definidas tres estructuras de población a lo largo del caño entre tapa y tapa. En la zona 4 del caño Mucuritas vuelve a repetirse la estructura encontrada en 1 ($\chi^2 = 3,18$; 5 gdl $p > 0,5$).

Para comprobar si lo que acabamos de afirmar se cumplía en otros lugares, muestreamos en otros caños. En Rabo de Iguana, puntos 9 y 10 (ver mapa de la fig. 10) que corresponden respectivamente a las clases A y B. Para sorpresa nuestra, encontramos que la proporción de hembras jóvenes y adultas eran casi iguales en los dos sectores del caño (fig. 66), siendo muy reducido el número de las grandes. Más tarde supimos que en este punto (9) los llaneros habían chinchorreado llevándose a las hembras grandes. Esto explica su reducido número. Así como en la tapa (9) los machos presentan una predominancia en los tamaños grandes (170-210) en el segundo punto (10) el máximo está en valores inferiores (150-170).

Por último en el caño Capuchinos tomamos un solo punto (8) correspondiente a la clase C. Parece que en esta zona no se sigue la regla general, presentando una distribución parecida a la de la zona 2 del caño Mucuritas (fig. 67). Teniendo en cuenta que el muestreo se realizó a finales de enero y todavía había bastante agua, es posible que no hayan comenzado los desplazamientos que originarían las distribuciones de verano.

Otro punto observado en «verano», además de los caños, son los esteros de La Piedra, que, como ya dijimos, quedan próximos al caño Mucuritas. Ordenando los galápagos en clases de tamaño (fig. 67) nos apa-

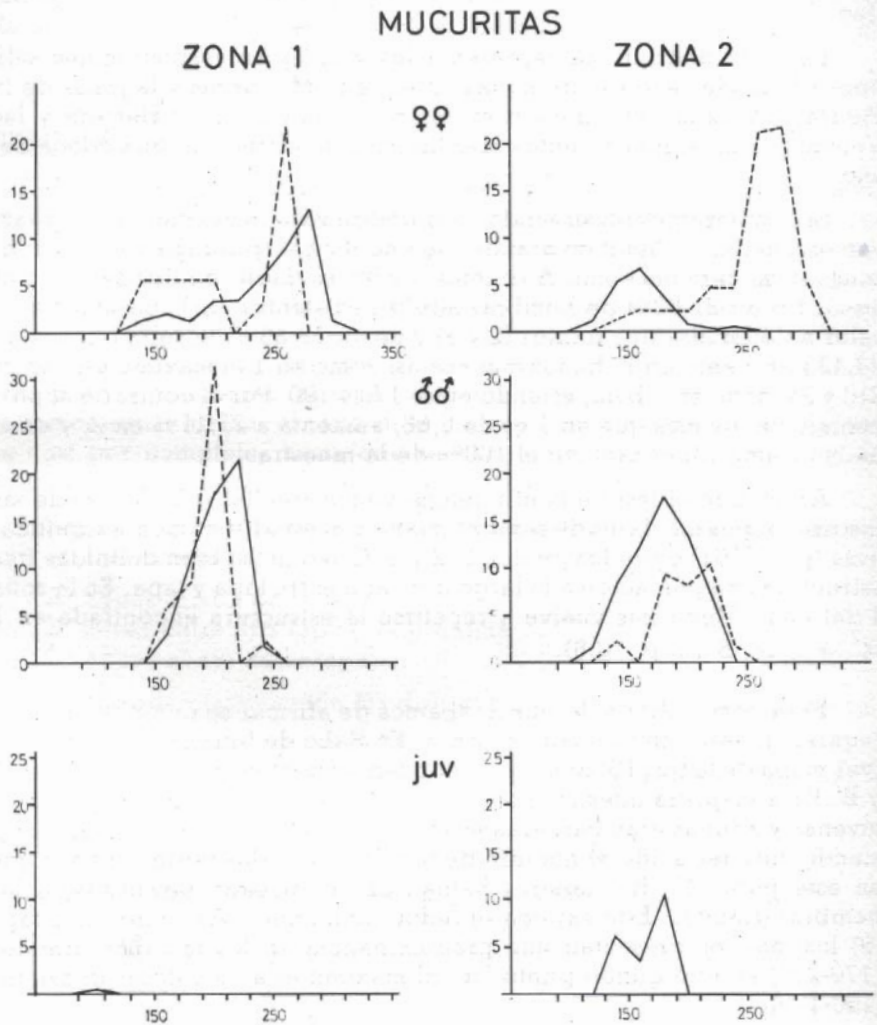


Fig. 65.— Distribución en clases de tamaño (longitud del espaldar en mm) y sexo en los puntos de muestreo que se indican. En ordenadas se indica el porcentaje, calculado sobre el número total de la muestra para cada punto. La línea continua representa los valores de la época seca y la discontinua los de la época húmeda.

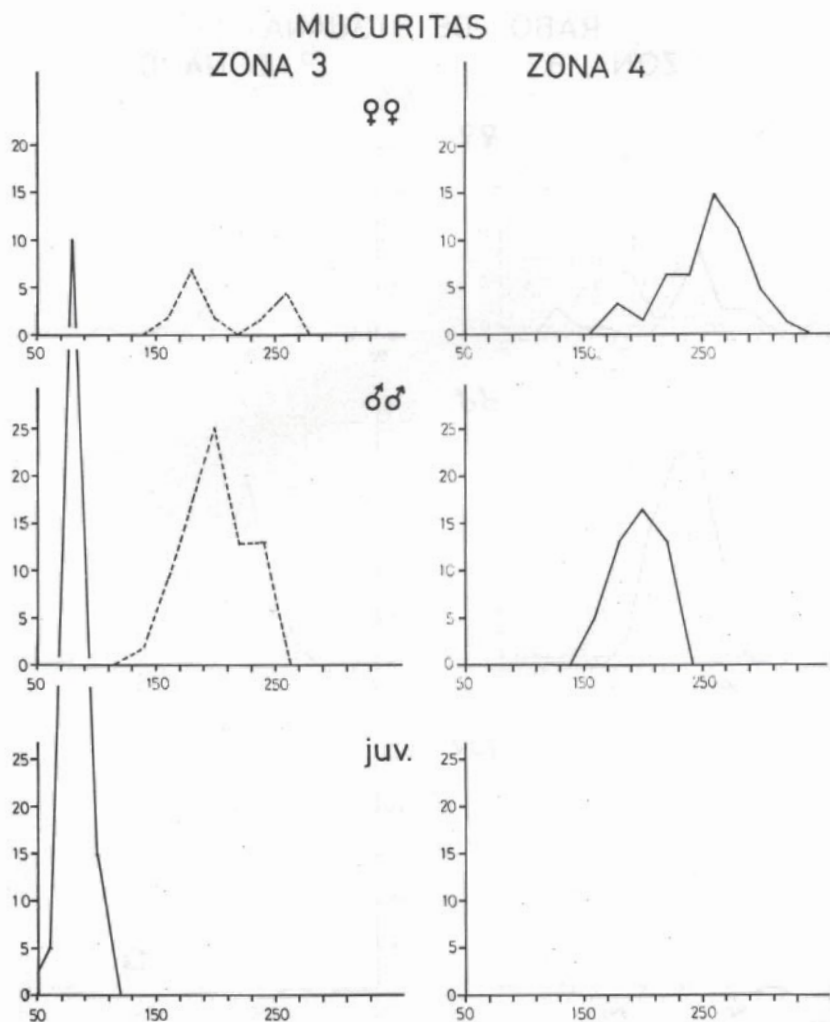


Fig. 66.— Distribución por tamaños y sexo en los puntos de muestreo que se indican. Para simbología ver figura 64.

RABO DE IGUANA
ZONA 9 ZONA 10

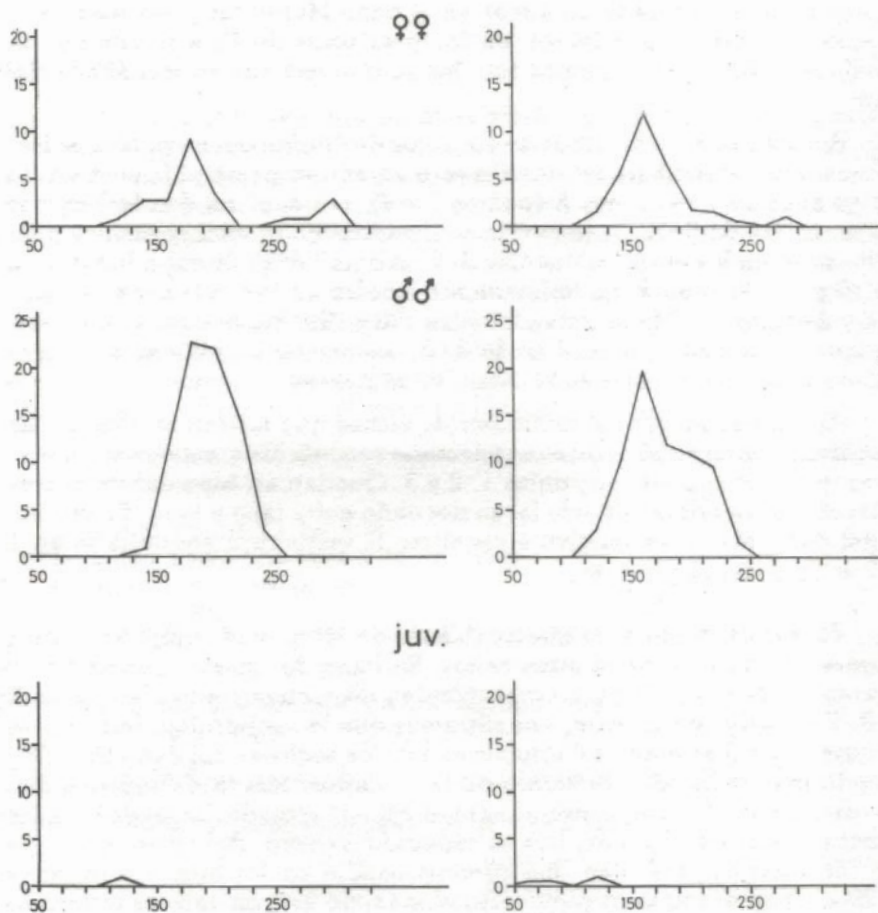


Fig. 67.— Distribución por tamaños y sexo en los puntos de muestreo que se indican. Para sim-
bología ver figura 64.

