

TESIS DOCTORAL

**BIOLOGÍA REPRODUCTORA DE LA TORTUGA
BOBA (*CARETTA CARETTA* LINNEO, 1758)
EN LA ISLA DE BOAVISTA,
ARCHIPIÉLAGO DE CABO VERDE**

Nuria Varo Cruz

Las Palmas de Gran Canaria, 2010



Universidad de Las Palmas de Gran Canaria
Departamento de Biología

JUAN LUIS GOMEZ PINCHETTI, SECRETARIO DEL DEPARTAMENTO DE
BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

CERTIFICA,

Que el Consejo de Doctores del Departamento, en sesión extraordinaria, tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación a la Tesis Doctoral titulada "*Biología Reproductora de la Tortuga Boba (Caretta caretta, Linneo 1758) en la Isla de Boavista, Archipiélago de Cabo Verde*" presentada por la doctoranda D^a Nuria Varo Cruz y dirigida por el Dr. D. Luis Felipe López Jurado.

Y para que así conste, y a efectos de lo previsto en el Artº 73.2 del Reglamento de Estudios de Doctorado de esta Universidad, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria, a 18 de octubre de 2010.

LAS PALMAS DE G.

DEPTO. BIOLU

Fdo. Juan Luis Gómez Pinchetti



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS
DE GRAN CANARIA

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

PROGRAMA DE ECOLOGÍA Y GESTIÓN DE LOS RECURSOS VIVOS MARINOS

**BIOLOGÍA REPRODUCTORA DE LA TORTUGA BOBA
(*CARETTA CARETTA* LINNEO, 1758) EN LA ISLA DE
BOAVISTA, ARCHIPIÉLAGO DE CABO VERDE**

Tesis doctoral presentada por **Nuria Varo Cruz**

Dirigida por el Dr. **Luis Felipe López Jurado**

El Director

La Doctoranda

Luis Felipe López Jurado

Nuria Varo Cruz

Las Palmas de Gran Canaria, a 18 de Octubre de 2010

LUIS FELIPE LÓPEZ JURADO, PROFESOR TITULAR EN EL
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA FACULTAD DE
CIENCIAS DEL MAR DE LA UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE
GRAN CANARIA

INFORMA:

Que Dña. Nuria Varo Cruz, Licenciada en Biología, ha realizado bajo mi
dirección y asesoramiento el presente trabajo titulado **“BIOLOGÍA
REPRODUCTORA DE LA TORTUGA BOBA (*CARETTA
CARETTA* LINNEO, 1758) EN LA ISLA DE BOAVISTA,
ARCHIPIÉLAGO DE CABO VERDE”**, el cual considero reúne las
condiciones y la calidad científica para optar al grado de Doctor.

En Las Palmas de Gran Canaria, a 18 de Octubre de 2010

Fdo: Luis Felipe López Jurado

Este estudio se ha financiado mediante diferentes proyectos que tenían entre sus objetivos la conservación de las tortugas marinas en Cabo Verde: (1) Proyecto Cabo Verde Natura 2000, *Planificación y ordenación sostenible del territorio y los recursos naturales del litoral de Cabo Verde y de las islas de Sal, Boavista y Maio*, financiado por los fondos europeos FEDER; (2) Proyecto Hydrocarpo – Interreg IIIB, *Gestión sostenible del patrimonio natural costero y de los recursos marinos vivos de la República de Cabo Verde*, financiado por FEDER, el Gobierno de Cabo Verde y el Gobierno de Canarias. El Cabildo Insular de Gran Canaria y la Fundación Universitaria de Las Palmas también han contribuido al desarrollo de este trabajo a través de varios programas.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

TESIS DOCTORAL

**BIOLOGÍA REPRODUCTORA DE LA
TORTUGA BOBA (*CARETTA CARETTA* LINNEO, 1758)
EN LA ISLA DE BOAVISTA,
ARCHIPIÉLAGO DE CABO VERDE**

Nuria Varo Cruz

Las Palmas de Gran Canaria

2010

A Dani

Agradecimientos

Esta tesis ha sido posible gracias a la participación y el apoyo de mucha gente a la que, aprovechando esta oportunidad, quiero expresar mi gratitud.

En primer lugar, quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Luis Felipe López Jurado, que me diera la oportunidad de trabajar en el estudio de las tortugas marinas en Boavista. Siempre le estaré enormemente agradecida por confiar en mí y permitir que participara durante seis años. Gracias también por mostrarme los rincones de la isla y despertar mi interés por las aves.

Al pueblo de Cabo Verde, en especial a la gente de Boavista, por la enorme hospitalidad. A los que luchan por mantener la frágil biodiversidad y a las generaciones futuras que defenderán su patrimonio natural.

Nada hubiera sido lo mismo sin la ayuda de mis compañeros más directos, que desde que aterricé en el aeropuerto de Boavista me hicieron sentirme en casa. Gracias a Daniel Cejudo e Idoia Cabrera por dedicarse a mi formación. Pedro López hizo posible que funcionara la logística de un campamento que cada año albergó más de cien personas. Con él y con Óscar López “El Coro” compartí la organización del campamento y fueron mi gran apoyo. Gracias a Hamdi M’Barek por la ayuda y los consejos. A ellos mi agradecimiento en el plano profesional y personal porque todos me brindaron su amistad.



A mis compañeros y amigos caboverdianos: Chifo, Fortu, Mario, Julião y Atanasio. A Silvestre M^a da Cruz “Chifo”, extraordinario ayudante de campo, contador de historias y el mejor avistador de tortugas que he conocido. A Fortunato da Cruz Silva “Maná”, panadero del campamento, siempre pendiente de las labores de mantenimiento y dispuesto a ayudar en la playa. A Mario Edilton por facilitarnos la vida en el campamento con sus múltiples viajes de un lado para otro. A Julião Silva Lima, compañero en la playa y ayudante de logística y mantenimiento. A Atanasio, primer guarda ambiental de Boavista, por su entusiasmo conservador y por todo lo que nos enseñó sobre las tortugas. Gracias también a Marco, Pedro y Gina.

A las más de 600 personas (voluntarios y monitores) que durante estos años participaron en la recogida de datos. Con ellos conviví en el campamento de Ervatão, compartí momentos inolvidables y se forjaron amistades que continúan hoy día. Sus ánimos constantes e inquietudes me ayudaron a no perder nunca el entusiasmo. El trabajo de todos y cada uno de ellos forman los resultados de esta tesis. En este momento quiero destacar la labor de los monitores, siempre dispuestos a salir a la playa, incluso cuando el cansancio pasaba factura. Gracias por vuestro apoyo y por colaborar tan activamente en la organización y en la investigación: Oscar López, Lluís Ballell, Xavi Ruíz, Xabi Mina, José Alsina, Matías Lozano, Ana Díaz-Merry, Elena Abella, María García, Begoña Madariaga, Marta Nuez, Daniel del Ordi, Silvia Borrás, Marta González, Laura Herráiz, Jon Vilches, Jimena Bravo, Humberto Trujillo, Sara García, Daniel Bermudo, Judith Hidalgo, Matati, Carolina Oujo, Saray Jiménez, María Medina, Airam Eiroa, Caty Bolaños, Mireia Aguilera, Paco Serrano, Stephanie García-Senin, Icíar Martínez, Cristina Vázquez, Ana Roldán, Ana Liria, Sonia Rodríguez, Pablo García, Yasmina Padrón, Michael Schlegelmilch, Carlos Angulo y Carmen Vivó.

Durante estos años de trabajo de campo, algunos investigadores nos visitaron en Boavista y nos dieron consejos que nos resultaron de gran utilidad: Jackes Fretey, Brendan Godley, Lucy Hawkes, Hellen Martins y Claudia Delgado.

A los habitantes de Boavista, que me dieron su cariño y se interesaron por el trabajo que desarrollábamos en una playa lejana llamada Ervatão. En especial quiero recordar a Teteia, Santinha, Stravagante, Gabri y Laura. A Dña. Merculina y su familia,



a las familias de Atanasio y Julião por la hospitalidad y ayuda prestada en las situaciones difíciles. En la isla de Sal, Antonio Loureiro, Oswaldo Acosta, Santiago Gutiérrez y Paulina Ferrer prestaron apoyo logístico.

A los siguientes organismos e instituciones que han participado en la ejecución de los diversos proyectos y programas en los que se enmarcan estos estudios: *Ministério do Ambiente, Agricultura e Pesca de Cabo Verde*, *Instituto Nacional de Desenvolvimento das Pescas de Cabo Verde* (INDP), Dirección General de Relaciones con África del Gobierno de Canarias, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Instituto Canario de Ciencias Marinas (ICCM), *Câmara Municipal de Boavista* y ONG Cabo Verde NATURA 2000.

La parte más difícil, indudablemente, en el desarrollo de la tesis ha sido el análisis de los datos y la redacción del documento. Durante estos últimos años fueron muchos los momentos de desánimo y desesperación, que imagino que son habituales entre los doctorandos. Gracias a la ayuda de diferentes investigadores, amigos y familiares he conseguido, por fin, acabarla, y a todas estas personas les estoy enormemente agradecida.

A Nicholas Mrosovsky, Mathew Godfrey y Brendan Godley, especialistas en tortugas marinas, agradezco los consejos científicos, la disponibilidad inmediata y el aporte de bibliografía. A Daniel Cejudo, Catalina Monzón y Pedro Lóez, además, quiero agradecer las revisiones y comentarios de este trabajo.

A los profesores de estadística de la Universidad Politécnica de Madrid: Gabriel Palomo, Camino González y, especialmente, a Jesús Juan por todo el tiempo dedicado. A Angelo Santana, profesor de la Universidad de Las Palmas, quiero darle las gracias por la imprescindible ayuda prestada y porque me permitió ver la luz en momentos de penumbra.

Gracias a todos los compañeros que me han cedido sus fotos y dibujos para incorporarlas en este documento.



A mis compañeros y amigos Pedro López, Catalina Monzón, Ana Liria y Óscar López quiero agradecer los consejos y el ánimo que siempre me han transmitido para seguir adelante. A Cristina Vázquez porque su fortaleza y saber escuchar me han permitido avanzar, y siempre ha estado ahí cuando la he necesitado. A Gustavo Medina y Natalia Acosta por acogerme en su casa de Gran Canaria y hacerme sentir una más de la familia. A mis amigos de Barbate que visita tras visita soportaron, en primer lugar, las historias caboverdianas y, más tarde, mis momentos de desánimo, especialmente a Loli Moreno, Inma Pérez y Eva Soler. A Kisco Cardoso y David Oliva por la ayuda prestada y por los ratos de ocio durante mi estancia en Madrid y a Kike Arnáiz su hospitalidad.

A los amigos de Canarias con los que he compartido estos últimos años, que se han interesado por mi trabajo y constantemente me han animado, entre ellos: Natalie Lazar, Fernando Lamazares, Begoña Suárez, David Valverde, Ramón Fernández, Pepa González, Oriol Fuentes, Nanci Prado, Antonella Servidio, Mercedes Reyes y a los compañeros de la SECAC (Sociedad para el Estudio de los Cetáceos en el Archipiélago Canario).

A mi familia, porque siempre me ha apoyado en mis decisiones y ha soportado pacientemente mis largas ausencias y malos momentos. A mis padres, que me dieron la oportunidad de estudiar lejos de casa. Gracias a todos por haber estado ahí para compartir los buenos y malos momentos: Manuel Varo, Loli Cruz, Carmen Eva Varo, José A. Pérez, Aroha Pérez, Marina Pérez y a mis abuelos.

Por último, quiero agradecerle a Daniel Cejudo que me transmitiera su pasión por las tortugas marinas y porque desde que llegué a Boavista siempre estuvo a mi lado. Gracias por tus opiniones, tu enorme paciencia y por facilitarme tanto las cosas.

Resumen

El archipiélago de Cabo Verde constituye una de las zonas de anidación de la tortuga boba (*Caretta caretta*). A pesar de la conocida presencia de diferentes especies de tortugas marinas en el país, no es hasta finales de los años noventa cuando se empiezan a estudiar en profundidad. En esta tesis doctoral se presenta parte de los trabajos desarrollados entre los años 1998 y 2004 relacionados con esta población nidificante. El área de estudio comprendió, principalmente, tres playas de la costa sureste de la isla de Boavista: Calheta, Ervatão y Ponta Cosme, aunque también se utilizó para ciertos análisis la información recogida en otras playas e islas.

El objetivo principal fue describir algunos de los aspectos relacionados con la reproducción de esta población de tortuga boba. Para ello se analizaron diferentes características de las hembras nidificantes, de las puestas y de los neonatos.

En primer lugar se estudió la duración de la temporada de puesta. Ésta se inicia en el mes de junio y se prolonga hasta el mes de octubre, con picos de mayor actividad en agosto y septiembre. Antes y después, las hembras pueden salir a anidar ocasionalmente, incluso en momentos del año distanciados de la temporada. Cuando las hembras salen a tierra no siempre consiguen anidar, siendo éste un hecho más o menos habitual en las tortugas marinas, y variando su intensidad dependiendo de la población.



Se analizó el éxito de puesta definido como el porcentaje de salidas que concluyen con éxito. Los resultados mostraron diferencias significativas entre playas con valores de 46,8% en Calheta, 30,2% en Ervatão y 24% en Ponta Cosme. Las diferentes características de las playas podrían explicar estas variaciones.

La cifra de nidos en estos 3,1 km de costa superó los 1.900 en dos de los cuatro años estudiados (2001-2004), siendo el valor máximo registrado de 2.732 nidos en 2004. En otras zonas de la isla se observó, mediante visitas ocasionales, que la densidad de nidos podría ser similar. Si además se tiene en cuenta que la anidación también se produce, aunque con menor intensidad, en otras islas, la cifra anual en Cabo Verde podría superar los 15.000 nidos por temporada. Esta estima provisional situaría a esta población de tortuga boba como la mayor de África y la segunda mayor del Atlántico, sólo superada por la del sudeste de EE.UU.

El tamaño medio de las hembras fue de $76,0 \pm 3,8$ cm (longitud recta del caparazón), resultando pequeño al compararlo con los de otras poblaciones del Atlántico, Pacífico e Índico, y similar a los de las poblaciones mediterráneas de Grecia y Chipre. Además de las tortugas pequeñas, se encontró un grupo de tortugas de mayor tamaño cuya frecuencia fue baja en la muestra. También se detectó un grupo de tortugas con valores altos de la anchura recta del caparazón.

Las hembras no suelen reproducirse anualmente ya que los costes energéticos de la reproducción y las migraciones asociadas son muy elevados. El intervalo de migración más frecuente en los individuos analizados fue de 2 años, seguido por los que volvieron a los 3 años (rango = 1-6). Los resultados de ésta y otras variables calculadas a partir del marcaje y recaptura de las tortugas deben interpretarse con precaución, ya que se calcularon a partir de los individuos presentes o ausentes y muchas de las salidas no fueron registradas. En una misma estación reproductora las tortugas suelen poner más de un nido por temporada. Los rangos de las frecuencias de puestas observadas y estimadas en este estudio fueron, en el primer caso, de 1-6; y en el segundo, de 1-7 nidos/hembra; y las medias fueron 1,4 y 1,6 nidos/hembra, respectivamente. Tanto en un caso como en otro, estas cifras podrían estar subestimando las reales debido a las salidas no observadas. El tiempo medio entre dos puestas consecutivas de la misma



hembra fue de $15,0 \pm 1,8$ días. Se marcaron un total de 3.920 tortugas en Boavista y 273 en Sal. Mediante las recapturas se confirmó que algunos individuos pueden anidar en diferentes islas, tanto en la misma como en diferentes temporadas ($n = 6$ y $n = 8$, respectivamente).

Se usaron diferentes métodos para contar el tamaño de puesta de manera que los análisis de las variaciones inter- e intraestacional se realizaron dividiendo la muestra en diferentes grupos de análisis. Las estaciones se dividieron en periodos de 14 días. En todos ellos los tamaños de puesta variaron significativamente durante las temporadas, de manera que las puestas mayores fueron las de los primeros periodos y las menores, las de los últimos. En algunos periodos intermedios de ciertos años, el tamaño de puesta aumentó con respecto al periodo anterior, aunque la tendencia general fue la disminución a lo largo de cada estación. El tamaño de la hembra influyó en el tamaño de la puesta, de manera que hembras mayores pusieron más huevos por nido que las de menor tamaño.

En esta zona de estudio, la duración de la incubación de los nidos varió en el transcurso de cada temporada (2003 y 2004), y se distribuyó según una curva con forma de U o V, obedeciendo al patrón inverso de la temperatura del aire registrada en la vecina isla de Sal. Los mayores tiempos de incubación se produjeron al principio y final de las estaciones, y esto se observó en las tres playas. En Calheta fueron mayores que en Ervatão y Ponta Cosme, pero sólo en los nidos de los primeros periodos. La orientación de las playas, y cómo cada una se ve afectada por las masas de aire que llegan a la isla, se propone como una de las causas que podría explicar estas diferencias entre playas. Los muestreos parciales en años previos apuntan a que se produjeron variaciones interanuales entre los años 1999 y 2004.

Existen diferentes formas para estimar la razón de sexos en los neonatos de tortuga marina. Uno de ellos consiste en un método indirecto que permite la conversión del tiempo de incubación en porcentaje de hembras, ya que en estas especies el sexo se determina por la temperatura y ésta, a su vez, condiciona la duración de la incubación. Este método se utilizó para estimar la razón de sexos en los neonatos de las principales playas de estudio de Boavista en los años 2003 y 2004. En esta primera aproximación,



se estimó que en torno al 65% de los neonatos fueron hembras. Al considerar cada playa por separado, los rangos de valores se situaron entre el 60 y 70%. Estas desviaciones resultaron más moderadas que las encontradas en las primeras poblaciones estudiadas.

El éxito de la incubación, es decir, el porcentaje de huevos por nido que se desarrolla con éxito se puede calcular mediante la aplicación de diferentes fórmulas. En ellas, el tamaño de puesta (denominador en las fórmulas) puede ser el calculado al inicio de la incubación o después de que los neonatos hayan salido a la superficie, analizando los restos que quedaron en el nido. Sin embargo, en estas playas, los tamaños de puesta resultaron significativamente menores tras la incubación, y esta diferencia se atribuyó principalmente a la depredación de los nidos por parte del cangrejo fantasma (*Ocypode cursor*). También resultaron distintas las formas de calcular los huevos con éxito (numerador en las fórmulas), según se consideraran las tortugas observadas en la superficie o se estimaran indirectamente a partir de las cáscaras encontradas en el nido. Por tanto, puesto que tanto los numeradores como los denominadores resultaron diferentes, también se consideraron distintos los éxitos calculados mediante unas u otras fórmulas.

Los resultados indicaron diferencias significativas entre playas en cuanto a la pérdida de huevos y a los éxitos de eclosión y emergencia. En las temporadas 2003 y 2004, únicas completamente muestreadas, la mayor pérdida de huevos se registró en Calheta (mediana = 20,5 huevos/nido), seguida de Ervatão (mediana = 9 huevos/nido) y por último Ponta Cosme (mediana = 2 huevos/nido). En cuanto al éxito de los nidos se diferenció, por un lado, el de los huevos que quedaron tras la incubación (EMe¹), y por otro, el del total de los huevos puestos por la hembra. En el primer caso, los valores de la mediana fueron: 88,0% en Calheta, 82,2% en Ervatão y 31,9% en Ponta Cosme. En el segundo caso, y dependiendo de la fórmula usada, los resultados fueron: a) EMm²: 51,0% en Calheta, 64,5% en Ervatão y 24,2% en Ponta Cosme, b) EMO³: 39,8% en Calheta, 55,6% en Ervatão y 8,6% en Ponta Cosme. Al considerar toda la información en conjunto, se deduce que en Calheta y Ervatão las características del sustrato pueden ser más favorables para el desarrollo de los huevos (valores mayores del EMe), pero

¹ Éxito de emergencia por excavación.

² Éxito de emergencia mixto.

³ Éxito de emergencia de neonatos observados.



sufren más depredación que los de la playa de Ponta Cosme, donde, por el contrario, sus características son menos apropiadas para el desarrollo de los embriones (valor menor del EMe). A pesar de estos efectos negativos a los que deben enfrentarse los huevos, tanto en unas playas como en otras, en los nidos de Calheta y Ervatão se produjeron más neonatos que en los de Ponta Cosme.

La principal amenaza a la que se enfrentan las tortugas marinas en Cabo Verde es la depredación humana. Durante el desarrollo de los diferentes proyectos en los que se incluyen estos estudios de la tortuga boba, se consideró fundamental la participación de las comunidades locales y de las autoridades para desarrollar de manera efectiva estos programas dirigidos a la conservación de la biodiversidad. Se realizaron diversas actividades encaminadas a la protección de estas especies. Por un lado, se contrató a personal local para la realización de actividades relacionadas con la vigilancia y se fomentó la participación de la ciudadanía en actividades ecoturísticas. Otra de las acciones prioritarias se consideró la formación y participación de los caboverdianos en el campo de trabajo. También se desarrollaron diferentes actividades de educación y sensibilización ambiental (como charlas, entrevistas en medios de comunicación, celebración del *Dia da Tartaruga* y distribución de material divulgativo).

Summary

Cape Verde is regarded as one of the most important nesting areas for the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) worldwide. Although different species of sea turtles had been reported in the waters of this archipelago, it is not till late in the 1990's when a detailed study of these animals was initiated. This thesis depicts a part of the researches carried out between 1998 and 2004 on the Cape Verde loggerhead nesting population. The study area comprised three beaches on the southeastern coast of Boavista island: Calheta, Ervatão and Ponta Cosme. However, when required, data from other beaches was taken into consideration.

The main objective was to describe some issues related to the breeding of this population. In this respect, different characteristics of nesting females, clutches and hatchlings were examined.

Firstly, the duration of the nesting season was analysed. This season runs from June to October, reaching its peak in August and September. Occasionally, some females may nest before and after the nesting period, or even during the off-season. Loggerhead turtles may not manage to nest everytime they come ashore. Nesting success varies according to the population.



Nesting success was defined as the percentage of emergences that ended in nesting. The results showed significant differences among the surveyed beaches, with values of 46.8% on Calheta, 30.2% on Ervatão and 24.0% on Ponta Cosme. These variations could be due to the different physical and ecological features that characterized these beaches.

The number of nests recorded along the 3.1 km of surveyed sandy beaches exceeded 1,900 in two out of the four studied years (from 2001 to 2004), the maximum value recorded was 2,732 nests in 2004. Sporadic surveys revealed that other beaches of Boavista could have a similar density of nests. Since nesting also occurs on other islands, though in smaller quantities, the number of nests laid in the archipelago every season could be more than 15.000 nests. According to this roughs estimate, Cape Verde would be home to the largest loggerhead nesting population in Africa and the second one in the Atlantic ocean, just after the southeastern coast of USA.

Mean female body size was 76.0 ± 3.8 cm (straight carapace length). This value is smaller than those found in the Atlantic, Pacific and Indian populations, but it is similar to the size of the Mediterranean populations of Greece and Cyprus. The survey also revealed that the existence of a group of bigger turtles whose occurrence was slower in the sample. The study also showed that there was a group of turtles whose straight carapace width values were rather high.

Female loggerhead turtles rarely breed annually due to the high energetic cost of reproduction and migration. According to capture-recapture data, the more frequent remigration interval was 2 years, followed by a 3-year value (range = 1-6). Capture-recapture data must be interpreted cautiously, since most of the variables that provided are based on extrapolations from the portion of the individuals that were monitored on the beaches, and a large number of nesting emergences were not recorded. Females usually nest several times over a nesting season. The range of observed nesting frequency was 1-6 nests/female, whereas the range of estimated nesting frequency was 1-7 nests/female; the average values were 1.4 and 1.6 nests/female respectively. Since many nesting emergences for an individual were not recorded, these figures could be an underestimate of the real numbers. The average interesting interval was 15.0 ± 1.8 days.



The number of loggerheads tagged was 3,920 on Boavista, and 273 on Sal. Capture-recapture data confirmed that some turtles may nest on different islands over the same season as well as in different seasons ($n = 6$ y $n = 8$, respectively).

Different methods were used to assess clutch size, so that the analyses of inter- and intraseasonal variations were made by dividing the total sample into different groups of analysis. The nesting seasons were divided into 14-day periods. In these periods, clutch sizes varied significantly over the different seasons. Early clutches were larger than late clutches. In several occasions, some intermediate periods yielded larger clutches than the previous period, although the general trend was a decrease in clutch size as the nesting season progressed. Female body size seems to influence clutch size, so that larger females usually laid more eggs per nest than smaller females did.

For surveyed area, the length of incubation fluctuated during each season (2003 and 2004) and was distributed according to a U or V curve, that followed the inverse pattern of the mean air temperature recorded in the nearby island of Sal. The longest incubation periods were obtained at the beginning and at the end of the nesting seasons for the three beaches. Incubation duration on Calheta was longer than that on Ervatão and Ponta Cosme, but only for nests within the initial periods of each season. According to their orientation, beaches may be reached by different air masses. This fact has been proposed as a plausible cause of the differences in incubation duration observed on the beaches. Partial surveys in previous years seem to indicate that annual fluctuations existed between 1999 and 2004.

There are different ways to estimate the sex ratio of hatchlings. Both the incubation length and the sex of the hatchlings are dependent on the incubation temperature. Thus, there is an indirect method for estimating the percentage of female hatchling according to the temperature of incubation. This method was used to estimate the sex ratio of the hatchlings born in the surveyed beaches of Boavista in 2003 and 2004. Results showed that about 65% of the hatchlings were females. When the beaches were considered separately, the range was 60-70%. This female bias turned out to be moderate when compared to the estimates obtained in the first studies.



Incubation success, defined as the percentage of eggs in a nest that develop successfully, can be assessed by applying different formulae. These formulae consider that clutch size (denominator) can be estimated either at the very beginning of incubation or by counting the remains in the nest after emergence of hatchlings has occurred. However, clutch size estimated at the end of the incubation period was significantly lower for these three beaches. This finding has been chiefly attributed to nest predation by ghost crabs (*Ocypode cursor*). Moreover, there were different ways to estimate the number of eggs that hatched (numerator), depending on whether the number of hatchlings born or the number of egg shells in the nests were taken into account. Thus, since both numerators and denominators may vary according to the variables used, the calculated incubation success also fluctuated according to the formula applied.

Results showed that there were significant differences among the beaches in terms of loss of eggs and hatching and emergence success. In 2003 and 2004, the only seasons fully surveyed, Calheta recorded the greatest value for egg loss (median = 20.5 eggs/nest), followed by Ervatão (median = 9.0 eggs/nest) and Ponta Cosme (median = 2.0 eggs/nest). Regarding hatching success, a distinction has been made between the number of remaining eggs once incubation ended (ESe⁴), and the number of eggs laid. In the first case, the median values were 88.0% on Calheta, 82.2% on Ervatão and 31.9% on Ponta Cosme. In the second case, and depending on the formula used, the median values were: a) ESm⁵: 51.0% on Calheta, 64.5% on Ervatão and 24.2% on Ponta Cosme; b) ESo⁶: 39.8% on Calheta, 55.6% on Ervatão and 8.6% on Ponta Cosme. Considering the data as a whole, we may conclude that the characteristics of the substrate on Calheta and Ervatão may be advantageous for egg development (higher values of ESe), but are subject of a higher nest predation by ghosts crabs than on Ponta Cosme, whose characteristics, on the contrary, are fairly inadequate for egg development (lower value of ESe). Despite the adverse conditions that eggs have to face on either beach, Calheta and Ervatão nests produced more hatchlings that those of Ponta Cosme.

⁴ Emergence success by excavation.

⁵ Emergence success mixed.

⁶ Emergence success by observed hatchlings.



Human depredation is the main threat to marine turtles in Cape Verde. While carrying through all the different stages involved in this programme (including this particular survey on loggerhead turtles), cooperation with local communities and authorities was vital to develop programmes designed to achieve the conservation of biodiversity. There were several activities implemented in order to achieve this species conservation. Firstly, local workers were hired to carry out tasks related to surveillance and the local people was encouraged to participate in ecotourism schemes. Training and participation of Cape Verdean people in field work schemes were two of the prime objectives. Specific education and awareness activities were addressed to the general public (informative lectures, interviews and articles in the media, the Day of the Turtle and distribution of educational stuff).

