

Efeitos de Fatores Ambientais na Reprodução de Tartarugas

Paulo Dias FERREIRA JÚNIOR¹

RESUMO

Para as espécies de tartaruga que apresentam a determinação sexual dependente da temperatura da incubação o local e o momento da desova, exercem influências que vão além da definição do sexo dos embriões. A influência do local da desova se estende a todo o desenvolvimento embrionário afetando o comportamento e o tamanho dos filhotes. O momento em que ocorre a desova trará conseqüências ao ambiente térmico dos ninhos à medida que a temperatura e a umidade variam ao longo do ano. A umidade será decisiva nas trocas hídricas e gasosas entre os ovos e o meio afetando a absorção do vitelo e o crescimento dos embriões. As cheias e os alagamentos são importantes fatores de perda de ninhos nas espécies de tartaruga de água doce. A desova no momento adequado possibilita uma incubação segura, sem a interferência de alagamentos dos ninhos e conseqüente morte dos embriões. A predação dos ninhos varia de acordo com o local da desova, o tipo e a abundância de predadores e a profundidade da câmara de ovos. A escolha de pontos de desova no interior da vegetação, onde a taxa de predação é geralmente menor, nem sempre é a estratégia mais frequentemente adotada pelas tartarugas, uma vez que esse procedimento pode levar a uma maior exposição das fêmeas aos predadores, à diminuição do sucesso da eclosão ou a alterações na razão sexual provocadas por diferenças na temperatura da incubação.

PALAVRAS-CHAVE: quelônios, nidificação, embriogênese, predação, eclosão.

Environmental factors effects in turtles reproduction

ABSTRACT

Turtle species in which the sex determination is dependent of incubation temperature, the nest site and the laying moment will affect more than embryo sex determination. The influence of the laying site extends all over the embryonic development, affecting hatching weight and size. The time of the egg-laying will bring consequences to the nest thermal environment, as the temperature and humidity change throughout the year. The humidity will be decisive in gaseous and hydric exchanges between eggs and the environment, affecting yolk absorption and embryo growth. Floods and inundation are important factors related to nest loss in freshwater turtle species. Egg laying at the appropriated time makes a safe incubation possible, without the interference of nest inundation and subsequent embryo death. The nest predation varies according to the egg-laying site, type and abundance of predator and nest depth. The choice of areas in the middle of vegetation, where the predation rate is generally smaller, is not always the most used strategy by turtles, since this procedure can decrease the hatching success or provoke changes in sex ratio.

KEY WORDS: turtle, hatchling success, embryogenesis, nesting site, predation.

¹ Mestrado em Ecologia de Ecossistemas. Centro Universitário Vila Velha, Rua Comissário José Dantas de Melo, 21, bairro Boa Vista, Vila Velha – ES (CEP: 29102770).
Telefone: (27) 3421-2082, E-mail: pdfj@hotmail.com

INTRODUÇÃO

No decorrer de seu processo reprodutivo, as tartarugas têm de buscar de locais de desova que possam contar com fatores físicos que propiciem ao mesmo tempo abrigo relativamente seguro para seus ovos e o calor necessário para garantir a incubação e a eclosão dos filhotes. Para as espécies que possuem determinação sexual dependente das características ambientais, os fatores extrínsecos à biologia, em geral, afetam a sua reprodução. Para estas espécies o período da incubação é um dos momentos mais críticos da vida destes animais. Entender como o meio físico influencia a temperatura dos ninhos é imprescindível à compreensão dos fatores que regem a determinação do sexo das tartarugas.

Este trabalho de revisão analisa como o local da desova afeta o desenvolvimento embrionário e o sucesso da eclosão dos ovos de tartaruga (sucesso da eclosão é a relação entre o número de filhotes viáveis e o número total de ovos por ninho). Será dado destaque à influência que a umidade, a temperatura e as trocas gasosas durante a embriogênese exercem no crescimento e na sobrevivência dos filhotes de tartaruga. As principais causas de perda de ninhos serão discutidas enfatizando a predação e a ocorrência de cheias e alagamentos que, em conjunto, são responsáveis por reduções significativas do sucesso da eclosão.

INFLUÊNCIA DO PERÍODO DE DESOVA NA EMBRIOGÊNESE

O momento da desova trará importantes conseqüências ao desenvolvimento embrionário, pois de maneira indireta reflete as características climáticas durante a incubação (Mrosovsky & Provancha, 1989). Naro-Maciel *et al.* (1999) apontaram um aumento de 3,5 °C na temperatura média da incubação da tartaruga marinha *Caretta caretta* durante a temporada reprodutiva que se estende de outubro a fevereiro na Bahia. Vários estudos associam o sucesso da eclosão e a razão sexual dos filhotes de quelônios ao período de desova, o que teoricamente faz pouco sentido, pois o momento da desova é desprovido de conotação ambiental (Vogt & Bull, 1982, Mrosovsky *et al.*, 1984a; Pezzuti & Vogt, 1999; Baptistotte *et al.*, 2003). Mas ao adotarem tal procedimento os autores simplificam as correlações ao substituírem as complexas variáveis climatológicas por uma variável independente que é o dia da desova.

O início da desova dos quelônios é, em parte, condicionado pela temperatura dos meses antecedentes, pois um certo número de dias mais quentes é necessário para completar a vitelogênese dos folículos. Sing (1977) notou que a atividade da gônada da tartaruga de água doce *Lissemys punctata granulosa* é estimulada pelo aumento da temperatura do ar e pelo aumento do comprimento do dia e que o período do

pico da desova ocorre nos meses de dias mais longos, de maior umidade e pluviosidade. No hemisfério norte os dias mais quentes nos meses de março, abril e maio anteciparam a desova de *Chelydra serpentina* (Congdon *et al.*, 1987) e *Emydoidea blandingi* (Congdon *et al.*, 1983). O período de desova de *Chrysemys picta marginata* varia ao longo dos anos sendo mais fortemente correlacionado à temperatura média do ano anterior que à temperatura média dos meses anteriores (Christens & Bider, 1987). Os ciclos reprodutivos de *Lepidochelys kempfi* são adaptados às condições ambientais, sendo que a maturação dos ovários e dos testículos ocorre no outono e inverno e o acasalamento e a desova ocorrem no verão quando as condições de incubação são mais adequadas (Rostal *et al.*, 1998).

Mortimer & Carr (1987) e Mortimer (1990) notaram que a estação de desova de *Chelonia mydas* coincide com o período de maior pluviosidade e temperatura, o que poderia constituir uma característica adaptativa, uma vez que as tartarugas têm dificuldades de abrir o ninho na areia muito seca e o substrato úmido facilita a escavação. Godley *et al.* (2001a), entretanto, contestaram a importância das chuvas, pois não observaram um aumento significativo de desovas após os períodos de chuva. O pico da desova de *C. mydas* na Ilha Ascensão coincidiu com os valores mais elevados da temperatura da areia e o período mais frio foi consistente com o término da desova (Hays *et al.*, 1999; Godley *et al.*, 2001a).

As grandes diferenças das temperaturas mensais nas altas e médias latitudes fazem com que os ninhos do início da estação reprodutiva, tipicamente mais quentes, tenham uma menor duração da incubação que os ninhos em que a desova ocorreu ao final do período reprodutivo (Burger, 1976a) (duração da incubação é o período que se estende da desova até a eclosão dos filhotes). Os ninhos da tartaruga marinha *C. caretta* desovados no início da estação reprodutiva no litoral brasileiro apresentam uma maior duração da incubação gerando uma razão sexual desviada para machos. Do meio para o final da estação reprodutiva, nestas mesmas áreas, diminui a duração da incubação e a razão sexual tende a ser favorável às fêmeas (Baptistotte *et al.*, 1999; Ferreira Júnior *et al.*, 2003b).

A razão sexual de tartarugas de água doce correlaciona-se ao período da desova devido às variações climáticas durante a estação reprodutiva (razão sexual é a proporção de indivíduos machos e fêmeas produzidos em cada ninho) (Vogt & Bull, 1982). Ninhos de *Podocnemis sextuberculata* do início da temporada reprodutiva localizados nos pontos mais altos das praias apresentaram um maior sucesso de eclosão (Pezzuti & Vogt, 1999). A razão sexual dos filhotes de tartarugas marinhas *C. caretta* (Mrosovsky & Provancha, 1989; Marcovaldi *et al.*, 1997), *C. mydas* e *Dermochelys coriacea* (Mrosovsky *et al.*, 1984a; Godfrey *et al.*, 1996) também variou ao longo da estação reprodutiva em função das alterações climáticas. Para

Podocnemis expansa (Ferreira Júnior, 2003), uma tartaruga de água doce, que desova nas praias fluviais da região centro-oeste do Brasil os ninhos com menor duração de incubação tiveram um menor sucesso de eclosão, possivelmente por causa das elevadas temperaturas que inviabilizam parte dos embriões.

AMBIENTE HÍDRICO E DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO

Dois estudos polêmicos de Gutzke & Paukstis (1983) e Paukstis *et al.* (1984) afirmaram que a razão sexual de quelônios com determinação sexual dependente da temperatura de incubação foi afetada pela umidade. Nestes dois trabalhos ovos de *C. picta*, incubados em um substrato úmido em temperaturas abaixo da temperatura pivotal produziram fêmeas (temperatura pivotal é a temperatura na qual são produzidos 50% de machos e 50% de fêmeas). Packard *et al.* (1989, 1991) repetiram os experimentos de Gutzke & Paukstis (1983) e Paukstis *et al.* (1984), respectivamente, adotando os mesmos protocolos metodológicos, mas chegaram a conclusões diferentes. Apesar dos resultados de Gutzke & Paukstis (1983) e Paukstis *et al.* (1984) não terem sido confirmados em experimentos semelhantes e serem considerados falhos, eles são erroneamente citados em diversos trabalhos que analisaram os elementos que interagem e controlam a embriogênese.

Se por um lado a umidade não influencia a determinação sexual é quase um consenso a importância do ambiente hídrico no sucesso da eclosão, na taxa de desenvolvimento embrionário e no tamanho dos filhotes (Foley *et al.*, 2000; Tucker & Paukstis, 2000). Para Packard *et al.* (1985a), os ambientes hídrico e térmico estão intimamente relacionados e devem ser estudados em conjunto quando se pretende discorrer sobre as condições de incubação em ninhos de répteis. A disponibilidade de água tem efeito múltiplo na fisiologia dos embriões de quelônios havendo um período crítico quando a redução da umidade nos ninhos produz distorções na carapaça e anormalidades nos escudos e na cabeça dos embriões de *C. serpentina* e *C. picta* (Lynn & Ullrich, 1950).

A umidade do substrato afetou o sucesso da eclosão de tartarugas marinhas *C. caretta* (McGehee, 1990; Foley *et al.* 2000) e *C. mydas* (Bustard & Greenham, 1968) e tartarugas de água doce *C. picta* (Packard *et al.*, 1981; Gutzke *et al.*, 1987; Tucker & Paukstis, 2000), *Trachemys scripta* (Tucker & Paukstis, 2000) e *C. serpentina* (Packard *et al.*, 1987). Para a espécie terrestre *Terrapene ornata* (Packard *et al.*, 1985b; Tucker & Paukstis, 2000) e para a tartaruga marinha *Natator depressus* (Hewavisenthi & Parmenter, 2000), o sucesso da eclosão independe da umidade. Em areias muito secas ocorre a desidratação do embrião, reduzindo o sucesso da eclosão. Níveis muito elevados de umidade podem reduzir o sucesso da eclosão, possivelmente porque as trocas gasosas são prejudicadas no ambiente saturado (Plummer, 1976)

e a difusão de oxigênio entre o meio ambiente e os ovos é minimizada (Ackerman, 1980; Ackerman & Prange, 1972; Ackerman *et al.*, 1985).