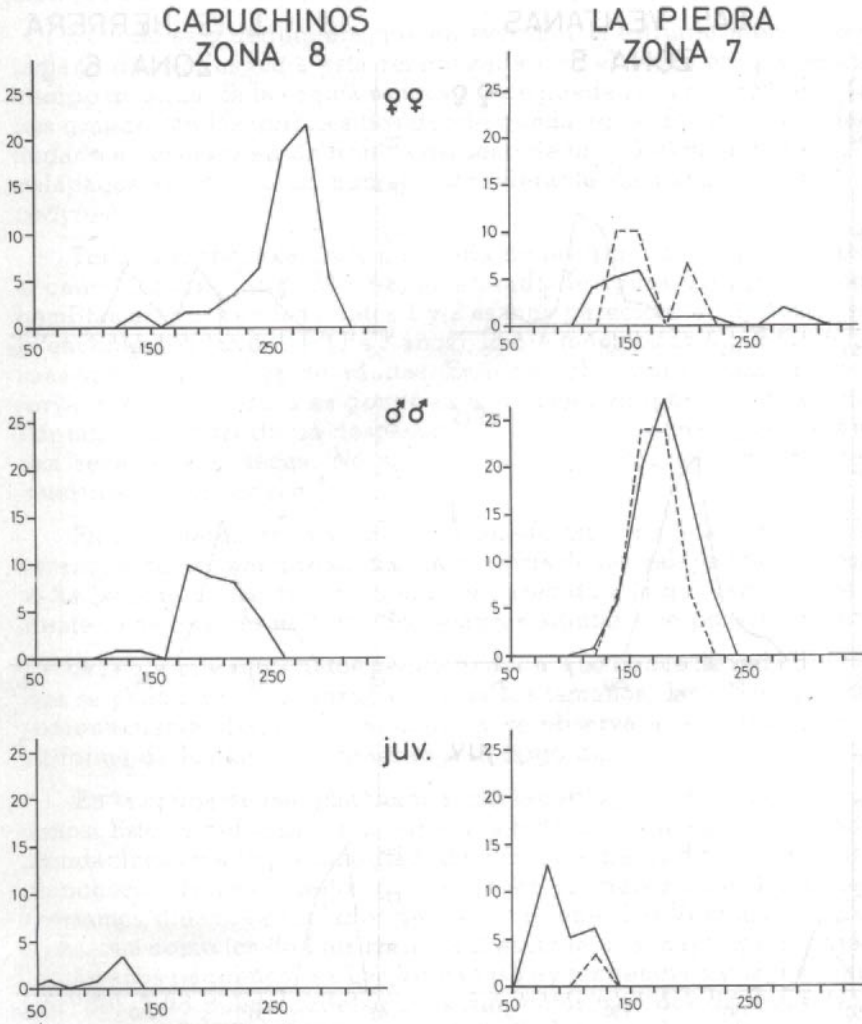


Fig. 68.— Distribución por tamaños y sexo en los puntos de muestreo que se indican. Para sim-
bología ver figura 64.

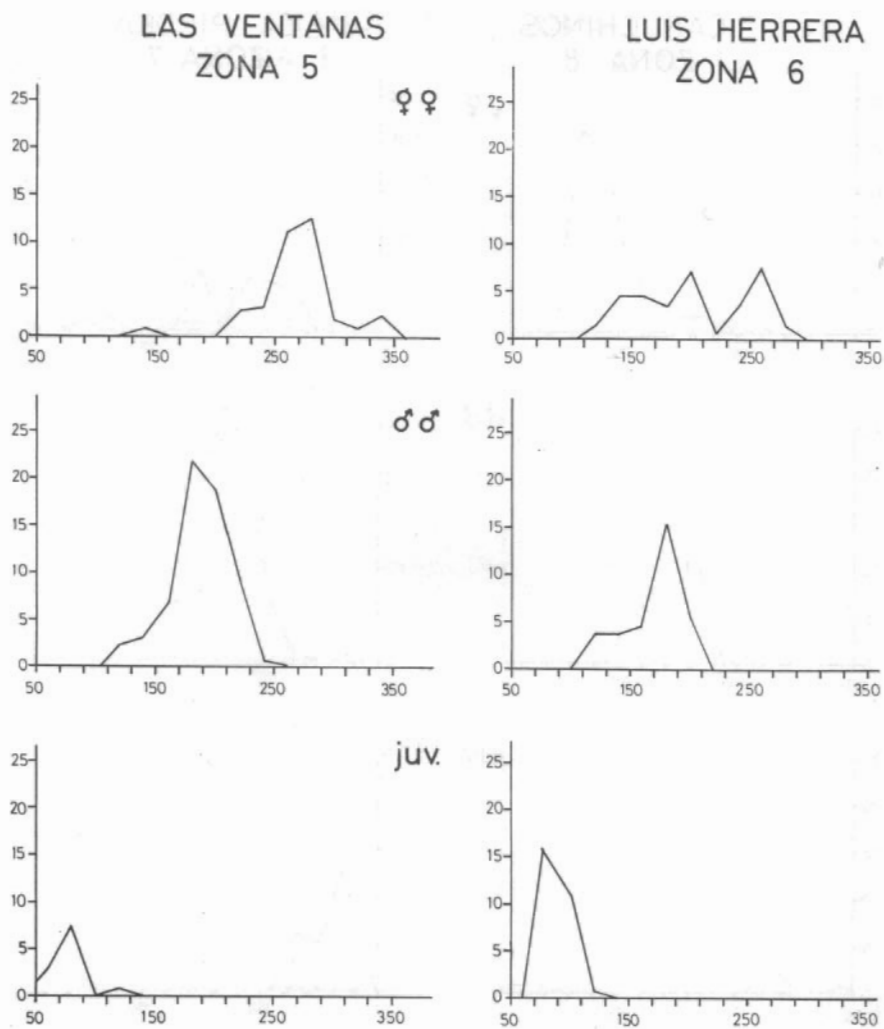


Fig. 69.— Distribución por tamaños y sexo en los puntos de muestreo que se indican. Para simbología ver figura 64.

rece una distribución muy parecida a la de la zona 2 de Mucuritas con una clara predominancia de los galápagos pequeños. Como el estero estaba próximo a secarse, trasladamos los galápagos al caño.

De todo esto deducimos que en «verano» la estructura en clases de tamaño de esta especie está relacionada con el volumen que tenga el cuerpo de agua. Si la sequía es muy fuerte pueden ocurrir concentraciones grandes en los únicos sitios donde queda agua. En otro caño hemos llegado a observar en un tramo casi seco de unos 200 m. a más de 1.500 galápagos junto con un número considerable de babas (*Caiman crocodylus*).

Tomemos ahora la línea punteada de las gráficas correspondientes al caño Mucuritas (fig. 64 y 65) en entrada de aguas. La proporción de hembras grandes en los puntos 1 y 2 es muy parecida; en 3, donde antes se encontraban juveniles (1 a 3 años), ahora tenemos un 12,26% de hembras adultas y un 7,26 de adultas. En los machos por el contrario se observa que en la zona 3 es donde está la mayor proporción de grandes. Por tanto ha ocurrido un desplazamiento hacia las zonas que antes estaban secas o casi secas. No se capturaron jóvenes en ninguna de las muestras de esta época.

En los esteros de la Piedra que quedaron completamente secos en verano, y de los que trasladamos la mayoría de los galápagos, vemos que se ha llegado a una distribución muy parecida a la que tenían anteriormente exceptuando el 3,9% de hembras adultas que poseía antes.

A la vista de estos datos podemos decir que con la llegada de las lluvias se produce una reagrupación de los tamaños, las clases pequeñas aparentemente abandonan el cauce y se observa una distribución más uniforme de los tamaños grandes a lo largo del caño.

En la época de máxima inundación tan sólo poseemos datos de préstamos. Esto se debió en gran parte a la falta de vialidad causada por las inundaciones y a la profundidad del caño que hacía difícil la pesca con chinchorro. Nuestros datos provienen en su mayoría de dos series de préstamos situados a los lados de los terraplenes Las Ventanas y Luis Herrera. Así como los de Luis Herrera presentan una mayor proporción de los tamaños pequeños, en Las Ventanas hay tendencia hacia los grandes (fig. 68). Esto puede deberse a los diferentes métodos de muestreo empleados, en Las Ventanas usamos estaquilladas y en Luis Herrera utilizamos el chinchorro; puede ser que la estaquillada no sea muy efectiva a la hora de capturar jóvenes.

Proporción de sexos

De la muestra total estudiada, 694 de los galápagos eran machos y 477 hembras; esto nos da un promedio de 1,45 machos por hembra.

Si consideramos solamente a los individuos que son maduros sexualmente, tenemos 694 machos frente a 250 hembras, lo que en promedio representa 2,78 machos por cada hembra.

Considerando la población de verano (total de machos y hembras de sexo conocido), tenemos que esta proporción varía desde 0,66 en el Caño Capuchinos, hasta 3,15 en Rabo de Iguana. La elevada proporción de machos en la zona 9 de Rabo de Iguana se debe, como ya dijimos antes, a la captura de las hembras por parte de los llaneros. En cuanto al caño Capuchinos no es típicamente de verano y esta proporción se asemeja más a la del caño Mucuritas (punto 2) de entrada de aguas. Si exceptuamos estos dos valores extremos, tenemos una relación próxima a 1 en las zonas 1 y 4 de Mucuritas, que se mantendrá con el inicio de las lluvias, aumentando hasta de 2 a 3 en el resto de los lugares. Con la llegada del «invierno» las proporciones se hacen muy variables, oscilando desde 0,49 hasta 4,5 (caño Mucuritas). En máxima inundación para los préstamos (Las Ventanas y Luis Herrera) estos valores son de 2,08 y 0,9 respectivamente (ver cuadro 24).