Índice de Tablas

Tabla 1.1. Cronograma del registro de rastros y nidos de tortuga boba durante los años 2001 al 2004.....	42
Tabla 1.2. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del éxito de puesta considerando como factores la playa y el año.....	45
Tabla 1.3. Diferencia entre las medias para las 3 comparaciones posibles entre playas.	45
Tabla 1.4. Diferencia entre las medias para las 6 comparaciones posibles entre años.	46
Tabla 2.1. Medidas del caparazón de las hembras de tortuga boba en la isla de Boavista desde el año 1998 al 2004.....	62
Tabla 2.2. Resultados del análisis de componentes principales de los datos biométricos de las hembras reproductoras.....	66
Tabla 2.3. Comparación de los tamaños de las hembras de tortuga boba en diferentes poblaciones nidificantes.....	71
Tabla 3.1. Cronograma indicando el día de comienzo y fin de la actividad de marcaje y registro de animales recapturados, en cada año de estudio en las islas de Boavista y Sal.....	82



Tabla 3.2. Métodos de conteo del tamaño de puesta utilizados en cada año de estudio.....	85
Tabla 3.3. Número de tortugas marcadas y recapturadas en los diferentes años de estudio.....	87
Tabla 3.4. Tamaño medio de las puestas (tamaño muestral) en cada año y periodos en los que se dividieron las estaciones reproductoras.....	90
Tabla 3.5. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tamaño de puesta considerando como factores el año, el periodo y la interacción entre ambos, para la temporada 2000-2002.....	91
Tabla 3.6. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tamaño de puesta considerando como factores el año, el periodo y la interacción entre ambos, para las temporadas 2003 y 2004.....	93
Tabla 3.7. Estimación de los parámetros. t: valor del estadístico, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico.....	94
Tabla 4.1. Estadísticos descriptivos del tiempo de incubación en cada periodo y playa durante los años 1999-2004 en la isla de Boavista.....	118
Tabla 4.2. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tiempo de incubación considerando como factores el año, la playa, el periodo y sus respectivas interacciones.....	119
Tabla 4.3. Porcentaje de hembras total originadas en los nidos de cada playa y en las tres playas tomadas en conjunto (global), y porcentaje que cada periodo aporta al resultado total.....	127
Tabla 4.4. Proporción de machos total originados en los nidos de cada playa y en las tres playas tomadas en conjunto (global), y porcentaje que cada periodo aporta al resultado total.....	128
Tabla 5.1. Grupos de análisis creados según el tiempo muestreado cada año y según la metodología usada para conocer el tamaño de puesta.....	147



Tabla 5.2. Resultados de las comparaciones por pares de la variable TPI - TPF en las playas estudiadas.....	155
Tabla 5.3. Estadísticos descriptivos de los éxitos de emergencia (EM) según diferentes fórmulas, para cada playa en cada uno de los grupos de análisis, y resultados de las comparaciones de los EM entre playas.....	158
Tabla 5.4. Estadísticos descriptivos de los éxitos de eclosión (EC) según diferentes fórmulas, para cada playa en cada uno de los grupos de análisis y resultados de las comparaciones de los EC entre playas.....	159
Tabla 5.5. Resultados de las comparaciones entre años de los éxitos de emergencia (EM) según la aplicación de diferentes fórmulas, para cada playa en los dos grupos de análisis que incluyen más de una temporada de estudio.....	161
Tabla 5.6. Resultados de las comparaciones entre años de los de eclosión (EC) según la aplicación de diferentes fórmulas, para cada playa en los dos grupos de análisis que incluyen más de una temporada de estudio.....	161

Índice de Figuras

Figura I.1. Representación simplificada del ciclo de vida de la tortuga boba.....	8
Figura I.2. Mapamundi mostrando las principales zonas de anidación de la tortuga boba.....	21
Figura I.3. Mapa de Cabo Verde.....	28
Figura I.4. Isla de Boavista.....	31
Figura I.5. Mapa de Sal.....	33
Figura 1.1. Distribución temporal de los nidos de tortuga boba durante las temporadas del 2001 al 2004.....	44
Figura 1.2. Éxito de puesta de la tortuga boba obtenido en cada playa entre los años 2001 y 2004.....	46
Figura 1.3. Representación gráfica de los residuos frente a los valores previstos.....	47
Figura 1.4. Representación gráfica de los residuos frente a cada playa.....	47
Figura 1.5. Representación gráfica de los residuos frente a cada año.....	47
Figura 2.1. Esquema de las medidas del caparazón tomadas a las hembras nidificantes.....	59



Figura 2.2. Histogramas de frecuencias de las medidas del caparazón de las tortugas bobas nidificantes de Boavista desde 1998 al 2004.....	63
Figura 2.3. Diagramas de dispersión de los datos biométricos de las hembras nidificantes de tortuga boba en Boavista (1998-2004).....	64
Figura 2.4. Diagramas de dispersión de la razón de medidas curvas (RC) frente a la LCC (A) y frente a ACC (B) de las hembras nidificantes de tortuga boba en Boavista (1998-2004).....	65
Figura 2.5. Gráfico de componentes principales donde los componentes definen los ejes y las variables los puntos del diagrama de dispersión.....	66
Figura 2.6. Diagrama de dispersión donde se representan las puntuaciones obtenidas para cada individuo en cada componente.....	67
Figura 2.7. Diagrama de dispersión de la LCC (longitud curva del caparazón, cm) frente al peso (kg) de las tortugas nidificantes en la isla de Boavista.....	68
Figura 3.1. Histograma de frecuencias del intervalo de migración.....	88
Figura 3.2. Distribución de frecuencias del intervalo de puesta de las tortugas bobas que anidaron en Boavista entre los años 1998 al 2004. El gráfico incluye todos los valores mayores o iguales a 9 días.....	88
Figura 3.3. Distribución de las frecuencias observadas (FPO) y estimadas (FPE) del número de nidos por hembra y por estación para la tortuga boba en la isla de Boavista.....	89
Figura 3.4. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo del año 1999.....	90
Figura 3.5. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo. Datos combinados para los años 2001, 2001 y 2002.....	92



Figura 3.6. Tamaños de puesta medios representado según la interacción de los factores año y periodo. Cada línea representa los resultados de un año de estudio (2000, 2001 y 2002).....	92
Figura 3.7. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo. Datos combinados para los años 2003 y 2004.....	93
Figura 3.8. Tamaños de puesta medios representado según la interacción de los factores año y periodo. Cada línea representa los resultados de un año de estudio (2003 y 2004).....	93
Figura 4.1. Proporción de sexos como una función de la duración de incubación en el campo (curva derecha) derivada de la curva obtenida de huevos de tortuga boba de Brasil incubados a temperatura constante en el laboratorio (curva izquierda).....	109
Figura 4.2. Curva que relaciona la proporción de sexos y la duración de la incubación de 89 puestas de tortuga boba anidando en el sudeste de EE.UU.....	114
Figura 4.3. Histograma de frecuencias (%) del número de emergencias por nido.....	116
Figura 4.4. Promedio del porcentaje de neonatos encontradas en la superficie de cada nido en relación a cada una de sus emergencias.....	116
Figura 4.5. Histograma de frecuencias (%) de la duración de las emergencias (días) de cada nido.....	117
Figura 4.6. Tiempos de incubación medios en las tres playas (A) y en los 8 periodos (B), e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa).....	120
Figura 4.7. Tiempo de incubación representado según la interacción de los factores playa y periodo. Se muestran los valores medios y los intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa).....	120



Figura 4.8. Tiempo de incubación representado según la interacción de los factores playa y año (A) y periodo y año (B).....	121
Figura 4.9. Representación gráfica de los residuos frente a los valores previstos.....	121
Figura 4.10. Representación gráfica de los residuos frente a cada año.....	121
Figura 4.11. Representación gráfica de los residuos frente a cada playa.....	122
Figura 4.12. Representación gráfica de los residuos frente a cada periodo.....	122
Figura 4.13. A-F: Representación de los tiempos de incubación medios e intervalos de confianza al 95% de la mínima diferencia significativa (barra azul) para cada playa y periodo en los que se encontraron diferencias estadísticas en la comparación por años. G: Representación de las medias y sus respectivos intervalos de confianza al 95% (barra roja) del tiempo de incubación por año para el análisis en el que no se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de incubación comparados.....	123
Figura 4.14. Temperatura media del aire en la isla de Sal (°C) agrupada en periodos de 14 días desde principios de junio (periodo 1) a finales de diciembre (periodo 13) entre los años 1999 y 2004 (trazo continuo). Tiempo de incubación (días) por periodo en 2003 y 2004.....	124
Figura 4.15. Valores medios (± 2 DT) (derivados de la Fig. 4.3) del porcentaje de hembras estimadas en los nidos de cada periodo.....	126
Figura 4.16. Distribución de nidos expresada como porcentaje del total de nidos en cada playa en los años 2003 (A) y 2004 (B).....	127
Figura 5.1. Representación gráfica de los nidos con y sin éxito.....	152
Figura 5.2. Diagramas de sectores donde se representa el éxito de los nidos y el porcentaje de puestas afectadas por el ataque del cangrejo fantasma.....	152
Figura 5.3. Histograma de frecuencias mostrando el día de incubación en el que se observa la primera galería de cangrejo (días).....	153



Figura 5.4. Tamaño de puesta inicial (TPI) y final (TPF) en cada grupo de análisis.....	154
Figura 5.5. Variable TPI - TPF en cada playa para cada grupo de análisis.	155
Figura 5.6. Neonatos que alcanzan la superficie del nido según observación en la rejilla y según la estimación a partir del material encontrado en el nido, en cada grupo de análisis.....	156

Créditos Fotográficos

Ana Liria: 6.2

Anónimo: 5.1.

Carlos Angulo: 4.1.

Daniel Cejudo: portada, contraportada, I.1, I.3, I.4, I.6, I.7, I.8, I.10, I.11, I.14, I.15, portada Capítulo 1, 1.1, 1.2, portada Capítulo 2, portada Capítulo 3, 3.1, portada Capítulo 4, portada Capítulo 5, 5.3, 5.4, 5.5, portada Capítulo 6, 6.1 y 6.4.

Daniel del Ordi: 2.1 y 2.2.

Francisco Serrano: I.5.

Nagore: 3.2

Nuria Varo: I.2, I.9, I.12, I.13, 1.3, 1.4, 1.5 y 5.2.

Rafael Daranas: I.16

Saray Jiménez: 6.3

Pedro López: portada Conclusiones



Diseñado por Cristina Vázquez

Índice

Índice de Tablas	xvii
Índice de Figuras.....	xx
Créditos Fotográficos	xxv
INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA GENERALES.....	1
I. Introducción general	3
I.1. Origen de las tortugas y especies actuales	3
I.2. Adaptaciones al medio marino	4
I.3. La tortuga común o boba	5
I.3.1. Ciclo de vida.....	6
I.3.2 Biología de la reproducción	8
I.4. Filogeografía de la tortuga boba.....	15
I.5. Distribución de las colonias nidificantes de tortuga boba.....	17
I.5.1. Atlánticas.....	17
I.5.2. Mediterráneas	18
I.5.3. Pacíficas	19
I.5.4. Índicas	19
I.6. Tortugas marinas en Cabo Verde. Antecedentes.....	22
II. Objetivos.....	25
III. Metodología general.....	27

III.1. Área de estudio	27
III.1.1. Cabo Verde	27
Playas de estudio en Boavista	30
Playas de estudio en Sal	32
III.2. Campo de trabajo	34
III.2.1. Trabajo de campo nocturno	34
III.2.2. Trabajo de campo diurno	35
 CAPÍTULO 1. FENOLOGÍA DE LA ANIDACIÓN Y ÉXITO DE PUESTA.....	37
1.1. Introducción	39
1.2. Material y métodos.....	42
1.2.1. Área de estudio	42
1.2.2. Periodos de muestreo.....	42
1.2.3. Rastros, nidos y éxito de puesta	43
1.2.4. Análisis estadístico	43
1.3. Resultados.....	44
1.3.1. Distribución de nidos.....	44
1.3.2. Éxito de puesta.....	45
1.4. Discusión	47
1.4.1. Temporada de anidación.....	47
1.4.2. Cambios anuales en el número de nidos.....	48
1.4.3. Éxito de puesta.....	48
1.4.4. Luz artificial y playas de anidación	50
1.4.5. Censos de nidos como herramienta para la conservación	50
 CAPÍTULO 2. MORFOMETRÍA DE LAS HEMBRAS NIDIFICANTES	53
2.1. Introducción	55
2.2. Material y métodos.....	58
2.2.1. Área de estudio	58
2.2.2. Datos registrados.....	59
2.2.3. Análisis de los datos	60
2.3. Resultados.....	61
2.3.1. Datos biométricos.....	61
2.3.2. Peso y relación con LCC	67

2.4. Discusión	68
2.4.1. Relaciones biométricas	68
2.4.2. Hembras nidificantes pequeñas en el Atlántico	70
 CAPÍTULO 3. INTERVALO DE MIGRACIÓN, FRECUENCIA Y TAMAÑO DE PUESTA.....	75
3.1. Introducción	77
3.2. Material y métodos.....	81
3.2.1. Área de estudio	81
3.2.2. Marcaje y recaptura.....	81
3.2.2.1. Tipos de marcas	82
3.2.2.2. Momento del marcaje	83
3.2.2.3. Intervalo de migración, intervalo de puesta y frecuencia de puesta	83
3.2.3. Métodos de conteo del tamaño de las puestas	84
3.2.4. Análisis estadístico	85
3.2.4.1. Variaciones inter- e intraestacional del tamaño de puesta.....	85
3.2.4.2. Tamaño de hembra y tamaño de puesta	86
3.2.4.3 Comparación de metodologías del conteo de huevos en el año 2000	86
3.3. Resultados.....	87
3.3.1. Tortugas marcadas y recapturadas	87
3.3.2. Intervalo de migración.....	87
3.3.3. Periodo entre puestas y frecuencia	88
3.3.4. Profundidad de los nidos	89
3.3.5. Tamaño de puesta.....	89
3.3.5.1. Tamaño de puesta año 1999.....	90
3.3.5.2. Tamaño de puesta años 2000, 2001 y 2002	91
3.3.5.3. Tamaño de puesta años 2003 y 2004	92
3.3.6. Comparación de las dos metodologías usadas en el 2000	93
3.3.7. Tamaño de hembra y tamaño de puesta	94
3.4. Discusión	96
3.4.1. Hembras marcadas	96
3.4.2. Frecuencia de puesta, intervalos de puesta e intervalo de migración	97

3.4.3. Variación interestacional del tamaño de las puestas	98
3.4.4. Variación intraestacional del tamaño de las puestas	99
3.4.5. Tamaño de puesta en diferentes poblaciones y estrategias reproductoras	101
CAPÍTULO 4. TIEMPO DE INCUBACIÓN Y RAZÓN DE SEXOS.....	103
4.1. Introducción	105
4.2. Metodología	111
4.2.1. Área de estudio	111
4.2.2. Marcaje y seguimiento de los nidos	111
4.2.3. Distribución de nidos.....	112
4.2.4. Tiempo de incubación	112
4.2.5. Temperatura del aire.....	113
4.2.6. Razón de sexos.....	113
4.2.7. Análisis estadístico	114
4.3. Resultados.....	116
4.3.1. Patrón de emergencia	116
4.3.2. Tiempo de incubación por año, playa y periodo.....	117
4.3.3. Tiempo de incubación	119
4.3.3.1. Temporadas 2003-2004	119
4.3.4.2. Temporadas 1999-2004	122
4.3.5. Tiempo de incubación y temperatura del aire.....	123
4.3.6. Razón de sexos.....	124
4.3.7. Distribución de nidos y razón de sexos	127
4.4. Discusión	128
4.4.1. Patrón del tiempo de incubación.....	128
4.4.2. Razón de sexos.....	129
4.4.3. Supuestos y limitaciones del método de estima de la razón de sexos a partir del tiempo de incubación	132
4.4.4. Razón de sexos y su implicación en tareas de conservación	134
4.4.5. Cambio climático	135
CAPÍTULO 5. ÉXITOS DE ECLOSIÓN Y EMERGENCIA DE LOS NIDOS	139
5.1. Introducción	141
5.2 Metodología	146

5.2.1 Área de estudio	146
5.2.2. Tamaño de puesta, marcaje y seguimiento de los nidos.....	146
5.2.3. Nidos con éxito, éxitos de eclosión y de emergencia.....	148
5.2.4. Análisis estadístico	150
5.2.4.1. Influencia de la depredación en el cálculo de los éxitos de incubación	150
5.2.4.2. Comparación de TPI - TPF por playas y por años	150
5.2.4.3. Comparación por playas y años del éxito de eclosión (EC) y de emergencia (EM)	151
5.2.4.4. Diferencia entre éxito de eclosión y emergencia. Neonatos dentro del nido.....	151
5.3. Resultados.....	151
5.3.1. Éxito de nidos y presencia de cangrejos	151
5.3.2. Diferencia entre el tamaño de puesta inicial y final	153
5.3.3. Diferencia entre neonatos observados (TE) y estimados (C - TVDN - TMDN).....	156
5.3.4. Comparación de los éxitos de eclosión y emergencia por playas	156
5.3.5. Neonatos eclosionados dentro del nido	160
5.3.6. Comparación de los éxitos de eclosión y emergencia por años.....	160
5.4. Discusión	162
5.4.1. Diferencias entre las fórmulas empleadas en los cálculos de los éxitos de incubación	162
5.4.2. Pérdida de huevos por playa	163
5.4.3. Características de cada playa y su influencia en el éxito de incubación ...	164
5.4.4. Limitaciones del estudio	166
5.4.5. Ventajas y desventajas de cada una de las fórmulas empleadas en los cálculos de los éxitos de eclosión y de emergencia y sus aplicaciones	166
5.4.6. Otros predadores de huevos y neonatos en las playas.....	169
5.4.7. Comparación de los éxitos de incubación con los de otras poblaciones ...	170
5.4.8. Aplicación de medidas de conservación para aumentar la producción de neonatos.....	171
CAPÍTULO 6. AMENAZAS Y CONSERVACIÓN	175

6.1. Amenazas de las tortugas marinas	177
6.2. Depredación humana y otras amenazas en Cabo Verde.....	181
6.3. Conservación	183
6.3.1. Legislación	183
6.3.2. Vigilancia	185
6.3.3. Sensibilización.....	186
6.3.4. Formación.....	187
6.3.5. Eco-turismo con tortugas marinas	188
6.3.6. Cooperación internacional y planes de manejo	189
CONCLUSIONES.....	191
CONCLUSSIONS.....	197
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	201

INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA

GENERALES



Introducción y metodología generales

I. Introducción general

I.1. Origen de las tortugas y especies actuales

El origen evolutivo de las tortugas aún no se conoce en profundidad (Perrine 2003), siendo el fósil más antiguo uno encontrado en sedimentos del Triásico (hace 220 millones de años), perteneciente al género *Proganochelys*. Se trataba de una tortuga de costumbres anfibias que compartía hábitat con otros reptiles y peces predadores (Pritchard 1997, Spotila 2004).

En cuanto a las tortugas marinas, parece que surgieron hace unos 110 millones de años en los océanos primitivos, durante el período Cretácico. El fósil más antiguo pertenece a *Santanachelys gaffneyi*, una especie de pequeño tamaño con características de tortuga de agua dulce y de tortuga marina. A mediados del Cretácico, cuatro familias coexistían en los océanos (Spotila 2004), pero tras la gran extinción (hace 65 millones de años), desaparecieron los Toxochelyidae y Protostegidae, a la que pertenecía *Archelon*, la mayor tortuga marina que ha existido (4,6 m de longitud y 2.700 kg). Las otras dos familias, Dermochelyidae y Cheloniidae, tienen descendientes actuales (Perrine 2003).



La tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) es el único miembro superviviente de la familia Dermochelyidae (Ernst y Barbour 1989). Es la más grande de las especies que existen hoy día. Se caracteriza por la ausencia de uñas y por tener un caparazón flexible, de textura coriácea y con siete quillas longitudinales. Dicho caparazón está formado por un mosaico de pequeños huesos poligonales unidos por cartílago, que no están soldados al esqueleto axial, sino embebidos en una gruesa piel que actúa como un eficiente aislante térmico por su gran contenido en grasa (Pritchard y Mortimer 1999). Las otras seis especies pertenecen a la familia Cheloniidae y son: la tortuga verde (*Chelonia mydas*), la tortuga plana (*Natator depressus*), la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*), la tortuga común o boba (*Caretta caretta*) la tortuga lora (*Lepidochelys kempii*) y la tortuga olivácea (*Lepidochelys olivacea*) (Bowen 2003). Tienen el caparazón y el plastrón duro, formado por escudos óseos en número variable y cubierto de escamas.

I.2. Adaptaciones al medio marino

Las tortugas perdieron la capacidad de propulsarse en el medio acuático mediante movimientos ondulatorios, presentes en otros reptiles, cuando desarrollaron la forma del cuerpo rígida, acortada y encorsetada en un caparazón. Esta forma ofrecía mayor protección pero, por otro lado, reducía velocidad y agilidad, obligándolas a buscar formas de vida alternativas para vivir en un mundo lleno de sofisticados predadores (Pritchard 1979).

En la transición a la vida acuática, el caparazón se modificó ligeramente, se aplanó, los bordes se afilaron haciéndose más hidrodinámico, y los lóbulos plastrales se expandieron facilitando los movimientos laterales de los miembros anteriores para la natación, más que los ventrales para caminar (Gaffney *et al.* 1987). Las aletas requirieron modificaciones más precisas. En la gran mayoría de las tortugas acuáticas, las extremidades representan un compromiso entre las necesidades de nadar y de caminar. En la mayoría de las formas nadadoras, las aletas traseras son más largas, más fuertes, están más palmeadas que las delanteras y son las que dan la fuerza de propulsión, aunque su reducida especialización para esta función está restringida por la necesidad, en todos los quelonios, de utilizarlas para la construcción del nido. Sin embargo, en las tortugas marinas, las aletas delanteras son las que proporcionan la



principal fuerza de propulsión. Esta modificación se observa en las especies actuales, en las que las extremidades anteriores se hacen más largas por la elongación de las falanges, cada dedo pierde su movilidad independiente y las uñas se reducen a una o dos. Por otro lado, las posteriores son más cortas y su función es de timón. Estas aletas están pobremente adaptadas a la locomoción terrestre, pero en el medio marino permiten recorrer grandes distancias y proporcionan la resistencia necesaria para un modo de vida que incluye numerosas migraciones (Pritchard 1997).

Las tortugas marinas viven en un medio que es casi tres veces más concentrado que sus fluidos corporales (Lutz 1997). Para combatir este problema eliminan el exceso de sal mediante varios mecanismos: (1) En primer lugar secretan una orina muy concentrada (Márquez 1996). (2) En el esófago existen unas estructuras llamadas papilas que permiten reducir el consumo de agua en la ingesta de alimentos. Las papilas revisten el esófago, son de forma cónica y apuntan hacia el estómago. Cuando la comida llega al esófago, los músculos se contraen, las papilas la retienen y el agua sale al exterior. (3) El exceso de sal acumulado en la sangre se elimina a través de las glándulas de la sal, que son glándulas lacrimales modificadas y que vierten al exterior una sustancia mucosa que, además, actúa de lubricante ocular (Lutz 1997, Wyneken 2001).

I.3. La tortuga común o boba

La tortuga común o boba es la más generalista de todas las tortugas marinas (Dodd 1988, Bolten 2003a). Comparada con otras especies, sus playas de anidación presentan el mayor rango geográfico, desde los trópicos a las zonas templadas. Viven y se alimentan en océano abierto y en zonas costeras de todas las cuencas oceánicas tropicales y templadas (Perrine 2003, Spotila 2004). La principal característica distintiva de su morfología es el gran tamaño relativo de la cabeza, con su correspondiente musculatura y un gran pico que le permite alimentarse de crustáceos y moluscos (Dodd 1988, Kamezaki 2003). Su dieta es una de las menos especializadas y, aunque parece mostrar preferencia por estos organismos de cuerpo duro, también se alimenta de invertebrados como corales blandos, erizos y holoturias. En las etapas del ciclo de vida en las que se alimenta de forma pelágica, pueden ingerir organismos como medusas,



ascidias, insectos, huevos y cirrípedos presentes en objetos flotantes, además de peces muertos y casi cualquier cosa que flote incluida la basura (Dodd 1988, Bjorndal 1997).

I.3.1. Ciclo de vida

Las tortugas marinas tienen ciclos de vida complejos que abarcan ecosistemas diversos, desde hábitats terrestres donde tiene lugar la anidación y la incubación de los huevos, hasta hábitats de desarrollo y alimentación en océano abierto (zona oceánica) y en aguas costeras (zona nerítica) (Bolten 2003b), exceptuando la tortuga plana que no abandona la zona nerítica (Bolten 2003b, Bowen 2007). Para muchas poblaciones se desconoce donde pasan la primera etapa de su vida después de entrar en el mar, denominado en la literatura como “el misterio del año perdido” (Carr 1986, Carr 1987). A medida que se van conociendo más datos sobre la distribución y patrones migratorios de las poblaciones, se descubren más variaciones a un ciclo general (Bolten 2003b, Plotkin 2003) y se observan diferencias incluso interpoblacionales (Hatase *et al.* 2002a, Hawkes *et al.* 2006, Mansfield *et al.* 2009, Reich *et al.* 2010).

El ciclo de vida de la tortuga boba (Fig. I.1) comienza en la playa de anidación, donde la hembra sale del mar para depositar los huevos en nidos excavados en la arena. Tras el desarrollo embrionario (aproximadamente 2 meses), los neonatos que emergen a la superficie llegan hasta la orilla y se adentran en el mar, atravesando la zona nerítica hasta llegar a aguas más profundas en el océano abierto. En este proceso pasan por diferentes estadios o fases. Durante la fase de neonato, los individuos dependen de los nutrientes que les aportan los restos del vitelo. Ésta termina cuando las tortugas comienzan a alimentarse, a menudo mientras permanecen en la zona nerítica y se denomina estadio transicional postneonato (Bolten 2003c). Su duración es variable, y los movimientos y patrones de distribución de estas pequeñas tortugas dependen de factores oceanográficos y meteorológicos (Bolten *et al.* 2003b). Cuando pasan a la zona oceánica comienza el estadio juvenil. Durante esta etapa de duración prolongada, estimada entre 6,5 y 11,5 años para las poblaciones del oeste del Atlántico (Bjorndal *et al.* 2000), las tortugas se mueven pasiva y activamente, dependiendo de la capacidad natatoria, relacionada con el tamaño de los individuos y la velocidad de las corrientes (Revelles *et al.* 2007, Monzón *et al.* 2009). En esta etapa juvenil oceánica, las tortugas



son epipelágicas, aunque pueden acercarse a islas oceánicas, montañas submarinas y bajas, donde pueden alimentarse de organismos bentónicos. En las proximidades de las islas oceánicas (por ejemplo: Azores, Madeira y Canarias), coinciden individuos de diferentes poblaciones de origen (Bolten *et al.* 1998, Monzón-Argüello *et al.* 2009), constituyendo lo que se denomina una zona de mezcla o *mixed stock* (Bolten 2003c). Luego, las tortugas dejan la zona oceánica y realizan una migración de retorno mediante la que se aproximan a lugares más cercanos a su zona de nacimiento, donde se produce un cambio en la alimentación, pasando a una fase juvenil nerítica (Musick y Limpus 1997). Se ha especulado sobre la posibilidad de una etapa de transición de pelágica a nerítica antes de que se realice la migración de vuelta (Tiwari *et al.* 2002), o incluso de la posibilidad de movimientos periódicos entre zonas oceánicas y neríticas (Bolten 2003c, McClellan y Read 2007). El estadio juvenil nerítico transcurre, como su nombre indica, en la zona nerítica. En esta fase, las tortugas son activas y se alimentan principalmente en el fondo, aunque también capturan presas en la columna de agua. Posteriormente, pasan a convertirse en adultos neríticos que pueden compartir el mismo hábitat de alimentación con los juveniles o pueden pasar a otros lugares. Estudios recientes han encontrado tortugas adultas de las poblaciones de Japón (Hatase *et al.* 2002a), Cabo Verde (Hawkes *et al.* 2006) y de la costa este de Florida (EE.UU.) (Reich *et al.* 2010) alimentándose en hábitats oceánicos, por lo que en estos individuos el cambio de pelágico a nerítico podría no producirse o tener lugar más tarde, durante la fase adulta.

Al llegar el momento de la reproducción, los adultos migran desde el hábitat de alimentación, sea éste nerítico u oceánico, hacia las zonas de anidación, que coinciden con el lugar donde nacieron, y a este fenómeno se le denomina filopatría (Carr 1975, Schroeder *et al.* 2003). Las cópulas se pueden producir durante la migración o en las áreas de reproducción localizadas frente a las playas de puesta (Limpus *et al.* 1992, Plotkin 2003). Tras varias semanas de apareamiento, los machos regresan a sus áreas de alimentación, aunque algunos pueden ser residentes (Henwood 1987, Plotkin 2003). Las hembras permanecen en el área de reproducción, cerca de las playas para salir a tierra a anidar (Miller 1997). Realizan varias puestas durante un periodo de varios meses, en intervalos de dos semanas aproximadamente (Dodd 1990). Después de poner el último nido de la temporada, las hembras vuelven a las zonas de alimentación, donde reponen



la energía gastada y se preparan para el siguiente ciclo reproductor. Generalmente es necesario que pasen varios años para que las hembras vuelvan a anidar (Hamann *et al.* 2003, Miller *et al.* 2003). Algunos machos, al menos de ciertas poblaciones, pueden reproducirse anualmente (Wibbles *et al.* 1990, Hamann *et al.* 2003, Hays *et al.* 2010).