A duração da incubação é maior nos ninhos úmidos que nos ninhos mais secos, mas a umidade não influencia o sexo dos embriões (Packard *et al.*, 1989, 1991). Essa assertiva foi comprovada para as espécies de tartaruga marinha *C. caretta* (McGehee, 1990), tartarugas de água doce *C. serpentina* (Packard *et al.*, 1980, 1981; Morris *et al.*, 1983; Gettinger *et al.*, 1984), *C. picta* (Packard *et al.*, 1983; Gutzke *et al.*, 1987; Tucker & Paukstis, 2000), *T. scripta* (Tucker & Paukstis, 2000) e *Tryonix spiniferus* (Gettinger *et al.*, 1984), e tartarugas terrestres como *T. ornata* (Packard *et al.*, 1985b) e *Terrapene carolina* (Tucker & Paukstis, 2000). A absorção de água no ambiente úmido inibiu o metabolismo dos embriões causando diferenças nas taxas de desenvolvimento embrionário e no tamanho dos filhotes (Morris *et al.*, 1983; Packard & Packard, 1986; Packard *et al.*, 1985a).

Segundo Gutzke & Packard (1986), no ambiente úmido os ovos absorvem água e no ambiente seco eles se desidratam. Com isso os ovos do ambiente úmido geram filhotes maiores que aqueles do ambiente seco. A influência do ambiente hídrico no tamanho dos filhotes é restrita aos últimos dois terços da incubação. A umidade no início da incubação não interfere no tamanho dos filhotes, pois o ovo apresenta reservas suficientes de água e o consumo é pequeno. Embriões que absorvem mais água consomem mais vitelo e crescem mais que aqueles oriundos de ovos que perdem água (Packard *et al.*, 1999). Este efeito foi relatado em *C. picta* (Packard *et al.*, 1981; Packard & Packard, 1986; Tucker & Paukstis, 2000), *C. serpentina* (Packard *et al.*, 1980, 1982, 1987, 1999; Morris *et al.*, 1983; Kam & Ackerman, 1990), *T. scripta* e *T. carolina* (Tucker & Paukstis, 2000), *T. ornata* (Packard *et al.*, 1985b), *C. mydas* (Glen *et al.* 2003) e *C. caretta* (Reece *et al.* 2002a). Os filhotes de tartaruga oriundos de ovos de casca rígida como *Emydura signata* não tiveram o tamanho afetado pela umidade e pela temperatura dos ninhos (Booth, 1998).

Rimkus *et al.* (2002) contestaram parcialmente a dependência que o desenvolvimento embrionário tem do ambiente hídrico apontando diferenças entre as condições de laboratório e os ninhos naturais. Os resultados encontrados nos experimentos com condições controladas podem refletir as condições adotadas nos laboratórios que utilizam um meio muito mais seco que o natural. Estes autores sugeriram que nas condições de campo as variações na umidade não seriam suficientes para gerar diferenças significativas na massa dos filhotes de *C. serpentina*. Mostraram, ainda, que a condutividade termal do meio de incubação influencia as trocas hídricas dos ovos, mas a massa dos filhotes é menos sensível ao ambiente hídrico. Uma importante diferença entre os experimentos de campo e de laboratório são as

características do substrato. Nos experimentos controlados em laboratório o substrato mais úmido foi de -130 kPa (Packard *et al.*, 1983), enquanto que no campo a média é de -33 kPa ao longo do período de incubação de *C. picta*. O campo é mais úmido e a umidade é muito variável, mas o solo nunca esteve mais seco que -80 kPa. A umidade variou consideravelmente com a profundidade do ninho, havendo oscilações bruscas do conteúdo de água nas camadas superiores do solo (Ratterman & Ackerman, 1989; Rinkus *et al.*, 2002).

O tamanho das fêmeas e a temperatura da incubação podem influenciar o tamanho dos filhotes de *C. mydas*. Indivíduos incubados em menores temperaturas nasceram com maior massa e maiores que aqueles que experimentaram maiores temperaturas durante a incubação (Glen *et al.*, 2003). O tamanho do filhote de *C. caretta* tem correlação negativa com a temperatura da areia e correlação positiva com o conteúdo de água do sedimento (Reece *et al.*, 2002a).

Segundo Packard (1999), os três fatores mais importantes nas trocas de água entre os ovos de quelônios e o meio são: **a)** estrutura da casca do ovo, sendo que ovos de casca porosa absorvem grandes quantidades de água em um ambiente frio e úmido e perdem grandes quantidades de água em um ambiente seco e quente (Ackerman *et al.*, 1985; Gutzke *et al.*, 1987; Packard *et al.*, 1987); **b)** ambiente hídrico e térmico do ninho; **c)** fração do ovo em contato com as paredes do ninho, já que as trocas de água são mais efetivas quando existe o contato direto do ovo com as paredes do ninho.

INFLUÊNCIA DAS TROCAS GASOSAS NA EMBRIOGÊNESE

A umidade e a temperatura atuam diretamente nas trocas gasosas entre os ovos e o meio, interferindo na velocidade das reações metabólicas e no desenvolvimento embrionário. A capacidade das trocas gasosas afetará o metabolismo do embrião com reflexos no sucesso da eclosão e na duração da incubação dos ovos de quelônios. A profundidade do ninho da *C. mydas* e a saturação da areia dificultaram as trocas gasosas entre a câmara de ovos e a atmosfera. Como resultado tem-se baixos níveis de O₂ (18%) e altos níveis de CO₂ (2%) na câmara de ovos aumentando a temperatura do ninho e diminuindo a duração da incubação (Ackerman & Prange, 1972).

A pressão parcial de O₂ e CO₂ nos ninhos naturais é determinada pela condutância de gás da areia, geometria e estrutura do ninho (Ackerman, 1980). O microambiente da câmara dos ovos é fortemente dependente do substrato no qual os ovos são incubados e a presença de água poderá afetar as trocas respiratórias dos ovos (Ackerman *et al.*, 1985). O sucesso da eclosão e a taxa de desenvolvimento correlacionaram-se positivamente com a condutância do meio, apontando para a importância que as características do local de desova pode

ter sobre a reprodução dos quelônios (Ackerman, 1981). Foi relatada uma diferença de 3 °C entre os ovos situados no centro e nas bordas da câmara responsável por significativos fluxos de calor e vapor de água (Thompson, 1987).

A posição do ovo no ninho afeta as trocas de gás e a umidade. Os ovos da parte superior, por estarem mais próximos da superfície perdem mais umidade através da evaporação e os ovos da periferia absorvem mais água das paredes do ninho que os ovos do interior do ninho (Ackerman *et al.*, 1985; Packard *et al.*, 1980; McGehee, 1990). Ovos de *C. picta* absorveram água, principalmente, na parte que está em contato com o substrato e perderam por transpiração na parte exposta no interior da câmara (Tracy *et al.*, 1978). Ovos de tartaruga marinha quando “empacotados” na areia (sem espaços vazios entre eles), têm o sucesso da eclosão reduzido (Simon, 1975). Este pode ser um dos fatores responsáveis pelo menor sucesso da eclosão dos ninhos transferidos ou manuseados, pois o espaço entre os ovos é reduzido.

A duração da incubação é fortemente influenciada pelo ambiente gasoso e quanto maior as trocas gasosas, menor a duração da incubação e maior o sucesso da eclosão (Ackerman, 1980, 1981). O consumo de O₂ é maior sob maiores temperaturas (Booth 1999, 2000). Alterações nas concentrações de O₂ e CO₂ influenciaram a duração da incubação, o sucesso da eclosão e a determinação sexual de *T. scripta*. Baixas concentrações de O₂ aumentaram substancialmente a mortalidade dos embriões (Etchberger *et al.*, 1991). Já a concentração de CO₂ afetou a razão sexual, sendo que níveis elevados aumentaram a proporção de fêmeas, a duração da incubação e o tempo de absorção do vitelo, mas o sucesso da eclosão foi pouco alterado (Etchberger *et al.* 1991, 1992).

A estrutura da casca, a porosidade e o tipo de ligação dos cristais de aragonita são fatores que controlam a absorção de água pelos ovos de répteis. O espaço poroso das cascas aumenta ao longo da incubação, devido à absorção de cálcio pelo embrião, facilitando as trocas gasosas e a absorção de água (Packard *et al.*, 1982).

CALOR METABÓLICO

A temperatura dos ninhos de quelônios aumenta durante a incubação e este aumento é devido ao calor metabólico. Para tartarugas marinhas o calor metabólico foi registrado em *C. mydas* (Carr & Hirth, 1961; Kaska *et al.*, 1998, Broderick *et al.*, 2001), *Eretmochelys imbricata* (Raj 1976 *apud* Mrosovsky *et al.* 1992), *C. caretta* (Maxwell *et al.*, 1988; Hanson *et al.*, 1998; Godley *et al.*, 2001b) e *D. coriacea* (Binckley *et al.*, 1998; Godfrey *et al.*, 1996). O calor metabólico aumenta ao longo da incubação tornando-se mais intenso a partir do segundo terço do desenvolvimento embrionário. Ocorre um aumento de temperatura entre 0,4 °C e 3 °C para *C. caretta*

(Maxwell *et al.*, 1988; Godley *et al.*, 2001b), de 2,3 °C a 9,4 °C para *C. mydas* (Carr & Hirth, 1961; Bustard & Greenham, 1968; Kaska *et al.*, 1998) e de 4 °C a 8 °C para *D. coriacea* (Binckley *et al.*, 1998). O calor metabólico foi relacionado ao número de ovos e afetou o sucesso da eclosão de *C. mydas* (Broderick *et al.*, 2001).

Para tartarugas de água doce, Burger (1976a) apontou um aumento de 2 °C a 7 °C nos ninhos de *Malaclemys terrapin*, mas Thompson (1988) não registrou alterações na temperatura dos ninhos de *E. macquarii* devido ao calor metabólico. Estes resultados sugerem que o calor metabólico pode ser independente do tamanho da ninhada, uma vez que os ninhos de *M. terrapin* apresentam um terço do número de ovos de *E. macquarii*. Souza & Vogt (1994) registraram um ligeiro aumento da temperatura de incubação de *Podocnemis unifilis* devido ao calor metabólico.

INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA DOS NINHOS NO DESENVOLVIMENTO DOS EMBRIÕES E DOS FILHOTES

O local da desova influencia o sexo dos embriões, a emergência dos ninhos, o crescimento e a sobrevivência dos filhotes, sendo inquestionável a importância da temperatura na vida e na reprodução de tartarugas marinhas (Mrosovsky, 1980). Após a diferenciação sexual as gônadas produzem hormônios esteróides que precipitam uma cascata de eventos que culminará nas diferenças entre os indivíduos adultos (Gutzke & Crews, 1988). A influência da temperatura de incubação não se restringe apenas à fase embrionária, estendendo-se às fases posteriores do desenvolvimento, com reflexos no modo de vida dos répteis adultos. A temperatura da incubação pode exercer efeitos sobre o fenótipo, independentemente da diferenciação sexual e essas diferenças são distintas entre os sexos e as espécies (Rhen & Lang, 2004).