Cuadro 24. Proporción de sexos en los distintos puntos muestreados. (Machos/Hembras).

	Población total		Solo adultos	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno
1 Mucuritas	1,29	1,00	1,77	1,89
2 Mucuritas	3,00	0,49	78,00	0,61
3 Mucuritas	Seco	4,50	Seco	12,00
4 Mucuritas	0,93	-	1,20	-
5 Las Ventanas	Seco	2,08	Seco	2,03
6 Luis Herrera	Seco	0,90	Seco	2,53
7 La Piedra	2,57	2,50	18,00	-
8 Capuchinos	0,66	-	0,65	-
9 Rabo de Iguana	3,15	-	16,40	-
10 Rabo de Iguana	2,14	-	45,00	-

En otros galápagos la proporción de sexos no difiere significativamente de 1:1 (*Sternotherus odoratus*, Tinkle 1961; *Emydoidea blandingii*, Graham and Doyle, 1977; *Trionyx muticus*, Plummer, 1977; *Chrysemys picta*, Gibbons, 1968 y Wilbur, 1975). Moll y Legler, 1971, encuentran que en *Pseudemys scripta* hay 1,9 machos por hembra en la población de Panamá. Esta diferencia en la proporción de sexos la atribuyen a una mortalidad mayor en las hembras. Bury (1979) aconseja precaución al aceptar proporciones de sexo distintas de 1 sobre todo en muestras pequeñas, ya que la mayoría de las veces se deben a un muestreo selectivo.

En nuestro caso este dato nos parece bastante fiable, ya que la muestra es grande y las capturas se realizaron en lugares de características diferentes. Creemos que el menor número de hembras se debe a que son objeto de captura por parte de los llaneros.

Migraciones

En 16 casos se conocen con bastante aproximación los lugares de suelta y captura de los ejemplares (cuadro 25).

La mayor distancia detectada fue recorrida por un macho que se desplazó a unos 10 km. de distancia durante el invierno del 78 (fig. 69).

En general los desplazamientos observados se corresponden con los cambios estacionales de hábitat que habíamos descrito antes.

Censo

Es muy difícil calcular el efectivo de la población de galápagos de El Frío, aún cara al caño Mucuritas, en el que se efectuaron la mayor parte de las capturas. Las características climáticas, unidas a la forma de vida de este galápagos, hacen que la única forma posible de estimar con cierta fiabilidad su número sea efectuar capturas sistemáticas en épocas muy secas en cada uno de los cuerpos de agua en los que se fracciona el caño. Aún en este caso quedarían fuera de los efectivos capturables los que se encuentran estiviendo en las matas o enterrados en el fango de las lagunas y esteros. Desgraciadamente no nos ha sido posible realizar estos muestreos a pesar de haberlos iniciado en dos años distintos.

Cuadro 25. Desplazamientos observados en algunos de los galápagos recapturados en el caño Mucuritas y alrededores.

MACHOS		
Mucuritas 3 - Luis Herrera 6	19-V-78 - 30-VIII-78	
La Piedra 7 - Mucuritas 2	7-IV-78 - 12-II-80	
La Carmera - Mucuritas 1	30-I-78 - 17-III-79	
La Carmera - Mucuritas 1	30-I-78 - 17-III-79	
Mucuritas 3 - Mucuritas 1	19-V-78 - 17-III-79	
Mucuritas 3 - Mucuritas 2	19-V-78 - 17-III-79	
La Piedra 7 - Mucuritas 2	19-V-78 - 7-IV-79	
La Piedra 7 - Mucuritas 2	19-V-78 - 7-IV-79	
Mucuritas 3 - Mucuritas 2	19-V-78 - 7-IV-79	
La Piedra 7 - Mucuritas 2	19-V-78 - 12-IV-80	
HEMBRAS		
Mucuritas 1 - La Piedra 7	10-II-78 - 19-V-78	
Mucuritas 3 - Mucuritas 2	19-V-78 - 16-VI-78	
La Piedra 7 - Mucuritas 2	19-V-78 - 17-3-79	
Mucuritas 2 - Mucuritas 2	24-V-78 - 17-III-79	
Mucuritas 2 - Mucuritas 2	27-III-78 - 29-III-79	
Mucuritas 2 - Mucuritas 2	24-V-78 - 29-3-79	

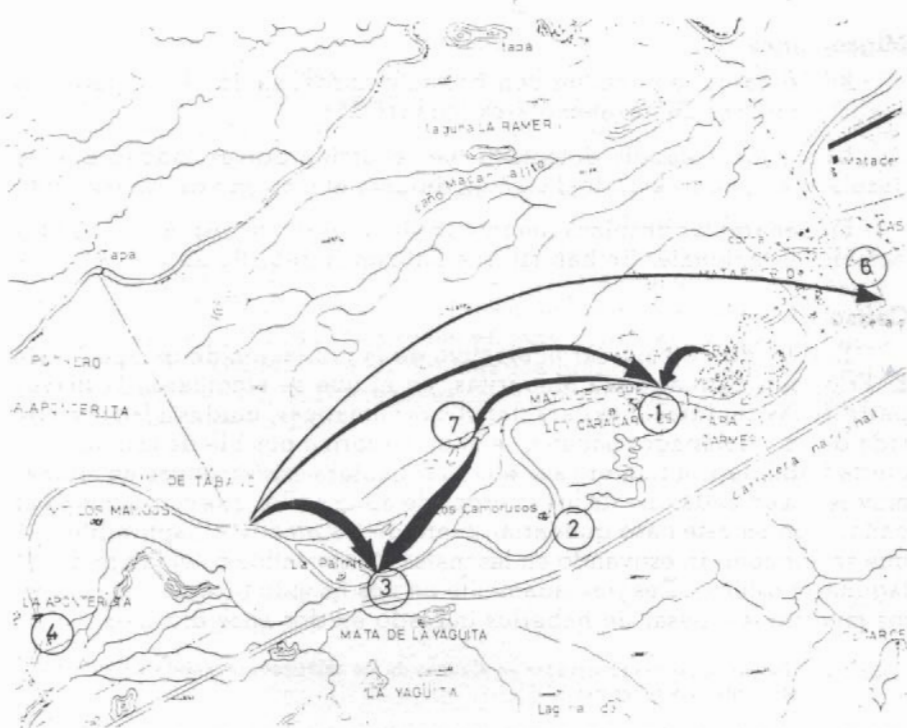


Fig. 70.— Desplazamientos observados entre captura y recaptura en el caño Mucuritas y alrededores. Los números corresponden a los de los puntos de muestreo.

Considerando solamente al caño Mucuritas, capturamos 526 galápagos principalmente a lo largo de los veranos de los años 78, 79 y 80. De estas capturas pudimos recuperar 76 individuos. A pesar de que parece inadecuado considerar esta población como cerrada, ya que los muestreos se han realizado en puntos alejados y el estudio abarca varios años, hemos pensado que la escasa mortalidad así como la movilidad observada en esta zona, amortiguan en cierto modo las posibles desviaciones.

Aplicando el método de Schnabel (Overton, 1971) a nuestros datos, se estima la población de 10 km. del caño Mucuritas (desde la tapa de La Carrera hasta la de la Aponterita) en 5.667 galápagos con un intervalo de confianza entre 4.443 y 7.244. Con las debidas reservas a causa de los defectos de método ya descritos, creemos que esta estimación es bastante acorde con la realidad.

Considerando que el hato tiene 3 caños similares a Mucuritas, con una longitud total de 120 km. aproximadamente entre todos ellos, y suponiendo que la densidad media fuera parecida, el número total de galápagos del hato sería aproximadamente de 60.000 a 70.000, lo que equivale a poco menos de un galápagos por hectárea teniendo en cuenta todos los habitats.

Curva de supervivencia

Los datos de que disponemos nos permiten estimar la curva de supervivencia sólo a partir de la composición en clases de edades de nuestra muestra, suponiendo que la composición es estable y representativa de la población.

Basándonos en las longitudes calculadas para cada edad en el apartado «crecimiento» (cuadro 23) se ha asignado a cada ejemplar una edad. En el cuadro 26 se representan las distribuciones de frecuencia por edad en cada sexo del total de los ejemplares capturados «en verano».

Si representamos los logaritmos de estas frecuencias con respecto a la edad (fig. 70-71) se observa que siguen una ley decreciente que puede ser rectilínea, lo que supondría una mortalidad uniforme a partir del cuarto año de vida, tanto para machos como para hembras.

Los mínimos que aparecen en las gráficas se corresponden probablemente con años secos en los que se mueren mayor cantidad de galápagos jóvenes, la correspondencia no es exacta ya que en estos años el crecimiento es menor y las edades están calculadas en base a crecimientos medios.

Las rectas que se ajustan a estas nubes de puntos son, para machos, $\log. F = -0,02868. \text{ Edad} + 1,66065$, y para hembras, $\log. F = -0,03681. \text{ Edad} + 1,59271$. Esto representaría una mortalidad del 6,39% para los

Cuadro 26. Distribución en clases de edad de los galápagos (machos y hembras por separado) capturados en verano en el Hato El Frio

Edad	Machos	Hembras
1	-	-
2	-	-
3	-	-
4	47	44
5	59	23
6	33	41
7	19	17
8	19	23
9	23	9
10	12	5
11	21	18
12	24	13
13	17	24
14	23	20
15	24	18
16	17	6
≥ 17	141	13

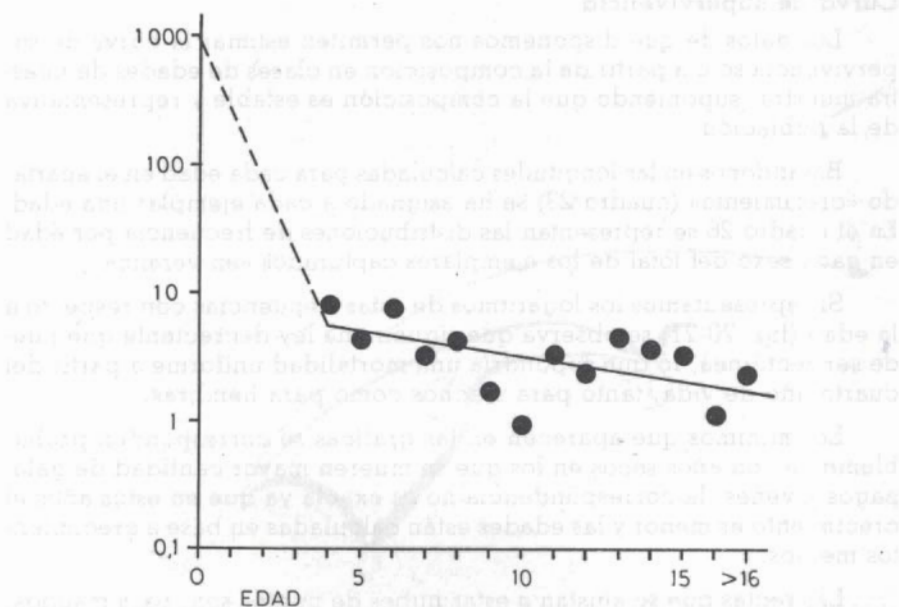


Fig. 71.— Distribución en clases de edad de las hembras capturadas en verano en escala logarítmica igualando a mil la clase 0 (n° de huevos puestos por las hembras adultas de la muestra dividido por dos). Se representa la recta de regresión respecto a la edad, en la que no se ha tenido en cuenta la clase 16.