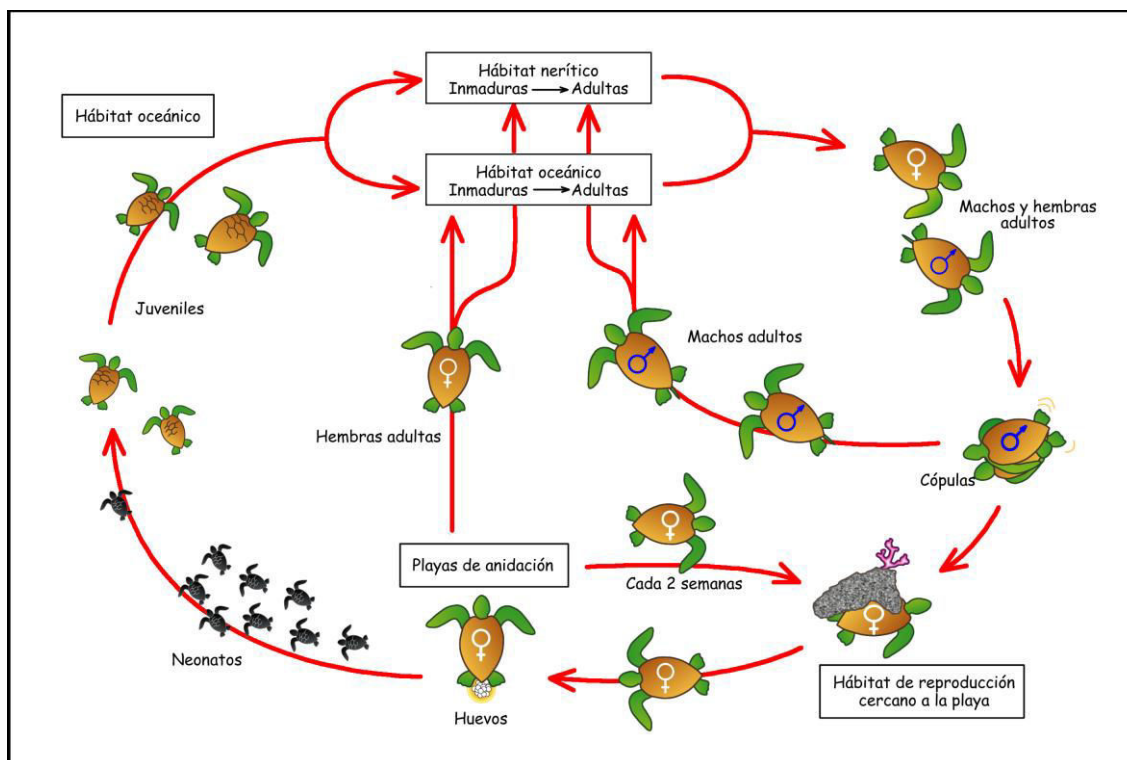


Figura I. 1. Representación simplificada del ciclo de vida de la tortuga boba.

I.3.2 Biología de la reproducción

Todas las especies de tortugas marinas presentan maduración tardía (Heppell *et al.* 2003). No existe un tamaño ni edad concreta común a la que alcancen la madurez sexual todos los individuos de la población (Limpus *et al.* 1994a, 1994b, Miller 1997). Los valores de la edad media estimados para la tortuga boba, junto con la verde, son los más elevados (Heppell *et al.* 2003). Las estimas para la población del sureste de los EE.UU. la sitúan entre los 12 y 30 años (Mendonça 1981, Frazer y Ehrhart 1985) y sobre los 35 años para la de Australia (Frazer *et al.* 1994).

Cuando llega el momento de la reproducción, machos y hembras migran desde las áreas de alimentación hacia las de reproducción. Las hembras regresan a anidar a la región donde nacieron, mostrando un comportamiento denominado *natal homing* o



filopatría (Carr 1975, Schroeder *et al.* 2003). Una vez que llegan a esta región y seleccionan una playa, suelen salir en ésta o en las zonas cercanas durante las diferentes anidaciones de una estación, e incluso en las temporadas siguientes. A este comportamiento se le conoce como fidelidad al sitio de puesta (Miller *et al.* 2003, Schroeder *et al.* 2003) y suele ser elevada en la tortuga boba.

Esta especie anida en playas continentales e insulares (Dodd 1988). En algunos lugares, la temporada de puesta puede extenderse todo el año, pero lo habitual es que se reduzca a algunos meses (Hamann *et al.* 2003). En las zonas templadas se produce en los meses más cálidos y suele durar más cuanto más cercanía a los trópicos. En los trópicos también suele reducirse a los meses de verano, coincidiendo con la época de lluvias (Dodd 1988, Márquez 1990).

El cortejo y la cópula parecen estar confinados a un periodo de varias semanas anterior a la anidación (Miller 1997), de manera que las hembras almacenan el esperma que fertilizará las diferentes puestas de la temporada. Aunque los espermatozoides se han encontrado adyacentes a la vagina en la base del oviducto, no se ha encontrado una espermateca o zona especializada para almacenar el esperma (Miller y Limpus 2003). Durante el cortejo se han registrado movimientos de la cabeza y de las aletas que podrían ser usados por el macho para determinar la receptividad de la hembra (Miller 1997). El macho intenta montar a la hembra mientras que ésta aparentemente trata de evitarlo. Hacen círculos uno alrededor del otro y si aparecen más machos interactúan entre ellos y con ella. La hembra recibe mordidas principalmente en el cuello y los hombros antes de ser montada. Durante la monta, el macho la sujeta agarrándola por el borde marginal del caparazón con las uñas de las aletas delanteras. La inseminación se consigue cuando curva su cola bajo la de la hembra, contactando de este modo las cloacas y el pene queda erecto dentro de ella. La monta y la transferencia de esperma pueden durar horas (Miller *et al.* 2003). La poliandria está presente en la tortuga boba y se ha encontrado paternidad múltiple en los nidos (Harry y Briscoe 1988, Bollmer *et al.* 1999, Moore y Ball 2002, Zbinden *et al.* 2007), al igual que en otras especies de tortugas marinas (Parker *et al.* 1996, Kichler *et al.* 1999, Hookert *et al.* 2000).



La anidación generalmente ocurre durante la noche, aunque algunos individuos han sido observados durante el día (Dodd 1988, Miller 1997). El proceso requiere entre una y dos horas para ser completado (Hirth 1980) y se puede resumir en las siguientes etapas: salida del mar, ascenso por la playa, búsqueda, preparación de la cama, excavación del nido o cámara de incubación, puesta de los huevos, tapado de la cámara, tapado de la cama y regreso al mar (Bustard *et al.* 1975, Dodd 1990).

1. Salida del mar. La tortuga se acerca a la orilla donde permanece un corto periodo de tiempo, mientras tanto, estira varias veces el cuello y realiza movimientos de la cabeza. Durante esta etapa y la siguiente, la tortuga es más sensible a la perturbación y suele volverse al mar si detecta algún peligro.

2. Ascenso por la playa. Atraviesa la playa desplazándose generalmente con la cabeza baja y el ascenso se interrumpe con breves pausas en las que levanta la cabeza, respira y posiblemente observa los alrededores.

3. Búsqueda. Una vez en la arena seca puede cambiar varias veces de dirección antes de seleccionar un sitio en el que excavar el nido. La cabeza es a menudo arrastrada por la arena, presumiblemente captando estímulos térmicos y químicos.

4. Preparación de la cama. Antes de excavar la cámara de incubación, las tortugas preparan el sitio del nido retirando la arena y los pequeños obstáculos próximos, formando lo que se denomina “cama” (Márquez 1996). Para ello utiliza las aletas delanteras moviéndolas simultáneamente, barriendo los alrededores y avanzando hacia el área despejada. Con las aletas posteriores aparta la arena situada en la parte trasera, moviéndolas en oposición, si una se mueva hacia delante la otra hacia detrás.

5. Excavación del nido. El nido se excava con las aletas traseras y presenta un cuello más estrecho y una cámara final más amplia. Estas extremidades se van usando alternativamente e irán extrayendo la arena de la parte situada en la zona posterior del animal. Con la parte ventral de una aleta saca arena (Foto I.1) que deposita en el lateral del nido, con la otra aleta lanza la arena que previamente había extraído, e inmediatamente después la introduce en el nido para sacar más arena que depositará en



el otro lateral, entonces la primera aleta lanza la arena que extrajo. Cuando las aletas dejan de tocar el fondo pasan a retirar la arena de los laterales, formando así la cámara más amplia de la parte más profunda del nido. Cuando una tortuga presenta una amputación en alguna aleta posterior, la secuencia de movimientos de ambas extremidades sigue siendo la misma, como si con el muñón también estuviese extrayendo arena (Foto I.2). La cámara cavada en estos casos puede ser insuficiente para albergar toda la puesta.



Foto I.1. Tortuga cavando un nido durante el proceso de anidación.



Foto I.2. Tortuga con muñón en la aleta posterior derecha excavando un nido.

6. Puesta de los huevos. Finalizada la excavación, las aletas posteriores se posicionan en el exterior, sobre la arena y hacia detrás. La cloaca se evagina y con cada contracción la punta de la cola apunta hacia abajo y ligeramente hacia delante, los huevos caen y la cola se relaja (Foto I.3). Los huevos salen de uno en uno o en pequeños grupos de hasta cuatro.

7. Tapado del nido. Para tapar la cámara de incubación, la tortuga utiliza las aletas posteriores con las que va acercando la arena de las proximidades. Esta arena es la más húmeda y la que extrajo al final de la



Foto I.3. Tortuga poniendo huevos.



excavación (Foto I.4). Posteriormente va acercando más arena y compactándola con movimientos alternativos de las extremidades posteriores (Foto I.5).



Foto I.4. Tortuga comenzando a tapar el nido.



Foto I.5. Tortuga compactando la arena.

8. Tapado de la cama. A continuación utiliza las aletas delanteras para lanzar arena hacia detrás, es decir, hacia el nido. Se va desplazando muy despacio hacia delante mientras continúa lanzando arena. Las aletas se pueden mover al mismo tiempo o alternarse de una manera impredecible (Foto I.6). Al final del proceso, la tortuga se ha movido aproximadamente un metro hacia delante del lugar real donde se encuentra el nido.

9. Regreso al mar. La tortuga deja de tapar de forma repentina, levanta la cabeza y mira a los alrededores. Atraviesa la playa rápidamente, mientras tanto, puede parar brevemente y de nuevo al llegar al borde del mar (Foto I.7). Después nada varios metros, saca la cabeza, inspira y se sumerge desapareciendo entre las olas.



Foto I.6. Tortuga tapando la cama.



Foto I.7. Tortuga entrando en al mar.



Las tortugas pueden volver al mar sin haber anidado, en algunas ocasiones porque han sido perturbadas, o por la presencia de obstáculos como muros y troncos, o por otros motivos, a veces desconocidos (Dodd 1990). Estas salidas incluyen casos de hembras que salen y directamente vuelven al mar o, por el contrario, cavan una o varias camas o incluso excavan nidos que no llegan a terminar. Generalmente, cuando esto ocurre, vuelven a salir durante la misma noche o en las siguientes para intentarlo de nuevo (Miller 1997).

El número medio de huevos en cada nido varía entre puestas, así como dentro y entre poblaciones, con valores medios entre 75 y 135 huevos (ver revisiones en Dodd 1997, Margaritoulis *et al.* 2003). La tortuga boba, como las otras especies de tortugas marinas, pone varias puestas durante una estación reproductora (Van Buskirk y Crowder 1994). Los rangos comúnmente registrados son entre 1 y 7 puestas por estación. El tiempo entre dos nidos consecutivos generalmente varía entre 12 y 16 días (Schroeder *et al.* 2003). La anidación anual no es frecuente en las hembras de esta especie que suele tener ciclos reproductores cada 2 ó 3 años. Este intervalo no es fijo para cada individuo, pudiendo cambiar la periodicidad varias veces a lo largo de su vida (Hughes 1974a).

El lugar donde se encuentra el nido determina el ambiente de la incubación. Durante el desarrollo embrionario, los huevos intercambian con el sustrato calor, agua y gases. El grado y dirección de estos intercambios condicionarán el éxito de las puestas (Peters *et al.* 1994, Ackerman 1997, Miller *et al.* 2003). Ciertas características del sitio del nido influyen en dicho ambiente, como la distancia al mar, la pendiente, cantidad y tipo de vegetación y el clima (Carthy *et al.* 2003, Foley 2006). Por otro lado, las dimensiones del nido también tienen su efecto en la incubación, determinando la profundidad de la puesta y el número de huevos en la periferia y en el centro, los cuales quedan sometidos a diferentes condiciones de temperatura, humedad e intercambio gaseoso, de acuerdo con su posición y con el tipo de sustrato (Carthy *et al.* 2003).

Dependiendo de la población, la incubación de los nidos de tortuga boba, generalmente, presenta una duración media entre 50 y 69 días (Dodd 1990, Márquez 1990). Puesto que no existe ningún tipo de cuidado parental dependerá de la temperatura a la que se incuba el nido, siendo la fuente de calor el sustrato o arena que



lo rodea. Cuando las temperaturas son mayores, la duración disminuye y cuando son menores aumenta (Bustard y Greenham 1968, Ackerman y Prange 1972, Mrosovsky 1988). El rango de temperaturas viables para el desarrollo de los huevos es de 25-34 °C aproximadamente (datos obtenidos en laboratorio con temperaturas constantes durante toda la incubación) (Yntema y Mrosovsky 1980, Miller *et al.* 2003). Las tortugas marinas, como muchas otras especies de reptiles, presentan determinación del sexo dependiente de la temperatura o TSD (*temperature-dependent sex determination*), es decir, el sexo de los neonatos dependerá de la temperatura a la que se incuben los huevos (Yntema y Mrosovsky 1980). La temperatura pivote, aquella que produce la mitad de machos y la mitad de hembras, es de aproximadamente 29 °C para la tortuga boba, aunque pueden haber pequeñas diferencias entre poblaciones (Mrosovsky *et al.* 2002, Mrosovsky *et al.* 2009). Temperaturas de incubación más frías producen más machos y temperaturas más cálidas producen más hembras. La amplitud de las fluctuaciones de la temperatura de la arena también tiene su efecto en la determinación del sexo, a igual temperatura se producen más hembras cuando hay más fluctuaciones que cuando el régimen térmico es más estable (Georges *et al.* 1994).

La temperatura de incubación también puede influir en otras características de los recién nacidos, además de en el sexo. Temperaturas más cálidas pueden producir neonatos con mayor masa corporal, mayores niveles de actividad y rangos de crecimiento más rápidos que los que se han incubado a temperaturas más frías (Carthy *et al.* 2003).

Los embriones utilizan un dentículo o carúncula que presentan en la punta del pico para romper membranas y cáscara, y así poder salir del huevo (Márquez 1996). La rotura del huevo provoca que los fluidos del interior pasen al sustrato y drenen, de manera que el volumen ocupado por los huevos se reduce, y aumenta el espacio en la cámara que se llena de aire (Lohmann *et al.* 1997). Las tortugas fuera del huevo se van moviendo y estirando mientras van absorbiendo los restos de yema. Emergen a la superficie varios días después de haber salido del huevo (Cristens 1990, Godfrey y Mrosovsky 1997). El ascenso a la superficie es lento y condicionado por la concentración de gases que fluye lentamente a través de la arena. Los neonatos al moverse consumen más O₂, esto hace que la concentración en el medio disminuya y



aumente la de CO₂. Cuando el O₂ presente es insuficiente se produce una parada en el proceso de subida, hasta que el O₂ que va entrando y el CO₂ que va saliendo a través de la arena alcanzan las concentraciones apropiadas. Entonces, los neonatos se vuelven a activar y continúan ascendiendo (Miller *et al.* 2003). El comportamiento cuando están próximos a la superficie de la arena parece estar controlado más por la temperatura que por la concentración de gases. Generalmente salen de noche, gracias a la capacidad de detectar diferencias en la temperatura de la arena conforme se aproximan a la superficie (Bustard 1967, Mrosovsky 1968). Podría existir un umbral de temperatura por encima de la cual no emergen. Por la noche, la temperatura cerca de la superficie disminuye cayendo por debajo del valor umbral, permitiendo a las tortugas salir fuera del nido (Moran *et al.* 1999). Las emergencias también pueden ocurrir de día cuando las temperaturas son bajas, en días nublados o lluviosos. Las emergencias suelen producirse en masa (Lohmann *et al.* 1997), aunque en diferentes poblaciones se observan nidos que presentan más de una emergencia durante varios días, en estos casos, la mayor parte de las tortugas suelen salir en la primera (Witherington *et al.* 1990, Houghton y Hays 2001). Una vez en la superficie, los neonatos se dirigen hacia la orilla y se adentran en el mar, nadando activamente durante un periodo de varios días conocido como *frenesí natatorio* y que les permite alejarse de la costa (Wyneken and Salmon 1992).

El éxito de la incubación (porcentaje de neonatos que eclosionan o emergen a la superficie) puede presentar valores medios muy diferentes según la playa de anidación, y puede variar mucho de un nido a otro (Dodd 1988). Además de la presencia de huevos no fertilizados en una puesta, las principales causas del fracaso están relacionadas con un ambiente inapropiado o con la destrucción del medio, como las inundaciones o la erosión (Peters *et al.* 1994, Leslie *et al.* 1996, Foley 2006). Las infecciones de agentes patógenos (Wyneken *et al.* 1988) y el ataque de los predadores también destruyen los huevos (Márquez 1990). En los nidos que no sufren perturbaciones, los valores medios del éxito suelen estar entre el 70 y el 80% (Dodd 1990).

I.4. Filogeografía de la tortuga boba

Los estudios genéticos permiten identificar los grupos de individuos aislados genéticamente, y de esta forma, establecer las diferentes poblaciones de tortugas



marinas existentes en la actualidad (Hutchinson 2007). Esto, a su vez, permite reconstruir la historia evolutiva de las distintas especies. Aunque aún quedan muchas incógnitas que resolver como, por ejemplo, la descripción genética de algunas poblaciones, Bowen (2003), basándose en sus resultados, describe un escenario que explicaría la filogeografía de la tortuga boba. A continuación se presenta un resumen de su trabajo.

Las tortugas bobas de hoy día parecen proceder de un *stock* ancestral común que existió hace aproximadamente unos 3 millones de años, y que quedó separado en dos poblaciones cuando se formó el istmo de Panamá, en el Plioceno: la del Atlántico y la del Indo-Pacífico. Esta antigua separación fue posteriormente modificada por nuevas colonizaciones entre las cuencas del océano Índico y la Atlántico-Mediterránea.

Cuando se formó América Central se cortó la corriente que fluía entre el océano Atlántico y el Pacífico. Este cambio en la circulación oceánica varió el clima de la Tierra. Como resultado comenzó un ciclo glacial en el Atlántico y el clima se hizo más frío alrededor de la costa del sur de África, restringiendo el movimiento de las tortugas alrededor del cabo de Buena Esperanza. El agua frente al cabo de Hornos, en la punta del sur de América, siempre había sido demasiado fría para las tortugas, así que no pudieron migrar entre el Pacífico y el Atlántico por esta ruta. Esto llevó al aislamiento de las poblaciones de tortuga boba en las diferentes cuencas oceánicas. Hace un millón de años, las corrientes seguían cambiando y la circulación en el Pacífico fluía en extensos círculos, uno en el hemisferio norte y otro en el sur, de manera que las tortugas del Pacífico también quedaron aisladas unas de otras.

Periódicamente, las tortugas migraban entre el sur del Atlántico y del Índico, posiblemente cuando el frío *upwelling* del sur de África disminuía. Hace unos 250.000 años pasaron el cabo de Buena Esperanza y se estableció una nueva colonia en Omán. En la misma época, las poblaciones de Brasil y del norte del Atlántico se fueron aislando una de la otra.

Más recientemente, hace unos 12.000 años, las tortugas de Tongaland, Sudáfrica, migraron alrededor del cabo de Buena Esperanza y entraron en el Atlántico,



colonizando la costa este de África y el Atlántico Norte. En ese tiempo una colonia se separó y se estableció en el mar Mediterráneo.

I.5. Distribución de las colonias nidificantes de tortuga boba

I.5.1. Atlánticas

En el sudeste de los EE.UU. y el golfo de Méjico se encuentra la zona con más nidos de tortuga boba del Atlántico (Spotila 2004) (Fig. I.2). Cada año se producen unos 53.000-92.000 nidos y la población de hembras se estima en 32.000-56.000 (12.800-22.4000 al año). Actualmente se reconocen varias subpoblaciones demográficamente independientes (Bowen *et al.* 1993a, Encalada *et al.* 1995). La subpoblación del norte produce unos 6.200 nidos al año en el sudeste de la costa estadounidense, entre Carolina del Norte y noreste de Florida. La subpoblación del sur de Florida produce entre 49.000 y 83.000 nidos al año, donde la mayor parte se registran en la costa atlántica y unos 2.200–8.500 nidos en la costa del golfo. La subpoblación del norte de la costa del golfo produce unos 600 nidos al año (TWEG 2000, Ehrhart 2003). La mayor zona de anidación en las Bahamas se encuentra en el cayo Banco de Sal, donde se registran entre 500-600 nidos al año (Addison y Morford 1996). En Méjico, la mayoría de los nidos se producen en la costa de Quintana Roo, especialmente en la isla Cozumel y Boca Paila (Márquez 1990), donde se producen unos 1.200 nidos al año (Spotila 2004). Menor número de nidos se registran en la costa noroeste de la península de Yucatán, y hay anidación dispersa (menos de 100 nidos al año) a lo largo de la costa del golfo de Méjico hasta Tamaulipas (Ehrhart *et al.* 2003). El número de nidos en Cuba es de 250-300 al año en todo el país, incluyendo los cayos (Ehrhart *et al.* 2003). Belize se considera una zona de anidación menor, no superando los 100 nidos al año (Smith *et al.* 1992). En países como Honduras, Guatemala Nicaragua, Costa Rica y Panamá, la anidación de esta especie no es frecuente, aunque en algunos lugares no se ha cuantificado (Ehrhart *et al.* 2003). En Venezuela hay algo de anidación y en Colombia la población parece haber sufrido un grave descenso, pasando de unos 2.000 nidos al año a unos cientos (Márquez 1990) y, posteriormente, a menos de 50 (Amorocho *et al.* 1999). La anidación en Brasil, hoy día, se concentra sobre todo en la costa desde el norte de Sergipe hasta el norte de Bahía y desde el sur de Bahía hasta el norte de Río de



Janeiro. La estimación es de unos 4.000 nidos anuales en todo el país (Baptisotte *et al.* 1999, Spotila 2004).

En la costa atlántica africana se ha citado la anidación en Marruecos, Mauritania, Senegal, Angola y Namibia (Brongersma 1995, Márquez 1990). Fretey (2001) revisó la situación de las tortugas marinas en esta costa y cuestiona la anidación actual de esta especie en Namibia y Senegal, la califica como muy infrecuente en Marruecos, Mauritania y Angola, y confirma la anidación en Cabo Verde (Fig. I.2).

I.5.2. Mediterráneas

La anidación en el mar Mediterráneo parece estar confinada casi exclusivamente a la zona oriental (Fig. I.2). La principal zona de anidación se encuentra en Grecia, donde se registran anualmente unos 3.000 nidos. La mayoría de ellos se producen en la isla de Zakynthos (1.300 nidos). Otras zonas importantes se encuentran en la isla de Creta y en el Peloponeso (Margaritoulis *et al.* 2003). La anidación en Turquía se distribuye a lo largo de la costa con unos 1.300 nidos anuales. Los mayores registros se producen en la provincia de Antalya (400 nidos) (Margaritoulis *et al.* 2003). En Chipre se registran unos 500 nidos anuales. La zona más importante se encuentra en el norte de la isla (Margaritoulis *et al.* 2003). En Israel se registran unos 30 nidos anuales y parece ser que la población está fuertemente reducida debido, posiblemente, al intenso desarrollo costero. Algunos países no habían sido prospectados con regularidad hasta hace poco tiempo, como es el caso del Líbano y Libia. En la región del sur del Líbano se han registrado unos 60 nidos (Cross *et al.* 2006) y 150 en Libia. En Siria y Egipto se han realizado visitas ocasionales a las playas y se han registrado algunos nidos. En Túnez e Italia los nidos son escasos. En Túnez se registran en las islas Kuriat, donde se encuentran los sitios más importantes de anidación del país, unos 10 nidos al año (Margaritoulis 2003, Jribi *et al.* 2006). La anidación en Italia se restringe a la zona del sur y casi toda se produce en las islas de Lampedusa y Linosa, donde el número de nidos anuales es de 15.



I.5.3. Pacíficas

En el océano Pacífico, las zonas de puesta de la tortuga boba están casi totalmente restringidas, en el norte, a los márgenes templados y subtropicales del oeste de Japón y, en el sur, al este de Australia y Nueva Caledonia (Limpus y Limpus 2003, Spotila 2004) (Fig. I.2). En la costa pacífica americana no hay ningún registro corroborado de anidación de esta especie (Limpus y Limpus 2003). En los años 70, unas 3.500 hembras anidaban anualmente en el este de Australia, pero a finales de los 90 se estimó que la cifra había descendido a menos de 500 (Limpus y Limpus 2003). La anidación se produce en playas del continente y en las islas de arena de la Gran Barrera. Algunas hembras anidan en Nueva Caledonia y Vanuatu, pero actualmente no parece que superen la cifra de 100 hembras (Spotila 2004). La población nidificante de Japón ha descendido entre el 50 y 90 % en la última mitad del siglo XX. En el año 2000 se registraron 2.589 nidos. Las causas de estos dramáticos descensos podrían ser el consumo de huevos por las comunidades locales, la presencia de predadores introducidos por el hombre, el aumento de predadores naturales, la alteración de las playas de anidación por el desarrollo costero, y las capturas incidentales en las pesquerías (Limpus y Limpus 2003, Kamezaki *et al.* 2003).

I.5.4. Índicas

El estado de las diferentes poblaciones nidificantes del Índico ha sido revisado por Baldwin *et al.* (2003), a continuación se presentan parte de sus resultados. En la costa este de Sudáfrica se encuentra la zona donde anidan la mayoría de tortugas de la costa índica africana. Los registros más numerosos se producen en Tongaland, Sudáfrica, con unas 500 hembras por estación a finales de los años 90 (Fig. I.2). Esta especie también anida en Mozambique y Madagascar. En estos países los registros han sido esporádicos, pero parece que podría haber unas 200 hembras al año en Mozambique y menos de 100 en Madagascar (Spotila 2004).

En Omán se encuentra la mayor población nidificante de tortuga boba del océano Índico (Spotila 2004) (Fig. I.2). La mayoría de los nidos se registran en la isla de Masirah, cercana a la frontera entre Omán y Yemen, donde se ha estimado que anidan, sólo en esta isla, entre 20.000-40.000 hembras al año. La anidación ha sido además



documentada en unas 170 playas más de Omán, principalmente en la isla de Al Alaniyat (3.000 nidos anuales aprox.) y a lo largo de la costa del mar Árabe (2.000 nidos anuales aprox.). Es posible que en las playas de Yemen haya algunas playas de anidación, y está confirmada la presencia de nidos en la isla de Socotra. La anidación de esta especie en Sri Lanka y la India se considera rara. En el este del océano Índico se encuentra la población nidificante del oeste de Australia. Las mayores concentraciones de hembras nidificantes se encuentran en la isla de Dirk Hartog (800-1.500 hembras al año), seguida por la isla de South Muiroon (150-350 hembras al año) y el Cabo del Noroeste (50-150 hembras al año).