A distinção da influência que o sexo e a temperatura da incubação exercem no fenótipo é difícil de ser reconhecida nas espécies que apresentam determinação sexual dependente da temperatura de incubação. Muitos efeitos atribuídos à temperatura da incubação podem, na verdade, ser devidos ao sexo dos filhotes e juvenis. Outros fatores como a múltipla paternidade dos filhotes e as características maternas podem interagir e dificultar o estabelecimento da influência de cada um dos fatores ambientais no fenótipo e no comportamento dos quelônios (Rhen & Lang, 2004; Valenzuela, 2004).

A temperatura da incubação também tem efeitos em espécies com determinação sexual genotípica afetando a morfologia de filhotes e o desempenho locomotor de *Apalone mutica* (Janzen, 1993) e *Apalone spinifera* (Greenbaum & Carr, 2001), e o crescimento de *Emydura signata* (Booth, 1999). O ambiente de incubação tem conseqüências sobre

os organismos após a eclosão, pois os filhotes de *C. serpentina* incubados em temperaturas intermediárias (27 °C) cresceram mais rapidamente que aqueles incubados a temperaturas comparativamente mais baixas (22 °C) e mais altas (31 °C) (McKnight & Gutzke, 1993). A temperatura de incubação afetou, ainda, o comportamento de termorregulação e o crescimento de *C. serpentina* juvenis (O'Steen, 1998; Rhen & Lang, 1999). A temperatura de incubação teve efeitos sobre o nível de esteróides em *T. scripta* juvenis afetando o comportamento e a fisiologia dos animais ao longo de toda a sua vida (Rhen *et al.*, 1999). Steyermark & Spotila (2001) apresentam resultados diversos onde a temperatura da incubação não afetou a taxa de crescimento de *C. serpentina*. O desempenho locomotor dos filhotes foi atribuído à identidade materna e não às características da incubação.

Filhotes de quelônios bem hidratados e de grande porte oriundos de ninhos úmidos e quentes sobreviveram melhor que filhotes provenientes de ninhos secos e frios (Morris *et al.*, 1983; Lewis-Winokur & Winokur, 1995; Packard, 1999). Finckler *et al.* (2000) mostraram que os filhotes de *C. serpentina* oriundos de ninhos úmidos moveram-se por maiores distâncias. Este trabalho soma-se ao de Miller *et al.* (1987) e Miller (1993) corroborando a hipótese de Packard (1999) que “mais úmido é melhor” (*wetter is better*) indicando que o desempenho locomotor e a capacidade fisiológica dos filhotes correlacionam-se ao ambiente da incubação. A premissa que os filhotes maiores têm maiores condições de sobrevivência é denominada de hipótese do “maior é melhor” (*bigger is better*). Segundo Janzen *et al.* (2000), filhotes maiores de *T. s. elegans* tiveram maiores chances de sobreviver nos primeiros dias, confirmando os estudos de Laurie & Brown (1990) para lagartos, de Bonnet (1997) para serpentes e de Janzen (1993 *apud* Janzen *et al.* 2000) e Haskell *et al.* (1996) para quelônios.

Entretanto, algumas pesquisas mostram que o tamanho do filhote não foi o melhor indicador da sobrevivência (Brooks *et al.*, 1991; Rhen & Lang, 1995). Segundo Congdon *et al.* (1999), filhotes de quelônios, lagartos e crocodilos podem deixar o ninho com reservas de vitelo ainda não absorvidas o que pode ser crucial ao desenvolvimento nos primeiros momentos fora do ninho. Bobyne & Brooks (1994) mostraram que, em cativeiro, filhotes de dimensões intermediárias com grandes reservas de vitelo sobreviveram mais e cresceram mais rapidamente.

Um consenso sobre as hipóteses do “maior é melhor” e “mais úmido é melhor” está longe de ser alcançado e um dos principais obstáculos diz respeito aos protocolos dos experimentos que variam entre as pesquisas e dificultam as comparações. A complexa interação entre temperatura de incubação e desenvolvimento dos filhotes (Rhen & Lang, 1995, 2004; Valenzuela, 2004), escolha do ambiente térmico

e termorregulação (O'Steen, 1998) e *status* nutricional (McKnight & Gutzke, 1993) ressalta, sobretudo, a importância de estudos sobre as variáveis que atuam durante a incubação, pois aparentemente este período terá reflexo por toda a vida dos indivíduos.

UTILIZAÇÃO DA DURAÇÃO DA INCUBAÇÃO PARA O CÁLCULO DA RAZÃO SEXUAL

Aparentemente, a maneira mais simples e não invasiva de se determinar a razão sexual de quelônios é através da duração da incubação. Mrosovsky & Yntema (1980), Miller & Limpus (1981), Standora & Spotila (1985) Gutzke & Packard (1987), Mrosovsky (1988), Mrosovsky *et al.* (1984a, 1992), Mrosovsky & Provancha (1992), Eendebak (1995), Lewis-Winokur & Winokur (1995), Marcovaldi *et al.* (1997), Naro-Maciel *et al.* (1999), Godfrey *et al.* (1999), Broderick *et al.* (2000), Godley *et al.* (2001b, 2002), Reece *et al.* (2002b), reportaram que a razão sexual de tartarugas com determinação sexual dependente da temperatura de incubação correlacionou-se com a duração da incubação. Nestes casos a temperatura da incubação apresentou uma relação direta com o tempo gasto na incubação dos filhotes. A diminuição de 1 °C na temperatura de incubação aumentou em cinco dias a duração da incubação e trouxe alterações significativas na razão sexual dos filhotes da tartaruga marinha *C. caretta* (Mrosovsky & Yntema, 1980). Marcovaldi *et al.* (1997) recomendaram a utilização da duração pivotal da incubação para o cálculo da razão sexual de filhotes de tartaruga marinha. A duração pivotal da incubação, à semelhança da temperatura pivotal define o momento quando são gerados 50% de machos e de fêmeas. A duração pivotal da incubação é calculada em dias e estimada com base na relação existente entre a temperatura média da incubação, a duração da incubação e a razão sexual dos filhotes (Marcovaldi *et al.*, 1997). A aplicação do período pivotal da incubação mostrou uma razão sexual desviada para fêmeas em diversas populações das tartarugas marinhas *C. mydas* (Broderick *et al.*, 2000; Reece *et al.*, 2002b), *E. imbricata* (Godfrey *et al.*, 1999) e *C. caretta* (Mrosovsky *et al.*, 1999; Naro-Maciel *et al.*, 1999; Reece *et al.*, 2002b). Um dos poucos trabalhos a relatar uma razão sexual de *C. caretta* desviada para os machos foi conduzido no Espírito Santo e indica a importância desta faixa do litoral brasileiro como área de reprodução das tartarugas marinhas (Baptistotte *et al.*, 1999).

Diferentes trabalhos, com diversas espécies, onde a temperatura foi controlada apontaram uma correlação negativa entre a temperatura de incubação e a duração da incubação (Booth, 1998; Godfrey *et al.*, 1999; Godley *et al.*, 2001b). Em temperaturas controladas a duração da incubação de *E. blandingii* a 31 °C foi de 49 dias, ao passo que a 26 °C foram necessários 63 dias (Gutzke & Packard, 1987).

Mrosovsky *et al.* (1999) recomendaram a utilização da duração da incubação como ferramenta preditiva da razão sexual de tartarugas marinhas. Longas e curtas durações implicam em baixas e em altas temperaturas de incubação, respectivamente, com machos sendo gerados em longos períodos de incubação e as fêmeas em curtos períodos. Marcovaldi *et al.* (1997) alertaram que não se deve utilizar este método para poucos ninhos ou para curtos períodos de monitoramento, pois o desvio da média é muito grande e as mudanças sazonais podem levar a uma interpretação errônea dos resultados. Dados de longa duração tenderiam a absorver estas variações (Mrosovsky *et al.*, 1984a).

Ainda não existe um consenso sobre a utilização da duração da incubação como um índice da razão sexual. Novamente as dificuldades recaem sobre as diferenças dos dados obtidos em experimentos conduzidos em laboratório e os dados levantados em campo. Geralmente, os experimentos no laboratório consideram uma temperatura constante ao longo de toda a incubação, mas no campo, a duração da incubação pode ser afetada por mudanças da temperatura que ocorrem antes e depois da determinação sexual (Mrosovsky *et al.*, 1992). Como o sexo dos embriões é determinado no segundo terço da incubação, durante o período termo-sensitivo, importam apenas as condições desta fase e não de toda a incubação (Yntema, 1979; Standora & Spotila, 1985). De acordo Kaska *et al.* (1998), a temperatura média do período termo-sensitivo foi eficiente na predição da razão sexual, mas a temperatura média total não é recomendada para este propósito, apesar de ser correlacionável à duração da incubação.

Outros autores afirmam que não existe correlação entre a duração da incubação e a razão sexual dos quelônios (Etchberger *et al.*, 1991, 1992; Valenzuela *et al.*, 1997; Malvasio *et al.*, 2002). A ausência de correlação e a baixa correlação entre a duração da incubação e a razão sexual das tartarugas marinhas *C. caretta* e *C. mydas*, respectivamente, no Mediterrâneo foi explicada por Reece *et al.* (2002b) como sendo o resultado de uma interação de fatores, dentre eles: **a)** ampla variação sazonal da temperatura, que mascararia os efeitos da temperatura no segundo terço da incubação quando o sexo foi determinado; **b)** os ninhos de *C. caretta* seriam mais rasos e a temperatura mais variável e as temperaturas acima da temperatura pivotal poderiam afetar a determinação sexual e seriam absorvidas pela temperatura média (e conseqüentemente pela duração média da incubação); **c)** filhotes de *C. caretta* levariam dias extras para emergir e desta forma o período gasto dentro do ninho após a eclosão seria adicionado à duração da incubação.

A permanência dos filhotes nos ninhos é registrada em varias espécies de tartaruga. Os motivos dessa permanência nos ninhos ainda não são conhecidos. Para *Carettochelys insculpta*, uma tartaruga de água doce, foi hipotetizado que a permanência dos filhotes nos ninhos é uma adaptação visando

aguardar o início do período chuvoso. Com a subida do nível do rio as condições seriam mais favoráveis para o crescimento e a proteção dos filhotes (Webb *et al.*, 1986; Doody *et al.* 2001). Independentemente dos motivos, a permanência dos filhotes no ninho acrescenta um período extra à duração de incubação o que pode levar a cálculos equivocados da razão sexual utilizando-se a duração pivotal da incubação como proposta por Marcovaldi *et al.* (1997).

Valenzuela *et al.* (2004) apresentaram uma nova técnica não invasiva que utiliza os princípios da morfometria geométrica e mostraram que existe dimorfismo sexual em recém-eclodidos das tartarugas de água doce *P. expansa* e *C. picta*. A metodologia necessita ser testada em outras espécies, mas mostra-se muito promissora por ser um procedimento não invasivo, de aplicação relativamente fácil e de baixo custo.