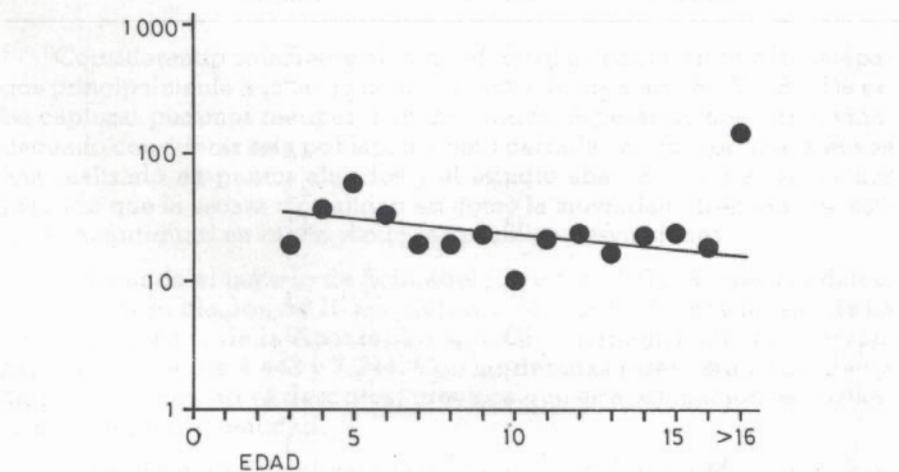


Fig. 72.— Distribución en clases de edad de los machos capturados en verano. Escala logarítmica. Se representa la recta de regresión respecto a la edad, en la que no se tiene en cuenta la clase 3 ni la 16.

machos y del 8,13% para las hembras, y una esperanza media de vida de 11 y 8 años respectivamente (para los ejemplares mayores de 4 años).

Vemos que en nuestra muestra existen 126 hembras adultas. Suponiendo que en los huevos la proporción de sexos sea 1:1 y teniendo en cuenta que una hembra pone por término medio 42,16 huevos al año (ver reproducción) tenemos que el número de hembras de edad 0 (huevo) sería de 2.656,08. Puesto que la ordenada correspondiente a la clase 4 es de 1,445 = $\log. 27,89$ parece que sólo el 10,5 ‰ de los huevos prosperan hasta hembras de 4 años. Probablemente en los machos ocurre algo parecido.

Observando la gráfica correspondiente a las hembras (fig. 70) puede notarse que la distribución está en contradicción con la hipótesis de la mortalidad uniforme, ya que el número de hembras de más de 17 años es mucho más reducido de lo que se podría esperar. Esto se podría explicar por un aumento brusco de la tasa de mortalidad alrededor de esta edad, que puede deberse a la caza selectiva a que está sometida la especie.

La distribución observada para los machos, sin embargo, presenta una acumulación de individuos en la clase de edad de >17 años, mucho más en consonancia con dicha hipótesis. Sin embargo, comparando esta distribución con la que supondría una mortalidad uniforme a la deducida de la pendiente de la recta de regresión, encontramos que la diferencia es estadísticamente significativa ($p < 0,001$, test de Kolmogorov-Smirnov; Siegel 1956). Esto parece indicar que la mortalidad aumenta en las clases de edades posteriores.

En caso de que la mortalidad natural siguiera tendencias similares en los dos sexos, deberían aparecer en la muestra de las hembras 130 individuos más de la última clase de edad. Por lo que podemos evaluar en un 28% la proporción de hembras víctimas de la predación selectiva (incluyendo la influencia humana).

Conservación y manejo

Dentro de la fauna llanera, algunas especies han sido explotadas desde muy antiguo. Actualmente las especies autóctonas más aprovechadas son el chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*), el caimán (*Crocodylus intermedius*), la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) y diversos félidos (*Panthera onca*, *Felis pardalis*, etc.). De éstas, dos se manejan racionalmente tras estudios de su biología: el chigüire y la tortuga arrau (Ojasti, 1973, 1971). Otras, debido a la matanza incontrolada, han sido colocadas al borde de la extinción (yaguar y caimán).

Además de estas especies, muy apreciadas por su piel o por su carne y huevos, existen en un segundo plano otras que, si bien no tienen actualmente gran valor comercial, son objeto de una explotación local.

Nos referimos principalmente a la baba (*Caiman crocodylus*), al galpago (*Podocnemis vogli*) y al terecay (*Podocnemis unifilis*).

Aunque el galápago se encuentra en todo el llano, las poblaciones más importantes están en las zonas inundables del alto Apure. En dicha región es donde este recurso es más aprovechado por el hombre.

Como vimos en el apartado «Composición de la población» existe una elevada mortalidad en las primeras fases de su vida, con una supervivencia suficiente para mantener la población en sus niveles actuales. Mucho más grave es, sin embargo, la eliminación de hembras adultas por parte del hombre, ya que éstas han tenido que pasar previamente por la criba de las etapas juveniles. Un examen de la curva de supervivencia de las hembras (fig. 70) nos indica que la población podría aumentar considerablemente si se redujera la mortalidad de las hembras adultas. No tenemos datos para saber si la explotación actual hace disminuir los efectivos de galápagos o si se mantienen estables. Mientras que estudios posteriores no aclaren este punto, no se pueden dar normas para su explotación. Creemos, sin embargo, que los medios más efectivos para su conservación serían:

Proteger de alguna manera los primeros estadios de este galápago, bien manteniéndolos en cautividad hasta que alcancen un tamaño adecuado o bien encerrando a las hembras en recintos durante la época de puesta, pasada la cual se volverían a soltar, pudiendo controlar así las nidadas.

Otra posibilidad sería desviar parte de la explotación hacia los machos que son menos importantes en la dinámica de población, aunque sean más pequeños.

En cualquier caso, no se deberían matar hembras menores de 275 mm. de longitud de espaldar, con lo que se les daría la posibilidad de reproducirse al menos durante 3 ó 4 años.

En años secos es conveniente, como ya se ha hecho en algunas ocasiones en «El Frio», llenar los pozos que se están secando con agua de la capa freática o, si esto no es viable, trasladarlos a otros puntos en donde la haya. Sería asimismo aconsejable no capturarlos en estos años, en los que la mortandad es elevada.

CONCLUSIONES

Existe una segregación en clases de tamaño según el volumen de agua, muy aparente en verano. Con la llegada de las lluvias, al aumentar el nivel del agua de toda la zona ocurren desplazamientos que varían la composición.

La composición de sexos favorece claramente a los machos (1,45:1) llegando a ser en algunos lugares hasta de 3 por cada hembra.

Se estima la población de 10 km. del caño Macuritas en 5.667 galápagos (4.443 a 7.244).

La esperanza media de vida de los individuos mayores de tres años es de 8 a 11 años.

La mortalidad incide principalmente en tres momentos de la vida del galápagos:

- Los huevos son víctimas de gran número de predadores que reducen considerablemente el éxito de la eclosión.
- Los galápagos durante sus tres primeros años de vida también están sometidos a una fuerte predación situándose en esta etapa la segunda criba. Podemos estimar que entre ésta y la anterior mueren el 98,95% de los individuos.

A partir de este momento la mortalidad se reduce considerablemente, aunque para las hembras existe otro momento crítico al llegar la madurez sexual, ya que corren más riesgo al salir a poner y son objeto de explotación por parte del hombre que solo consume hembras grandes.

Un factor que causa gran mortalidad es la sequía, en años muy secos puede llegar a morir una parte considerable de la población.

No tenemos datos que nos permitan afirmar si la distribución de las hembras en clases de edad encontrada es estable.

ENEMIGOS, ENFERMEDADES Y PARASITOS

Hasta ahora en los capítulos precedentes hemos ido analizando los diversos aspectos que determinan el nicho de esta especie (trófico, temporal y espacial). Pero para dar una idea de la posición que ocupa dentro de las relaciones ecológicas que determinan esta región del Llano, falta por determinar las especies que utilizan al galápago como alimento dentro de su dieta, es decir, los predadores.

Aunque los datos que sirven de base para este apartado son observaciones de campo esporádicas que no pueden cuantificarse, no por ello dejan de tener un valor científico, ya que son datos nuevos que hasta la fecha no se conocían.

La predación puede tener lugar sobre los nidos o sobre individuos. Como en el apartado correspondiente a la reproducción hablamos de la predación de huevos, ahora sólo nos referiremos a la predación a nivel de individuo.

Dentro de las rapaces, uno de los predadores observados es el gavilán galapaguero (*Busarellus nigricolis*), que no en vano recibe ese nombre. Poseemos dos notas en las que un individuo de esta especie llevaba en sus garras un galápago de pequeño tamaño. Probablemente los capturó cuando estaban asoleándose.