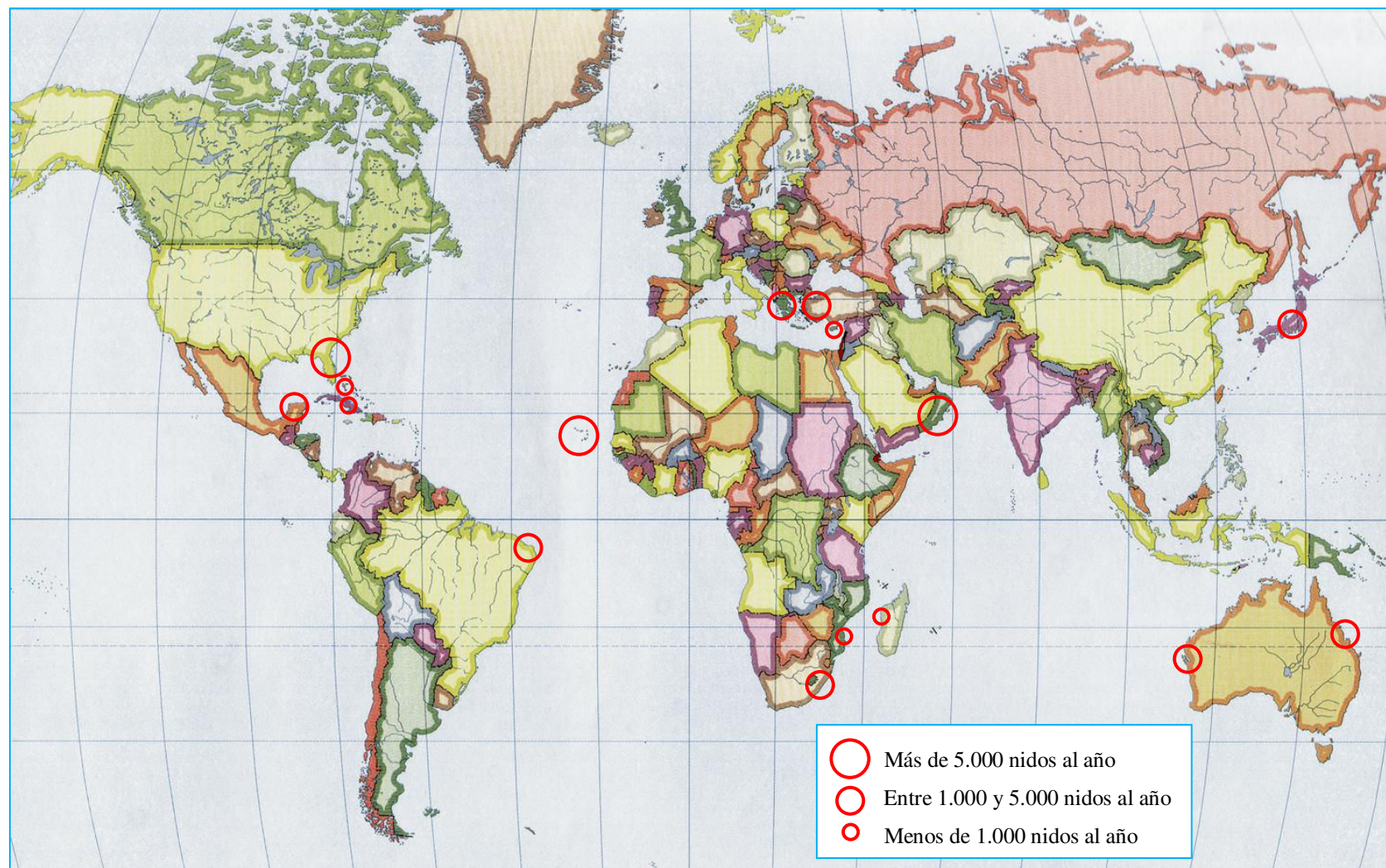


Figura I.2. Mapamundi mostrando las principales zonas de anidación de la tortuga boba.



I.6. Tortugas marinas en Cabo Verde. Antecedentes

La presencia de tortugas marinas en el archipiélago de Cabo Verde se conoce desde su descubrimiento en el siglo XV (López-Jurado 2007). Desde entonces y hasta finales del siglo XX, la literatura se ha referido a ellas citando su presencia, depredación por parte del hombre y anidación en las playas. Diversas revisiones han recogido las citas de tortugas en este archipiélago. A continuación se resumen algunos de los resultados de las recopilaciones de Bronguesma (1995), López-Jurado *et al.* (2000a), Fretey (2001), López-Jurado (2007), además de los obtenidos de una revisión propia.

La primera cita de tortugas marinas en Cabo Verde se debe al navegante veneciano Alouise da Ca' da Mosto, en el relato de su viaje y, posiblemente, el que fuera el descubrimiento del archipiélago en el año 1456, aunque su obra fue publicada en 1507. Por el tamaño de las tortugas descritas, seguramente, el autor se refiriera a los individuos juveniles de tortuga verde (*Chelonia mydas*) y carey (*Eretmochelys imbricata*). En 1548 el comerciante francés Eustache de la Fosse menciona la presencia y abundancia de tortugas de gran tamaño en el libro que relata su viaje llevado a cabo entre los años 1479 y 1480. El autor narra la creencia del poder curativo contra la lepra de la sangre, la carne y la grasa de estos reptiles. Esta podría ser la primera referencia de la anidación de tortugas en las islas. A principios del siglo XVI, Valentin Fernandes, cartógrafo al servicio de la corona de Portugal, describe en su obra la gran abundancia de tortugas en estas islas entre los meses de mayo y agosto, y también habla del poder curativo contra la lepra. A mediados del siglo XVII, Nicholas Sanson, explorador y geógrafo, describe en una de sus obras como las grandes tortugas vienen a tierra para dejar sus huevos, a los que abandonan, y el calor del sol les permite eclosionar. A finales del siglo XVII, el explorador inglés William Dampier, conocido por sus numerosos viajes y por su interés por la historia natural, visita Cabo Verde y en su obra posterior al viaje cita la anidación de una especie de tortuga entre los meses de mayo y agosto. François Leguat visita la isla de Sal en octubre de 1690, y en sus escritos describe la gran densidad de tortugas volteadas en las playas por los marineros cuando éstas salen a tierra para anidar. Posteriormente, en 1695, François Froger, un joven marinero francés, relata de su estancia en São Vicente, la depredación de las aves sobre las pequeñas tortugas cuando emergen de los nidos. En 1699 William Dampier llega de



nuevo a Cabo Verde y, tras su viaje, escribe sobre la anidación de tortugas marinas en el archipiélago, a las que se refiere como tortuga verde. La captura de tortugas, por marineros de las islas y por barcos extranjeros, vuelve a ser referida en la obra de Antoine-Francois Prevost, que relata el viaje a Cabo Verde del capitán George Roberts. En 1885 Cabo Verde es citado en un libro escrito por Peter Simmonds haciendo referencia al poder curativo de la carne de tortuga contra la sífilis. (Para más detalles de estas citas ver López-Jurado 2007).

A finales del siglo XIX y durante el siglo XX, numerosos biólogos y naturalistas han citado la presencia de diferentes especies de tortugas marinas en el archipiélago. La tortuga verde es citada en São Vicente por Rocheburne en 1884, y Loveridge y Williams en 1957. En 1962 Parsons menciona la presencia de esta especie en Sal, Boavista, Maio, Santiago y Fogo, y asegura que anida en Sal, Boavista y Maio. Otros autores como Ángel (1937), Bertin (1946), Bannerman y Banerman (1968) Sternberg (1981), Groombridge (1982), Márquez (1990) y Gawler y Agardy (1994) también indican que la tortuga verde anida en Cabo Verde. Mateo *et al.* (1997) citan anidación en el sur de Santa Luzia. López-Jurado *et al.* (2000a) especifican que encontraron en objetos decorativos sólo caparazones de individuos juveniles. Vieira (en Fretey 2001) cita varias playas del sureste de Boavista como zonas de anidación. Fretey *et al.* (en Fretey 2001) registraron las medidas de caparazones de tortugas juveniles en posesión de un artesano. La presencia de juveniles es citada por Daranas Carballo y Ponte Machado (en Fretey 2001) en Maio.

Respecto a la tortuga carey hay citas de Loveridge y Williams (1957) en la isla de Fogo, y otra sin localidad de Mager (1985). Maigret (1977) y Schleich (1979) mencionan la explotación sufrida por esta especie en Cabo Verde. La anidación en el archipiélago es citada por Márquez (1990) y por Gawler y Agardy (1994). Vieira (en Fretey 2001) especifica la anidación de esta especie en las playas de Rife, Morro Negro, Ervatão y Porto Ferreira, en la isla de Boavista. López-Jurado *et al.* (2000a) hacen referencia a la presencia de la especie en São Vicente, Santiago, Sal, Boavista y Maio. Fretey *et al.* (en Fretey 2001) citan la presencia de caparazones en tiendas de artesanía.



La anidación de la tortuga laúd en la playa de Santa Mónica, al sur de Boavista, es citada por Agardy (1993). Jouvenet (en Fretey 1998) describe que, según los pescadores de Boavista, a veces se enganchan en las redes y que no se conocen puestas de esta especie. En la revisión de López-Jurado *et al.* (2000a) se habla de avistamientos aislados de pescadores y alguna referencia no confirmada en Boavista. Ponte Machado (en Fretey 2001) vio una tortuga laúd que había sido transportada al puerto por pescadores en la isla de Maio. La anidación podría ocurrir esporádicamente en la isla de Santiago y en la isla de Boavista, donde el farero y guarda ambiental, Atanasio Ferrer (com. pers.), asegura haber visto anidar a esta especie.

La tortuga olivácea es citada por Márquez (1990) como nidificante. López-Jurado *et al.* (2000a) señalan que las referencias relacionadas con la isla de Sal y São Nicolau se refieren a animales varados. López-Jurado (en Fretey 2001) habla de la presencia de caparazones en las tiendas del mercado en Sal y Duarte (en Fretey 2001) en una casa particular de Praia. Varo-Cruz observó dos individuos en Boavista, uno muerto y otro enmallado, ambos en el norte de la isla; y López-Jurado y Fretey (en Fretey 2001) encontraron en esta zona dos caparazones.

La tortuga boba es la especie con mayor número de referencias en estas aguas. Algunas de ellas no mencionan localidad (Rochebrune, 1884, Bertin, 1946 y Bannerman & Bannerman, 1968). En 1896 Bocage cita un ejemplar muy joven en São Vicente, con lo que supone que se reproduce ahí. En 1937 Angel la registra para São Vicente y Sal. Schleich (1979) y Groombridge (1982) mencionan un buen número de capturas en el archipiélago. La referencia de Schleich indica que esta especie, junto a *E. imbricata*, es capturada con regularidad por los habitantes de las islas, sobre todo en Boavista, con lo que se prueba su presencia. Parsons (1962) narra los comentarios de varias personas que dicen haber visto anidando en las playas de Sal tortuga boba y no verde. En 1990 Hazevoet y Haafkens se refieren a las playas de Boavista como un lugar presumiblemente bueno para la anidación de tortugas, citando concretamente la costa que rodea al Ilhéu de Curral Velho, en el sur de la isla. Mateo *et al.* (1997) cita la nidificación de esta especie y de la tortuga verde en las playas del sur de Santa Luzia. Algunas citas recientes hacen también referencia a la posibilidad de que esta especie anide en el archipiélago, como Dodd (1988), Márquez (1990), y Gawler y Agardy



(1994). López-Jurado *et al.* (2000a) citan su presencia en prácticamente todas las islas y confirman que nidifica en Sal, Boavista, Maio y São Vicente. Vieira (en Fretey 2001) habla de anidación en todas las islas.

Actualmente, la especie de tortuga marina más frecuente en Cabo Verde es la tortuga boba (López-Jurado *et al.* 2000). Sus playas de puesta se encuentran en prácticamente todas las islas del archipiélago, siendo la isla de Boavista la que soporta, al menos en la actualidad, la mayor anidación (Cejudo *et al.* 2000). Sin embargo, al revisar la bibliografía, se encuentran numerosas citas que hablan de anidación frecuente de tortuga verde y Carey. Esto podría deberse a errores de identificación o a suposiciones incorrectas. En las aguas cercanas a la costa del archipiélago se encuentran individuos de estas dos especies reclutados en el hábitat nerítico, donde se alimentan durante parte de su fase juvenil; pero estos individuos abandonan estas aguas antes de alcanzar la edad adulta. Sin embargo, su presencia en Cabo Verde puede haber llevado a pensar que la anidación correspondía a estas especies. Llama la atención que esto ocurra con tanta frecuencia en la bibliografía, pero podría deberse a que parte de estos trabajos son recopilaciones de citas previas y, por tanto, los autores no han muestreado las zonas a las que se refieren. Alguna salida ocasional podría producirse de otras especies.

A finales de los noventa, un equipo de investigadores y ayudantes de campo dirigidos por el Dr. Luis Felipe López Jurado de la Universidad de Las Palmas, comienza a estudiar la población de tortuga boba en la isla de Boavista. En esta tesis doctoral se presentan algunos de los estudios desarrollados entre los años 1998 y 2004.

II. Objetivos

Conocer la biología de las especies y las particularidades de las poblaciones son elementos fundamentales para desarrollar programas de conservación eficaces (Eckert 1999, Schroeder *et al.* 2003, Witherington 2003). La tortuga boba figura entre las especies amenazadas del planeta (IUCN 2010). En el archipiélago de Cabo Verde se encuentra una población nidificante sometida a la depredación humana desde el descubrimiento de las islas en el siglo XV. Sin embargo, a pesar de la conocida



presencia de tortugas en esta zona, hasta la fecha no se había realizado ningún estudio detallado.

El objetivo global de esta tesis es caracterizar algunos de los aspectos de la biología reproductora de esta población. La información obtenida podría contribuir, posteriormente, a evaluar su estado actual y a diseñar estrategias efectivas para su conservación. La caracterización de algunos de los parámetros reproductores se desarrolla en los siguientes capítulos:

Capítulo 1: Fenología de la anidación y éxito de puesta. En este capítulo se describe la fenología de la temporada de puesta. También se analiza el éxito de puesta (porcentaje de rastros con nido) en diferentes playas, y se hace una estima provisional del tamaño de la población.

Capítulo 2: Morfometría de las hembras nidificantes. Se describen algunos datos morfométricos de las hembras y se comparan los tamaños con los de otras poblaciones de la misma especie.

Capítulo 3: Intervalo de migración, frecuencia y tamaño de puesta. Se calculan los intervalos de migración, la frecuencia y el intervalo de puesta. Además, se describen los tamaños de puesta y se analizan las variaciones intra- e interestacional.

Capítulo 4. Tiempo de incubación y razón de sexos. Se hace un estudio comparativo de la duración de la incubación y su distribución temporal en tres playas de anidación. Mediante un método indirecto se calcula, como una primera aproximación, la razón de sexos de los neonatos producidos en estas playas.

Capítulo 5. Éxitos de eclosión y emergencia de los nidos. En este capítulo se evalúa la idoneidad de diferentes fórmulas para calcular los éxitos de incubación en playas donde los nidos son depredados por el cangrejo fantasma. Se presentan los resultados obtenidos mediante estas expresiones matemáticas.



Capítulo 6. Amenazas y Conservación. Se citan las diferentes amenazas a la que se enfrentan las tortugas marinas a nivel mundial. Posteriormente, se describen aquellas que afectan más severamente a las tortugas en Cabo Verde. Se describen algunas de las medidas de conservación aplicadas en esta zona y se proponen acciones para el futuro.

III. Metodología general

III.1. Área de estudio

III.1.1. Cabo Verde

El archipiélago de Cabo Verde se encuentra situado entre los paralelos 14° 48' y 17° 18'N, y los meridianos 22° 44' y 25° 22'W, en el Atlántico oriental, a unos 500 km frente al Cabo Verde, Senegal, al que debe su nombre (Fig. I.3). Su origen podría datarse entre el Cretácico y el inicio del Paleógeno, hace unos 65 millones de años (CVN 2001). La superficie total emergida es de 4.033 km². Está compuesto por 10 islas volcánicas que se dividen en dos grupos: las de Barlovento en el norte (Santo Antão, São Vicente, Santa Luzia, São Nicolau, Sal y Boavista), y las de Sotavento en el sur (Maio, Santiago, Fogo y Brava), ambos grupos incluyen islotes de pequeño tamaño.

El país posee un clima de tipo tropical seco. Se encuentra englobado en la región del África subsaharina conocida como Sahel (zona de transición entre el desierto del Sahara y los climas húmedos tropicales), y que se caracteriza por tener condiciones climáticas áridas y semiáridas. El clima saheliiano presenta una larga estación seca de 8-10 meses, y una corta estación húmeda limitada a menos de tres meses, con precipitaciones irregulares, a veces de tipo torrencial con notables efectos erosivos. Los vientos alisios del nordeste, que soplan de octubre a junio, ejercen una fuerte acción desecadora y erosiva sobre el archipiélago. El monzón del sur, generalmente, actúa de julio a septiembre, aunque es muy aleatorio, y es el responsable de las precipitaciones ocurridas durante la estación húmeda. Debido a las influencias del océano (carácter atemperador del mar y corriente fría de Canarias), las temperaturas son más moderadas que las del continente africano y relativamente constantes, con unos valores medios entre 20 y 25 °C (CVN 2001).

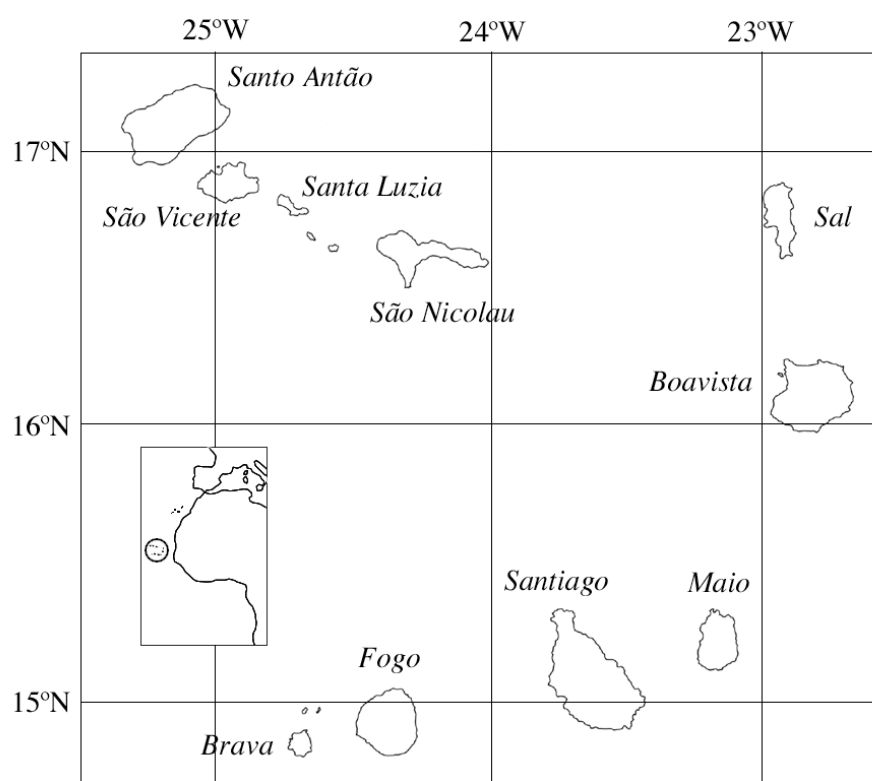


Figura I.3. Mapa de Cabo Verde.

Las islas de Santiago, Fogo, Brava, Santo Antão y São Nicolau son montañosas, a menudo muy accidentadas y con picos que pueden superar los 1.000 m. Las zonas de más altura y expuestas al paso del viento del nordeste reciben lluvia anual o, al menos, alguna precipitación en forma de neblina. Las tierras bajas son muy secas y estériles en muchos lugares. Las islas de São Vicente, Santa Luzia, Sal, Boavista y Maio son islas de bajo relieve y áreas extensas a nivel del mar, reciben muy poca lluvia y de forma irregular (Hazevoet 1995).

Los primeros habitantes fueron los colonos portugueses y, posteriormente, los esclavos, convirtiéndose la isla de Santiago en el s. XVI en una de las principales escalas del comercio de esclavos entre África y América. La agricultura y las actividades ganaderas de los colonos acabaron con el suelo fértil y se desencadenaron periodos de sequías prolongadas. Las sequías han causado diferentes episodios de hambrunas provocando fluctuaciones importantes en el número de habitantes. Se produjeron episodios de emigración masiva hacia Guinea-Bissau y, posteriormente, hacia Angola, Mozambique, Senegal, Brasil y Estados Unidos (CVN 2001, Hazevoet



1995). Actualmente la emigración también se produce hacia Portugal, Holanda e Italia (www.es.wikipedia.org).

En 1975 alcanza la independencia de Portugal y el país pasa a llamarse República de Cabo Verde. El actual sistema de gobierno es la Democracia Parlamentaria. En cuanto a la economía, la mayor parte del producto interior bruto proviene de la industria y del sector servicios, especialmente del turismo. Los numerosos caboverdianos repartidos por todo el mundo ayudan a mejorar la economía del país con sus remesas de divisas. Actualmente se desarrollan dos sistemas de pesquerías: el tradicional o artesanal y la pesca industrial, ambos muy enfocados a la captura de túnidos (CVN 2001, Hazevoet 1995).

La población total es de 434.624 habitantes, de los que aproximadamente la mitad viven en la isla de Santiago (censo de población del año 2000). La población caboverdiana es principalmente descendiente de la mezcla entre africanos y europeos, excepto en la isla de Santiago donde la mayoría es puramente africana. El idioma oficial es el portugués y la lengua vernácula el *crioulo*⁷ (Hazevoet 1995).

En cuanto a su biodiversidad y al estado de sus recursos naturales, Cabo Verde se define como un país vulnerable (DGA 2004). Tras ser pobladas, las islas se vieron sometidas a una intensa explotación de los recursos: la práctica de la agricultura de secano sobre zonas de declive acentuado, la utilización de leña como fuente de energía doméstica, el sobrepastoreo, el pastoreo libre y la introducción de especies exóticas. Todo ello contribuyó a la gradual degradación de la vegetación autóctona y de los diferentes hábitats (CVN 2001). En cuanto al medio marino, las presiones humanas se han ejercido sobre las poblaciones de aves marinas y tortugas capturadas para el consumo, y se ha sobreexplotado ciertas especies de interés pesquero como, por ejemplo, varias especies de langostas (CVN 2001). Otros problemas relacionados con la degradación de los recursos naturales son: la extracción de áridos destinados a la construcción, el desarrollo costero ligado al turismo, la limitación de recursos hídricos y el tratamiento de los residuos. El Gobierno de Cabo Verde desarrolla diferentes programas dirigidos a compatibilizar el desarrollo del país con la protección de los

⁷ criollo



recursos naturales, no siendo esta una tarea sencilla debido a su naturaleza insular, a sus características climáticas y al deterioro al que ha sido sometido por el hombre desde que fue poblado (DGA 2004).

III.1.1.1. Isla de Boavista

La isla de Boavista es la segunda en extensión del archipiélago (620 km²) y la menos poblada, con unos 5.398 habitantes (censo de población del año 2000). Se trata de una isla bastante llana y muy árida, cuyas precipitaciones no suelen superar los 150 mm anuales, y cuya temperatura media es de 25 °C. Su capital, Sal-Rei, se encuentra situada al noroeste y en ella se asienta la mayor parte de la población (Fig. I.4). Además existen otros pueblos: Estancia de Baixo, próximo a la capital; Povoação Velha, en el suroeste; Bofareira, en el norte; y los pueblos llamados “del norte”, aunque se localizan en el este. Estos últimos son: João Galego, Fundo Figueiras y Cabeça Tarafes. En todos ellos las actividades principales son la pesca artesanal, la agricultura y el pastoreo de cabras.

La isla presenta grandes extensiones de arena formadas por dunas móviles en una franja que barre la isla de nordeste a suroeste. Bajo la influencia de los vientos alisios, los materiales erosionados acumulados en la costa de Boa Esperança son transportados hacia el suroeste llegando hasta la Ponta de Farrapa (Fig. I.4). El resto de la isla está compuesta principalmente de planicies pedregosas. Presenta numerosas playas de arena organógena y pocas playas de cayados.

Playas de estudio en Boavista

A partir de las entrevistas realizadas a los habitantes de la isla, la observación previa de rastros en las playas, y la presencia de restos de tortugas como resultado de la depredación humana, se consideró la costa oriental como la de mayor actividad de anidación (Cejudo *et al.* 2000). Esta zona se estableció como área de trabajo desde el año 1998 hasta el 2004. La zona de estudio principal fueron las playas de Calheta, Ervatão y Ponta Cosme, situadas en el sureste de la isla y que ocupan un perímetro de 3,1 km de costa.

Calheta. Es la playa situada más al norte de estas tres. Su longitud es de aproximadamente 350 metros. La arena es de color claro y grano grueso. No presenta zonas que se inunden ni vegetación que limite el ancho de la playa (Foto I.10). Muy ocasionalmente recibe la visita de grupos de jóvenes locales que pasan algún fin de semana acampados en esta zona.

Ervatão. En sus 1.050 m de costa encontramos zonas heterogéneas, ya que hay secciones de la playa donde desembocan dos riveras, una al principio y otra al final; una zona con acumulación de piedras; otra con sustrato arcilloso y vegetación; y una zona central con un muro de piedra donde se acumula la arena por efecto del viento (Foto I.11). Durante el día es frecuente la visita de turistas, ya que este lugar forma parte de uno de los circuitos turísticos de la isla.



Figura I.4. Isla de Boavista.

Ponta Cosme. En esta playa de 1.700 m encontramos una zona inicial con abundante vegetación que limita el ancho de playa y que, en algunos tramos, se entremezcla con



cantos rodados de diferentes tamaños (Foto I.12). Entre la vegetación encontramos sustrato arcilloso. Existe una zona que se inunda durante las mareas vivas y las charcas formadas pueden durar varias semanas. En la parte final de la playa hay pequeñas dunas y vegetación aislada. No suele ser visitada por turistas ni por la población local.

Ocasionalmente se visitaron otras playas donde también se marcaron tortugas: Bõa Esperança (Foto I.13), Canto, Pái Simião y João Barrosa, entre otras. La playa de Bõa Esperança se sitúa al norte de la isla y ocupa 3 km de costa. En el noreste, con una longitud de 2.100 m se sitúa Canto. Al norte de Ervatão se encuentra Pái Simião, una pequeña playa de 170 m. Al sur de Ponta Cosme se encuentra la playa de João Barrosa de 5 km de longitud.

III.1.1.2. Isla de Sal

La isla de Sal tiene una extensión de 216 km² y su población es de unos 17.631 habitantes (censo de población del año 2000). Su capital, Espargos, está situada en el centro de la isla junto al aeropuerto (Fig. I.5). El paisaje está compuesto por llanuras pedregosas y extensiones de arena, presentando el relieve más plano de todo el archipiélago (CVN 2001, Hazevoet 1995). En el norte de la isla hay una pequeña zona llamada Terra Boa dedicada a la agricultura. En el sur se encuentra el pueblo de Santa Maria, principal destino turístico del país. Las salinas de Pedra de Lume, actualmente dedicadas al turismo, fue una industria muy importante durante los siglos XVIII y XIX. En el pequeño pueblo de Palmeira, al oeste de la isla, se ubica un puerto dotado con las infraestructuras necesarias para abastecer al aeropuerto y a otras industrias.

Playas de estudio en Sal

Durante los años 2000-2004 se desarrollaron, simultáneamente, actividades ecoturísticas y de trabajo de campo en la isla de Sal durante las visitas nocturnas a varias playas de anidación. Todas estas playas presentan arena de tipo organógeno. Los datos registrados se han utilizado para el estudio de marcaje-recaptura.

Santa María. Se sitúa en el sur de la isla, frente al pueblo del mismo nombre, formando una bahía abierta de 2.190 m (Foto I.14).



Ponta Petra. Se localiza en el oeste y su longitud es de unos 2.150 m (Foto I.15). Hacia el norte se continúa con la playa de Algodoeiro, una pequeña cala de 130 m. Ambas playas son anchas y no tienen vegetación.

Serra Negra. Esta playa de 1.100m se ubica en el este de la isla, a los pies del relieve del mismo nombre (Foto I.16). En la costa de este relieve, donde se alternan playas y zonas rocosas, se localiza otra playa, Sorradeira, situada al norte de la anterior y de 1.300 m de longitud.



Figura I.5. Mapa de Sal.



III.2. Campo de trabajo

En el suroeste de la isla de Boavista, se construyó cada año un campamento temporal dedicado a albergar el personal y el material para el estudio de la población nidificante de tortuga boba. El primero se construyó en 1998 en la playa de João Barrosa (Fig. I.4). Al año siguiente se trasladó a la zona de la playa de Ervatão (Fig. I.4, Foto I.8 y I.9). El personal asistente estaba formado por voluntarios que participaban en la campaña por primera vez, y por los monitores formados en años previos que se encargaban de dirigir a cada grupo de trabajo. También se contó con varios empleados dedicados a labores logísticas, de mantenimiento y de ayudantes de campo. Cada temporada participaron en el campamento unos 100 voluntarios repartidos en turnos de 3 semanas, y unos 15 monitores. En función del personal disponible y de la demanda de trabajo, se organizaron diferentes grupos que se distribuían por las playas de estudio realizando trabajo de campo nocturno y diurno.



Foto I.8. Vista general del campamento de Ervatão.



Foto I.9. Campamento de Ervatão en el que se observa la cocina y las tiendas de campaña.