GERAÇÃO DE MACHOS E FÊMEAS EM UM MESMO NINHO

Espécies de quelônios que produzem pequenas ninhadas, geralmente, apresentam apenas um sexo por ninho (Bull & Vogt, 1979; Janzen, 1994; Pezzuti & Vogt, 1999). Nas tartarugas marinhas *C. mydas* – que com frequência desovam mais de 100 ovos por vez – foi constatada a presença de apenas um sexo por ninhada. Neste caso a temperatura da incubação, geralmente, situou-se em valores distantes da temperatura pivotal (Mrosovsky *et al.*, 1984b, Maxwell *et al.*, 1988). O mais comum para tartarugas marinhas, entretanto foi o relatado por Spotila *et al.* (1987), que mostraram que na maioria dos ninhos os ovos incubados resultaram em fêmeas no topo e em machos na base dos ninhos, sugerindo uma “estratificação” na geração dos sexos nos ninhos. Kaska *et al.* (1998) registraram uma estratificação da razão sexual de tartarugas marinhas com 91% de fêmeas no topo, 83% no meio e 69% na base dos ninhos. As variações na razão sexual em diversos ninhos de *C. serpentina* foram associadas à profundidade dos ninhos, à composição do solo, à umidade e ao grau de cobertura vegetal (Wilhoft *et al.*, 1983). Um maior número de fêmeas foi produzido na parte superior dos ninhos e com o aumento da profundidade e diminuição da temperatura mais machos foram gerados.

Os filhotes da tartaruga-da-amazônia *P. expansa* não eclodem simultaneamente, havendo dois grupos com taxas de desenvolvimento diferenciadas, o que possivelmente é devido a diferenças de temperatura entre o topo e a base dos ninhos e que também pode gerar machos e fêmeas (Malvasio *et al.*, 2002). Os gradientes de temperatura (Kaska *et al.*, 1998) e a estratificação da razão sexual (Wilhoft *et al.*, 1983; Spotila *et al.*, 1987; Janzen, 1994, Hanson *et al.*, 1998) ao longo dos ninhos explicam, parcialmente, as dificuldades de correlação entre a duração da incubação e a razão sexual de quelônios no ambiente natural.

MORTALIDADE DE FILHOTES E EMBRIÕES

PREDAÇÃO

Os quelônios são animais de vida longa caracterizados por uma baixa taxa de mortalidade entre os animais adultos, mas uma elevada taxa de mortalidade entre os filhotes e os embriões. A predação dos ninhos é um dos fatores mais importantes para o baixo sucesso da eclosão. Por esse motivo uma forte pressão seletiva deve influenciar a escolha dos locais de desova objetivando reduzir os efeitos negativos da predação (Spencer, 2002). Na escolha do local de desova, duas forças opostas agem em conjunto: uma buscando minimizar a predação das fêmeas e a outra visando maximizar o sucesso da eclosão. Spencer (2002) mostrou que quando raposas (*Vulpes vulpes*) foram removidas de uma área utilizada pela tartaruga de água doce *E. macquarii* as fêmeas ocuparam um espaço mais amplo desovando em pontos mais afastados dos lagos e dos rios e onde o sucesso da eclosão foi maior. Congdon *et al.* (1983, 2000), Tinkle *et al.* (1981), Christens & Bider (1987) reportaram que uma maior predação dos ninhos ocorreu nos dois primeiros dias após a desova. A explicação mais viável para a redução da predação dos ninhos mais antigos foi que o cheiro dos ovos, assim como os vestígios dos ninhos e as marcas deixadas pelas fêmeas diminuíram gradualmente com o tempo dificultando a detecção dos ninhos pelos predadores (Legler, 1954; Krause *et al.*, 1982; Nellis & Small, 1983).

Congdon *et al.* (1987), apontaram que 59% dos ninhos de *C. serpentina* foram destruídos nas primeiras 24 h e 73% dentro dos seis primeiros dias da incubação e a colocação de estacas para marcação e identificação dos ninhos não aumentou a predação. Os ninhos mais antigos de *E. blandingii* (Congdon *et al.*, 1983) e *C. serpentina* (Congdon *et al.*, 1987) foram freqüentemente descobertos durante ou após as chuvas. Em um estudo com 23 anos de duração, 78% dos ninhos de *E. blandingii* foram predados principalmente por guaxinim (*Procyon lotor*) (Congdon *et al.*, 2000).

Para quelônios, independentemente do seu habitat, é reconhecida a influência da predação no sucesso da eclosão, mas são poucos os estudos sobre a relação entre o local da desova e a correspondente taxa de predação dos ninhos. A taxa de predação dependerá do ambiente da nidificação, da disponibilidade de predadores e das características dos ninhos. Os quelônios que desovam em ninhos mais rasos como *C. picta* (Tinkle *et al.*, 1981), *Malaclemys terrapin* (Burger, 1976a), *Tryonix muticus* (Plummer, 1976), *P. unifilis* (Ferreira Júnior & Castro, 2003, 2006; Ferreira Júnior *et al.*, 2003a) têm na predação de ovos e filhotes a maior forma de mortalidade.

Quanto maior a distância do ninho de *C. picta* da margem dos lagos menor a sua predação (Legler, 1954; Christens & Bider, 1987). Os ninhos de *C. serpentina* mais próximos da água foram predados, preferencialmente, por guaxinim (*P.*

lotor), ao passo que os ninhos mais antigos e distantes da água tenderam a ser mais facilmente encontrados por raposas (*V. fulva*) (Congdon *et al.*, 1987). Spencer (2002) também relatou uma diferença no tipo de predador em relação à posição dos ninhos de *E. macquarii*. As aves predaram os ninhos próximos da vegetação e as raposas os ninhos mais próximos da água. Para Congdon *et al.* (2000), apesar de ocorrerem mudanças no tipo de predador, a taxa de predação permaneceu a mesma independentemente do local onde ocorreu a desova. Escalona & Fa (1998) relataram que a predação dos ninhos de *P. unifilis* ocorreu sempre a uma distância inferior a 10 m da zona vegetada.

De acordo com Burke *et al.* (1998), que trabalharam com três espécies de tartaruga de água doce (*T. scripta*, *Kinosternon subrubrum* e *Pseudemys concina floridana*) por três anos não há relação entre a taxa de predação dos ninhos e a densidade dos ninhos, com a distância dos ninhos à água ou com o tipo de ambiente onde ocorreu a desova. A maior parte da predação dos ninhos de *E. macquarii* ocorreu naqueles situados nas proximidades da água e da vegetação (Spencer, 2002). Ferreira Júnior *et al.* (2003a) sugeriram que os ninhos de *P. unifilis* localizados na base das dunas podem escapar da predação se receberem uma camada extra de sedimentos oriundos do retrabalhamento eólico das praias.

Na bacia do rio Araguaia o sucesso da eclosão de *P. unifilis* não foi o fator mais importante na escolha das áreas de nidificação (Ferreira Júnior, 2003). O principal motivo da perda de ninhos localizados em praias abertas foi a predação por aves. Os urubus (*Cathartes aura* e *C. atratus*) e os gaviões (*Polyborus plancus*) foram responsáveis pela perda de mais de 98,8% dos ninhos. Este percentual é superior àqueles apontados para outras populações de *P. unifilis* (Soini, 1995; Escalona & Fa, 1998), onde os principais predadores foram répteis como o lagarto *Tupinanbis teguixin*. Janzen *et al.* (2000) apontaram como a principal causa da morte dos filhotes de *T. scripta elegans* a predação por aves, mas em níveis inferiores aos registrados para o rio Araguaia. Ainda de acordo com Ferreira Júnior (2003), a densidade de ninhos de *P. unifilis* não afetou a taxa de predação, pois os predadores atacaram indistintamente as áreas com altas e baixas concentrações de desovas. Este resultado está de acordo com os estudos com as tartarugas *T. scripta*, *Kinosternon subrubrum* e *Pseudemys concina floridana* (Burke *et al.*, 1998). Entretanto, Pezzuti & Vogt (1999) sugeriram que a predação dos ninhos de *P. sextuberculata* seria dependente da concentração dos ninhos.

A relação entre a densidade de ninhos e a taxa de predação dos ninhos varia entre as espécies. Essa divergência pode refletir variações no tipo de predador e das suas estratégias para localizar e destruir os ninhos. A tartaruga de água doce *Carettochelys insculpta* desova em grupos nos bancos arenosos no período de seca, mas esse comportamento não diluiu

os riscos de predação dos ninhos pelos lagartos monitores (*Varanus panoptes* e *Varanus mertensi*) (Doody *et al.*, 2003). Para a tartaruga marinha *C. mydas* (Fowler, 1979) e tartarugas de água doce *T. scripta* (Burke *et al.*, 1998) e *P. unifilis* (Ferreira Júnior & Castro, 2003) a proximidade dos ninhos não influenciou a taxa de predação. Para Doody *et al.* (2003), a desova em grupos ou a disposição de ninhos próximos uns dos outros pode ser o resultado de outros fatores, tais como: **a)** as áreas com condições adequadas para a desova são limitadas; **b)** a desova em grupo reduz o risco de predação das fêmeas ou dos filhotes; **c)** interações sociais durante a agregação das fêmeas trazem informações adicionais e reduzem o custo da busca independente por áreas de desova.

Uma importante fase de predação dos ninhos ocorre após a eclosão e a emersão dos primeiros filhotes. Neste caso, através do olfato o predador localiza o ninho atacando os filhotes recém-eclodidos (Nellis & Small, 1983). Os filhotes do tracajá *P. unifilis* foram intensamente predados por aves após a eclosão e antes de emergirem dos ninhos. Já os ovos e os filhotes recém-eclodidos da tartaruga-da-amazônia *P. expansa* não sofreram predação por estarem abrigados em ninhos mais profundos (Ferreira Júnior, 2003). O momento apropriado para emergir dos ninhos varia entre as espécies. Os filhotes das tartarugas marinhas *C. caretta* e *E. imbricata* usualmente emergem dos ninhos durante a noite, pois o calor do dia inibe a sua atividade. Esta característica, possivelmente, é uma adaptação aos predadores que são mais ativos durante o dia (Moran *et al.*, 1999). Quanto maior o tempo de emergência dos filhotes, maiores as chances de predação (Burger, 1976b). Os embriões menos desenvolvidos dentro de um ninho aceleram o seu desenvolvimento ou eclodem prematuramente para emergirem em grupo com os outros filhotes, diluindo os riscos da predação (Spencer *et al.*, 2001). A emergência fora de sincronia de filhotes de *C. caretta* é, em geral, devida a variações da temperatura dentro dos ninhos (Houghton & Hays, 2001). De acordo com Doody *et al.* (2001), o declínio da temperatura do ninho é um provável estopim para a emergência dos filhotes, o que explicaria o abandono durante a noite de inúmeras espécies que desovam em diferentes ambientes, tais como, *C. caretta* (Hays *et al.*, 1992), *P. expansa* (Alho & Pádua, 1982) e *Carettochelys insculpta* (Doody *et al.*, 2001).

A sincronia entre a emersão dos filhotes e o retorno das chuvas foi relatada para *C. insculpta* (Doody *et al.*, 2001), *C. picta* (DePari, 1996), *P. expansa* (Alho & Pádua, 1982) e *P. unifilis* (Ferreira Júnior, 2003). Com a subida do nível dos rios as águas tornam-se mais turvas dificultando a localização dos filhotes pelos predadores e diminuindo a densidade de filhotes por causa do maior volume de água (Webb *et al.*, 1986; Doody *et al.*, 2001). Entretanto, a saída dos filhotes de *T. scripta* (Tucker, 1997) e de *E. blandingii* (Butler & Graham,

1995) de seus ninhos não se correlacionou com o retorno do período chuvoso.