El águila negra (*Buteogallus uribitinga*), que es la mayor rapaz que habita en El Frío, también se alimenta de galápago. El 17-1-78 al ir por una zona boscosa, donde habita por lo general esta especie, vimos a una de estas águilas con una hembra grande en las garras; al oírnos la dejó en el suelo marchándose. Inmediatamente acudieron primero un Chirigüare (*Milvago chimachima*) y luego un caricare (*Caracara plancus*) que lo arrastró por las patas para comérselo. El mismo día, horas más tarde, tuvimos la oportunidad de observar a otro individuo que, con un galápago de unos dos o tres años de edad, salió volando y se posó en un

árbol cercano. Acto seguido empezó a comérselo vivo picoteando por las patas.

El caricare es un predador que hemos observado con cierta frecuencia comiéndose galápagos grandes. Durante la época de puesta, las primeras hembras que salen a desovar a la sabana cuando todavía hay luz, corren el riesgo de encontrarse con un caricare. Este la cansa siguiéndola y picoteándola, y en los casos en que estén lejos del agua pueden llegar a matarla y comérsela. En esta situación encontramos el 7-12-77 a dos caricares comiéndose un ejemplar grande. El 4-1-78 observamos como otro seguía a una galápaga por la sabana, pero sin hacerle nada, y el 4-1-78 uno se estaba comiendo un animal grande ya muerto que medía 256 mm. de espaldar. Le faltaba una mano y por la axila había un agujero, por donde probablemente le habían extraído los intestinos y huevos. También son capaces de cazar y comerse a los pequeños galápagos que se asolean en la sabana, ya que descubrimos un nido de esta rapaz en cuyos alrededores contamos más de treinta caparazones correspondientes a individuos de uno a tres años de edad.

Las ciconiformes también cazan galápagos pequeños. Tenemos una observación del 18-6-78, en la que una garza morena (*Ardea cocoi*) tenía uno en el pico. Al acercarnos huyó dejándolo en el suelo, éste todavía estaba vivo y presentaba un agujero en el caparazón; medía 50,6 mm. Aunque no poseemos más datos de predación por parte de este grupo, según informes de los llaneros, el garzón soldado (*Mycteria jabiru*) y los gabanes (*Euxenura maguari* y *Mycteria americana*) son grandes comedores de pequeños galápagos. Por el ejemplar muerto que observamos lo más probable es que lo cacen al acecho dándole un golpe con su fuerte pico.

Dentro de los reptiles parece que *Podocnemis* es una presa frecuente de la anaconda o culebra de agua (*Eunectes murinus*) (Ayarzagüena com. pers., Pérez Torres com. pers., Herrera com. pers.). Contamos con tres observaciones en la que un ejemplar de considerable tamaño se encontraba enrollado a una galápaga. En un caso se pudo recuperar el ejemplar y vimos que tenía el cuello y una pata magullados, presentando un color morado. Al parecer los mata por asfixia.

Se han encontrado restos de galápagos (placas córneas, mandíbulas) en contenidos estomacales de baba, *Caiman crocodylus* (Ayarzagüena, comunicación personal). En caimanes mantenidos en cautividad se observó cómo éstos se los comían aplastándolos con sus poderosas mandíbulas antes de tragarlos. Es lógico pensar que cuando en El Frío las poblaciones de caimanes eran todavía abundantes, el galápago fuera una presa habitual en ellos.

En una ocasión encontramos un galápago en el caño Mucuritas que tenía la cabeza cortada de un tajo, probablemente fue un babo que al morderlo le hubiera cogido sólo la cabeza.



Fig. 73.— Culebra de agua (*Eunectes murinus*) con una galápagas capturada. Foto Jacobo Pérez Torres.

Otro reptil al que ya hemos hecho alusión, el mato (*Tupinambis teguixin*), actúa como predador de pequeños ejemplares. En contenidos estomacales se encontraron restos de galápagos que todavía tenían la carúncula (Herrera, 1980).

Los perros pueden llegar a matar las galápagas cuando salen a poner. Tuvimos oportunidad de observarlo en uno de nuestros recorridos nocturnos. Dos perros tenían acosada a una galápagas en una zanja de unos treinta cm. y, por lo que nos dijo nuestro ayudante, Esteban Torres, hubieran llegado a matarla de no haber llegado nosotros.

Dentro de los grandes carnívoros tenemos el jaguar (*Panthera onca*). Los dueños de uno de los hatos que todavía conserva yaguares en Apure, nos contaron que habían llegado a encontrar siete caparazones grandes rodeados de sus huellas. Ellos suponían que los cazaban al acecho, permaneciendo echados en las ramas de algún árbol cercano al caño, y cuando los galápagos salían a asolearse, de un zarpazo los sacaba del agua y luego ya en terreno seco se los comían.

No sabemos si los caribes o pirañas (*Serrassalmus sp.*) pueden llegar a comérselos, pero en muchos de los galápagos que hemos capturado las patas y cola aparecían mordisqueados, probablemente por este animal.

A modo de conclusión diremos que la predación incide principalmente sobre los nidos o los galápagos pequeños (1 a 3 años). Las hembras son más predadas que los machos, ya que se exponen más durante los recorridos que efectúan por la sabana en época de puesta.

En lo que respecta a enfermedades, tan sólo observamos un ejemplar que presentaba infección en los ojos, teniendo éstos muy hinchados. Parece que tenía problemas también a la hora de sumergirse.

Los ectoparásitos más corrientes son las sanguijuelas, que están pegadas en la pared del tubo digestivo, y nematodos tanto en el estómago como en el intestino. No logramos identificar la especie que se trataba. A pesar de ser frecuentes en reptiles, e incluso en anfibios, no hemos encontrado ácaros en ninguno de los ejemplares capturados.

RELACION DE CICLOS ANUALES

La existencia de ciclos (circadianos, anuales, lunares) en animales y plantas, implica la existencia de una adaptación que permite ajustar los procesos vitales del organismo a las condiciones externas del medio ambiente (Brady, 1979), existiendo por tanto una sincronización del animal con la época más favorable para su ejecución.

El clima de la zona está claramente dividido en dos épocas, una húmeda, en la que cae el 90% de la precipitación, que va desde mediados de abril a mediados de noviembre, y otra seca durante el resto del año. Al ser el suelo principalmente arcilloso es muy impermeable y el agua queda almacenada en los esteros y caños. En la época seca la fuerte evaporación hace que se sequen los esteros y bajíos y que los caños queden reducidos a pozas de agua embarrada.

Por lo que hemos visto hasta ahora, el agua parece ser el factor determinante de la actividad del galápago. Para ver las posibles correlaciones del ciclo hídrico con los ciclos biológicos de esta especie (alimentación, reproducción, crecimiento, peso), hemos tomado las curvas de precipitación y precipitación menos evaporación y las hemos comparado con cada una de las anteriores.

Alimentación

Dentro de la alimentación hemos elegido dos tipos de alimento, las gramíneas y el cangrejo, que son básicos en la dieta de esta especie.

El consumo de gramíneas está correlacionado positivamente con la precipitación ($r=0,65810$, $p < 0,05$, 8 gdl). Es decir, que al comenzar la lluvias aumenta el consumo de gramíneas, teniendo ambas curvas su máximo en julio.

La frecuencia de aparición del cangrejo, por el contrario, está ligeramente desfasado, llevando un mes de retraso con respecto al nivel del agua.

Crecimiento

Tanto en el macho como en la hembra se observa una correlación positiva entre la precipitación y el ciclo anual de crecimiento ($r=0,72539$, para machos, $r=0,86242$, para hembras; $p < 0,001$, 9 g.d.l. para ambos sexos).

El mes que presenta mayor tasa de crecimiento en los dos sexos es julio, siendo este en el que ocurre el máximo de precipitación.

Ciclos sexuales y puesta

Si tomamos la gráfica de la precipitación menos evaporación, que hemos considerado como representativa del nivel del agua en la sabana, y la comparamos con la variación anual del peso relativo de los testículos (fig. 43) vemos que los máximos coinciden, existiendo una correlación estadísticamente significativa ($r=0,86390$; $p < 0,001$; 8 gdl), o sea que el peso relativo del testículo está directamente relacionado con el nivel de agua de la sabana.

En la hembra el tamaño del óvulo mayor sigue un proceso parecido (fig. 45). El valor máximo, que se alcanza simultáneamente con el del peso relativo del testículo, se mantiene durante tres meses. Está también significativamente correlacionado con el nivel de agua en la sabana, pero con un mes de retraso ($r=0,91340$; $p < 0,001$; 10 gdl). Por el contrario, el número de huevos con cáscara (fig. 46) va totalmente desfasado, como era de esperar, y tiene el máximo cuando los niveles de agua son ya bajos (diciembre-febrero).

Para la puesta es necesario que el terreno no se inunde, esto se puede conseguir de dos maneras: o bien poniendo en terrenos altos (Alarcón Pardo, 1969) o bien esperar a poner en la época seca, como ocurre en nuestro caso. Por el contrario, para abandonar el nido, los jóvenes necesitan agua y comida y ambas cosas vienen con la lluvia. El ajuste del abandono del nido con el comienzo de la lluvia está regulado por el tapón de barro que cubre la nidada, ya que hasta que éste no se humedezca y se ponga blando los galapaguillos no podrán salir. Con las primeras lluvias (abril-mayo) los jóvenes van al agua y los adultos comienzan otra etapa de cría, cerrándose así otro ciclo anual.

En galápagos americanos de la zona templada es en primavera la época activa (*Trionyx spiniferus*, Robinson y Murphy, 1978; *Macrochelys temminckii*, Dobie, 1971; *Chelydra serpentina*, White y Murphy, 1973), lo que nos hace pensar que es la temperatura el factor más importante que determina el ciclo.

Variación estacional del peso

La variación del peso anual, tanto en los machos como en las hembras (fig. 41) está correlacionada positivamente ($r=0,59435$, 9 g.d.l.,

para los machos, $r = 0,69520$, 8 g.d.l. para las hembras, $p = 0,05$ en ambos sexos) con la curva de precipitación menos evaporación, teniendo ambas un pico de octubre a noviembre.