III.2.1. Trabajo de campo nocturno⁸

Puesto que el proceso de anidación y la salida de los neonatos del nido generalmente tienen lugar durante la noche, era entonces cuando se trabajaba directamente con las hembras nidificantes y con los neonatos emergidos. Por lo general, el trabajo con las hembras consistía en la toma de datos biométricos, marcaje y registro de los animales no marcados, registro de los recapturados y señalización de nuevos

⁸ Más detalles sobre la metodología pueden verse en cada capítulo.



nidos. Para atender a los neonatos emergidos, se revisaban externamente los nidos ya marcados. Los neonatos encontrados se contaban y posteriormente se liberaban.

III.2.2. Trabajo de campo diurno⁹

Durante el día y a primera hora de la mañana se volvían a visitar las playas. La primera actividad era volver a revisar los nidos para liberar, lo antes posible, a los neonatos retenidos en la rejilla. En aquellos nidos que cumplían 45 días de incubación se colocaba una rejilla plástica para retenerlos en la superficie y, así, poder contarlos y determinar el tiempo de incubación. También durante la mañana se procedía a la apertura de los nidos. Para ello se abrían aquéllos ya eclosionados o, en su defecto, los que cumplían 70 días, para analizar los restos de material. Además, mediante el conteo de los rastros se registraban el número total de salidas a tierra de las hembras durante la noche anterior.



Foto I.10. Playa de Calheta (Boavista).



Foto I.11. Playa de Ervatão en primer plano y Ponta Cosme detrás (Boavista).



Foto I.12. Playa de Ponta Cosme (Boavista).



Foto I.13. Playa de Boa Esperança (Boavista).

⁹ Más detalles sobre la metodología pueden verse en cada capítulo.



Foto I.14. Playa de Santa María (Sal).

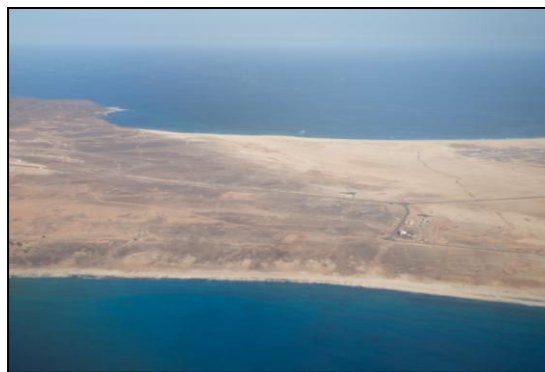


Foto I.15. Playa de Ponta Preta (Sal).



Foto I.16. Playa de Serra Negra (Sal).



Capítulo 1

FENOLOGÍA DE LA ANIDACIÓN Y ÉXITO DE PUESTA



Capítulo 1

Fenología de la anidación y éxito de puesta

1.1. Introducción

La tortuga común o boba es la excepción a los patrones de anidación tropical que presentan las otras especies de tortugas marinas. Aunque algunas de sus poblaciones anidan en zonas tropicales, la mayoría se localizan en latitudes templadas y subtropicales, donde obedecen a una estación de puesta limitada que se reduce a la temporada más cálida del año. Ésta coincide, generalmente, con los meses de mayo a agosto en el hemisferio norte, y de octubre a marzo en el hemisferio sur (ver revisión en Dodd 1988). Cuanto más cerca de los trópicos esté el lugar de anidación más prolongada es la estación, y más restringida cuanto más alejada hacia el norte o el sur (Dodd 1988, Miller *et al.* 2003). Aquellas poblaciones situadas en zonas tropicales también presentan una estación limitada que suele coincidir con la temporada de lluvias (Dodd 1988).

Las tortugas marinas pasan la mayor parte de su vida en el mar, pero la reproducción está ligada al medio terrestre, en concreto, a las playas de anidación o de puesta donde las hembras dejan sus nidos (Hays 1995). Algunos estudios han analizado diversos factores que podrían afectar a la selección de las playas, entre ellos: parámetros



relacionados con la geomorfología y las dimensiones de la playa (Johannes y Rimmer 1984, Mortimer 1995, Kikukawa *et al.* 1999), características batimétricas de la costa (Hughes 1974b, Mortimer 1995), textura de la arena (Stancyk y Ross 1978, Mortimer 1990, Kikukawa *et al.* 1999) y factores antropogénicos (Mortimer 1995, Kikukawa *et al.* 1999). Los resultados obtenidos discrepan entre ellos, por lo que parecen existir diferencias entre especies y poblaciones. Para la tortuga verde de la isla Ascensión, Mortimer (1995) encontró que el tamaño del grano de arena no era importante en la elección de la playa, y que prefería para anidar playas no iluminadas, libres de rocas en el acceso desde el mar y en el intermareal. Por el contrario, para la tortuga boba, Hughes (1974b), en Sudáfrica, y Bustard (1968), en Australia, encontraron que prefería playas con rocas sumergidas o arrecifes, que podría usar para orientarse. Para esta misma especie, Kikukawa (1999) encontró en la población de Japón, que la intensidad lumínica no influía en la selección de la playa, y que afectaba la suavidad de la arena, la distancia a los asentamientos humanos, la presencia de lagunas, la longitud y la pendiente de la playa.

Una vez seleccionada la playa comienza la búsqueda del lugar de puesta (Miller *et al.* 2003). Los huevos se incubarán en la arena sin recibir ningún tipo de cuidado parental, por lo que el sitio escogido constituirá su microambiente de desarrollo (Miller *et al.* 2003), y decidirá el futuro de los embriones condicionando el éxito de eclosión, sexo y fenotipo de los neonatos (Mrosovsky e Yntema 1980, Mortimer 1990, Horrocks y Scott 1991, Janzen 1994, Matsuzawa *et al.* 2002, Glen *et al.* 2003). Por otro lado, la localización también influirá en el riesgo de inundación por las mareas (Mrosovsky 2006), en la depredación (Flower 1979) y en la orientación de los recién nacidos al salir de la arena (Godfrey y Barreto 1995). Por tanto, la posición del nido afectará al éxito reproductor de las tortugas (Mazaris *et al.* 2006), pero a pesar de esto, y contrariamente a lo que cabría esperar, las hembras no tienen por qué elegir las playas con mejores éxitos de eclosión (Mortimer 1995) ni los mejores sitios de puesta.

Las salidas a tierra sin éxito, en las que las hembras regresan al mar sin haber anidado, ocurren en todas las especies de tortugas marinas con mayor o menor frecuencia. Esta variación se observa también a nivel intrapoblacional (Miller 1997). Diversos estudios han identificado varios parámetros físicos y químicos asociados con



la selección del sitio del nido y los factores desencadenantes del proceso de anidación (largo y ancho de la playa, pendiente, presencia de vegetación, salinidad, tamaño del grano de arena, pH, contenido hídrico, contenido orgánico, temperatura de la arena, entre otros) (ver revisión en Miller 2003, Mazaris *et al.* 2006). Casi todos estos estudios se realizaron teniendo en cuenta, exclusivamente, aquellas salidas a tierra exitosas, es decir, se analizaron bajo qué condiciones las tortugas anidaban, sin tener en cuenta los casos en los que volvían al mar sin haberlo conseguido (Miller 2003). Recientemente, Mazaris *et al.* (2006) hicieron un estudio en varias playas de anidación de tortuga boba en Grecia, donde se examinó la importancia de factores bióticos y abióticos en la selección del lugar de puesta, considerando diferentes momentos del proceso de anidación. Se analizó la relación entre las variables ambientales con las salidas totales de las tortugas (con éxito y sin éxito), con el número de nidos (salidas con éxito) y con el éxito de puesta (proporción de salidas con éxito respecto al total de salidas). Los autores encontraron que las variables que influían eran diferentes según la fase del proceso de anidación. En un primer momento actuarían factores que interfieren en la salida de la tortuga a la playa. Una vez en tierra intervendrían aquéllos relacionados con la decisión de anidar. Así pues, el ancho de la playa fue la variable más influyente en la cantidad de nidos y en el éxito de puesta. Variables más relacionadas con el microambiente del nido, como el contenido de materia orgánica, textura de la arena y contenido de arcilla, fueron importantes en la determinación del éxito de puesta. En el total de salidas o rastros, la variable que más influyó fue la longitud de la playa, seguida por el ancho y la silueta de los objetos detrás de ella.

En el archipiélago de Cabo Verde, se encuentra una de las pocas poblaciones nidificantes de tortuga boba situadas en zonas tropicales. Aunque la anidación posiblemente ocurra en todas las islas, la mayoría se produce en las más orientales: Sal, Maio y Boavista, siendo esta última donde se ponen cada año mayor número de nidos (López-Jurado *et al.* 2000a). En este estudio, llevado a cabo entre los años 2001 y 2004, se seleccionaron tres playas de Boavista con diferentes características con los objetivos de: (1) determinar la temporada de anidación, (2) comparar el éxito de puesta entre diferentes playas y años de estudio, (3) cuantificar la densidad de nidos por playa y (4) hacer una primera estima del tamaño de la población.



1.2. Material y métodos

1.2.1. Área de estudio

Se escogieron tres playas morfológicamente diferentes de la costa sureste de la isla de Boavista: Calheta, Ervatão y Ponta Cosme, todas ellas alejadas de asentamientos humanos y cercanas al campamento de Ervatão (Fig. I.4 y Fotos I.10, I.11, I.12).

1.2.2. Periodos de muestreo

En las estaciones de puesta del 2001 al 2004, las tres playas se visitaron cada mañana para registrar todas las salidas a tierra de las hembras que tuvieron lugar durante la noche anterior. Cuando no se pudieron hacer estas prospecciones diurnas, el número de rastros y nidos se estimó a partir de la media de los datos obtenidos tres días antes y después del día en cuestión (en todos los años el número de rastros estimados fue $\leq 3,7\%$, Tabla 1.1).

En los años 2001 y 2002, los nidos empezaron a registrarse bien entrada la temporada de puesta, y terminaron de anotarse cuando las hembras aún seguían anidando, debido a causas logísticas y meteorológicas. En los dos años posteriores, aunque ya había algún nido en la playa cuando se comenzó el trabajo de campo debieron ser muy pocos, y se ha asumido que los registros fueron prácticamente completos.

Tabla 1.1. Cronograma del registro de rastros y nidos de tortuga boba durante los años 2001 al 2004. Para cada año se indica el día exacto de comienzo y fin del registro. La “X” corresponde a meses completos muestreados y el guión a meses no muestreados. RE: rastros estimados.

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	RE (%)
2001	-	día 6	X	X	día 21	-	2,5
2002	-	día 14	X	X	día 11	-	2,3
2003	día 20	X	X	X	X	día 21	3,7
2004	día 26	X	X	X	X	día 11	0

1.2.3. Rastros, nidos y éxito de puesta

Las salidas se contaron a través de las marcas o huellas que las tortugas dejan en la arena, denominadas “rastros” (Godley *et al.* 2001). Estas marcas fueron examinadas para buscar evidencias de la presencia o ausencia de nido, siguiendo la metodología descrita por Shroeder y Murphy (1999). Cuando la salida fue exitosa, es decir, la tortuga consiguió anidar, se le denominó “rastro con nido” (Foto 1.1) y “rastro sin nido” a las salidas sin éxito (Foto 1.2) (Godley *et al.* 2001).



Foto 1.1. Rastro con nido.



Foto 1.2. Rastro sin nido.

El éxito de puesta se calculó como el porcentaje de rastros con nido respecto al total de los rastros (Shroeder y Murphy 1999) y se obtuvo para cada playa en cada año. La densidad de nidos se calculó a partir de los datos recogidos en la campaña del 2004, por ser una de las que se muestreó durante casi el total de la temporada.

1.2.4. Análisis estadístico

Para la representación gráfica de la distribución de nidos durante las diferentes temporadas se agruparon los datos en intervalos de 7 días.

Mediante un diseño en bloque utilizando el análisis de la varianza, ANOVA, se comparó el éxito de puesta por playas y por años. Se utilizó el método de comparación *post hoc* DMS (diferencia mínima significativa) para detectar entre que niveles de los factores se producían las diferencias encontradas. A través de los residuos se realizó la diagnosis del modelo. La normalidad se testó mediante el contraste de Shapiro-Wilk, y la homocedasticidad mediante la representación gráfica de los residuos frente a los



valores previstos y frente a los niveles de cada factor. Se aceptó la igualdad de varianzas cuando en la representación de los residuos frente a los valores previstos, los puntos se distribuyeron al azar, sin ningún patrón aparente y, además, en los gráficos de los residuos frente a cada nivel del factor, los puntos aparecieron esparcidos con dispersión similar y media cero en cada nivel (Peña 2002, NIST/SEMATECH, 2003).

Los datos se analizaron con los programas Microsoft Excel 2007 (© Microsoft Corporation, 2007) y Statgraphics Centurion XV (© Statgraphics.Net). El nivel crítico de significación utilizado en los contrastes fue 0,05.

1.3. Resultados

1.3.1. Distribución de nidos

La temporada de puesta de la tortuga boba en la isla de Boavista transcurrió entre los meses de junio y octubre. Aunque se observaron algunas variaciones entre los años estudiados, los picos de mayor actividad se produjeron en agosto y septiembre, y entre ambos se observó un pequeño descenso en el número de nidos (Fig. 1.1).

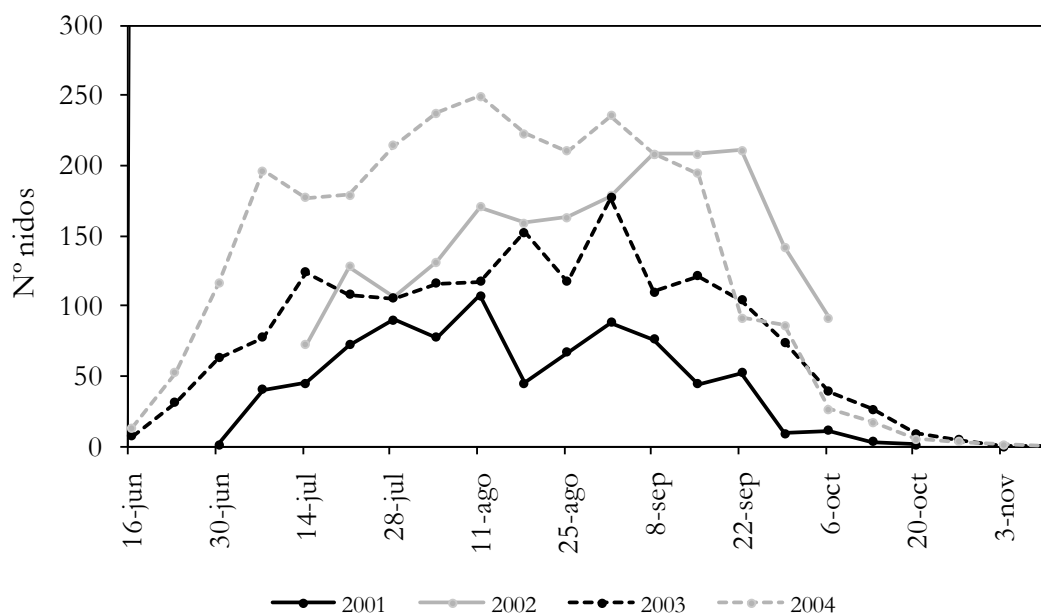


Figura 1.1. Distribución temporal de los nidos de tortuga boba durante las temporadas del 2001 al 2004. Datos combinados para las tres playas (Calheta, Ervatão y Ponta Cosme).



Como consecuencia de los muestreos incompletos (ausencia de datos del principio y/o fin de la temporada) no fue posible precisar el número total de nidos puestos en estas playas, pero los registrados pueden considerarse como un valor mínimo del real. En el año 2001 se contaron 828 nidos, 1.967 en 2002, 1.681 en 2003 y 2.732 en 2004. Las densidades de nidos, calculadas a partir de los datos del 2004, fueron: 2.051,4 nidos/km en Calheta, 589,5 nidos/km en Ervatão y 820,6 nidos/km en Ponta Cosme.

1.3.2. Éxito de puesta

Se encontraron diferencias significativas (p -valor $< 0,05$) en el éxito de puesta entre las tres playas (Tablas 1.2 y 1.3). El valor medio en Calheta fue del 46,8%, en Ervatão del 30,2% y en Ponta Cosme del 24,0%. El éxito en el año 2004 fue del 40,6% y resultó significativamente mayor (p -valor $< 0,05$) al de las temporadas anteriores (Tabla 1.4) (32,7% en 2001, 30,4% en 2002 y 30,8% en 2003). En la Figura 1.2 se muestran los valores del éxito en cada playa en los diferentes años.

Tabla 1.2. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del éxito de puesta considerando como factores la playa y el año.

Fuentes de variabilidad	Suma de cuadrados	Grados libertad	Varianza	F	p - valor
Playa	1114,42	2	557,21	84,10	0,0000
Año	202,18	3	67,39	10,17	0,0091
Residual	39,75	6	6,63		
Total	1356,34	11			

Tabla 1.3. Diferencia entre las medias para las 3 comparaciones posibles entre playas. Las diferencias significativas se indican con un asterisco. DMS: diferencia mínima significativa. C: Calheta, E: Ervatão y PC: Ponta Cosme.

Comparación	Diferencia de medias	DMS
C - E	16,6*	4,5
C - PC	22,8*	4,5
E - PC	6,2*	4,5



Tabla 1.4. Diferencia entre las medias para las 6 comparaciones posibles entre años. Las diferencias significativas se indican con un asterisco. DMS: diferencia mínima significativa.

Comparación	Diferencia de medias	DMS
2001 - 2002	2,4	5,1
2001 - 2003	1,9	5,1
2001 - 2004	7,8*	5,1
2002 - 2003	-0,5	5,1
2002 - 2004	-10,2*	5,1
2003 - 2004	-9,2*	5,1

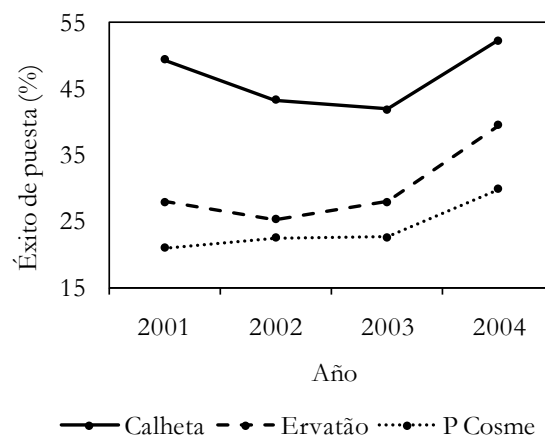


Figura 1.2. Éxito de puesta de la tortuga boba obtenido en cada playa entre los años 2001 y 2004.

El test de Shapiro-Wilk encontró una distribución de los residuos compatible con la normalidad ($W = 0,908$, $p\text{-valor} = 0,201$). Los gráficos de los residuos frente a los valores previstos (Fig. 1.3) y frente a cada uno de los factores (Fig. 1.4 y 1.5) permitieron aceptar la homogeneidad de varianzas.

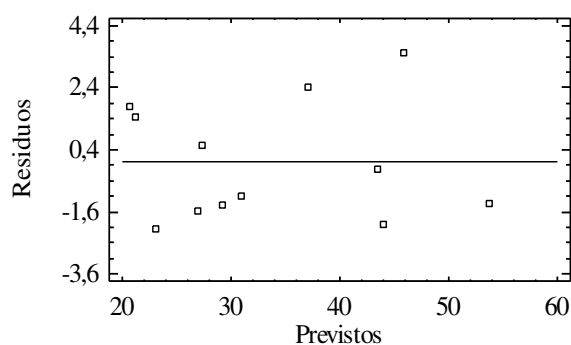


Figura 1.3 Representación gráfica de los residuos frente a los valores previstos.

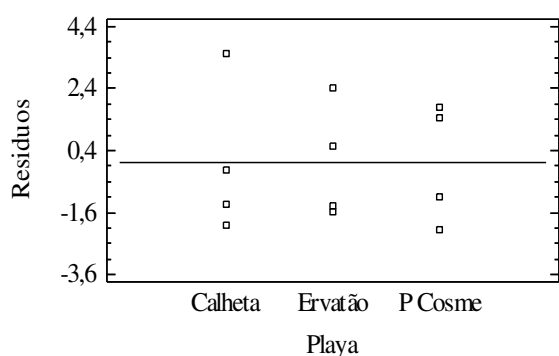


Figura 1.4. Representación gráfica de los residuos frente a cada playa. P Cosme: Ponta Cosme.

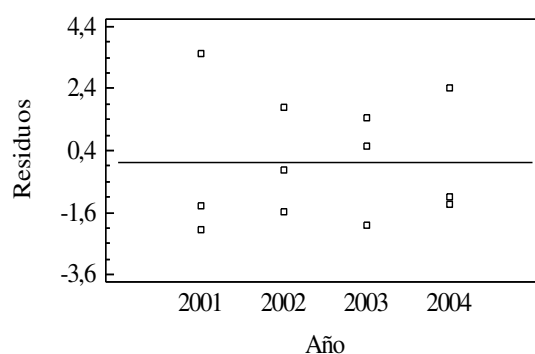


Figura 1.5. Representación gráfica de los residuos frente a cada año.

1.4. Discusión

1.4.1. Temporada de anidación

La duración de la temporada de puesta de la tortuga boba en la isla de Boavista se extiende de junio a octubre, aunque algunos rastros se han observado a principios de noviembre. Fuera de este periodo, las hembras pueden anidar ocasionalmente, como ocurrió en marzo del año 2000 en varias playas del este de la isla, al norte de la zona de estudio (obs. pers.).

Cabo Verde presenta un clima de tipo tropical seco y se engloba en la región del Sahel, caracterizada por unas condiciones climáticas áridas y semiáridas (Hazevoet 1995). La estación de lluvias, en este clima saheliano, es reducida (de julio a octubre) y en el caso concreto de las islas orientales de este archipiélago, las precipitaciones medias anuales suelen ser inferiores a 100 mm (CVN 2001). Sin embargo, debido a la situación del país y a su insularidad, existen dos factores principales que suavizan este



clima, haciendo que las temperaturas medias anuales sean de unos 24 °C y la amplitud térmica de unos 7 °C entre estaciones (CVN 2001). Estos factores son: el carácter atemperador del mar y la corriente fría de Canarias (Hazevoet 1995). Por tanto, a pesar de que el archipiélago se encuentra en una zona tropical muy árida, las características climáticas locales proporcionan un ambiente apropiado para que la anidación de la tortuga boba se lleve a cabo durante los meses más cálidos del año. Un caso parecido ocurre en Omán, donde la corriente fría del océano Índico suaviza las temperaturas, haciendo de esta zona un lugar con temperaturas propias de climas templados o subtropicales (Miller *et al.* 2003), siendo en estos climas donde se localizan la mayoría de las zonas de anidación de esta especie.

1.4.2. Cambios anuales en el número de nidos

Aunque no se dispone del valor total del número de nidos en cada año, los gráficos de distribución permitieron detectar un aumento de una temporada a la siguiente, posiblemente, exceptuando la del 2003. Con sólo cuatro años estudiados no se pudo hacer un análisis temporal para conocer la tendencia de la cantidad de nidos, ni averiguar si responde a un determinado patrón de comportamiento, pero continuar con este registro durante las siguientes temporadas proporcionaría la información necesaria para llevarlo a cabo.

El número de nidos se suele utilizar para estimar el tamaño de la población y para analizar tendencias. Puesto que las variaciones anuales pueden ser comunes en algunas poblaciones de tortugas marinas (Limpus y Nicholas 1987; Broderick *et al.* 2001a, Broderick *et al.* 2003), como se ha podido observar en este estudio, las playas de puesta deben ser monitoreadas un número suficiente de estaciones para evitar emitir conclusiones erróneas.

1.4.3. Éxito de puesta

El éxito de puesta obtenido en la playa de Calheta (46,8%) se encuentra dentro del amplio rango del 25-90% descrito para esta especie (Dood, 1988). En Ervatão (30,2%) el éxito está próximo a los valores mínimos y en Ponta Cosme (24,0%) está por debajo. Ponta Cosme es una playa muy estrecha, limitada por vegetación (Foto 1.3), tiene zonas

que se inundan con la llegada de las mareas, y las características del sustrato pueden dificultar la construcción de la cámara de incubación. La arena muy seca o la presencia de barro que endurece el sustrato hacen que, a veces, las tortugas abandonen la construcción del nido. Ervatão es más ancha, aunque también se encuentra limitada por vegetación (Foto 1.4). En un tramo de esta playa hay un muro de piedra donde se acumula mucha arena seca, que también dificulta o impide la construcción de los nidos. Además, hay zonas con piedras (Foto 1.5) que pueden

llevar a intentos fallidos de anidación. Existen dos riveras que se pueden inundar ocasionalmente y en las que no suelen anidar las tortugas cuando el sustrato está excesivamente húmedo. Por último, Calheta es una playa ancha, sin vegetación, no se inunda y la consistencia de la arena permite cavar sin dificultad.



Foto 1.3. Línea de marea llegando al borde posterior de la playa de Ponta Cosme.



Foto 1.4. Zona de vegetación en la playa de Ervatão.



Foto 1.5. Zona con acumulación de piedras en Ervatão.

Aunque posiblemente muchos factores estén actuando en el éxito de puesta, e incluso interactuando (Kikukawa 1999), algunas consideraciones pueden obtenerse de los resultados de este estudio. El ancho de la playa podría jugar un importante papel en



el éxito de puesta en Boavista. Las playas más anchas proporcionarían a las hembras mayor número de sitios potenciales con características microambientales favorables para cavar los nidos, ya que muchas de las características físicas y químicas del sustrato varían con la distancia a la línea de marea (Baptistotte *et al.* 1999, Mazaris *et al.* 2006). Un ejemplo de playa ancha es Calheta, donde además se alcanzaron los valores más altos de éxito. Por el contrario, la playas de Ervatão y Ponta Cosme ven ese potencial reducido por la escasa distancia entre la línea alta de marea y la línea de vegetación, mucho más patente en Ponta Cosme, siendo, además, donde los resultados fueron menores.

No se ha encontrado una explicación para el aumento del éxito de puesta que se produjo en el año 2004. Estudios posteriores que analicen detalladamente, en esta población, los diferentes factores que podrían influir en la decisión de las tortugas de anidar, podrían ayudar a comprender estas variaciones.

1.4.4. Luz artificial y playas de anidación

A pesar de la discrepancia obtenida en diferentes estudios sobre los factores que influyen en la elección de la playa y en el éxito de puesta de las tortugas marinas, ciertos factores antropogénicos, como la luz artificial, podrían afectar el comportamiento de las hembras disminuyendo las salidas a tierra (Witherington, 1992). Por otro lado, la luz artificial ocasiona la desorientación de los neonatos cuando salen del nido y buscan el camino al mar (Witherington y Martin 2003). Actualmente, en la isla de Boavista, la iluminación cercana a las playas es reducida, pero el actual desarrollo turístico podría cambiar esta situación, en cuyo caso sería recomendable considerar la creación y aplicación de un programa que evitara los efectos nocivos de la contaminación lumínica.

1.4.5. Censos de nidos como herramienta para la conservación

A pesar de que la mayoría de las estaciones no se muestrearon completamente, en al menos dos de los cuatro años estudiados, la cifra anual superó los 1.900 nidos en estos 3,1 km de costa, siendo el valor máximo de 2.732 nidos en 2004. Las visitas ocasionales a otras playas de la costa este indican que, al menos en esta zona de la isla,



la cantidad de nidos podría ser similar a la registrada en la zona de estudio. Si además se tienen en cuenta las prospecciones esporádicas en las islas de Maio, Santa Luzia y Sal, la cifra anual de nidos en Cabo Verde podría superar los 15.000 por temporada. Esta estima provisional situaría a esta población de tortuga boba como la mayor de África y la segunda mayor del Atlántico, sólo superada por la del sudeste de EE.UU. (53.000-92.000 nidos anuales, Ehrhart *et al.* 2003).

El objetivo de cualquier plan de conservación de tortugas marinas debe promover la supervivencia a largo plazo de la población. El manejo debe incluir la evaluación del tamaño que permita determinar si es estable o, por el contrario, está aumentando o disminuyendo (Meylan 1995, Gerrodette 2000, Schroeder *et al.* 2003). Sin olvidar la necesidad de conocer la situación en todos los hábitats ocupados por la población (durante las diferentes fases del ciclo de vida y para ambos sexos), las playas de anidación proporcionan la oportunidad de estudiar algunos aspectos de la biología de la reproducción, cuya comprensión es fundamental para la recuperación y manejo de estas especies. Por su relativa facilidad, con respecto a otras técnicas más complejas para estimar tamaños poblacionales, los censos de rastros y nidos se han convertido en una herramienta indispensable para conocer la abundancia y las tendencias en las playas de puesta (Schroeder y Murphy 1999, Hutchinson y Hutchinson 2007). Es, por tanto, fundamental continuar estos estudios y extenderlos al resto de playas del archipiélago, ya que esto permitirá conocer la evolución del número de nidos y, de manera indirecta, el tamaño y la evolución de esta población.