CHEIAS E ALAGAMENTO DOS NINHOS

O local da desova exerce grande influência no sucesso da eclosão das tartarugas marinhas. A maior parte da desova de *D. coriacea* ocorre em áreas próximas ao mar em praias de alta energia, sujeitas a grandes transformações geradas pela erosão o que pode provocar uma grande perda de ninhos (Mrosovsky, 1983; Eckert, 1987). Para espécies com longo período reprodutivo e de extensão de vida é mais vantajoso selecionar áreas de desova que tragam menores riscos aos adultos que à sobrevivência dos ninhos (Bjorndal & Bolten, 1992).

A mortalidade de ovos e filhotes de *C. caretta* foi atribuída ao excesso de umidade decorrente de chuvas (Ragotzkie, 1959; Kraemer & Bell, 1980). Os ninhos situados nas áreas mais planas e pobremente drenadas foram mais afetados que aqueles situados no alto de dunas. Garmestani *et al.* (2000) e Mortimer (1990) sugeriram que a granulometria pode ser utilizada como um critério de escolha dos locais de desova, influenciando o sucesso da eclosão.

Para as tartarugas de água doce que desovam nas margens dos rios, uma das principais causas da perda de ninhos são as cheias dos rios. A inundação dos ninhos da tartaruga de água doce *Trionyx muticus* por alguns dias foi suficiente para matar os embriões, principalmente nos primeiros estágios do desenvolvimento embrionário (Plummer, 1976). Os ovos podem suportar um pequeno afogamento, mas a submersão por mais de dois dias nos primeiros estágios da incubação diminuiu significativamente a sobrevivência dos embriões.

Elevações repentinas do nível dos rios podem comprometer todos os ninhos de uma determinada área que não seja suficientemente elevada como apontado por Alho & Pádua. (1982) quando 99% dos ninhos de *P. expansa* foram comprometidos na temperada de 1980 no rio Trombetas (PA). Cheias podem ser a principal causa de perda de ninhos de tartarugas que utilizam as margens dos rios como área de desova, tais como, *E. blandingii* (Standing *et al.* 1999), *Chrysemys picta marginata* (Christens & Bider, 1987), *P. expansa* (Ferreira Júnior & Castro, 2005), *P. unifilis* (Thorbjarnarson *et al.*, 1993; Escalona & Fa, 1998; Páez & Bock, 1998) e *P. sextuberculata* (Pezzuti & Vogt, 1999). Como estratégia, os locais escolhidos para a desova são mais dependentes da altura em relação ao nível da água que da distância do corpo aquoso. Este mecanismo foi relatado para diversas espécies, tais como, *Sternotherus minor* (Cox & Marion, 1978), *T. muticus* (Plummer, 1976), *P. sextuberculata* (Pezzuti & Vogt, 1999), *P. unifilis* (Thorbjarnarson *et al.*, 1993; Mitchell & Quiñones, 1994; Escalona & Fa, 1998) e *P. expansa* (Ferreira Júnior & Castro, 2003, 2005).

LOCALIZAÇÃO DOS NINHOS

O desenvolvimento dos embriões de tartaruga de ovos de casca flexível e porosa foi profundamente afetado pelo ambiente hídrico do local da desova da incubação (Gutzke & Packard, 1986; Gutzke *et al.*, 1987; Packard & Packard 1988), mas os ovos de casca rígida pouco permeável mostram menor influência da umidade (Packard *et al.*, 1981; Gettinger *et al.*, 1984; Ferreira Júnior *et al.*, 2007). O sucesso da eclosão variou mais entre espécies de casca flexível (*C. picta*) do que entre aqueles de casca rígida (*C. serpentina*) indicando que as trocas de água foi um fator que limitou a sobrevivência dos embriões. Os ninhos mais profundos evitariam valores hídricos e termais extremos (Packard, 1999).

Os ninhos sombreados de *C. serpentina* apresentaram um maior sucesso de eclosão que os ninhos de áreas abertas e ensolaradas devido à diferença da temperatura de incubação (Congdon *et al.*, 1987, 2000). O sucesso da eclosão da tartaruga terrestre *Testudo hermanni boettgeri* foi menor nos ninhos que experimentaram baixas temperaturas de incubação (Eendebak, 1995). Os ninhos de *Trionyx muticus* situados em um substrato lamoso e permanentemente vegetado tiveram um menor sucesso de eclosão que aqueles localizados nas porções ensolaradas e arenosas. Uma camada de lama depositada nas partes mais baixas das praias após uma rápida inundação tornou-se dura e ressecada impedindo que os filhotes abandonassem a câmara de ovos morrendo nos ninhos (Plummer, 1976).

O desenvolvimento de fungos sobre os ovos de tartaruga marinha em substratos úmidos dificultou as trocas gasosas e aumentou a morte dos embriões (Wyneken *et al.*, 1988; McGehee, 1990; Phillott & Parmenter, 2001). Os ovos da porção superior dos ninhos de *C. caretta* apresentaram um menor sucesso da eclosão que os ovos da parte inferior da câmara de ovos (Ferreira Júnior *et al.*, 2003b). Segundo Congdon *et al.* (2000), solos muito secos afetaram o sucesso da eclosão por dois motivos: **a)** as fêmeas não conseguiram abrir os ninhos porque as paredes da câmara de ovos colapsaram e alguns ovos se quebraram ou ficaram expostos; **b)** os solos muito secos causaram a desidratação dos ovos, principalmente, daqueles mais próximos à superfície.

Uma estratégia reprodutiva aparentemente incomum é adotada por *Dermatemys mawii*, uma tartaruga de água doce de grande porte da América Central. A desova ocorre próxima à água e pouco acima do nível dos rios e lagos e a maior parte dos ninhos é alagada no início da incubação (Polisar, 1996). Os embriões, por sua vez, suportaram o afogamento por diversos dias (mais de 36 dias em alguns casos) e pequenas inundações não trouxeram grandes efeitos ao sucesso da eclosão. A desova e o subsequente afogamento aumentaram a proteção dos ninhos, pois a predação é mais comum nos primeiros dias após a desova (Congdon *et al.*, 2000). A tartaruga australiana *Chelodina*

rugosa adota uma estratégia ainda mais radical. A desova ocorre sob a água no período em que os lagos sazonais começam a baixar rapidamente. O desenvolvimento do embrião se inicia quando os ovos são expostos ao ar durante o período de seca. Os filhotes emergem dos ninhos no início do período das chuvas na estação úmida seguinte. Uma membrana impermeável reduz a absorção de água pelo ovo permitindo que eles fiquem mais de três meses emersos (Kennett *et al.*, 1998). Na maioria das espécies, entretanto, o afogamento dos ninhos traz conseqüências deletérias aos embriões.

A redução do sucesso da eclosão pode ocorrer devido a causas inusitadas, tais como, apontadas por Pilcher (1999) para a principal área de desova de *C. mydas* na Arábia Saudita. Lá, a poeira oriunda das fábricas de cimento da região se deposita sobre os ninhos gerando uma fina camada enrijecida que dificulta a emergência dos filhotes, causando mais de 60% de mortes de recém-eclodidos ainda no ninho. Este pitoresco exemplo mostra a vulnerabilidade das populações de quelônios frente à diminuição e alteração dos seus ambientes de reprodução a partir da interferência antrópica.

CONCLUSÕES

Para as tartarugas o local da desova é de grande importância para o desenvolvimento embrionário com reflexos no sexo dos filhotes, na sobrevivência dos embriões e na taxa de predação dos ninhos. O local da nidificação deve apresentar condições que permitam uma incubação dentro de uma faixa de temperatura e umidade que assegure a sobrevivência do filhote e no caso das espécies com determinação sexual dependente da temperatura uma proporção de machos e fêmeas condizente com a manutenção da população. Uma estratégia adotada pelas tartarugas de água doce da América do Norte (e.g. *C. picta* e *T. scripta*) que apresentam uma ampla distribuição geográfica e experimentam grandes variações de temperatura é alterar o sítio de desova escolhendo os locais mais abertos e quentes nas regiões mais frias e os locais com temperaturas mais amenas nas regiões mais quentes (Ewert & Nelson, 1991, Ewert *et al.*, 1994). Essa estratégia é bem documentada para as espécies que ocorrem na América do Norte, mas não se sabe o que ocorre com as espécies brasileiras que apresentam uma ampla distribuição geográfica. Como exemplo, vale destacar o jabuti *Chelonoidis carbonaria* que ocorre do nordeste ao sul do Brasil (Pritchard & Trebbau, 1984) e sobre o qual ainda não existem estudos conclusivos sobre o mecanismo da determinação do sexo e sobre a temperatura pivotal. Inúmeras questões podem ser levantadas, tais como, se *C. carbonaria* apresenta uma estratégia semelhante à adotada pelas tartarugas da zona temperada variando os sítios de desova de acordo com a mudança da temperatura do ambiente. Ou, se a temperatura pivotal varia ao longo da distribuição geográfica dessa espécie ou se ela é relativamente constante como nas tartarugas

marinhas. Essas informações não são muito difíceis de serem obtidas, uma vez que a metodologia já foi testada e empregada em inúmeras espécies, e os resultados seriam de grande utilidade nos projetos de manejo e planejamento de unidades de conservação. As mesmas questões podem ser levantadas para outras espécies de tartaruga de água doce, como aquelas do gênero *Podocnemis* e do jabuti *Chelonoidis denticulata*, que se distribuem por uma grande área do território brasileiro e estão sujeitas a forte pressão antrópica.

Para o Brasil, o conhecimento sobre a influência do local da desova no desenvolvimento embrionário ainda é incipiente. As tartarugas marinhas constituem uma exceção, pois o monitoramento realizado pelo Projeto TAMAR/ICMBio permite observações sobre a efetividade do programa de preservação apontando para um ligeiro, porém constante aumento das populações de *C. caretta* (Marcovaldi & Chaloupka, 2007) e *D. coriacea* (Thomé *et al.*, 2007). Para as tartarugas de água doce, em especial *P. expansa* e *P. unifilis*, que são as mais estudadas, ainda não existem estimativas consistentes sobre o tamanho das populações. Estudos de longa duração são necessários para que se possa estabelecer a situação real das populações de tartaruga de água doce e terrestre e embasar a proposição de estratégias de conservação e manejo sustentável destes quelônios que se encontram sob forte pressão devido à exploração excessiva pela caça e coleta de ovos ou pela perda do ambiente provocada pelo avanço da fronteira agrícola.