Resumiendo, a modo de conclusión, podríamos decir que el calendario de actividades de esta especie en los Llanos de Apure es el siguiente:

Con la entrada de aguas (abril-mayo), los galapaguillos que se encontraban en el nido, al humedecerse el tapón, salen a la superficie, dirigiéndose a los pequeños charcos que se forman en la sabana. Al mismo tiempo crece una densa vegetación herbácea que los ayuda a camuflarse. No obstante, sólo unos pocos escapan a la intensa predación a que están sometidos.

Los otros galápagos, que hasta entonces estaban concentrados en las pozas que tenían agua, al llenarse los caños, se dispersan. Los individuos pequeños que habitaban en las partes más someras del caño, al parecer, lo abandonan, trasladándose a los préstamos y charcos donde también se encuentran los recién nacidos.

En esta época, al haber más alimento disponible, principalmente materia vegetal, cida en los valores relativos del peso, con un máximo en noviembre y un mínimo en febrero, tanto en los machos como en las hembras.

Durante este período (julio-agosto) es cuando se observan las cópulas. El máximo de actividad sexual se alcanza en septiembre, mes en el que el nivel del agua en la sabana es máximo. En la hembra este máximo se prolonga hasta diciembre.

Con la bajada de las aguas en noviembre se producen de nuevo desplazamientos en sentido contrario a los anteriores, es decir, los galápagos que abandonaron los caños para irse a los esteros y préstamos, al secarse éstos, vuelven otra vez hacia los caños.

En esta época se inicia también la puesta por parte de las hembras, encontrándose la sabana muy transitada desde las horas del atardecer.

La puesta se prolonga hasta finales de febrero, durando por tanto unos tres meses y medio.

En marzo la sabana está muy seca, siendo los niveles de agua mínimos. Los galápagos se encuentran concentrados en los caños. El principal alimento lo constituyen ahora el camarón, que con la bajada de las aguas es más fácil de capturar, y la almeja, disminuyendo la importancia de la materia vegetal en la dieta.

En algunos sitios que, debido a la fuerte evaporación, se quedan sin agua, tanto los galápagos como los babos se entierran en el barro y su-

fren un periodo de estivación; otros prefieren irse a la mata y soportar a la sombra la sequía. Si el año es muy seco se producen grandes mortandades que merman drásticamente la población.

Con el inicio de las lluvias, en abril, finaliza la época seca, nacen los galapaguillos y los adultos se dispersan comenzando un nuevo ciclo.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

En este trabajo se estudia la biología del galápago de los Llanos *Podocnemis vogli*. El estudio se llevó a cabo en el Hato «El Frío» (Apure, Venezuela).

Se capturaron por distintos métodos (a mano, con chinchorro, estaquillada) un total de 1.815 galápagos, de los cuales 236 se diseccionaron con objeto de ver la alimentación y determinar el ciclo sexual de la especie. El resto, 1.579 individuos, se midieron y se marcaron para su posterior reconocimiento.

1. Biometría. De las 16 medidas (fig. 26) tomadas en una muestra de 500 ejemplares, son significativamente alométricas 15. Posee dimorfismo sexual en casi todas las medidas, sobre todo en las de la cola, siendo éstas en el macho mayores que en la hembra. Existe una clara estacional más y comienzan a crecer. En julio, cuando se alcanzan las mayores precipitaciones, es cuando crecen más. En los machos este máximo de crecimiento es bastante más acusado que en las hembras.

2. Reproducción. De las disecciones de 85 machos y 133 hembras se pudo observar que la madurez sexual se alcanza en los machos con una longitud de espaldar de 130 mm y 230 mm en las hembras. Los testículos comienzan a crecer a finales de julio, alcanzando su máximo peso en septiembre. Los óvulos comienzan a desarrollarse también a finales de julio, pero el máximo se mantiene de septiembre a noviembre. Los primeros huevos con cáscara aparecen en los oviductos en octubre, observándose que el número medio alcanza su máximo en diciembre. La época de puesta se inicia con la bajada de aguas a mediados de noviembre prolongándose hasta finales de febrero. Cada hembra pone por regla general tres veces durante la época activa; el número medio de huevos puestos por temporada es de 42,6. La puesta se realiza por lo general en los bajíos, en donde la hembra excava un hueco con las patas posteriores en donde deposita los huevos en número de 10 a 20, tapándolos con barro.

Los galapaguillos nacen al cabo de 90 a 112 días, saliendo del nido con la llegada de las primeras lluvias.

3. Alimentación. Se examina el contenido de 148 estómagos de ejemplares de diferente talla y sexo. El galápagos es un animal omnívoro que se alimenta más frecuentemente de gramíneas acuáticas, completando su dieta con materia animal, siendo el cangrejo (*Dilocarcinus dentatus*) la presa más frecuente. Se observan diferencias estacionales, así como entre distintos tamaños y sexos, que parecen coincidir con las disponibilidades del medio.

4. Crecimiento. Se ha estudiado la variación del crecimiento con el tamaño por medición de los anillos de la tercera vertebral en 80 hembras y 137 machos y por la recaptura de 34 hembras y 56 machos. Se observa una clara disminución del crecimiento con el tamaño, existiendo grandes variaciones individuales. Se observa crecimiento, aunque de poca magnitud, en gran parte de los ejemplares de tamaño grande. Los machos tardan aproximadamente tres años en alcanzar el tamaño de madurez y las hembras nueve. Respecto a la variación estacional, la medición del último anillo y las recapturas de menos de un año nos revelan que el crecimiento es prácticamente nulo de noviembre a marzo, existiendo un máximo para ambos sexos en el mes de julio.

5. Actividad. Para conocer el ritmo de actividad del galápagos fuera del agua se realizaron observaciones nueve días completos repartidos durante los meses de mayo a noviembre. Es un animal diurno que aprovecha las horas nocturnas para los desplazamientos terrestres o la puesta. El soleamiento se ve afectado por la lluvia, viento e insolación.

6. Población. Por las capturas realizadas se observa una segregación en clases de tamaño según el volumen de agua, muy aparente durante la época seca. La proporción de sexos favorece claramente a los machos, encontrándose 1,45 por cada hembra en la muestra total estudiada. La población de un tramo de 10 km del caño Mucuritas se estima en 5.667 (4.443 — 7.244) galápagos. Tan sólo un 10,50 por mil de los huevos que darán lugar a hembras llegan a transformarse en galápagos de 4 años. La composición de la población parece muy afectada por el manejo humano.

7. Predación. La mayoría de la predación índice en los huevos y galápagos jóvenes (1 a 3 años de edad) y en segundo término sobre las hembras que salen a poner. Los predadores observados son el caricare (*Caracara plancus*), el zorro (*Cercocyon thous*), el gavilán galapaguero (*Busrrellus nigricollis*), el águila negra (*Buteogallus uribitinga*), la garza morena (*Ardea cocoi*), el mato (*Tupinambis teguixin*), la culebra de agua (*Eunectes murinus*) y el bábo (*Caiman crocodylus*).

8. Influencia climática. Se observa que la biología del galápagos presenta una clara dependencia del ciclo hídrico de la sabana, siendo la época húmeda la más favorable para casi todas las funciones vitales.

SUMMARY

The biology of the turtle *Podocnemis vogli*, («galápago de los Llanos») was studied. All research was carried out in Hato «El Frío» (Apure, Venezuela).

1815 turtles were captured by diverse means (by hand, seining, and with a surface set net). Of these individuals 236 were dissected in order to determine the feeding habits and sexual cycle of the species. The remaining 1579 individuals were measured and marked for future identification.

1. **Biometry.** Of the 16 measurements (fig. 26) taken on a sample of 500 individuals, 15 are significantly allometrical. Sexual dimorphism is present in nearly all measurements, particularly in those of the tail, larger in males than in females. There existed a clear seasonality in the relative values of weight, with a maximum in November and a minimum in February in both males and females.

2. **Reproduction.** In the dissection of 85 males and 133 females sexual maturity was observed at a carapace length of 130 mm in males and 230 mm in females. The testicles begin to enlarge in late July, reaching their maximum weight in September. The ovaries also begin to develop in late July but maintain their maximum size from September to November. The first eggs with shells appear in the oviducts in October, and the average number reaches its maximum in December. The laying season begins with the dropping of the waterlevel in mid-november and continues into late February. Each female generally lays three times during the active season; the average number of eggs per season is 42.6. Laying is generally done in the low lying zones («bajíos»), where the female digs a hole with her hind feet and lays 10-20 eggs, covering them with mud afterwards. The young turtles hatch after about 90-112 days, leaving the nest with the first rains.

3. Feeding. 148 stomachs were examined from individuals of different sizes and sex. The turtle is an omnivore which feeds most frequently on aquatic grasses, filling its diet with animal food, most often the crab, *Dilocarcinus dentatus*. Seasonal differences are observed, as are differences between sizes and sexes, which appear to coincide with availability of the resources.

4. Growth. Variation in growth was studied by the measurement of annuli size of the third vertebral scute in 80 females and 137 males and by recapture in 34 females and 56 males. A clear reduction was noted in growth rate with size, there being great individual variation. Growth, though slight, was noted in the majority of large individuals. The males took approximately three years to reach maturity and the females nine. Measurement of the last annulus and recaptures after less than a year showed a seasonal variation with practically no growth between November and March and a maximum for both sexes in July.

5. Activity Periods. In order to determine the rhythm of activity for the turtle out of the water, observations were made on nine complete days during the period May-November. The turtle is diurnal and uses the nocturnal hours for moving or egg-laying. Basking is affected by rain, wind, and insolation.

6. Population. A segregation was noticed in size classes, during captures, according to the volume of water, being especially evident during the dry season. The proportion of sexes clearly favored the males, with 1.45 males per female in the sample studied. The population of a section of the creek, «caño Mucuritas», 10 km. long was estimated to contain 5.667 turtles (4.443 - 7.244). Only 10,50% of the eggs laid produce turtles of 4 years in age. The population composition appears to be substantially affected by human influences.