Capítulo 2

MORFOMETRÍA DE LAS HEMBRAS NIDIFICANTES



Capítulo 2

Morfometría de las hembras nidificantes

2.1. Introducción

Las tortugas marinas se miden para conocer y relacionar diferentes aspectos de su biología. En las zonas de alimentación, el tamaño permite asignar a los individuos su correspondiente fase del ciclo de vida (juvenil oceánico, juvenil nerítico y adulto). Previamente es necesario establecer los rangos de las tallas asignadas a cada una de estas fases (Bolten 1999). En las playas de anidación, las tortugas se miden principalmente para relacionar el tamaño corporal con el potencial reproductor (Limpus 1985, Frazer y Richardson 1986, Hays y Speakman 1991), conocer las tallas de madurez sexual (Frazer y Ehrhart 1985, Bjorndal *et al.* 2001) y caracterizar las hembras de una determinada población (Bolten 1999).

Las hembras reproductoras de tortuga boba pueden presentar diferentes tamaños dependiendo de la población a la que pertenezcan. En general, las más grandes anidan en las playas del Atlántico occidental; las de tamaño medio, en las del Pacífico e Índico; y las más pequeñas, en las del Mediterráneo (ver revisión en Dodd 1988 y Kamezaki 2003). Estas diferencias han sido atribuidas a distintos factores:



(1) Genéticos. Los estudios filogenéticos, realizados a partir del análisis de ADN mitocondrial (ADNmt), revelan la existencia de una primera división de la población ancestral de tortuga boba en dos linajes matriarcales distintos. Esto pudo deberse a la formación del istmo de Panamá que cerró la comunicación entre el océano Atlántico y el Pacífico (Bowen *et al.* 1994, Bowen 2003). Esta separación y las posibles colonizaciones posteriores de nuevas áreas de reproducción (Encalada *et al.* 1998, Bowen *et al.* 1993b), podrían explicar las diferencias geográficas encontradas en los tamaños de las tortugas. De manera que las características genéticas justificarían, al menos en parte, que en las zonas geográficas donde un linaje está presente, las tortugas sean mayores que en las zonas donde se encuentra el otro (Kamezaki 2003).

(2) Edad. Las tortugas marinas continúan creciendo durante toda su vida, aunque la tasa de crecimiento va disminuyendo cuando se van acercando a la madurez sexual (Bjorndal *et al.* 1983, 2001) y pasa a ser muy pequeña en las hembras adultas (Broderick *et al.* 2003, Hatase 2004). Las poblaciones cuyas hembras son más grandes podrían corresponder a individuos que maduran a una media de edad mayor que los de poblaciones con hembras de menor tamaño (Hatase 2004).

(3) La longitud de la ruta migratoria de las tortugas adultas, determinada por la distancia entre las zonas de alimentación y anidación, también ha sido propuesta para explicar las diferencias de tamaño (Tiwari y Bjorndal 2000). Carr y Goodman (1970) sugirieron que las tortugas verdes de mayor tamaño disponen de una mayor eficiencia locomotora y almacenamiento de grasas para realizar migraciones más largas.

(4) Consumo energético y distribución de los recursos. La energía que los individuos destinan al crecimiento, reproducción y mantenimiento puede ser diferente dependiendo de las presiones selectivas a las que estén sometidos. Cada cuenca oceánica tiene sus propias características tróficas que condicionan la cantidad y calidad del alimento (Kamezaki 2003). El mar Mediterráneo se caracteriza por tener bajos niveles de nutrientes, en comparación con otros sistemas marinos. El pequeño tamaño de las tortugas bobas, que se alimentan y reproducen en este mar, podría ser una adaptación para reducir los costes de mantenimiento y crecimiento, pudiendo incrementar de esta forma la energía empleada en la reproducción (Tiwari y Bjorndal 2000).



Algunos de estos factores también podrían actuar a nivel intrapoblacional, causando diferencias de tamaño entre los individuos que comparten una misma zona de anidación (población). Las zonas de alimentación pueden ser diferentes para los individuos de una población, de manera que la cantidad y calidad de los recursos podrían no ser igualmente accesibles para todas las tortugas (Carr *et al.* 1978, Groombridge 1988). Varios estudios de análisis de isótopos estables y de telemetría satelital han encontrado una dicotomía en la estrategia de alimentación de las hembras adultas de tortuga boba de las poblaciones de Japón (Hatase *et al.* 2002b), Cabo Verde (Hawkes *et al.* 2006) y Florida (Reich 2010) y, al menos en los dos primeros casos, esta dicotomía parece estar relacionada con el tamaño de los individuos (Hatase *et al.* 2002b, 2004, 2006, Hawkes *et al.* 2006, Godley *et al.* 2008). Las hembras de menor tamaño explotaron el hábitat oceánico (batimetría > 200 m), alimentándose de forma pelágica, mientras que las de mayor tamaño se alimentaron en el hábitat nerítico (batimetría < 200 m), de forma bentónica. La diferente productividad de estos dos tipos de hábitats podría repercutir, según los autores, en las tallas de los individuos, siendo más pequeños los que se alimentan en las zonas oceánicas, ya que presentan menor productividad que las neríticas (Hatase *et al.* 2002b, Hawkes *et al.* 2006).

La diferencia en el reparto de los recursos también ha sido sugerida como una de las causas que explicaría la variación intrapoblacional del tamaño en las tortugas de Japón, donde las migraciones más largas las realizan las hembras reproductoras más pequeñas. En estos individuos, la parte de la energía que se destinaría al crecimiento se invertiría en el esfuerzo requerido para estas largas migraciones (Kamezaki 2003). La depredación también ha sido sugerida para explicar estos tamaños pequeños, ya que estos individuos pasan por zonas de gran actividad pesquera, implicando un mayor riesgo de mortalidad que a su vez reduciría la media de edad y, consecuentemente, el tamaño de las hembras nidificantes (Kamezaki 2003).

El pequeño tamaño medio de las tortugas que anidan en Cabo Verde ya ha sido citado antes (Cejudo *et al.* 2000, Hawkes *et al.* 2006). Sin embargo, un estudio morfométrico detallado de esta población no se ha realizado previamente. Por otra parte, conocer las relaciones de dependencia entre las variables morfométricas y las ecuaciones que las relacionan permiten hacer predicciones, de manera que conocidos los



valores de una variable se pueden estimar los de otra. Estas ecuaciones pueden resultar útiles cuando, por ejemplo, se desea comparar los tamaños entre diferentes grupos de tortugas y los tipos de medidas registrados no coinciden. Cuando se toman sólo algunas medidas, los investigadores pueden disponer de más tiempo para recoger otros datos. Registrar sólo las medidas curvas podría ser la opción escogida ya que las rectas requieren de instrumental más voluminoso y costoso. Posteriormente, si fuera necesario, las medidas rectas se podrían predecir o estimar, si se dispone de ecuaciones de regresión apropiadas que las relacionen con las curvas.

Este capítulo se centra en el estudio de algunas variables morfométricas y de los pesos de las hembras de esta población, y se plantean los siguientes objetivos: (1) describir los pesos y tamaños de las hembras reproductoras de Cabo Verde analizando, en lo referente al tamaño, cuatro medidas diferentes del caparazón; (2) estudiar las relaciones de dependencia lineal entre estas cuatro variables; (3) evaluar si sería apropiado usar ecuaciones de regresión en esta población para predecir unas medidas en función de otras; (4) comparar los tamaños de estos individuos con los encontrados en otras poblaciones de la misma especie. (5) Finalmente, se discute sobre diferentes factores ecológicos que podrían estar condicionando los pequeños tamaños de las hembras de tortuga boba en Cabo Verde.

2.2. Material y métodos

2.2.1. Área de estudio

Los datos de las medidas de las hembras fueron recogidas durante las estaciones de puesta desde el año 1998 hasta el 2004. El 90% de los individuos se midieron en las playas de Calheta, Ervatão y Ponta Cosme. El 10% restante corresponde a muestreos ocasionales en otras playas de la isla (Bõa Esperança, Canto, Pái Simião y João Barrosa, entre otras) (Fig. I.4). Las tortugas pesadas, además de medidas, corresponden a individuos capturados entre los años 1999 y 2001 en Ervatão.

2.2.2. Datos registrados

Se tomaron diferentes tipos de medidas del caparazón: la longitud recta (LRC), la anchura recta (ARC), la longitud curva (LCC) y la anchura curva (ACC). Para las rectas se utilizaron calibres metálicos y para las curvas, cintas métricas flexibles. Las longitudes registradas fueron las mínimas, tomadas desde el centro de la escama nuchal al vértice de las dos escamas supracaudales (Fig. 2.1, Foto 2.1), y las anchuras se midieron ajustando el instrumento correspondiente a la parte más ancha del caparazón (Fig. 2.1, Foto 2.2) (Bolten 1999, Varo *et al.* 2006). Las tortugas fueron marcadas con anillas metálicas y microchips para poder ser identificadas. Para aquellos individuos medidos varias veces en una misma temporada, se utilizaron los datos biométricos de la primera salida registrada. Las tortugas se pesaron con la ayuda de un trípode de gran tamaño al que se le enganchó un dinamómetro.

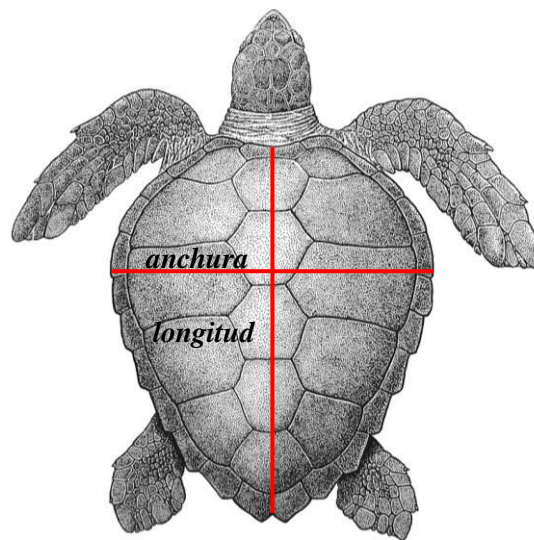


Figura 2.1. Esquema de las medidas del caparazón tomadas a las hembras nidificantes.



Foto 2.1. Medición con cinta métrica de la longitud curva del caparazón.



Foto 2.2. Medición con calibre metálico de la longitud recta del caparazón.

2.2.3. Análisis de los datos

Los resultados obtenidos de las medidas del caparazón (LCC, ACC, LRC y ARC) fueron analizados mediante estadística descriptiva. Posteriormente se representaron los diagramas de dispersión y se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson para cuantificar la relación de dependencia lineal entre las variables.

A través de los histogramas y los diagramas de dispersión se detectó la presencia de puntos atípicos u *outliers*. Mediante el cálculo de la distancia de Mahalanobis, y teniendo en cuenta los 4 tipos de medidas, cada tortuga de la muestra fue clasificada como “atípica” o “no atípica”. Uno de los objetivos de este estudio era calcular las ecuaciones de regresión que permitieran, en el futuro, predecir las medidas rectas (variables respuestas) a partir de las curvas (variables explicativas). La opción considerada fue eliminar del cálculo de las ecuaciones aquellos casos considerados atípicos en la muestra, ya que podrían producir distorsiones en los resultados y alejaban los residuos de una distribución normal. Para que las ecuaciones pudieran tener utilidad, era necesario encontrar un criterio que permitiera clasificar a una nueva tortuga como atípica, o no atípica, conociendo sólo sus medidas curvas. Si este criterio se encontraba, se procedería a calcular las ecuaciones y, posteriormente, cuando una tortuga fuese medida, sólo tomando las medidas curvas, se podría clasificar como atípica o no atípica, y en el segundo caso se dispondría de una expresión matemática con la que predecir sus medidas rectas. En la búsqueda de este criterio se representaron, por un lado, los diagramas de dispersión entre los pares de medidas para ver si la distribución de los casos atípicos de la muestra seguía algún patrón de localización en la nube de puntos.



Por otro lado, se calculó también para cada tortuga la razón de medidas curvas (RC), obtenida como el cociente entre LCC y ACC, y se representó gráficamente frente a cada tipo de medida curva, para determinar si este valor podría permitir asignar una tortuga al grupo de no atípicas y, consecuentemente, predecir sus medidas rectas.

Se utilizó un análisis de componentes principales que permitió reducir el número de variables, y transformó las originales correladas (LRC, ARC, LCC y ACC) en nuevas variables incorreladas para facilitar la interpretación de los datos.

Se pesaron un total de 23 hembras que fueron capturadas mientras descendían por la playa para volver al mar. Las tortugas fueron asignadas a diferentes grupos dependiendo de si habían anidado durante su estancia en tierra o si, por el contrario, volvían al mar sin éxito llevando una puesta de huevos madura en su interior. Se analizó mediante un test de la t de Student la diferencia de pesos encontrada. Previamente se comprobó la normalidad de los datos en cada grupo mediante un test de Shapiro-Wilk (primer grupo $W = 0,935$, p-valor = 0,533; segundo grupo $W = 0,941$ p-valor = 0,427). La homocedasticidad se testó mediante la prueba de contraste de Levene ($F_{1,21} = 3,682$, p-valor = 0,069).

Los datos fueron analizados con el software SPSS.15 (© SPSS Inc., 2005). El nivel crítico de significación utilizado en los contrastes fue 0,05.

2.3. Resultados

2.3.1. Datos biométricos

En la Tabla 2.1 se muestran los datos obtenidos en el estudio de la estadística descriptiva de las medidas del caparazón registradas en los siete años de estudio.



Tabla 2.1. Medidas del caparazón de las hembras de tortuga boba en la isla de Boavista desde el año 1998 al 2004. LCC: longitud curva del caparazón (cm), ACC: anchura curva del caparazón (cm), LRC: longitud recta del caparazón (cm), ARC: anchura recta del caparazón (cm), DT: desviación típica y n: tamaño de la muestra.

	LCC	ACC	LRC	ARC
media	81,7	77,0	76,0	60,5
DT	3,97	3,61	3,80	3,39
rango	67,0-107,7	59,0-100,0	58,2-100,3	47,5-81,3
n	4.334	4.297	4.240	4.216

En todos los histogramas de frecuencias globales (1998-2004) de las diferentes medidas del caparazón (LCC, ACC, LRC y ARC), se observa asimetría positiva (Fig. 2.2), correspondiendo a aquellas tortugas de medidas más grandes, y cuya frecuencia fue baja en las muestras. Teniendo en cuenta los elevados tamaños muestrales, y que los histogramas anuales presentaron distribución de frecuencias similares a los globales, se asume que la presencia de tortugas grandes también es baja en la población.

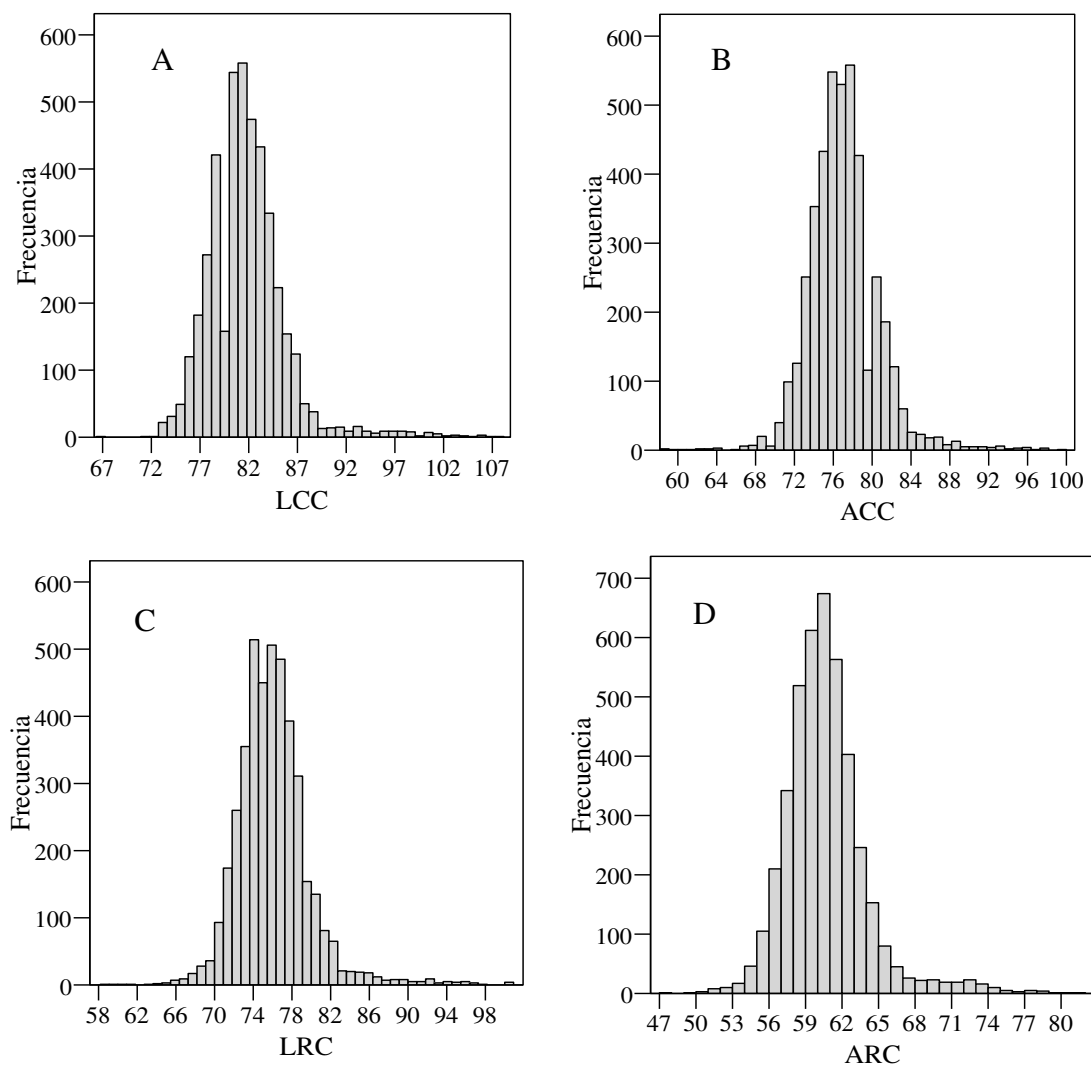


Figura 2.2. Histogramas de frecuencias de las medidas del caparazón de las tortugas bobas nidificantes de Boavista desde 1998 al 2004. LCC: longitud curva del caparazón (A), cm; ACC: anchura curva del caparazón (B), cm; LRC: longitud recta del caparazón (C), cm; ARC: anchura recta del caparazón (D), cm.

Al calcular los coeficientes de correlación entre los diferentes pares de medidas, se encontró correlación lineal positiva significativa entre todos ellos: LCC-LRC ($r = 0,896$; $p = 0,000$), ACC-ARC ($r = 0,641$; $p = 0,000$), LCC-ACC ($r = 0,753$; $p = 0,000$), LRC-ARC ($r = 0,638$; $p = 0,000$), LCC-ARC ($r = 0,623$; $p = 0,000$) y ACC-LRC ($r = 0,707$; $p = 0,000$). La presencia de tortugas atípicas en la muestra (según la distancia de Mahalanobis) y su localización en los diagramas de dispersión se muestra en la Figura 2.3.

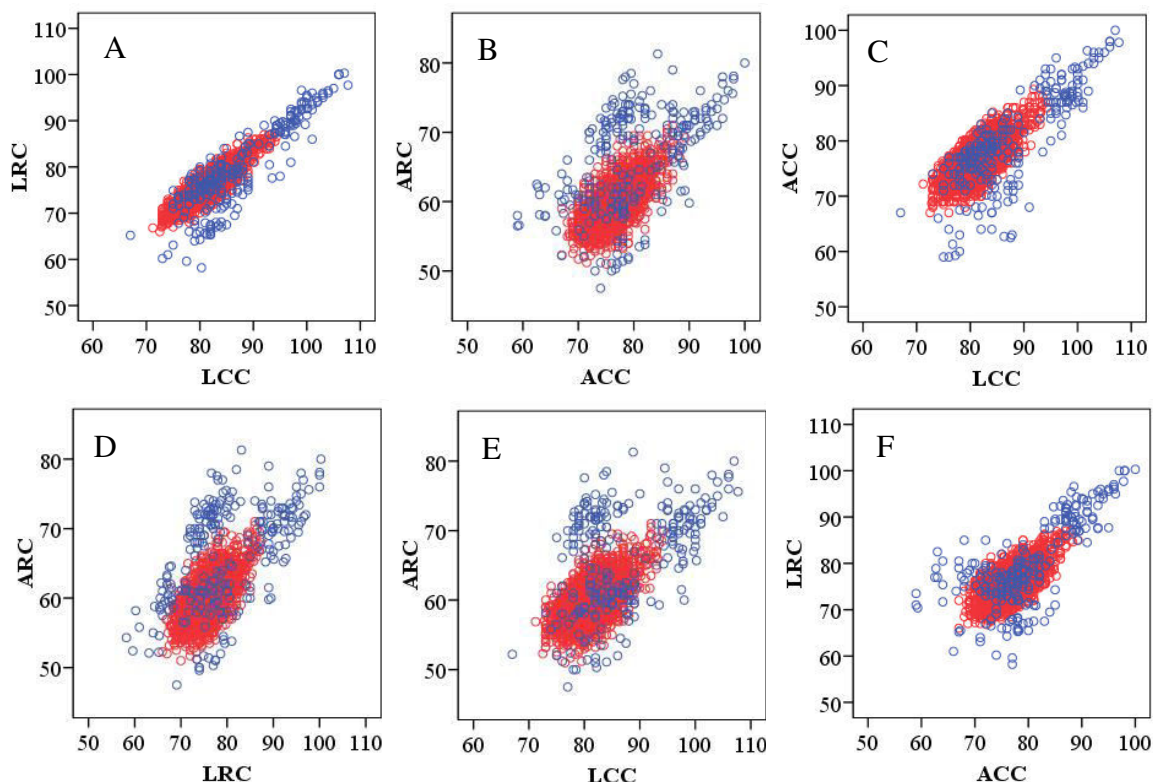


Figura 2.3. Diagramas de dispersión de los datos biométricos de las hembras nidificantes de tortuga boba en Boavista (1998-2004). LCC: longitud curva del caparazón (cm), ACC: anchura curva del caparazón (cm), LRC: longitud recta del caparazón (cm) y ARC: anchura recta del caparazón (cm).
 ● Tortuga clasificada como no atípica en sus medidas según la distancia de Mahalanobis.
 ● Tortuga clasificada como atípica en sus medidas según dicha distancia.

Como se explicó anteriormente en la metodología, el cálculo de las ecuaciones de regresión para estimar las medidas rectas utilizando las medidas curvas como variables explicativas, necesitaba de un criterio que permitiera asignar una tortuga al grupo de no atípicas conociendo únicamente sus medidas curvas, ya que las ecuaciones de regresión sólo se calcularían para este tipo de tortugas. En la Figura 2.3C se puede observar como las atípicas se localizan tanto en la periferia como en el interior de la nube de puntos. Por otro lado, la representación de RC frente a LCC (Fig. 2.4A) y a ACC (Fig. 2.4B) sitúa, también, algunos valores atípicos en el centro de la nube, por lo que tampoco resultó útil para detectar una posición concreta de los atípicos que permitiera ayudar a identificar estas tortugas. Por tanto, no se encontró el buscado criterio de clasificación y, por consiguiente, el cálculo de las ecuaciones de regresión no se consideró oportuno, porque al registrar las medidas curvas de un nuevo individuo no se podría decidir si sus medidas corresponderían a una tortuga no atípica, siendo éstas las únicas a las que se les podría aplicar las ecuaciones.

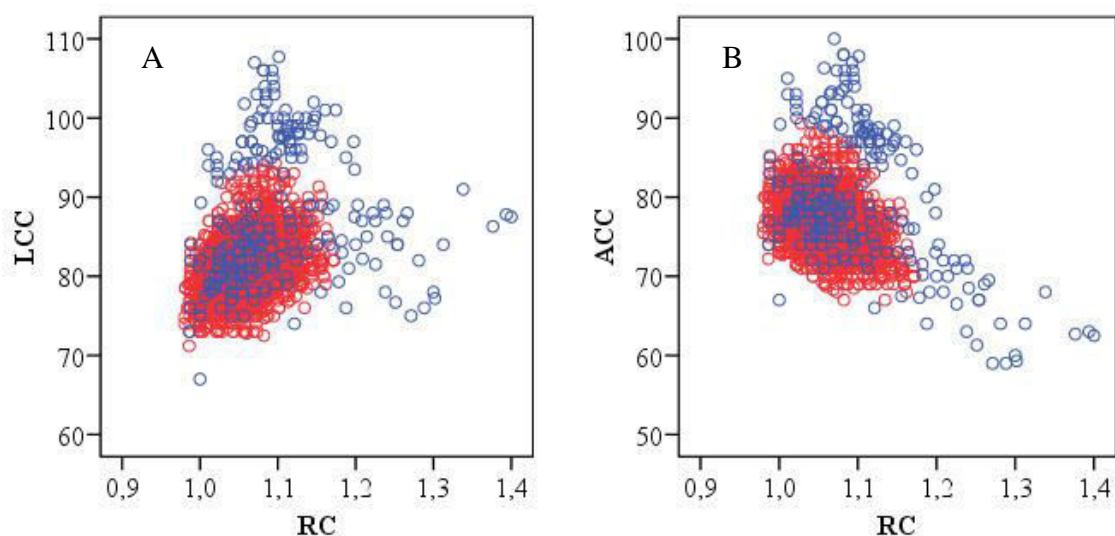


Figura 2.4. Diagramas de dispersión de la razón de medidas curvas (RC) frente a la LCC (A) y frente a ACC (B) de las hembras nidificantes de tortuga boba en Boavista (1998-2004). LCC: longitud curva del caparazón (cm), ACC: anchura curva del caparazón (cm).

○ Tortuga clasificada como no atípica en sus medidas según la distancia de Mahalanobis.

○ Tortuga clasificada como atípica en sus medidas según dicha distancia.

En los diagramas de dispersión, se observa un mayor esparcimiento de los puntos en aquellos gráficos que incluyen la variable ARC (Fig. 2.3B, D y E). La dispersión no es tan notable en los que relacionan el ACC con el LCC (Fig. 2.3C) y con el LRC (Fig. 2.3F).

El análisis de componentes principales con dos factores explicó el 89,7% de la varianza (Tabla 2.2). El primer componente tiene todas sus coordenadas del mismo signo, como cabría esperar al existir una alta correlación positiva entre todas las variables, y puede interpretarse como un factor global de tamaño. Por otro lado, el segundo componente contrapone las variables de longitud (coordenadas negativas) frente a la variable ARC (coordenada positiva), y se podría interpretar como un factor de forma. El ACC queda bien representado en el primer componente y prácticamente no contribuye a la formación del segundo, como muestra la coordenada de este punto-variable sobre el eje que representa dicho componente (Fig. 2.5).



Tabla 2.2. Resultados del análisis de componentes principales de los datos biométricos de las hembras reproductoras. Se muestran los valores de la matriz de cargas para los dos primeros componentes, y el porcentaje de la varianza que explica cada uno.

Medida	Comp. 1	Comp. 2
LCC	0,93	-0,26
ACC	0,88	0,01
LRC	0,92	-0,24
ARC	0,81	0,57
% de varianza total	78,49	11,23
% de varianza acumulada	78,49	89,71

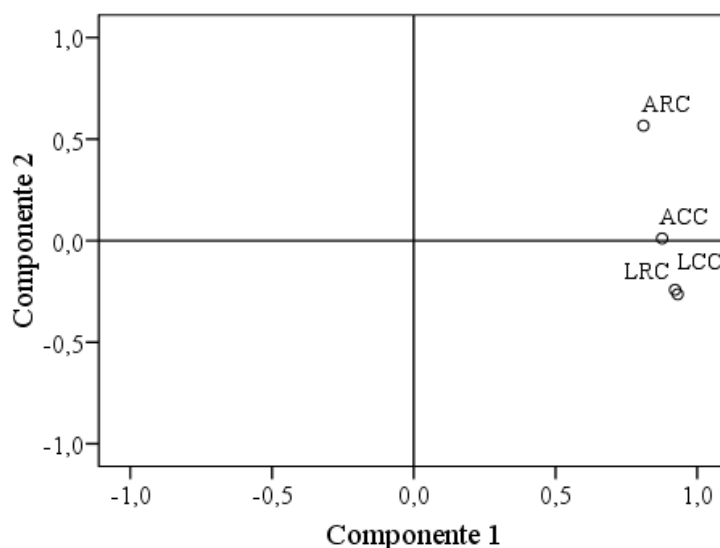


Figura 2.5. Gráfico de componentes principales donde los componentes definen los ejes y las variables los puntos del diagrama de dispersión.