AGRADECIMENTOS

Este artigo foi elaborado com base na tese de doutorado do autor, realizada no Departamento de Geologia da Universidade Federal de Ouro Preto e contou com bolsa de estudos da CAPES. Agradecimentos especiais a P.T.A. Castro pela orientação durante as pesquisas e a R.C. Vogt pelo incentivo à publicação.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Ackerman, R.A. 1980. Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *Am. Zool.*, 1980(5): 575-583.
- Ackerman, R.A. 1981. Growth and gas exchange of embryonic sea turtles (*Chelonia*, *Caretta*). *Copeia*, 1981(4): 757-765.
- Ackerman, R.A.; Prange, H.D. 1972 Oxygen diffusion across a sea turtle (*Chelonia mydas*) egg shell. *Comp. Biochem. Physiol. A Comp. Physiol.*, 43A: 905-909.
- Ackerman, R.A.; Seagrave, R.C.; Dmi'el, R.; Ar, A. 1985. Water and heat exchange between parchment-shelled reptile eggs and their surroundings. *Copeia*, 1985(3): 703-711.
- Alho, C.J.R.; Pádua, L.F.M. 1982. Sincronia entre o regime de vazante do rio e o comportamento de nidificação da tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). *Acta Amazonica*, 12(2): 323-326.

- Baptistotte, C.; Scafoni, J.T.; Mrosovsky, N. 1999. Male-producing thermal ecology of a southern loggerhead turtle nesting beach in Brazil: implications for conservation. *Animal Conservation*, 2: 9-13.
- Baptistotte, C.; Thomé, J.C.A.; Bjordnal, K.A. 2003. Reproductive biology and conservation status of the loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Espírito Santo State, Brazil. *Chel. Conserv. Biol.*, 4(3): 523-529.
- Binckley, C.A.; Spotila, J.R.; Wilson, K.S.; Paladino, F.V. 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia*, 1998(2): 291-300.
- Bjorndal, K.A.; Bolten, A.B. 1992. Spatial distribution of green turtle (*Chelonia mydas*) nests at Tortuguero, Costa Rica. *Copeia*, 1992(1): 45-53.
- Boby, M.L.; Brooks, R.J. 1994. Incubation conditions as potential factors limiting the northern distribution of snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Can. J. Zool.*, 72(1): 28-37.
- Bonnet, X. 1997. Influence of size on survival in newborn asp vipers (*Vipera aspis*): preliminary results. *Amphibia-Reptilia*, 18(1): 107-112.
- Booth, D.T. 1998. Effects of incubation temperature on the energetic of embryonic development and hatchling morphology in the Brisbane river turtle *Emydura signata*. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 168(5): 399-404.
- Booth, D.T. 1999. Incubation temperature and growth of Brisbane river turtle (*Emydura signata*) hatchlings. *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, 121(1): 45-52.
- Booth, D.T. 2000. Incubation of eggs of the Australian broad-shelled turtle, *Chelodina expansa* (Testudinata: Chelidae), at different temperatures: effects on pattern of oxygen consumption and hatchling morphology. *Aust. J. Zool.*, 48(4): 369-378.
- Broderick, A.C.; Godley, B.J.; Reece, S.; Downie, J.R. 2000. Incubation periods and sex ratios of green turtles: highly female biased hatchling production in the eastern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 202: 273-281.
- Broderick, A.C.; Godley, B.J.; Hays, G.C. 2001. Metabolic heating and the prediction of sex ratio for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiol. Biochem. Zool.*, 74(2): 161-170.
- Brooks, R.J.; Bobyn, M.L.; Galbraith, D.A.; Layfield, J.A.; Nancekivell, E.G. 1991. Maternal and environmental influences on growth and survival of embryonic and hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.*, 69: 2667-2676.
- Bull, J.J.; Vogt, R.C. 1979. Temperature-dependent sex determination in turtles. *Science*, 206(7): 1186-1188.
- Burger, J. 1976a. Temperature relationships in nests of the northern diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin terrapin*. *Herpetologica*, 32(4): 412-418.
- Burger, J. 1976b. Behavior of hatchling diamondback terrapins (*Malaclemys terrapin*) in the field. *Copeia*, 1976(4): 742-749.
- Burke, V.J.; Rathbun, S.L.; Bodie, J.R.; Gibbons, J.W. 1998. Effects of density on predation rate for turtle nests in a complex landscape. *Oikos*, 83(1): 3-11.
- Bustard, H.R.; Greenham, P. 1968. Physical and chemical factors affecting hatchling in the green sea turtle, *Chelonia mydas* (L.). *Ecology*, 49(2): 269-276.
- Butler, B.O.; Graham, T.E. 1995. Early post-emergent behaviour and habitat selection in hatchling Blanding's turtles, *Emydoidea blandingii*, in Massachusetts. *Chel. Conserv. Biol.*, 1: 187-196.
- Carr, A.; Hirth, H. 1961. Social facilitation in green turtle siblings. *Anim. Behav.*, 9(1-2): 68-70.
- Christens, E.; Bider, J.R. 1987. Nesting activity and hatching success of the painted turtle (*Chrysemys picta marginata*) in Southwestern Quebec. *Herpetologica*, 43(1): 55-65.
- Congdon, J.D.; Tinkle, D.W.; Breitenbach, G.L.; Sels, R.V.L. 1983. Nesting ecology and hatching success in the turtle *Emydoidea blandingii*. *Herpetologica*, 39(4): 417-429.
- Congdon, J.D.; Breitenbach, G.L.; Sels, R.V.L.; Tinkle, D.W. 1987. Reproduction and nesting ecology of snapping turtles (*Chelydra serpentina*) in Southeastern Michigan. *Herpetologica*, 43(1): 39-54.
- Congdon, J.D.; Nagle, R.D.; Dunham, A.E.; Beck, C.W.; Yeomans, S.R. 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): an evaluation of the "bigger is better" hypothesis. *Oecologia*, 121(2): 224-235.
- Congdon, J.D.; Nagle, R.D.; Kinney, O.M.; Osentoski, M.; Avery, H.W.; van Loben, C.R.S.; Tinkle, D.W. 2000. Nesting ecology and embryo mortality: implications for hatchling success and demography of Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*). *Chel. Conserv. Biol.*, 3(4): 569-579.
- Cox, W.A.; Marion, K.R. 1978. Observations on the female reproductive cycle and associated phenomena in spring-dwelling populations of *Sternotherus minor* in North Florida (Reptilia: Testudine). *Herpetologica*, 34(1): 20-33.
- DePari, J.A. 1996. Overwintering in the nest by hatchling painted turtles, *Chrysemys picta*, in northern New Jersey. *Chel. Conserv. Biol.*, 2(1): 5-12.
- Doody, J.S.; Georges, A.; Young, J.E.; Pauza, M.D.; Pepper, A.L.; Alderman, R.L.; Welsh, M. A. 2001. Embryonic aestivation and emergence behaviour in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*. *Can. J. Zool.*, 79: 1062-1072.
- Doody, J.S.; Sims, R.A.; Georges, A. 2003. Gregarious behavior of nesting turtles (*Carettochelys insculpta*) does not reduce nest predation risk. *Copeia*, 2003(4): 894-898.
- Eckert, K.L. 1987. Environmental unpredictability and leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) nest lost. *Herpetologica*, 43(3): 315-323.
- Eendebak, B.T. 1995. Incubation period and sex ratio of Hermann's tortoise *Testudo hermanni boettgeri*. *Chel. Conserv. Biol.*, 1(3): 227-231.
- Escalona, T.; Fa, J.E. 1998. Survival of nests of terecay turtle (*Podocnemis unifilis*) in the Nichare-Tawadu Rivers, Venezuela. *J. Zool. (London)*, 244: 303-312.

- Etchberger, C.R.; Phillips, J.B.; Ewert, M.A.; Nelson, C.E.; Prange, H.D. 1991. Effects of oxygen concentration and clutch on sex determination and physiology in red-eared slider turtles (*Trachemys scripta*). *J. Exp. Zool.*, 258(3): 394-403.
- Etchberger, C.R.; Ewert, M.A.; Phillips, J.B.; Nelson, C.E.; Prange, H.D. 1992. Physiological response to carbon dioxide in embryonic red-eared slider turtles, *Trachemys scripta*. *J. Exp. Zool.*, 264(1): 1-10.
- Ewert, M.A.; Nelson, C.E. 1991. Sex determination in turtles: diverse patterns and some possible adaptive values. *Copeia*, 1991(1): 50-68.
- Ewert, M.A.; Jackson, D.R.; Nelson, C. E. 1994. Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles. *J. Exp. Zool.*, 270(1): 3-15.
- Ferreira Júnior, P.D. 2003. *Influência dos processos sedimentológicos e geomorfológicos na escolha das áreas de nidificação de Podocnemis expansa (tartaruga-da-amazônia) e Podocnemis unifilis (tracajá) na bacia do rio Araguaia*. Tese de Doutorado, Departamento de Geologia, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, Minas Gerais, 296pp.
- Ferreira Júnior, P.D.; Castro, P.T.A. 2003. Geological control of *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis* nesting areas in Rio Javaés, Bananal Island, Brazil. *Acta Amazonica*, 33(3): 445-468.
- Ferreira Júnior, P.D.; Castro, P.T.A. 2005. Thermal environment characteristics of *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis* nesting areas on the Javaés River, Tocantins, Brazil. *Ambio*, 34(3): 212-217.
- Ferreira Júnior, P.D.; Castro, P.T.A. 2006. Nest placement of the giant Amazon river turtle, *Podocnemis expansa*, in the Araguaia River, Goiás State, Brazil. *Chel. Conserv. Biol.*, 5(1): 102-107.
- Ferreira Júnior, P.D.; Guimarães, O.S.; Malvasio, A. 2003a. The influence of geological factors on reproductive aspects of *Podocnemis unifilis* (Testudines, Pelomedusidae), on the Javaés river, Araguaia National Park, Brazil. *Chel. Conserv. Biol.*, 4(3): 626-634.
- Ferreira Júnior, P.D.; Castro, P.T.A.; Addad, L.E.; De Lorenzo, M. 2003b. Aspectos fisiográficos das áreas de nidificação da tartaruga marinha *Caretta caretta* na praia da Guanabara, Anchieta, Espírito Santo. *Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural*, 7(1): 25-40.
- Ferreira Júnior, P.D.; Castro, A.Z.; Castro, P.T.A. 2007. The importance of nidification environment in the *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis* phenotypes (Testudines: Podocnemididae). *S. Amer. J. Herpetol.*, 2(1): 39-46.
- Finckler, M.S.; Knickerbocker, D.L.; Claussen, D.L. 2000. Influence of hydric conditions during incubation and population on overland movement of neonatal snapping turtles. *J. Herpetol.*, 34(3): 452-455.
- Foley, M.A.; Peck, A.S.; Harman, R.G.; Richardson, L.W. 2000. Loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nesting habitat on low-relief mangrove island in southwest Florida and consequences to hatchling sex ratios. *Herpetologica*, 56(4): 433-445.
- Fowler, L.E. 1979. Hatching success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology*, 60(5): 946-955.
- Garmestani, A.S.; Percival, H.F.; Portier, K.M.; Rice, K.G. 2000. Nest-site selection by loggerhead sea turtle in Florida's Ten Thousand Island. *J. Herpetol.*, 34(4): 504-510.
- Gettinger, R.D.; Paukstis, G.L.; Gutzke, W.H.N. 1984. Influence of hydric environment on oxygen consumption by embryonic turtles *Chelydra serpentina* and *Trionyx spiniferus*. *Physiol. Zool.*, 57: 468-473.
- Glen, F.; Broderick, A.C.; Godley, B.J.; Hays, G.C. 2003. Incubation environment affects phenotype of naturally incubated green turtle hatchlings. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83: 1183-1186.
- Godfrey, M.H.; Barreto, R.; Mrosovsky, N. 1996. Estimating past and present sex ratio of sea turtles in Suriname. *Can. J. Zool.*, 74(2): 267-277.
- Godfrey, M.H.; D'Amato, A.F.; Marcovaldi, M.Á.; Mrosovsky, N. 1999. Pivotal temperature and predicted sex ratios for hatchling hawksbill turtles from Brazil. *Can. J. Zool.*, 74(9): 1465-1473.
- Godley, B.J.; Broderick, A.C.; Hays, G.C. 2001a. Nesting of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biol. Conserv.*, 2001(1): 151-158.
- Godley, B.J.; Broderick, A.C.; Mrosovsky, N. 2001b. Estimating hatchling sex ratios of loggerhead turtles in Cyprus from incubation durations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 210: 195-201.
- Godley, B.J.; Broderick, A.C.; Hays, G.C. 2002. Temperature-dependent sex determination of Ascension Island green turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 226: 115-124.
- Greenbaum, E.; Carr, J.L. 2001. Sexual differentiation in the spiny softshell turtle (*Apalone spinifera*), a species with genetic sex determination. *J. Exp. Zool.*, 290: 190-200.
- Gutzke, W.H.N.; Crews, D. 1988. Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile. *Nature*, 332(6167): 832-843.
- Gutzke, W.H.N.; Packard, G.C. 1986. Sensitive periods for the influence of the hydric environment on eggs and hatchlings of painted turtles (*Chrysemys picta*). *Physiol. Zool.*, 59(3): 337-343.
- Gutzke, W.H.N.; Packard, G.C. 1987. The influence of temperature on eggs and hatchling of blanding's turtles, *Emydoidea blandingii*. *J. Herpetol.*, 21(2): 161-163.
- Gutzke, W.H.N.; Paukstis, G.L. 1983. Influence of the hydric environment of sexual differentiation of turtles. *J. Exp. Zool.*, 226: 467-469.
- Gutzke, W.H.N.; Packard, G.C.; Packard, M.J.; Boardman, T.J. 1987. Influence of the hydric and thermal environments on eggs and hatchling of painted turtles (*Chrysemys picta*). *Herpetologica*, 43(4): 393-404.
- Hanson, J.; Wibbels, T.; Martin, R.E., 1998. Predicted female bias sex ratios of hatchling loggerhead sea turtles from a Florida nesting beach. *Can. J. Zool.*, 76(10): 1850-1861.