7. Predation is primarily on the eggs and juveniles (1-3 years) and next on the laying females. Observed predators were the Caracara (*Caracara plancus*), the Fox (*Cerdocyon thous*), the Black-collared Hawk (*Busarellus nigricollis*), the Great Black Hawk (*Buteogallus uribitinga*), the White-necked Heron (*Ardea cocoi*), the Tegui lizard (*Tupinambis teguixin*), the Anaconda (*Eunectes murinus*) and the Baba (*Caiman crocodylus*).

8. Climatic Influence. It was observed that the biology of the turtle clearly depends upon the hydrocycle of the savanna, with the wet season being the most favorable for nearly all important aspects.

AGRADECIMIENTOS

Diversos organismos y personas prestaron la ayuda económica necesaria para la realización de este estudio: Ministerio de Educación y Ciencia, en su Programa Internacional de Cooperación con Iberoamérica, Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales Renovables de Venezuela, Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora, Juan Zaldívar Ortega y Sres. Maldonado, propietarios del hato de «El Frío». Estos últimos pusieron además a mi disposición todo tipo de medios.

José Ayarzagüena, Jacobo Pérez, Joaquín López Rojas, Luis Clemente, Emilio Herrera, Bianca, D'Andria, Esteban Torres y los llaneros del hato me acompañaron y ayudaron durante el trabajo de campo.

Santiago Castroviejo, Ginés López, Mauricio Ramia, Craig Lilyestrong y Donald Taphorn, me solucionaron problemas de sistemática dentro de sus respectivos grupos.

Carlos Ibáñez, Ana Cristina Andreu, Francisca Jordá, Francisco Braza, Fernando Alvarez, Rosario Rivas, Carmen Díaz Paniagua, Patricia Siljeström y todo el personal de la Estación Biológica de Doñana me atendieron y ayudaron durante la redacción del trabajo.

José Luis Piedrafita y M^a Villar Fernández me ayudaron con el proceso de revelado de las fotografías, Mayte Lasheras colaboró en la compaginación del texto original y Stewart Reid hizo la traducción al inglés del resumen.

La Sociedad de Ciencias La Salle, la Universidad Simón Bolívar y Juhani Ojasti me permitieron consultar sus respectivas bibliotecas.

Feliciana Betancourt, Rosalía Martín y Joaquín López Rojas realizaron parte de las figuras.

Rafael Jordana y Miguel Delibes leyeron críticamente el manuscrito aportando valiosas sugerencias.

Enrique Collado, hombre de inagotables recursos, no sólo colaboró en la realización de las figuras, sino que me asesoró en diversos aspectos de este trabajo y revisó críticamente el manuscrito.

Javier Castroviejo, excelente amigo, además de dirigir esta tesis, que me animó a realizar, hizo todo lo que estuvo en su mano para facilitarme el desarrollo de la misma.

Mi esposo, Benjamín, gran conocedor de la naturaleza, compartió conmigo todos los momentos de este trabajo, dándome su apoyo cuando más lo necesitaba.

Por último, mi familia mostrando una comprensión sin límites me ayudó siempre a seguir mi carrera.

A todos ellos quiero expresar mi más sincera gratitud.

BIBLIOGRAFIA

- ALARCON PARDO, H. (1969). Contribución al conocimiento de la morfología, ecología, comportamiento y distribución geográfica de *Podocnemis vogli*, Testudinata. Rev. Acad. Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 13 (51): 303-329.
- ANONIMO (1973). Taxonomía, zoogeografía y ecología del galápagos o sabanera. Defensa de la naturaleza 2 (6): 29-32.
- BELKIN, D.A. y C. GANS (1968). An unusual Chelonian feeding niche. Ecology 49: 768-769.
- BLOHM, T. (1973). Observaciones sobre la incubación artificial de huevos de galápagos. Defensa de la Naturaleza 2 (6): 43-45.
- y A.F. YEPEZ (1948). La tortuga arrau. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 821: 35-69.
- BISBAL, F.J. y J. OJASTI (1980). Nicho trófico del zorro (*Cercdocyon thous*). (Mammalia, Carnivora). Acta Biol. Venez., 10 (4): 469-496.
- BOYER, D.R. (1965). Ecology of the basking habit in turtles. Ecology 46: 99-118.
- BRADY, V. (1979). Biological clocks. Studies in Biology n° 104. Edward Arnold Publisher. London. 60 pp.
- BURY, B (1979). Population Ecology of freshwater turtles in «Turtles, Perspectives and Research», Wiley and Sons. New York. 695 pp.
- CAGLE, F.R. (1946). The growth of the Slider Turtle, *Pseudemys scripta elegans*. The American Midland Naturalist 36: 685-729.
- (1948). The growth of turtles in the lake Glendale, Illinois. Copeia, 1948 (1): 197-203.
- CASTROVIEJO, S. y G. LOPEZ (1980). Comunidades vegetales de las sabanas del Frio, Estado de Apure, Venezuela. Actas de la I Reunión Iberoamericana de Zoólogos de Vertebrados. La Rábida (España): 847-858.
- COLLADO, E. (1980). Relación entre el peso y la longitud de los quelonios. Actas de la I Reunión Iberoamericana de Zoólogos de Vertebrados. La Rábida (España): 351-354.
- COX, W.A. y K.R. MARION (1978). Observations on the female reproductive cycle and associated phenomena in spring-dwelling populations of *Sternotherus minor* in North Florida (Reptilia: Testudines) Herpetologica 34: 20-23.
- DIXON, W.J. (1975). Biomedical computer programs. University of California Press. Berkeley 792 pp.
- DOBIE, J.L. (1971). Reproduction and growth in the Alligator Snapping Turtle, *Macrochelys temminckii* (Troost) Copeia 1971 (4): 645-658.
- DOUGLAS, J.E. y J.N. LAYNE (1978). Activity and thermoregulation of the Gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*) in Southern Florida. Herpetologica 34 (4): 359-374.
- DUNSON, W.A. (1967). Relationship between length and weight in the spiny softshell turtle. Copeia 1967 (2): 483-485.
- EMLEN, J.M. (1973). Ecology: An Evolutionary Approach. Addison Wesley 493 pp.

- EWEL J.J. y MADRID, A. (1976). Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa Ecológico MAC. Div. Invest., Caracas, 265 pp.
- FIASSON, R. (1945). Cinq cheloniens et deux sauriens du Haut Apure (Venezuela). Les Cahiers de L'IFAL 3: 33-45.
- FOLEY, R.E. y J.R. SPOTILA (1978). Effect of wind speed, air temperature, body size and vapor density. Difference on evaporative water loss from the turtle *Chrysemys scripta*. Copeia 1978 (4): 627-634.
- FOOTE, R.W. (1978). Nesting of *Podocnemis unifilis* (testudines: Pelomedusidae) in the Colombian Amazon. Herpetologica 34 (4): 333-339.
- FRETEY, J. (1977). Les cheloniens de Guyane française. Etude preliminar. Paris. 201 pp.
- (1976). Reproduction de *Kinosternon scorpioides scorpioides* (Linné) (Testudinata, Kinosternidae). Bull. Societe zoologique de France, 101 (4): 732-733.
- GIBBONS, J.W. (1967). Variation in growth rates in three populations of the painted turtle *Chrysemys picta*. Herpetologica 23 (4): 296-303.
- (1969). Ecology and population dynamics of the chicken turtle *Deirochelys reticularia*. Copeia 1969: 669-676.
- GORZULA, S.J. (1978). An Ecological Study of *Caiman crocodylus* inhabiting Savanna Lagoon in Venezuela Guayana. Oecologia 35 (1): 21-34.
- GRAHAM, T.E. y DOYLE (1977). Growth and population characteristics of Blanding's turtle *Emydoidea blandingii* in Massachusetts. Herpetologica 33: 410-414.
- HENNERMANN, W.W. (1979). The influence of environmental cues and nutritional status on frequency of hatching in juvenal Suwannee terrapins (*Chrysemys concinna*). Herpetologica 35 (2): 129-131.
- HERRERA, E. (1980). Estudio de la dieta del mato (*Tupinambis teguixin*) en los Llanos del Estado Apure durante una temporada de sequía. Trabajo especial de grado presentado ante la Universidad Simón Bolívar. 78 pp.
- HILDEBRAND, S.F. (1932). Growth of diamond-back terrapins size attained, sex ratio and longevity. Zoologica 9 (15): 551-563.
- HOLDRIGE, L.R. (1967). Life zone ecology tropical science. San José Costa Rica. 206 pp.
- HUXLEY, J.S. (1972). Problems of relative growth. Dover Publications Londres.
- IVERSON, J.B. (1977). Reproduction in freshwater and terrestrial turtles of North Florida. Herpetologica 34 (2): 134-136.
- JACKSON C.G. Jr., y F.T. AWBREY (1978). Mating bellows of the galapagos tortoise, *Geochelone elephantopus*. Herpetologica 34 (2): 134-136.
- JACKSON C.G. Jr., Th. H. TROTTER, J.A. TROTTER y M.W. TROTTER (1976). Accelerated growth rate and early maturity in *Gopherus agassizi* (Reptilia: Testudines). Herpetologica 32: 139-145.
- (1978). Further observations of growth and sexual maturity in captive desert tortoises (Reptilia: Testudines). Herpetologica 34 (2): 225-227.
- LAGLER, K.F. y V.C. APLEGATTE (1943). Relationship between the length and the weight in the snapping turtle *Chelydra serpentina* Linnaeus. The American Naturalist 77: 476-478.
- LARREA, J. (1948). Quelonios venezolanos. Men. Soc. Cienc. Nat. La Salle 8 (22): 133-141.
- LEGLER, J.M., R. WEBB (1970). A new slider turtle *Pseudemys scripta* from Sonora, Mexico. Herpetologica 26: 157-168.
- MAHMOUD, I. y J. KLICKA (1979). Feeding, drinking and excretion in «Turtles, Perspectives and Research». Wiley and Sons. 695 pp. New York.
- MARCELLINI, D.L. (1979). Activity Patterns and Densities of Venezuelan Caiman (*Caiman crocodylus*) and Pond Turtles (*Podocnemis vogli*) in Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Ed. by John F. Eisenberg. Smithsonian Institution Press. Washington. D.C. 271 pp.
- MEDICA, Ph. A., R.B. BURY y F.B. TURNER (1975). Growth of the desert tortoise. Copeia 1975 (4) 639-643.
- MEDEM, F. (1956-1957). Informe sobre reptiles colombianos II. El conocimiento actual sobre la distribución geográfica de las Testudinata en Colombia. Bol. Mus. Cienc. Nat. Caracas 23 (1-4): 13-45.