En cuanto a la representación gráfica de individuos en el plano factorial (Fig. 2.6), se observa que aunque la mayoría de los puntos se sitúan en los valores centrales, hay algunos que destacan por sus valores distintos. Por un lado, encontramos los que se sitúan en los valores más positivos del primer componente (nube a) y, por otro, los situados en los valores más positivos del segundo componente (nube b). En el primer caso, esta nube de puntos, alejada de la nube central, corresponde a las tortugas que se podrían denominar como “grandes” y que tienen medidas altas del LCC, LRC, ACC,

ARC. En el segundo caso, en la nube b, se encuentran representadas las tortugas cuyos ARC son grandes al compararlos con el resto de medidas.

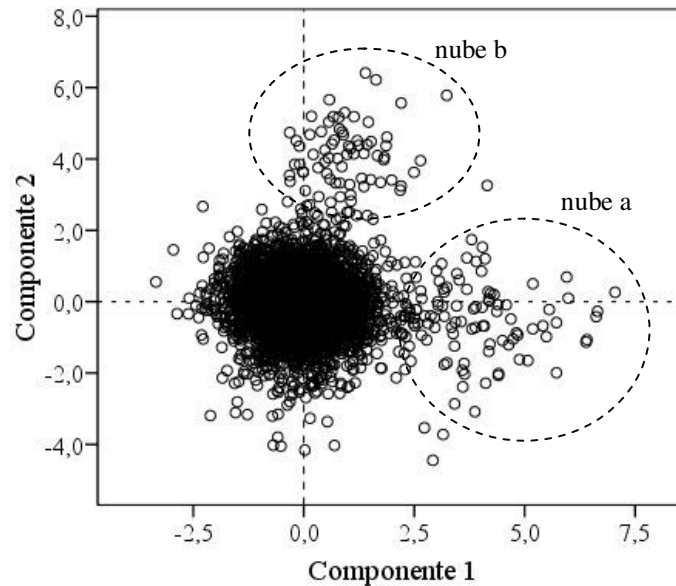


Figura 2.6. Diagrama de dispersión donde se representan las puntuaciones obtenidas para cada individuo en cada componente. Las áreas elípticas representan aproximadamente las nubes a y b.

2.3.2. Peso y relación con LCC

Los pesos medios de las hembras fueron 61,8 kg (DT = 5,0; rango: 56,7-86,2; n = 14) para las que habían anidado antes de ser capturadas y 68,2 kg (DT = 9,4; rango: 54,4 – 70,3; n = 9) para las que volvían al mar sin haber conseguido anidar. Estas diferencias en los pesos resultaron estadísticamente significativas (t-test: $t_{21} = 2,142$, $p = 0,04$), pero el p-valor se encuentra muy próximo al nivel crítico de significación considerado ($\alpha = 0,05$) por lo que sería recomendable realizar un nuevo análisis con un tamaño de muestra mayor.

En la Figura 2.7 se muestra el diagrama de dispersión de la LCC frente a los pesos. En este gráfico se observa que en las tortugas con mayor LCC, los pesos diferían más entre las que habían anidado y las que no. Debido a los pequeños tamaños muestrales de cada grupo no se ha considerado apropiado profundizar más en este estudio.

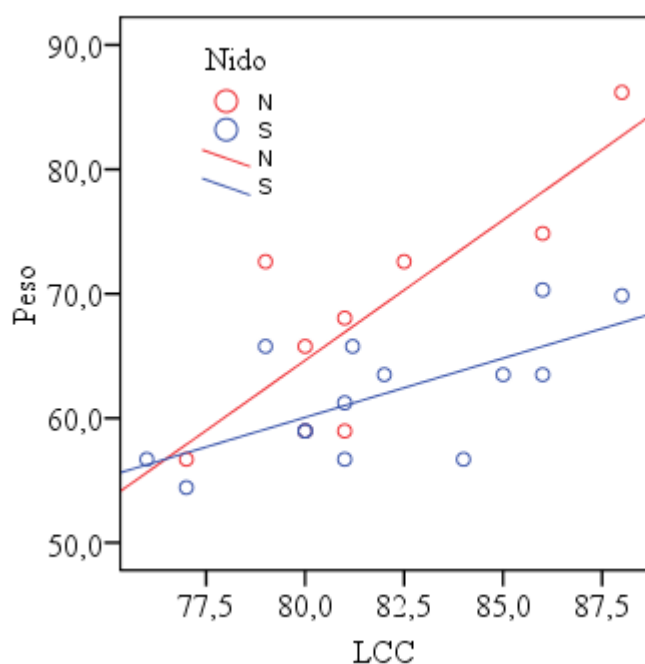


Figura 2.7. Diagrama de dispersión de la LCC (longitud curva del caparazón, cm) frente al peso (kg) de las tortugas nidificantes en la isla de Boavista. N: tortugas que anidaron antes de ser pesadas. S: tortugas que se pesaron sin haber anidado.

2.4. Discusión

2.4.1. Relaciones biométricas

Los resultados de este estudio muestran que entre las tortugas bobas nidificantes de Cabo Verde hay algunos individuos cuyas medidas son mayores al resto de la población y se presentan en baja frecuencia. También se encontró un grupo de tortugas cuyos valores del ARC fueron elevados en comparación con el resto de variables morfométricas analizadas (Fig. 2.3B, D y E). A continuación se discute sobre este segundo resultado, ya que el primero se tratará en el apartado 2.4.3. Sin poder excluir la posibilidad de que se hayan podido producir errores en la transcripción de los datos, se han considerado dos posibles causas para explicar la presencia de este grupo de tortugas: (1) biológica y (2) metodológica.

(1) Biológica. En cuanto a la causa biológica se podría pensar que realmente existen esas tortugas con ARC relativamente grandes. Puesto que en los diagramas de dispersión que representan la anchura curva frente a la longitud curva (Fig. 2.3C) y frente a la longitud recta (Fig. 2.3F) esto no se observa, al menos con tanta frecuencia, se podría deber a que el abombamiento del caparazón puede variar, de manera que un mismo valor de la anchura curva puede corresponder a una tortuga con un caparazón



más abombado y estrecho o a una con un caparazón más aplanado y ancho. De esta forma, la medida curva se mantiene mientras que la medida recta varía. Sin embargo, al considerar la relación entre las longitudes curvas y rectas (Fig. 2.3A) no se aprecia una situación equivalente. Si el diferente abombamiento del caparazón explicara las relaciones entre las anchuras, también debería encontrarse una situación similar al comparar las longitudes. Si el abombamiento no afectara al eje longitudinal del caparazón y sí a los laterales, los resultados obtenidos podrían justificarse con esta morfología. De manera que la relación entre las longitudes rectas y curvas se mantendría para los diferentes individuos, al igual que la relación de las longitudes con la anchura curva, pero la relación sería más variable con la medida de la anchura recta porque las tortugas podrían presentar caparazones más abombados o aplanados afectando dicho abombamiento sólo a los laterales.

(2) Metodológica. Otra explicación podría estar en la propia medición. Las medidas de las longitudes curvas y rectas, posiblemente, sean más exactas que las de las anchuras porque existen, para las longitudes, puntos concretos en el caparazón que indican el principio y el fin (centro de la escama nuchal y vértice de las escamas supracaudales). Sin embargo, se requiere mayor habilidad para medir las anchuras, ya que los laterales del caparazón describen formas curvas y hay que escoger el lugar más ancho, de forma perpendicular al eje central (Fig. 2.1). En el caso de la anchura curva, la cinta se coloca directamente sobre el caparazón, resultando más fácil localizar la posición correcta; pero en el caso de la medida recta, la barra de medidas se sitúa a una cierta altura de la tortuga, y colocar los toques del calibre en la posición correcta resulta más difícil, además, mientras tanto, el animal suele moverse.

Un estudio morfométrico, en el que se incluyera la altura del caparazón medida a lo largo de diferentes secciones y considerando como afecta la altura al eje longitudinal, permitiría conocer como el abombamiento del caparazón influye en cada medida, y ayudaría a esclarecer si estos resultados se deben a características morfológicas de las tortugas o a causas metodológicas. Las variaciones morfológicas entre los individuos pueden tener consecuencias en el potencial reproductor. Numerosos estudios han relacionado el tamaño de puesta con las tallas de las tortugas utilizando las longitudes y/o anchuras del caparazón. Sin embargo, existen otras variables, como la altura, que



ayudan a describir la forma de las tortugas y que podrían contribuir a la variación de dicho potencial.

También sería aconsejable evaluar en un estudio posterior, la exactitud de las diferentes medidas, y diseñar un experimento que compare la frecuencia de tortugas con medidas atípicas, según la forma de medir utilizada en este estudio, con otro tratamiento que permita una mayor exactitud en la toma de los datos, como podría ser la medición de un único observador o inmovilizar al animal. Si la presencia de valores atípicos disminuyese al aplicar otra metodología, se podría volver a evaluar la posibilidad de calcular las ecuaciones de regresión.

Además, sería recomendable ampliar el tamaño de muestra de las tortugas pesadas, de manera que se dispusiera de un mayor número de datos con los que realizar un estudio detallado de las relaciones del peso con las variables morfométricas.

2.4.2. Hembras nidificantes pequeñas en el Atlántico

Las tallas medias de las hembras reproductoras de tortuga boba son características de cada población (Kamezaki 2003). En general, los individuos de mayor tamaño anidan en el oeste del océano Atlántico: Florida (92,5 cm de LRC) (Gallagher *et al.* 1972), Carolina del Norte (92,5 cm de LRC) (Stoneburner 1980), Méjico (90,5 cm de LRC) (Márquez 1990), Brasil (92,9 cm de LRC) (Tiwari y Bjorndal 2000), entre otros. En el océano Índico, en países como Omán (93,6 cm de LRC) (Hirth y Hollingworth 1973) y Sudáfrica (87,6 cm de LRC) (Hughes 1975), y en el Pacífico, en Australia (88,7 cm de LRC) (Limpus 1985) y Japón (84,5 cm de LRC) (Kamezaki 2003), los tamaños son intermedios. Las hembras más pequeñas anidan en el mar Mediterráneo: Grecia (78,6 cm de LRC) (Margaritoulis *et al.* 2003), Libia (78,7 cm de LRC) (Margaritoulis *et al.* 2003) y Chipre (65,4 de LRC) (Godley y Broderick 1992).

**Tabla 2.3.** Comparación de los tamaños de las hembras de tortuga boba en diferentes poblaciones nidificantes. LRC: longitud recta del caparazón (cm). N = tamaño muestral.

Océano / mar	Localización	Media LRC	Rango	N	Fuente
Atlántico	Florida (EE.UU)	92,5	77,5-106,7	164	Gallagher <i>et al.</i> 1972
	Carolina del Norte (EE.UU)	92,5	85,0-98,0	13	Stoneburner 1980
	Méjico	90,5	73-109	423	Márquez 1990
	Brasil	92,9	-	28	Tiwari y Bjorndal 2000
	Cabo Verde	76,0	58,2-100,3	4240	presente estudio
Mediterráneo	Grecia	78,6 / 79,1	78,6-79,1	13 / 97	en Margaritoulis <i>et al.</i> 2003
	Libia	78,7	62,3-83,2	9	en Margaritoulis <i>et al.</i> 2003
	Chipre	65,4	-	11	Godley y Broderick 1992
Índico	Omán	93,6	81,8-107,0	200	Hirth y Hollingworth 1973
	Sudáfrica	87,6	76,0-98,0	98	Hughes 1975
Pacífico	Australia	88,7	73,2-106,9	2207	Limpus 1985
	Japón	84,5	70,0-97,0	183	en Kamezaki 2003

La talla media de las tortugas que anidan en Cabo Verde (76,0 cm de LRC; 81,7 cm de LCC) se asemeja a la de Grecia, y es un poco más grande que la de Chipre. Los bajos nutrientes en el mar Mediterráneo parecen ser una de las causas que explican estos tamaños (Hatase *et al.* 2002b, Kamezaki 2003). En el caso de Cabo Verde, el estudio de telemetría satelital (Hawkes *et al.* 2006) relacionó los pequeños tamaños con la alimentación pelágica, encontrada en la mayoría de las tortugas estudiadas (rango LCC = 77-86 cm, n = 7), menos nutritiva que la nerítica, presente en otras poblaciones de tortuga boba donde los individuos son mayores. La alimentación nerítica se encontró también en algunos de las tortugas estudiadas en Cabo Verde, pero sólo en las más grandes (rango LCC = 94-98 cm, n = 3), representando éstas sólo una pequeña parte de la población (Fig. 1.4A) (Hawkes *et al.* 2006). Actualmente se desconoce si estas tortugas oceánicas, una vez que alcanzan tamaños mayores, pasan a zonas neríticas o si permanecen en el ambiente oceánico durante toda su vida. En el caso de Japón, donde esta dicotomía también está presente, se considera que las adultas no cambian de hábitat de alimentación (Hatase *et al.* 2002b). En cuanto al mecanismo que determinaría que una hembra japonesa utilice un tipo de hábitat u otro durante su fase adulta, los autores sugieren que se produciría durante el estadio juvenil (Hatase *et al.* 2004). Durante esta fase, en la que las tortugas son oceánicas, la cantidad y calidad de las presas encontradas por cada individuo pueden ser muy variables, y esto se reflejaría en diferentes tasas de crecimiento. Aquellos individuos que crecen más rápidamente permanecerían en aguas



oceánicas, donde alcanzarían la madurez sexual, y aquellos con crecimiento más lento se reclutarían a zonas neríticas, donde terminarían su desarrollo y alcanzarían tallas mayores debido al mayor valor nutritivo de las presas neríticas (Hatase *et al.* 2004). En un primer momento, Hatase *et al.* (2004) pensaron que las tortugas oceánicas, por su menor tamaño, maduraban a una edad más temprana que las neríticas. Esto permitiría a tortugas oceánicas elevar su potencial reproductor e igualarlo al de las hembras de mayor tamaño, con capacidad de poner mayor número de huevos (Hatase *et al.* 2004). Sin embargo, un estudio reciente ha encontrado que la edad de madurez sexual es la misma en ambos grupos, y que la eficacia reproductora podría ser menor en las tortugas oceánicas (Hatase *et al.* 2010).

En Cabo Verde, la mayoría de los aspectos relacionados con la dicotomía intrapoblacional en la elección del hábitat de alimentación siguen siendo desconocidos. Futuras investigaciones con técnicas menos costosas que la telemetría, y que permiten disponer de mayores tamaños muestrales como, por ejemplo, el análisis de isótopos estables, permitirían comparar las variables reproductoras (intervalo de migración, frecuencia de puesta, tamaño de puesta...) entre las hembras oceánicas y neríticas, y estimar la eficacia biológica de cada grupo. En cuanto a los estudios genéticos desvelarían si esta dicotomía corresponde a dos subpoblaciones que comparten zona de anidación. Esta hipótesis requiere aislamiento reproductivo, de manera que deberían ser diferentes los machos con los que copulan las hembras de una y otra subpoblación, hecho que *a priori* parece improbable, teniendo en cuenta que en las tortugas marinas las cópulas se realizan, generalmente, frente a las playas de puesta, al menos en el caso de otras poblaciones. Por otro lado, el desarrollo de estudios que permitan esclarecer si, como ocurre en Japón, las hembras oceánicas y las neríticas de Cabo Verde alcanzan la madurez sexual a la misma edad, ayudaría a comprender y generalizar los mecanismos de selección individual del hábitat de alimentación (Hatase *et al.* 2010).

El descubrimiento del uso de diferentes hábitats de alimentación (oceánico/nerítico) y sus respectivas estrategias alimentarias asociadas (pelágica/bentónica) en las hembras adultas de una misma población, encontrado en Japón y Cabo Verde, supuso un cambio importante en el ciclo de vida generalmente aceptado para la tortuga boba. La reciente incorporación de la población de Florida



(Reich *et al.* 2010) a este grupo sugiere que este hecho podría ser mucho más frecuente entre las poblaciones de esta especie de lo que anteriormente se pensaba. Esta estrategia dicotómica podría haber surgido en las poblaciones ancestrales, o podría haber aparecido posteriormente en diferentes lugares, como resultado de convergencia evolutiva. Si ha aparecido hace poco en cada población, podría deberse a cambios relativamente recientes en la historia de estos reptiles. En las especies animales, la alta depredación de los individuos adultos de una población puede reducir el valor reproductor de las hembras adultas, causando un cambio evolutivo hacia una reproducción más temprana con un tamaño corporal menor (Williamas 1966, Stearns 1976). En el caso de Cabo Verde, la depredación humana se considera la principal amenaza para las tortugas adultas (Cabrera *et al.* 2000). Actualmente, las leyes caboverdianas protegen a estos reptiles pero la caza furtiva se sigue practicando (López-Jurado *et al.* 2000b). Por otro lado, en las zonas de alimentación pueden existir, además, otros peligros que estén actuando sobre la supervivencia de estos animales. En el este del Atlántico, frente a la costa africana (desde Mauritania a Sierra Leona), donde se alimentan las tortugas adultas de Cabo Verde, se desarrolla una importante actividad pesquera tanto en aguas costeras como oceánicas (Hawkes *et al.* 2006). La captura incidental en las pesquerías podría estar causando importantes bajas en esta población.

La baja frecuencia actual en Cabo Verde de tortugas de gran tamaño, relacionadas con la alimentación en zonas neríticas (Hawkes *et al.* 2006), podría ser la natural en esta población, o podría ser la consecuencia de presiones externas que actuarían de diferente manera desencadenando una menor frecuencia de los tamaño mayores. Además estos dos escenarios no son mutuamente excluyentes, pudiendo ocurrir simultáneamente. Así, por un lado, las capturas incidentales en las zonas pesqueras neríticas podrían haber sido más numerosas que en las oceánicas, eliminando de este modo más tortugas que se alimentan cerca de la costa. Por otro lado, los antepasados de las tortugas actuales podrían haber sido individuos con mayores tallas, más parecidas a las encontradas en otras poblaciones, pero la elevada depredación en las playas de puesta y las capturas en las zonas de alimentación, podría haber producido un cambio evolutivo hacia una reproducción más temprana, seleccionando las hembras más pequeñas. En este caso la edad de madurez sexual de las tortugas de menor tamaño debería ser menor que la de



tortugas de mayor tamaño, a diferencia de lo encontrado en la población de Japón (Hatase *et al.* 2010).

Capítulo 3

INTERVALO DE MIGRACIÓN, FRECUENCIA Y TAMAÑO DE PUESTA



Capítulo 3

Intervalo de migración, frecuencia y tamaño de puesta

3.1. Introducción

Las tortugas marinas son especies de gran tamaño, longevas y con maduración tardía. Se estima que las hembras de tortuga boba alcanzan la madurez sexual entre los 12 y 30 años de edad (Frazer y Ehrhart 1985, Zug *et al.* 1983, Limpus 1979), existiendo variaciones interpopulacionales e incluso entre individuos de la misma población (Dodd 1988). La reproducción no suele ocurrir anualmente, siendo en la mayoría de los casos cada 2 ó 3 años (ver revisión en Ehrhart 1995, Dood 1988 y Schroeder *et al.* 2003). En los años de reproducción, las tortugas construyen varios nidos en una temporada, en intervalos de 12 a 15 días (Caldwell *et al.* 1959, LeBuff y Beatty 1971). La anidación tiene lugar en las playas de puesta, y en cada nido las hembras ponen numerosos huevos de pequeño tamaño (Van Buskirk y Crowder 1994), no existiendo ningún tipo de cuidado parental (Carr 1995).

La selección de este patrón reproductor obedece, posiblemente, a la interacción de diferentes presiones selectivas actuando en el complejo ciclo de vida de las tortugas



marinas: la energía disponible para el proceso de anidación, la impredecible mortalidad de huevos y neonatos, la limitación física de las hembras en el número de huevos que pueden poner, el tiempo requerido para completar la formación de los huevos, y la duración de la estación reproductora (Frazer y Richardson 1986, Hays y Speakman 1991, Van Buskirk y Crowder 1994, Broderick *et al.* 2003).

Durante la fase adulta, las tortugas realizan migraciones desde sus zonas de alimentación a las de reproducción, coincidiendo estas últimas con el lugar de nacimiento (Carr 1995). La reproducción por sí sola es un proceso energéticamente muy costoso, y más aún si se llevan a cabo desplazamientos de larga distancia (Van Buskirk y Crowder 1994). Entre estaciones reproductoras, las hembras deben alimentarse y acumular energía para la siguiente reproducción, así como para las migraciones hacia y desde las zonas de anidación, por lo que suelen requerir más de un año para alcanzar reservas suficientes (Miller *et al.* 2003).

El proceso de anidación de las tortugas marinas se divide en diferentes etapas: salida del mar, ascenso por la playa, búsqueda del lugar, preparación de la cama, excavación del nido, puesta de los huevos, tapado del nido, tapado de la cama y regreso al mar (Bustard *et al.* 1975, Dodd 1990). En el proceso, las tortugas invierten aproximadamente entre 60 y 70 minutos (Hays y Speakman 1991, Hailman y Elowson 1992) y mucha energía (Jackson y Prange 1979). Una vez salen del mar para anidar, deben enfrentarse a un ambiente que no es el habitual y para el que su cuerpo no presenta la forma más apropiada para desplazarse, quedando expuestas a los predadores terrestres (Frazer y Richardson 1986). Existe una presión selectiva que favorece a las puestas grandes, minimizando así el tiempo y la energía en la playa por huevo (Hays y Speakman 1991) y limitando el número de salidas (Frazer y Richardson 1986).

Los huevos que las tortugas entierran en las playas de anidación pueden ser destruidos por factores bióticos: predadores (Stancyk *et al.* 1980), infección por hongos y bacterias (Wyneken *et al.* 1988, Marco *et al.* 2006), excavación de otras hembras (Limpus 1985), rotura durante la fase de tapado del nido (Bjorndal y Carr 1989); y abióticos: erosión de la playa, inundación por mareas (Eckert 1987). La presión selectiva actuaría dividiendo el número total de huevos en varias puestas más pequeñas,



en las que la oportunidad de que todo el potencial reproductor sea destruido sería menor (Frazer y Richardson 1986; Bjorndal y Carr 1989). Hays y Speakman (1991) sugirieron que, más que minimizar, lo que la presión selectiva favorecería sería la maximización del número de huevos supervivientes. En su artículo “*Life-history tactics: a review of the ideas*”¹⁰, Stearns (1976) predice un incremento en el número de puestas para organismos que viven en ambientes impredecibles, y para aquéllos en los que la supervivencia de los adultos es mayor respecto a la de los jóvenes o huevos, como es el caso de las tortugas marinas (Frazer y Richardson 1986).

Existe un límite físico en el número de huevos que una tortuga puede llevar, pudiendo ser mayor en los individuos más grandes (Hays y Speakman 1991). Diversos autores han encontrado relación lineal significativa entre estas dos variables (Bustard 1972 Ehrhart 1980 Limpus 1985 Frazer y Richardson 1986), sugiriendo que la maximización del tamaño de las puestas, dentro de los límites físicos de la hembra, podría ser aplicable a las poblaciones de tortugas marinas (Hays y Speakman 1991). Otros estudios no han encontrado relación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de puesta en la tortuga boba (Caldwell *et al.* 1959; Hirth 1980), aunque estos resultados fueron atribuidos al pequeño tamaño muestral de dichos trabajos (Frazer y Richardson 1985a). Por otro lado, se ha sugerido que el tamaño óptimo de las puestas de tortuga boba es, al igual que ocurre en tortugas de agua dulce (Gibbons 1982), probablemente menor que el máximo, debido a las fluctuaciones ambientales y a la disponibilidad de recursos (Frazer y Richardson 1986).

Durante una estación reproductora, las hembras sólo llevan una puesta madura al mismo tiempo, aunque en su interior se encuentran también los huevos inmaduros de las siguientes puestas de la temporada. Transportan grupos de huevos de diferentes tamaños, siendo los más grandes aquellos que pondrán en el siguiente nido, y más pequeños los que formarán la última puesta de la temporada. El periodo entre puestas (dos semanas aproximadamente) viene determinado por el tiempo que una tanda de huevos necesita para madurar (Frazer y Richardson 1986).

¹⁰ Tácticas del ciclo de vida: una revisión de ideas.



Existen diferencias en los parámetros reproductores de las distintas poblaciones de tortugas marinas (número de hembras nidificantes al año, intervalo de migración, frecuencia de puesta, tamaño de puesta...), ya que dichas poblaciones pueden encontrarse sometidas a diferentes presiones selectivas o a las mismas, pero que a su vez pueden originar distintas respuestas (Van Buskirk y Crowder 1994, Tiwari y Bjorndal 2000). Diferencias en el comportamiento, la morfología, la fisiología o la alimentación pueden contribuir a estas variaciones (Broderick *et al.* 2003). También se han observado diferencias intrapoblacionales entre estaciones y a lo largo de una misma estación (Caldwell 1959, Le Buff y Beatty 1971, Broderick *et al.* 2003). Todas estas variaciones de las características reproductoras deben tenerse en cuenta a la hora de describir la biología de una población, al aplicarlas en el diseño de estrategias de conservación y, especialmente, en las estimas del tamaño de población que incluye en sus fórmulas valores como la frecuencia de puesta y el intervalo de migración (Frazer y Richardson 1986, Tiwari y Bjorndal 2000, Broderick *et al.* 2003, Schroeder *et al.* 2003).

El uso de diferentes técnicas de marcaje en las tortugas marinas está extendido entre los investigadores de estos reptiles, y se utilizan para reconocer a los individuos y obtener información sobre la biología reproductora, distribución, movimientos, varamientos y tasas de crecimiento (Miller 1995). Esta herramienta ha servido de base para conocer diferentes aspectos biológicos de la población de tortuga boba que anida en el archipiélago de Cabo Verde. Los objetivos en este capítulo fueron: (1) conocer el número de hembras marcadas y los porcentajes de individuos que se recapturaron cada año, (2) averiguar el intervalo de migración de las hembras nidificantes, (3) determinar el periodo entre puestas, (4) determinar la frecuencia de puesta, (5) analizar el tamaño de puesta y sus posibles variaciones inter- e intraestacional, (6) conocer si existe relación lineal entre el tamaño de la hembra y el tamaño de las puestas y (7) comparación de los resultados obtenidos con los descritos en otras poblaciones.



3.2. Material y métodos

3.2.1. Área de estudio

Los estudios relacionados con el marcaje de hembras adultas en las playas de anidación y con el tamaño de puesta, corresponden al trabajo de campo realizado entre los años 1998 y 2004. Éste se desarrolló principalmente en la isla de Boavista, en las playas de Calheta, Ervatão y Ponta Cosme. Se incluyen también las tortugas marcadas o recapturadas durante visitas ocasionales a otras playas de la isla (Canto, Pái Simião y João Barrosa, entre otras), y las que formaron parte de las actividades ecoturísticas desarrolladas en Boavista (Fig. I.4) y Sal (Fig. I.5). En el primer caso, se utilizó las visitas guiadas a la playa de Boa Esperança entre los años 2000 y 2004. En el segundo, las playas visitadas fueron Ponta Preta, Serra Negra, Santa Maria y Algodoeiro, y el periodo de muestreo fue durante las temporadas del 2002 al 2004.

Para el estudio del tamaño de puesta se usaron nidos en su mayor parte de Calheta, Ervatão y Ponta Cosme, y algunos de Canto, Pái Simião, João Barrosa y otras playas.

3.2.2. Marcaje y recaptura

La intensidad del muestreo varió en las diferentes campañas (Tabla 3.1). Destaca especialmente el año 1998, primer año del estudio, en el que el número de participantes en la recogida de datos fue menor que en las campañas posteriores. Fue un año de pruebas metodológicas en el que se desconocía la afluencia de tortugas y la intensidad del trabajo necesaria para realizar el seguimiento.

Se organizaron patrullas nocturnas para localizar a las hembras en las playas de anidación. Si se descubría al animal saliendo del mar, los observadores se mantenían inmóviles mientras esperaban que terminara la fase de ascenso. Ante un rastro fresco, uno de los miembros del grupo se acercaba hasta la tortuga, siempre con precaución, para determinar en qué fase del proceso de anidación se encontraba y proceder de la manera adecuada, evitando perturbar al animal (Margaritoulis 1982; Varo *et al.* 2006).



Tabla 3.1. Cronograma indicando el día de comienzo y fin de la actividad de marcaje y registro de animales recapturados, en cada año de estudio en las islas de Boavista y Sal. La X corresponde a meses completos muestrados y el guión a meses no muestrados.

	BOAVISTA					SAL				
	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct
1998	-	día 17	X	X	día 21	-	-	-	-	-
1999	-	día 15	X	X	día 16	-	-	-	-	-
2000	-	día 3	X	X	día 16	-	-	-	-	-
2001	día 27	X	X	X	día 10	-	-	-	-	-
2002	-	día 6	X	X	día 11	-	día 23	X	día 18	-
2003	día 20	X	X	X	día 14	-	día 21	día 16	-	-
2004	día 18	X	X	X	día 10	-	día 21	X	día 14	-

3.2.2.1. Tipos de marcas

Se usaron dos tipos de marcas diferentes: anillas metálicas de tipo Monel (Nacional Band & Tag Company[®]) y microchips o PIT (*passive integrated transponder* o transmisor pasivo integrado) (AVID[®]). Las anillas se colocaron sobre la segunda escama marginal de ambas aletas anteriores (Fotos 3.1 y 3.2). Cada anilla presentaba, por un lado, un número de identificación único de cuatro dígitos, por el otro, una de las siguientes inscripciones: “*Direcção Geral das Pescas – Ministerio do Mar – República de Cabo Verde*¹¹” o “*Ministry Agricultura & Fisheries - Praia - Rep. of Cape Verde*¹²”. El microchip se insertó en la aleta anterior derecha con la ayuda de una jeringuilla.