- Haskell, A.; Graham, T.E.; Griffin, C.R.; Hestbeck, J.B. 1996. Size related survival of headstarted redbelly turtles (*Pseudemys rubriventris*) in Massachusetts. *J. Herpetol.*, 30: 524-527.
- Hays, G.C.; Speakman, J.R.; Hayes, J.P. 1992. The pattern of emergence by loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings on Cephalonia, Greece. *Herpetologica*, 48: 396-401.
- Hays, G.C.; Godley, B.J.; Broderick, A.C.; 1999. Long-term thermal conditions on the nesting beaches of green turtles on Ascension Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 185(1): 297-299.
- Hewavisenthi, S.; Parmenter, J.C. 2000. Hydric environment and sex determination in the flatback turtle (*Natator depressus Garman*) (Chelonia: Cheloniidae). *Aust. J. Zool.*, 48(6): 653-659.
- Houghton, J.D.R.; Hays, G.C. 2001. Asynchronous emergence by loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings. *Naturwissenschaften*, 88(3): 133-136.
- Janzen, F.J. 1993. The influence of incubation temperature and family on eggs, embryos, and hatchlings of the smooth softshell turtle (*Apalone mutica*). *Physiol. Zool.*, 66: 349-373.
- Janzen, F.J. 1994. Vegetational cover predicts the sex ratio of hatchling turtles in natural nests. *Ecology*, 75(6): 1593-1599.
- Janzen, F.J.; Tucker, J.K.; Paukstis, G.L. 2000. Experimental analysis of an early life-history stage: selection on size of hatchling turtles. *Ecology*, 81(8): 2290-2304.
- Kam, Y.C.; Ackerman, R.A. 1990. The effect of incubation media on the water exchange of snapping turtle (*Chelydra serpentina*) eggs and hatchling. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 160B: 317-324.
- Kaska, Y.; Downie, R.; Tippett; Furness, R.W. 1998. Natural temperature regimes for loggerhead and green turtle nests in the eastern Mediterranean. *Can. J. Zool.*, 76(4): 723-729.
- Kennett, R.; Christian, K.; Bedford, G. 1998. Underwater nesting by the Australian freshwater turtle *Chelodina rugosa*: effect of prolonged immersion and eggshell thickness on incubation period, egg survivorship, and hatchling size. *Can. J. Zool.*, 76(6): 1019-1023.
- Kraemer, J.E.; Bell, R. 1980. Rain-induced mortality of eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) on the Georgia Coast. *Herpetologica*, 36(1): 72-77.
- Krause, L.; Gomes, N.; Leyser, K.L. 1982. Observações sobre a nidificação e desenvolvimento de *Chrysemys dorbigni* (Dumeril & Bibron, 1835) (*Testudines, Emydinae*) na Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul. *Rev. Bras. Zool.*, 1(1): 79-90.
- Laurie, W.A.; Brown, D. 1990. Population biology of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). II. Changes in annual survival rates and the effects of size, sex, age and fecundity in a population crash. *J. Anim. Ecol.*, 59: 529-544.
- Legler, J.M. 1954. Nesting habits of the western painted turtle, *Chrysemys picta bellii* (Gray). *Herpetologica*, 10(2): 137-144.
- Lewis-Winokur, V.; Winokur, R.M. 1995. Incubation temperature affects sexual differentiation, incubation time, and posthatching survival in desert tortoises (*Gopherus agassizi*). *Can. J. Zool.*, 73: 2091-2097.
- Lynn, W.G.; Ullrich, M.C. 1950. Experimental production of shell abnormalities in turtles. *Copeia*, 1950(4): 253-262.
- Malvasio, A., Souza, A.M., Ferreira Júnior, P. D., Reis, E. S., Sampaio, F. A. A. 2002. Temperatura de incubação dos ovos e granulometria dos sedimentos das covas relacionadas à determinação sexual em *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) e *P. unifilis* (Troschel, 1848) (Testudines, Pelomedusidae). *Publicações Avulsas do Instituto Pau Brasil de História Natural*. São Paulo, 5(1): 11-25.
- Marcovaldi, M.A.; Godfrey, M.H.; Mrosovsky, N. 1997. Estimating sex ratios of loggerhead turtles in Brazil from pivotal incubation durations. *Can. J. Zool.*, 75: 755-770.
- Marcovaldi, M.A.; Chaloupka, M. 2007. Conservation status of the loggerhead sea turtle in Brazil: an encouraging outlook. *Endangered Species Research*, 3: 133-143.
- Maxwell, J.A.; Motara, M.A.; Frank, G.H. 1988. A micro-environmental study of the effect of temperature on the sex ratios of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, from Tongaland, Natal. *S. Afr. J. Zool.*, 23(4): 342-350.
- McGehee, M.A. 1990. Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). *Herpetologica*, 46(3): 251-258.
- McKnight, C.M.; Gutzke, W.H.N. 1993. Effects of the embryonic environment and of hatchling housing conditions on growth of young snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia*, 1993(2): 475-482.
- Miller, K. 1993. The improved performance of snapping turtles (*Chelydra serpentina*) hatched from eggs incubated on a wet substrate persists through the neonatal period. *J. Herpetol.*, 27: 228-233.
- Miller, J.D.; Limpus, C.J. 1981. Incubation period and sexual differentiation in the green turtle *Chelonia mydas* L. In: *Herpetological Symposium*. Victoria, Australia. *Proceedings*, 66-73.
- Miller, K.; Packard, G.C.; Packard, M.J. 1987. Hydric conditions during incubation influence locomotor performance of hatchling of snapping turtles. *J. Exp. Bio.*, 127: 401-412.
- Mitchell, C.; Quiñones, L. 1994. Manejo y conservación de la taricaya (*Podocnemis unifilis*) en la Reserva de Biofera del Manu, Madre de Dios. *Boletín de Lima*, 16: 425-436.
- Moran, K.L.; Bjordnal, K.A.; Bolten, A.B. 1999. Effects of the environment on the pattern of emergence of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 189: 251-261.
- Morris, K.A.; Packard, G.C.; Boardman, T.J.; Paukstis, G.L.; Packard, M.J. 1983. Effects of the hydric environment on growth of embryonic snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica*, 39(3): 272-285.
- Mortimer, J.A. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 1990: 802-817.
- Mortimer, J.A.; Carr, A. 1987. Reproduction and migrations of Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 1987(1): 103-113.