- (1964). Morphologie, Ökologie und Verbreitung der Schildkröte *Podocnemis unifilis* in Kolumbien (Testudinata, Pelomedusidae). Senk. biol: 353-368.
- (1966). La distribución geográfica y ecológica de los Crocodylia y Testudinata en el departamento del Chocó. Rev. Acad. Colomb.: 279-304.
- (1975). La reproducción de la «Icotea» (*Pseudemys scripta callirostris*), (Testudines. Emydidae). Caldasia 2 (53): 83-101.
- (1976). Recomendaciones respecto a contar el escamado y tomar las dimensiones de nidos, huevos y ejemplares de los Crocodylia y Testudines. Lozania (Acta Zoológica Colombiana) 20: 1-17.
- O.V. CASTAÑO y M. LUGO (1979). Contribución al conocimiento sobre la reproducción y el crecimiento de los «morrocayos» (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, Testudines, Testudinidae). Caldasia 12 (59): 497-511.
- MITTERMEIER, R.A. (1978). South America's River Turtles: Saving them by use. Orxy 14 (3): 220-230.
- R.A. WILSON (1974). Redescription of *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824), an Amazonian pelomedusid turtle. Papeis Avul. Zool. S. Paulo 28 (8): 147-162.
- MOLL, E.O. y J.M. LEGLER (1971). The life history of a Neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff). Bull. of the Los Angeles County Science 11: 1-102.
- MONDOLFI, E. (1955). Anotaciones sobre la biología de tres quelonios de los Llanos de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle 15 (42): 177-183.
- MOSIMAN, J.E. (1958). An analysis of allometry in the Chelonian shell. Revue Canadienne de Biologie 17 (2): 137: 228.
- MOSQUEIRA MANSO, J.M. (1945). Las tortugas del Orinoco. Ensayos biológicos de la arrau. (*Podocnemis expansa*). III Conferencia Interamer. Agric. Cuad. Verdes 29-43.
- MYERS, J.G. (1933). Notes on the vegetation of the Venezuela Llanos. Ecol. 21: 335-349.
- NICEFORO MARIA, Hno. (1952). Testudíneos del suborden Pelurodira en el museo La Salle. Bol. Inst. La Salle Bogotá 39: 1-8.
- (1958). Sección Herpetológica. Bol. Inst. La Salle. 45 (198): 1-15.
- OJASTI, J. (1967). Consideraciones sobre la ecología y conservación de la tortuga *Podocnemis expansa* (Chelonia, Pelomedusidae). Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica 7: 201-206.
- (1971). La tortuga arrau del Orinoco. Defensa de la Naturaleza 1 (2): 3-9.
- (1973). Estudio biológico del chigüire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones agropecuarias. Caracas.
- OVERTON, W. S. (1971). Estimating the numbers of animals in wildlife populations in «Wildlife management techniques», The Wildlife Society, Washington D.C. 633 pp.
- PEARSE, A.S. (1923). The growth of the painted turtle. Biological Bulletin 45: 145-148.
- PETERS J.A. y R. DONOSO BARROS (1970). Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I y II. Smithsonian Institution Bull. 297.
- PEREZ M., E. COLLADO y C. RAMO (1979). Crecimiento de *Mauremys caspica leprosa* (Schweiger, 1812) (Reptilia, Testudines) en la Reserva Biológica de Doñana. Doñana Acta Vertebrata, 6 (2): 161-178.
- PETZOLD, H. (1968). Zur Kenntnis der kubanischen Antillen Schmuckschildkröte (*Pseudemys terrapen rugosa*) Salamandra 1968: 4-73.
- PIANKA, E.R. (1970). On r and K selection. Am. Naturalist 100: 592-597.
- PLUMMER, M.V. (1977). Activity, habitat and population structure in the turtle, *Trionyx muticus*. Copeia 1977 (3): 431-440.
- (1977). Reproduction and growth in the Turtle *Trionyx muticus*. Copeia 1977 (3): 440-447.
- PRITCHARD, P. (1979). Taxonomy, evolution and zoogeography in «Turtles Perspective: and Research». Wiley and Sons. New York. 695 pp.
- Living turtles of the world. TFH Publications, INC Neptune City. 288 pp.
- RAMIA, M. (1967). Tipos de sabana en los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 28 (112): 264-288.
- RAMIREZ, N.M.V. (1956). Estudio biológico de la tortuga «ARRAU» del Orinoco. Agricultor Venezolano, 190: 44-63.

- RAU, R. (1971). Weitere Angaben über die geometrische Landschildkröte. *Testudo geometrica*. Salamandra, 7: 123-136.
- RHODIN, A.G.J., R.A. MITTERMEIER, A.L. GORDNER y F. MEDEM (1978). Karyotypic analysis of the *Podocnemis* turtles. *Copeia* 1978 (4): 723-728.
- RIEDEL, M.L., J.L. CLOUDSLEY THOMPSON y J.A. CLUYDSLEY THOMPSON (1971). Evaporative thermoregulation in turtles. *Physiol. Zool.* 44: 28-32.
- ROBINSON, K.M. y G.G. MURPHY (1978). The reproductive cycle of the eastern spiny softshell turtle. *Herpetologica* 34 (2): 137-140.
- RÖHL, E. (1949). Fauna descriptiva de Venezuela. Caracas.
- SANCHEZ CARILLO, J.M. (1960). Aspectos meteorológicos del Llano. Contribución n° 5 de la Estación Biológica de los Llanos. 323-350.
- SARMIENTO, G. y MONASTERIO, M (1975). A Critical Consideration of the Environmental conditions associated with the occurrence of savanna Ecosystem in Tropical America, in «Tropical Ecological System». Springer-Verlag, 223-250.
- SERGEEV, A. (1937). Some materials to the problem of the reptile postembryonic growth. *Zool. J. Moscow* 16: 723-735. (En ruso, con resumen en inglés).
- SEXTON, O.J. (1959). A method of estimating the age of painted turtle for use in demographic studies. *Ecology* 40: 716-718.
- (1960). Notas sobre la reproducción de una tortuga venezolana, *Kinosternon scorpioides*. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 20 (57): 189-197.
- (1965). The annual cycle of growth and shedding in the Midland Painted Turtle, *Chrysemys picta marginata*. *Copeia* 1965 (3): 314-318.
- SIEGEL, S. (1956). Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences. Mc Graw Hill Londres.
- SMITH, N.J.H. (1979). Quelonios acuáticos da Amazonia: um recurso ameaçado. *Acta Amazonica* 9 (1): 87-97.
- STATON, M.A. y J.R. DIXON (1977). The herpetofauna of the Central Llanos of Venezuela; Noteworthy Records, a tentative checklist and Ecological Notes. *Journal of Herpetology* II (1): 17-24.
- STICKEL, L.F. (1978). Changes in a Box turtle population during three decades. *Copeia* 1978 (2): 221-225.
- TINKLE, D.W. (1961). Geographic variation in reproduction, size, sex ratio and maturity of *Sternotherus odoratus*. *Ecology* 42: 68-76.
- VALVERDE, J.A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana n° 1, 218 pp.
- (1975). Notas sobre vertebrados. V. El cocodrilo enano *Osteolaemus tetraspis* Cope en Guinea y notas sobre *C. cataphractus* Cuvier. Primer centenario de la R. Soc. Española de Hist. Nat.: 593-618.
- VROOM, A.V. (1978). Verzorgin en kweek van de Spaanse beekschildpad, *Clemmys caspica leprosa* (Schweigger, 1812). *Lacerta* 37: 5-16.
- WALTER, H. (1969). El problema de la sabana. Contribución n° 53 de la Estación Biológica Los Llanos. 123-144.
- WEBB, G.J.W. (1978). Observations on basking in some Australian turtles (Reptilia: Testudines: Chelidae). *Herpetologica* 34: 39-42.
- WEMUTH, H. y R. MERTENS (1977). Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. *Das Tierreich* 27 (1): 1-174.
- WHITE, J.B. y G. MURPHY (1973). The reproductive cycle and sexual dimorphism of the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Herpetologica* 29 (3).
- WILBUR, H.M. (1975). The evolutionary and mathematical demography of the turtle *Chrysemys picta*. *Ecology* 56: 64-77.
- WILLIAMS, E. (1954). A key description of the living species of the genus *Podocnemis*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* III: 277-295.
- WHITFIELD, G.J. (1968). Population structure and survivorship in the painted turtle. *Chrysemys picta*. *Copeia* 1968 (2): 260-263.
- WITHAM, R. y C.R. FUTCH (1977). Early growth and oceanic survival of pen-reared sea turtles. *Herpetologica* 33: 404-409.

- ZANGERL, R. (1977). The turtle shell in «Biology of the reptilia» Academic Press. London. New York. San Francisco.
- ZINCK, A. y P. STAGNO (1961). Estudio edafológico de la zona Río Santo Domingo-Río Pagüey, Estado Barinas, Caracas. Ministerio de Obras Públicas.
- ZWINENBERG, A.J. (1977). De exploitatie van scheenplaatschildpadden *Podocnemis*, Pelomedusidae. *Lacerta* 36 (1): 12-16.

NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR
EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doña Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desea ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado «Agradecimiento», si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por una línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:
CARRIÓN, M. (1975 a)...
— (1975 b)...
El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:
Cabrera, A. (1905): Sobre las ginetas españolas. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 5: 259-267.
Valverde, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. C. S. I. C., Madrid. 217 pp.
Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall, A. J. (ed). Biology and Comparative Physiology of Birds. Vol. 2. Academic Press, New York and London.
10. Tanto el apartado «Material y Métodos» como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (cpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al principio del trabajo y tras el título. Los nombres irán doblemente subrayados y centrados y la dirección una vez subrayada e igualmente centrada.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50.