- Mrosovsky, N. 1980. Thermal biology of sea turtle. *Am. Zool.*, 20: 531-547.
- Mrosovsky, N. 1983. Ecology and nest-site selection of leatherback turtles. *Biol. Conserv.*, 26(1): 47-56.
- Mrosovsky, N. 1988. Pivotal temperatures for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from northern and southern nesting beaches. *Can. J. Zool.*, 66(3): 661-669.
- Mrosovsky, N.; Yntema, C.L. 1980. Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: implications for conservation practices. *Biol. Conserv.*, 18: 271-280.
- Mrosovsky, N.; Provancha, J. 1989. Sex ratio of loggerhead sea turtles hatching on a Florida beach. *Can. J. Zool.*, 67: 2533-2539.
- Mrosovsky, N.; Provancha, J. 1992. Sex ratio of hatchling loggerhead sea turtles: data and estimates from a 5-year study. *Can. J. Zool.*, 70: 530-538.
- Mrosovsky, N.; Dutton, P.H.; Whitmore, C.P. 1984a. Sex ratio of two species of sea turtle nesting in Suriname. *Can. J. Zool.*, 62(11): 2227-2239.
- Mrosovsky, N.; Hopkins-Murphy, S.R.; Richardson, J.I. 1984b. Sex ratio of sea turtles: seasonal changes. *Science*, 225: 739-740.
- Mrosovsky, N.; Bass, A.; Corliss, L.A.; Richardson, J.I.; Richardson, T.H. 1992. Pivotal and beach temperatures for hawksbill turtles nesting in Antigua. *Can. J. Zool.*, 70(10): 1920-1925.
- Mrosovsky, N.; Baptistotte, C.; Godfrey, M.H. 1999. Validation of incubation duration as an index of the sex ratio of hatchling sea turtles. *Can. J. Zool.*, 77(5): 831-835.
- Naro-Maciel, E.; Mrosovsky, N.; Marcovaldi, M.A. 1999. Thermal profiles of sea turtle hatcheries and nesting areas at Praia do Forte, Brazil. *Chel. Conserv. Biol.*, 3(3): 407-413.
- Nellis, D.W.; Small, V. 1983. Mongoose predation on sea turtle eggs and nests. *Biotropica*, 15(2): 159-160.
- O'Steen, S. 1998. Embryonic temperature influences juvenile temperature choice and growth rate in snapping turtles *Chelydra serpentina*. *J. Exp. Biol.*, 201: 439-449.
- Packard, G.C. 1999. Water relations of chelonian eggs and embryos: is wetter better? *Am. Zool.*, 39: 289-303.
- Packard, G.C.; Packard, M.J. 1988. Water relations of embryonic snapping turtles (*Chelydra serpentina*) exposed to wet or dry environments at different times in incubation. *Physiol. Zool.*, 61(1): 95-106.
- Packard, G.C.; Taigen, T.L.; Packard, M.J.; Boardman, T.J. 1980. Water relations of pliable-shelled eggs of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.*, 58: 1404-1411.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Boardman, T.J. 1981. Patterns and possible significance of water exchange by flexible-shelled eggs of painted turtles (*Chrysemys picta*). *Physiol. Zool.*, 54(1): 165-178.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Boardman, T.J.; Morris, K.A.; Shuman, R.D. 1983. Influence of water exchanges by flexible-shelled eggs of painted turtles *Chrysemys picta* on metabolism and growth of embryos. *Physiol. Zool.*, 56(2): 217-230.
- Packard, G.C.; Paukstis, G.L.; Boardman, T.J.; Gutzke, W.H. 1985a. Daily and seasonal variation in hydric conditions and temperature inside nests of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.*, 63(10): 2442-2429.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Gutzke, W.H. 1985b. Influence of hydration of the environment on eggs and embryos of the terrestrial turtle *Terrapene ornata*. *Physiol. Zool.*, 58(5): 564-575.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Miller, K.; Boardman, T.J. 1987. Influence of moisture, temperature, and substrate on snapping turtle eggs and embryos. *Ecology*, 68(4): 983-993.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Birchard, G.F. 1989. Sexual differentiation and hatching success by painted turtles incubated in different thermal and hydric environmental. *Herpetologica*, 45(4): 385-392.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Benigan, L. 1991. Sexual differentiation, growth, and hatching success by embryonic painted turtles incubated in wet and dry environments at fluctuating temperatures. *Herpetologica*, 47(1): 125-132.
- Packard, G.C.; Miller, K.; Packard, M.J.; Birchard, G.F. 1999. Environmentally induced variation in body size and condition in hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.*, 77: 278-289.
- Packard, M.J.; Packard, G.C. 1986. Effects of water balance on growth and calcium mobilization of embryonic painted turtles (*Chrysemys picta*). *Physiol. Zool.*, 59(4): 398-405.
- Packard, M.J.; Packard, G.C.; Boardman, T.J. 1982. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 38(1): 136-155.
- Pález, V.P.; Bock, B.C. 1998. Temperature effect on incubation period in the yellow-spotted river turtle, *Podocnemis unifilis*, in the Colombian Amazon. *Chel. Conserv. Biol.*, 3(1): 31-36.
- Paukstis, G.L.; Gutzke, W.H.N.; Packard, G.C. 1984. Effects of substrate water potential and fluctuating temperatures on sex ratios of hatchlings painted turtle (*Chrysemys picta*). *Can. J. Zool.*, 62(8): 1491-1494.
- Pezzuti, J.C.B.; Vogt, R. 1999. Nesting ecology of *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Pelomedusidae) in the Japurá River, Amazonas, Brazil. *Chel. Conserv. Biol.*, 3(3): 419-424.
- Phillott, A.D.; Parmenter, C.J. 2001. Influence of diminished respiratory surface area on survival of sea turtle embryos *J. Exp. Zool.*, 289(5): 317-321.
- Pilcher, N.J. 1999. Cement dust pollution as a cause of sea turtle hatchling mortality at Ras Baridi, Saudi Arabia. *Marine Pollution Bulletin*, 38(11): 966-969.
- Plummer, M.V. 1976. Some aspects of nesting success in the turtle, *Trionyx muticus*. *Herpetologica*, 32(4): 353-359.
- Polisar, J. 1996. Reproduction biology of a flood-season nesting freshwater turtle of the northern neotropics: *Dermatemys mawii* in Belize. *Chel. Conserv. Biol.*, 2(1): 13-25.
- Pritchard, P.C.H.; Trebbau, P. 1984. *The turtles of Venezuela*. Caracas, Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 403pp.

- Ragotzkie, R.A. 1959. Morality of loggerhead turtle eggs from excessive rainfall. *Ecology*, 40(2): 303-305.
- Ratterman, R.J.; Ackerman, R.A. 1989. The water exchange and hydric microclimate of painted turtle (*Chrysemys picta*) eggs incubating in field nests. *Physiol. Zool.*, 62(5): 1059-1079.
- Reece, S.E.; Broderick, A.C.; Godley B.J.; West, S.A. 2002a. The effects of incubation environmental phenotype in a natural population of loggerhead turtles. *Evol. Ecol. Res.*, 4: 737-748.
- Reece, S.E.; Broderick, A.C.; Godley B.J.; West, S.A. 2002b. Extreme sex ratio of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtle nest in the Mediterranean and indirect methods for estimating sex ratio. http://westgroup.icapb.ed.ac.uk/SarahR/pdfs/Reece_et_al_02.pdf.
- Rhen, T.; Lang, J.W. 1995. Phenotypic plasticity for growth in the common snapping turtle: effects of incubation temperature, clutch, and their interaction. *Am. Nat.*, 146: 726-747.
- Rhen, T.; Lang, J.W. 1999. Temperature during embryonic and juvenile development influences growth in hatchling snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *J. Therm. Biol.*, 24(1): 33-41.
- Rhen, T.; Lang, J.W. 2004. Phenotypic effects of incubation temperature en reptiles. In: Valenzuela, N.; Lance, V.A. *Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates* (Eds). Smithsonian Books, Washington. p. 90-98.
- Rhen, T.; Willingham, E.; Sakata, J.; Crews, D. 1999. Incubation temperature influence sex-steroid levels in juvenile red-eared slider turtles, *Trachemys scripta*, a specie with temperature-dependent sex determination. *Biology of Reproduction*, 61(5): 1275-1280.
- Rimkus, T.A.; Hruska, N.; Ackerman, D.R. 2002. Separating the effects of vapor pressure and heat exchange on water exchange by snapping turtle (*Chelydra serpentina*) eggs. *Copeia*, 2002:706-715.
- Rostal, D.C.; Owens, D.W.; Grumbles, J.S.; MacKenzie, D.S.; Amoss, M.S.Jr. 1998. Seasonal reproductive cycle of the Kemp's Ridley sea turtle (*Lepidochelys kempi*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 109: 232-243.
- Simon, M.H. 1975. The green sea turtle (*Chelonia mydas*); collection, incubation and hatching of eggs from natural rookeries. *J. Zool. (London)*, 176(1): 39-48.
- Sing, D.P. 1977. Annual sexual rhythm in relation to environmental factors in a tropical pond turtle, *Lissemys punctata granosa*. *Herpetologica*, 33: 190-194.
- Soini, P. 1995. *Investigaciones en la Estación Biológica Cabuana*. Reporte Pacaya-Samiria, Universidad Nacional Agraria La Molina, La Molina, Peru. 435p.
- Souza, R.R.; Vogt, R.C. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *J. Herpetol.*, 28(4): 453-464.
- Spencer, J.R. 2002. Experimentally testing nest site selection: fitness trade-offs and predation risk in turtles. *Ecology*, 83(8): 2136-2144.
- Spencer, J.R.; Thompson, M.B.; Banks, P.B. 2001. Hatch or wait? A dilemma in reptilian incubation. *Oikos*, 93(3): 401-406.
- Spotila, J.R.; Standora, E.A.; Morreale, S.J.; Ruiz, G. 1987. Temperature dependent sex determination in the green turtle (*Chelonia mydas*): effects on the sex ratio on a natural nesting beach. *Herpetologica*, 43(1): 74-81.
- Standing, K.L.; Herman, T.B.; Morrison, I.P. 1999. Nesting ecology of Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*) in Nova Scotia, the northeastern limit of the species' range. *Can. J. Zool.*, 77(10): 1609-1614.
- Standora, E.A.; Spotila, J.R. 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtle. *Copeia*, 1985(3): 711-722.
- Steyermark, A.C.; Spotila, J.R. 2001. Body temperature and maternal identity affect snapping turtle (*Chelydra serpentina*) righting response. *Copeia*, 2001(4): 1050-1057.
- Thomé, J.C.A.; Baptistotte, C.; Moreira, L.M.P.; Scalfone, J.T.; Almeida, A.P.; Rieth, D.; Barata, P.C.R. 2007. Nesting biology and conservation of the Leatherback Sea Turtle (*Dermochelys coriacea*) in the State of Espírito Santo, Brazil, 1988 1989 to 2003 2004. *Chel. Conserv. Biol.*, 6: 15-27.
- Thompson, M.B. 1987. Water exchange in reptilian eggs. *Physiol. Zool.*, 60(1): 1-8.
- Thompson, M.B. 1988. Nest temperatures in the Pleurodian Turtle, *Emydura macquarii*. *Copeia*, 1988(4): 996-1000.
- Thorbjarnarson, J.; Perez, N.; Escalona, T. 1993. Nesting of *Podocnemis unifilis* in the Capanaparo river, Venezuela. *J. Herpetol.*, 27: 344-347.
- Tinkle, D.W.; Congdon, J.D.; Rosen, P.C. 1981. Nesting frequency and success: implications for the demography of painted turtles. *Ecology*, 62(6): 1426-1432.
- Tracy, C.R.; Packard, G.C.; Packard, M.J. 1978. Water relations of chelonian eggs. *Physiol. Zool.*, 51(4): 378-387.
- Tucker, J.K. 1997. Natural history notes on nesting, nests, and hatchling emergence in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta elegans*, in west-central Illinois. *Ill. Nat. Hist. Surv. Biol. Notes*, 140: 1-13.
- Tucker, J.K.; Paukstis, G.L. 2000. Hatchling success of turtle eggs exposed to dry incubation environmental. *J. Herpetol.*, 34(4): 529-534.
- Valenzuela, N. 2004. Evolution and maintenance of temperature-dependent sex determination. In: Valenzuela, N.; Lance, V.A. *Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates* (Eds). Smithsonian Books, Washington. p. 131-147.
- Valenzuela, N.; Botero, R.; Martínez, E. 1997. Field study of sex determination in *Podocnemis expansa* from Colombian Amazonia. *Herpetologica*, 53(3): 390-395.
- Valenzuela, N.; Dean, C.A.; Bowden, R.M.; Gauger, A.C. 2004. Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: a powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia*, 2004(4): 735-742.

- Vogt, R.C.; Bull, J. 1982. Temperature controlled sex-determination in turtles: ecological and behavioral aspects. *Herpetologica*, 38(1): 156-164.
- Webb, G.J.W.; Choquenot, D.; Whitehead, P.J. 1986. Nests, eggs, and embryonic development of *Carettochelys insculpta* (Chelonia: Carettochelidae [Carettochelydidae]) from northern Australia. *J. Zool. Lond. Ser. B*, 1:521-550.
- Wilhoft, D.C.; Hotaling, E.; Franks, P. 1983. Effects of temperature on sex determination in embryos of the snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *J. Herpetol.*, 17(1): 38-42.
- Wyneken, J.; Burke, T.J.; Salmon, M.; Pedersen, D.K. 1988. Egg failure in natural and relocated sea turtle nests. *Ecology*, 79(6): 1884-1892.
- Yntema, C.L. 1979. Temperature levels and periods of sex determination during incubation of eggs of *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.*, 159(1): 17-28.

Recebido em 26/11/2007

Aceito em 16/02/2009