Foto 3.1. Tortuga marcada con anilla.



Foto 3.2. Marcando una tortuga con microchip.

¹¹ Dirección General de Pesca – Ministerio del Mar – República de Cabo Verde.

¹² Ministerio de Agricultura & Pesca – Praia – Rep. de Cabo Verde.



3.2.2.2. Momento del marcaje

En todas las campañas las hembras se marcaron durante la fase de retorno, antes de que entraran en el mar (Erk'akan 1993). En 2001 algunas se marcaron durante la fase de puesta. Este momento había sido sugerido por diversos autores para el marcaje de otras especies de tortugas marinas, ya que los animales parecen estar en un estado de trance y sufren menos estrés cuando se manipulan (Richardson *et al.* 1999, Brendan *et al.* 2001, Miller *et al.* 2003) En 2004 algunas marcas se pusieron mientras la tortuga tapaba el nido (Margaritoulis 1982).

3.2.2.3. Intervalo de migración, intervalo de puesta y frecuencia de puesta

En otras áreas de anidación, donde la densidad de nidos y el número de tortugas que salen a tierra por noche no es demasiado elevado, es posible registrar a todas las hembras y hacer el seguimiento de todos los nidos. Sin embargo, en Boavista, teniendo en cuenta el elevado número de salidas, el número de personas participantes y las limitaciones logísticas, esto no fue posible. Es por eso que en la metodología utilizada, algunos de los parámetros estudiados se han estimado en función de una muestra. Esto es importante tenerlo en cuenta al interpretar algunos de los resultados como el intervalo de migración, el número de nidos por hembra en una temporada y el intervalo de puesta, ya que son variables que se estudian dependiendo de los individuos presentes o ausentes, y estas ausencias incluyen a tortugas presentes pero que no fueron detectadas.

La observación de individuos marcados en temporadas previas permitió conocer el intervalo de migración, calculado como el número de años transcurridos entre dos estaciones reproductoras consecutivas para una misma hembra (Miller 1997).

El marcaje de los individuos y sus posteriores recapturas, en este caso dentro de una misma estación, permitió calcular el intervalo y la frecuencia de puesta. El intervalo de puesta se definió como el tiempo transcurrido entre dos puestas consecutivas de una misma tortuga (Miller 1997). Se excluyeron del análisis los intervalos inferiores a 9 días para excluir las salidas correspondientes a un mismo intento de anidación (salidas a tierra sin éxito) y los superiores a 20, ya que, teniendo en cuenta los valores más frecuentes, es posible que se produjese una puesta intermedia y que no fuese detectada.



La frecuencia de puesta se definió como el número de nidos por hembra en una temporada (Miller, 1997). La frecuencia de puesta observada (FPO) se calculó como el número de veces que se vio a una tortuga en tierra en un intervalo de tiempo superior a 9 días. Teniendo en cuenta que la FPO suele subestimar el verdadero número de puestas por hembra, debido a las salidas no detectadas (Frazer y Richardson 1985b, Meylan 1995), también se calculó la frecuencia estimada (FPE) para cada individuo. Para ello se dividió el intervalo de tiempo transcurrido entre los avistamientos de cada hembra por el valor medio del intervalo de puesta y se sumó 1 (correspondiente a la primera salida) (Steyermark *et al.* 1996).

3.2.3. Métodos de conteo del tamaño de las puestas

Los huevos se contaron usando cuatro metodologías diferentes (Tabla 3.2). En las temporadas de 1998 y 1999, los huevos se extrajeron del nido después de que la hembra regresara al mar, se contaron y posteriormente se volvieron a introducir en los nidos (Hays y Speakman 1993, Miller 1999) (método 1: posterior FP. FP: fase de puesta). Gracias a este sistema de cómputo pudieron medirse las profundidades superiores e inferiores de las puestas. En los años 2000, 2001 y 2002, los huevos se contaron visualmente durante la fase de puesta, mientras salían de la cloaca (Miller 1999) (método 2: durante FP - no manipulación ♀ - sin mano). En algunos nidos del año 2000 se utilizó la metodología de desenterrar los huevos, usada en los años previos (más detalles en el apartado 3.2.4). Al principio de la temporada del año 2001, como se ha señalado anteriormente, algunas hembras fueron marcadas mientras ponían los huevos. Los tamaños de puesta de estos nidos también se determinaron contando los huevos mientras salían de la cloaca (método 3: durante FP - manipulación ♀ - sin mano). La salida de varios huevos muy seguidos, tras una misma contracción, dificultaba y hacía dudar de la precisión al contar. A partir del año 2003, el observador encargado de contarlos se cubría la mano con un guante de látex y la colocaba bajo la cloaca, evitando el contacto directo. Según iban saliendo los huevos, caían sobre la mano, se contaban y posteriormente se depositaban en el nido (método 4: durante FP - no manipulación ♀ - con mano).



Tabla 3.2. Métodos de conteo del tamaño de puesta utilizados en cada año de estudio. Posterior FP: posterior a la fase de puesta (desenterrando los huevos). Durante FP: durante la fase de puesta. Manipulación ♀: hembras marcadas mientras ponían los huevos. No manipulación ♀: hembras marcadas después de poner los huevos. Sin mano: huevos contados mientras salen de la cloaca. Con mano: huevos contados al caer en la mano del observador.

	Posterior FP	Durante FP		
		manipulación ♀	no manipulación ♀	
			sin mano	con mano
1998	X	-	-	-
1999	X	-	-	-
2000	X	-	X	-
2001	-	X	X	-
2002	-	-	X	-
2003	-	-	-	X
2004	-	-	-	X

3.2.4. Análisis estadístico

Los datos se analizaron con los programas Microsoft Excel 2007 (© Microsoft Corporation, 2007), SPSS.15 (© SPSS Inc., 2005), Statgraphics Centurion XV (© Statgraphics.Net) y R Development Core Team (2010). El nivel crítico de significación utilizado en los contrastes fue 0,05.

3.2.4.1. Variaciones inter- e intraestacional del tamaño de puesta.

Originalmente se intentaba conocer si las distintas puestas de una tortuga variaban en número de huevos a lo largo de cada temporada, pero debido al elevado número de salidas no registradas no se disponía de datos suficientes para asignar a cada hembra sus respectivos nidos. Por lo tanto, ya que esto no fue posible y dado que el intervalo de puesta encontrado fue de 15 días (según los resultados obtenidos en este estudio), se decidió dividir cada estación en 7 periodos de 14 días, de manera que en cada periodo cabría esperar que sólo hubiera un nido de cada hembra, aunque estos no pudieran ser adjudicados a sus respectivas madres, y de este modo analizar la variación interestacional de los tamaños de puesta.



En primer lugar, se recurrió a la estadística descriptiva para conocer el valor medio del tamaño de las puestas en cada año y en cada periodo en los que se dividieron las temporadas. Posteriormente, para analizar estadísticamente las diferencias encontradas, se crearon varios grupos de análisis en función de las metodologías usadas en el conteo de huevos. El primer grupo corresponde al año 1999, el segundo incluye los años 2000, 2001 y 2002, y el tercero, el 2003 y 2004. Para ello se usó el análisis de la varianza, ANOVA, considerando los factores: periodo, año y la interacción (estos dos últimos sólo en los grupos que incluían más de una temporada). Cuando se encontraron diferencias significativas se utilizó el método de comparación post hoc DMS (diferencia mínima significativa). La normalidad se testó mediante el contraste de Kolmogorov-Smirnov y la homocedasticidad mediante la prueba de Levene (Pardo y Ruíz, 2002). Se excluyeron del análisis los nidos de 1998 porque no se tenían datos de los periodos 1 y 7. En el periodo 1 de los años 2003 y 2004, se han incluido algunos nidos de días anteriores ($n = 6$ y $n = 8$, respectivamente). En el periodo 7, se incluyeron nidos de días posteriores en los años 2000 ($n = 8$) y 2003 ($n = 5$) (Tabla 3.4).

3.2.4.2. Tamaño de hembra y tamaño de puesta

Para conocer si el tamaño de la hembra influía en el tamaño de las puestas, se crearon varios modelos del análisis de la covarianza, considerando las variables LCC o primer componente principal (obtenido a partir de LCC, ACC, LRC y ARC), periodo y año. La normalidad y la homocedasticidad se testaron con la prueba de Shapiro-Wilk y el test de Bartlett respectivamente. Posteriormente, mediante estadística no paramétrica, usando el test de Kruskal-Wallis, se compararon los tamaños de las hembras en los diferentes años y periodos.

3.2.4.3 Comparación de metodologías del conteo de huevos en el año 2000

En el año 2000, una muestra de nidos ubicados en lugares no apropiados para el desarrollo de los huevos fue trasladada a un vivero, y los huevos de estos nidos se contaron una vez desenterrados (método 1). Esta muestra ($n = 78$) se comparó con aquellos nidos del mismo año y periodos (2º, 3º y 4º, $n = 109$) contados visualmente (método 2). Para la comparación de los dos métodos se utilizó la prueba *t* de Student.



3.3. Resultados

3.3.1. Tortugas marcadas y recapturadas

Entre los años 1998 y 2004 se marcaron 3.920 tortugas en la isla de Boavista, (Tabla 3.3) de las que el 17,5% fueron recapturadas en años posteriores al de marcaje. En 1999 no se recapturó ninguna tortuga. El porcentaje de recapturas, con respecto al total de las tortugas observadas cada año, ha ido aumentando, pasando del 2,3% en el año 2000 al 31,3% en el 2004. En la isla de Sal se marcaron entre los años 2002 y 2004 un total de 273 hembras.

Tabla 3.3. Número de tortugas marcadas y recapturadas en los diferentes años de estudio. Las tortugas recapturadas corresponden a observaciones de individuos marcados en años previos.

Año	Boavista			Sal		
	Marcadas	Recapturadas	Total	Marcadas	Recapturadas	Total
1998	93	-	93	-	-	-
1999	499	0	499	-	-	-
2000	748	18	766	-	-	-
2001	484	50	534	-	-	-
2002	1.008	193	1.201	150	-	150
2003	505	164	669	58	0	58
2004	583	263	846	65	10	75
Total	3.920	688	4.608	273	10	283

3.3.2. Intervalo de migración

La mediana del intervalo de migración fue 2 años (rango intercuartílico [RI] = 2-3 años, rango = 1-6 años, n = 688) y la media, 2,4 años (Fig. 3.1). Sólo el 1,2% de las tortugas recapturadas regresaron a anidar al año siguiente, el 64,9% a los 2 años y el 27,0% a los 3 años. Tres tortugas marcadas en Boavista fueron recapturadas en años posteriores en Sal, y cinco marcadas en Sal se vieron posteriormente en Boavista.

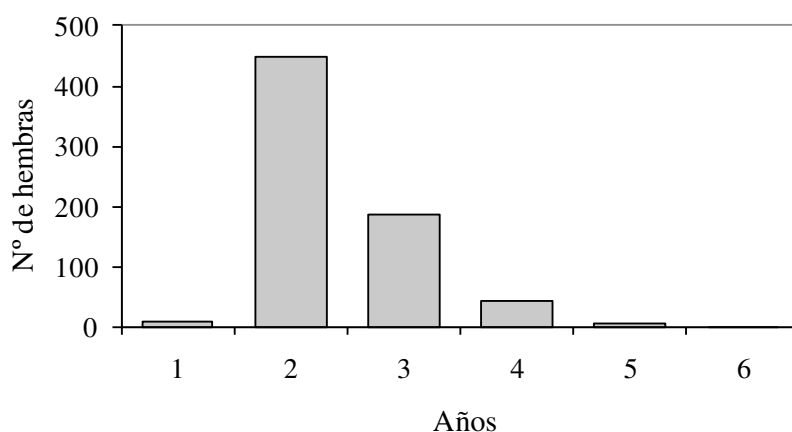


Figura 3.1. Histograma de frecuencias del intervalo de migración.

3.3.3. Periodo entre puestas y frecuencia

El número medio de días transcurridos entre dos anidaciones consecutivas (o intentos de anidación de distintas puestas) de una misma tortuga durante una temporada fue de $15,0 \pm 1,8$ días (media $\pm$ DT; rango = 9-20, $n = 1.140$) (Fig. 3.2). Se encontraron 6 tortugas que anidaron en las islas de Sal y Boavista en una misma temporada. El menor intervalo registrado en estos casos fue de 14 días.

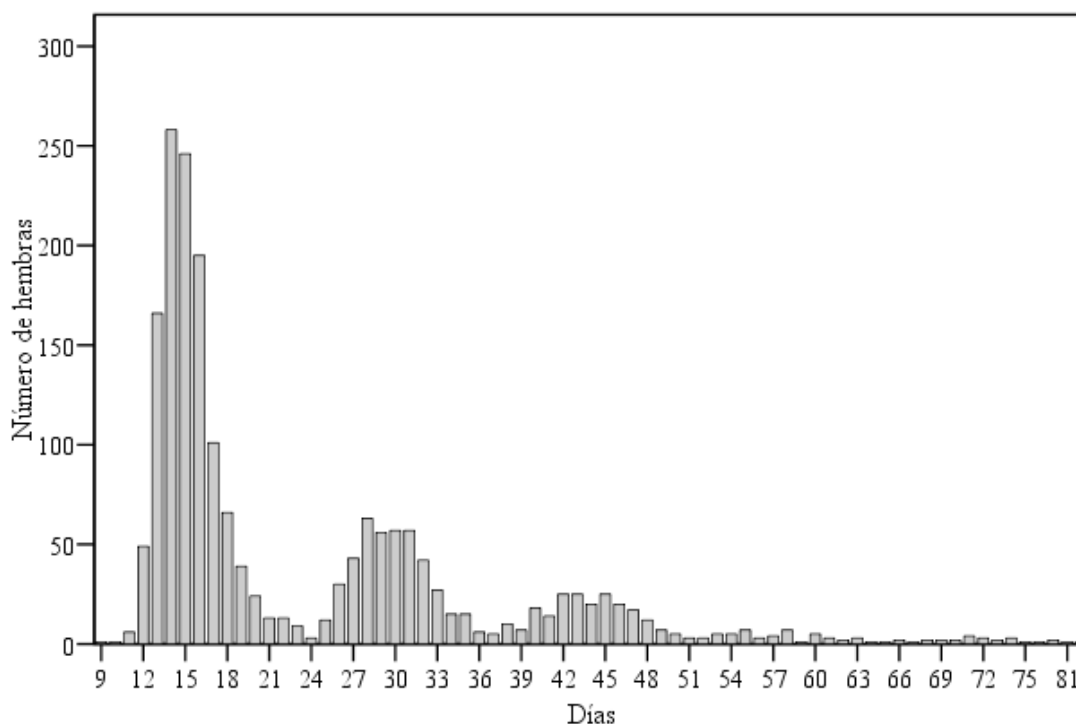


Figura 3.2. Distribución de frecuencias del intervalo de puesta de las tortugas bobas que anidaron en Boavista entre los años 1998 y 2004. El gráfico incluye todos los valores ≥ 9 días.

El rango de FPO fue de 1-6 nidos/hembra (Fig. 3.3); el valor de la mediana, 1 año (RI = 1-2, n = 4.611); y la media, 1,4 nidos/hembra. El rango de FPE fue de 1-7 nidos/hembra; la mediana, 1 año (RI = 1-2, n = 4.611); y la media, 1,6 nidos/hembra.

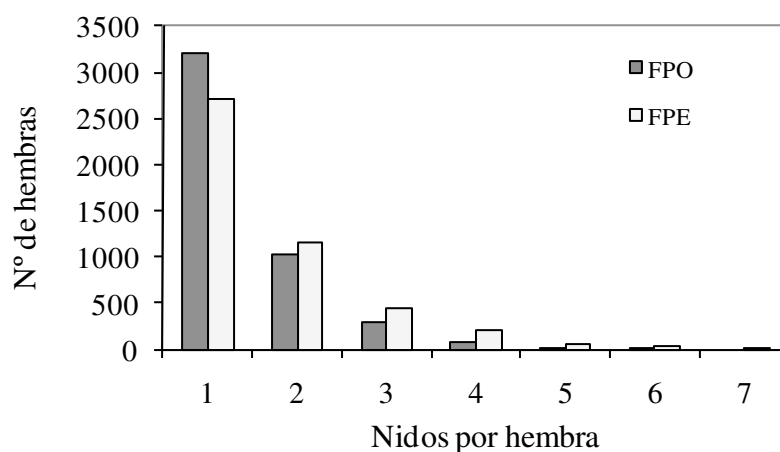


Figura 3.3. Distribución de las frecuencias observadas (FPO) y estimadas (FPE) del número de nidos por hembra y por estación para la tortuga boba en la isla de Boavista.

3.3.4. Profundidad de los nidos

Los huevos dentro de los nidos se localizaron entre una profundidad superior media de 27,9 cm (DT = 6,9; rango = 3,0-43,0; n = 177 nidos) y una profundidad inferior media de 47,9 cm (DT = 8,1; rango = 29,0-96,0; n = 177 nidos).

3.3.5. Tamaño de puesta

En la Tabla 3.4 se muestran los tamaños de puesta medios por año y los obtenidos en cada uno de los siete periodos en los que se dividió cada temporada. No se han incluido aquellos nidos del año 2000 en los que el tamaño de puesta se calculó desenterrando los huevos (método 1).



Tabla 3.4. Tamaño medio de las puestas (tamaño muestral) en cada año y periodos en los que se dividieron las estaciones reproductoras. Junto al año se indica el método de conteo para los nidos considerados en la tabla (apartado 3.2.2.). El asterisco indica periodo en el que se utilizaron los métodos 2 y 3. Los lugares sin datos corresponden a periodos no muestreados.

	Periodo	1998 (1)	1999 (1)	2000 (2)	2001 (2)	2002 (2)	2003 (4)	2004 (4)
18 jun - 01 jul	1	-	-	-	-	-	103,2 (6)	92,6 (8)
02 jul - 15 jul	1	-	115,0 (2)	96,0 (2)	79,4 (7)*	83,2 (5)	94,1 (13)	91,1 (34)
16 jul - 29 jul	2	93,1 (14)	101,7 (32)	83,6 (51)	79,9 (56)*	87,9 (108)	86,4 (36)	84,9 (77)
30 jul - 12 ago	3	95,2 (18)	94,5 (86)	88,9 (31)	84,6 (42)	84,1 (80)	89,2 (60)	84,3 (72)
13 ago - 26 ago	4	87,0 (18)	92,0 (82)	83,0 (27)	81,3 (39)	83,2 (93)	84,8 (64)	80,9 (91)
27ago - 09 sep	5	90,5 (11)	87,8 (71)	73,7 (39)	75,5 (62)	81,2 (63)	86,3 (21)	78,2 (34)
10 sep - 23 sep	6	76,8 (6)	85,0 (58)	71,7 (31)	74,5 (36)	74,5 (59)	82,1 (33)	73,1 (28)
24 sep - 07 oct	7	-	81,5 (13)	72,1 (31)	70,5 (20)	74,8 (31)	78,3 (35)	72,7 (27)
08 oct - 21 oct	7	-	-	73,0 (8)	-	-	69,6 (5)	-
Total		90,2 (67)	91,2 (334)	78,9 (220)	78,3 (262)	82,5 (439)	85,5 (273)	82,1 (371)

3.3.5.1. Tamaño de puesta año 1999

El análisis de la varianza indicó la existencia de diferencias significativas en el tamaño de puesta de los diferentes periodos ($F_{6, 337} = 6,360$, $p\text{-valor} = 0,000$). En la Figura 3.4 se observa como los valores medios van disminuyendo al avanzar la estación, y como estas diferencias fueron significativas entre los periodos más distantes e incluso entre algunos periodos consecutivos (2 y 3).

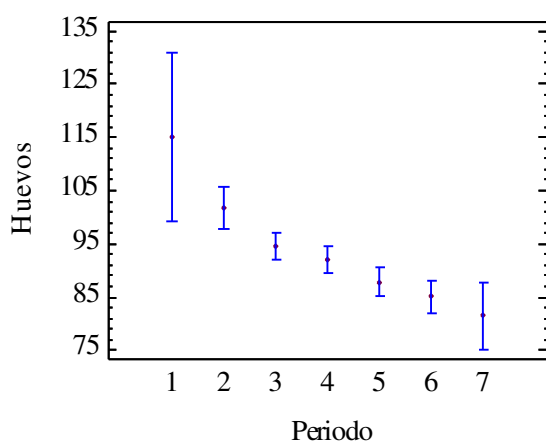


Figura 3.4. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo del año 1999.



La diagnosis del modelo permitió aceptar la distribución normal de los residuos (Kolmogorov-Smirnov test: $Z = 0,932$, $p\text{-valor} = 0,350$) y la igualdad de varianzas (Levene test = 1,658, $p\text{-valor} = 0,131$).

3.3.5.2. Tamaño de puesta años 2000, 2001 y 2002

En el segundo grupo de análisis, el ANOVA utilizado para comparar los tamaños de las puestas, no encontró diferencias significativas entre años ($p\text{-valor} > 0,05$), pero sí entre los diferentes periodos en los que se dividieron las temporadas ($p\text{-valor} < 0,05$) (Tabla 3.5, Fig. 3.5 y 3.6). La interacción no resultó significativa ($p\text{-valor} > 0,05$) indicando que las variaciones entre los periodos fueron similares en los diferentes años. En la Figura 3.5 se observa cómo a partir del tercer periodo los valores medios del tamaño de puesta disminuyeron y, al igual que lo observado en el año 1999, estas diferencias fueron significativas entre los periodos más distantes, e incluso entre algunos periodos consecutivos (4 y 5). En la interpretación de estos resultados hay que tener en cuenta dos hechos que podrían estar afectando a los resultados obtenidos en los periodos 1 y 2. En primer lugar, el tamaño muestral en el periodo 1 del año 2000 fue muy pequeño ($n = 2$) y, por otro lado, en los periodos 1 y 2 del año 2001 algunas hembras se marcaron mientras ponían los huevos. Este hecho podría haberlas perturbado y consecuentemente haber provocado un final prematuro del proceso de puesta causando tamaños de puesta menores.

Tabla 3.5. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tamaño de puesta considerando como factores el año, el periodo y la interacción entre ambos, para las temporadas 2000-2002.

Fuentes de variabilidad	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Varianza	F	p - valor
Año	1068,15	2	534,07	2,23	0,1080
Periodo	19593,60	6	3265,60	13,63	0,0000
Año x Periodo	3598,82	12	299,90	1,25	0,2424
Residual	215593,00	900	239,55		
Total	242254,00	920			

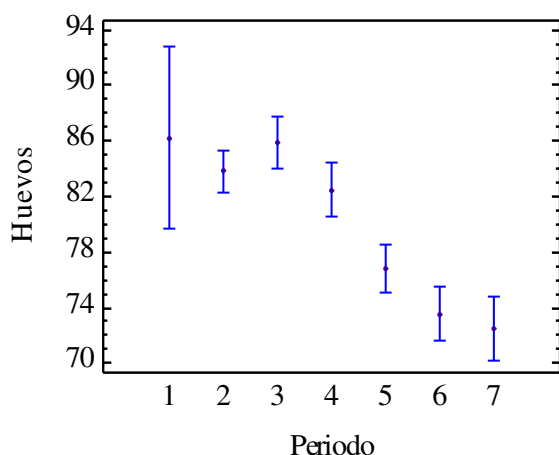


Figura 3.5. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo. Datos combinados para los años 2000, 2001 y 2002.

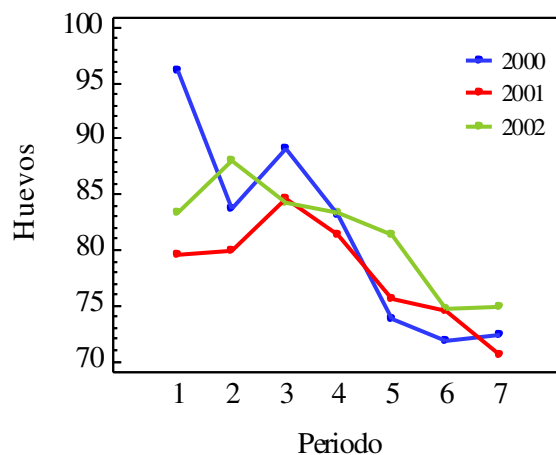


Figura 3.6. Tamaños de puesta medios representado según la interacción de los factores año y periodo. Cada línea representa los resultados de un año de estudio (2000, 2001 y 2002).

La diagnosis del modelo permitió aceptar la distribución normal de los residuos (Kolmogorov-Smirnov test: $Z = 0,668$, $p\text{-valor} = 0,764$) y la igualdad de varianzas (Levene test = $0,680$, $p\text{-valor} = 0,848$).

3.3.5.3. Tamaño de puesta años 2003 y 2004

En el tercer grupo de análisis, el ANOVA encontró diferencias significativas entre los tamaños de puesta de los años 2003 y 2004 ($p\text{-valor} < 0,05$) y, al igual que en los análisis de los grupos anteriores, también entre periodos ($p\text{-valor} < 0,05$) (Tabla 3.6, Fig. 3.7 y 3.8). La interacción tampoco resultó significativa ($p\text{-valor} > 0,05$). En estos años, sin embargo, las puestas del primer periodo fueron significativamente mayores que todas las demás (Fig. 3.7). A lo largo de las temporadas también se observó una disminución progresiva en los tamaños medios de las puestas a partir de los nidos del tercer periodo y, en general, estas diferencias fueron significativas entre los periodos más distantes, e incluso entre algunos periodos consecutivos (3 y 4). La diferencia de medias entre los nidos del primer y último periodo fue de 19,1 huevos/nido.



Tabla 3.6. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tamaño de puesta considerando como factores el año, el periodo y la interacción entre ambos, para las temporadas 2003 y 2004.

Fuentes de variabilidad	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Varianza	F	p - valor
Año	3765,86	1	3765,86	18,33	0,0000
Periodo	14592,63	6	24,32,11	11,84	0,0000
Año x Periodo	727,65	6	121,28	0,59	0,7384
Residual	129470,64	630	205,51		
Total	147489,78	643			

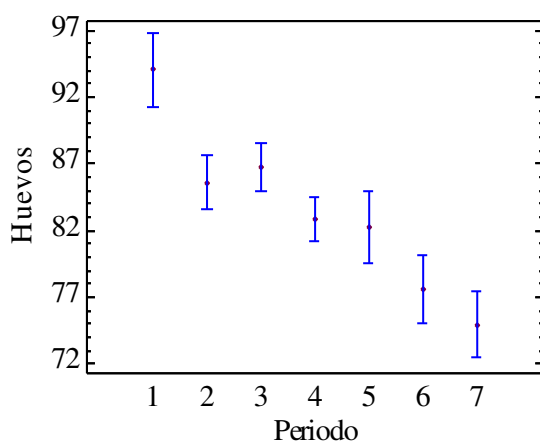


Figura 3.7. Representación de los tamaños de puesta medios e intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) para cada periodo. Datos combinados para los años 2003 y 2004.

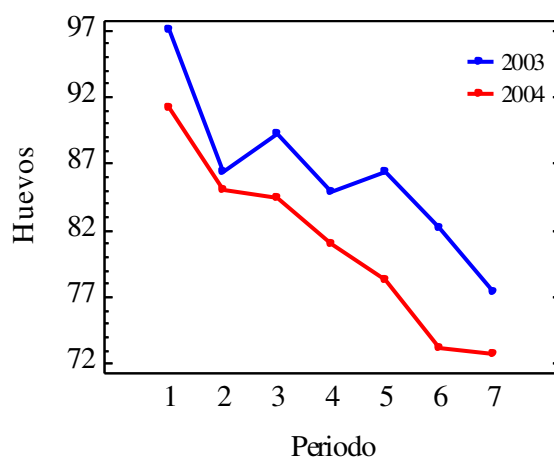


Figura 3.8. Tamaños de puesta medios representado según la interacción de los factores año y periodo. Cada línea representa los resultados de un año de estudio (2003 y 2004).

La diagnosis del modelo permitió aceptar la distribución normal de los residuos (Kolmogorov-Smirnov test: $Z = 1,214$, $p\text{-valor} = 0,105$) y la igualdad de varianzas (Levene test = $0,922$, $p\text{-valor} = 0,530$).

3.3.6. Comparación de las dos metodologías usadas en el 2000

La comparación de las dos metodologías usadas en el año 2000 no encontró diferencias significativas ($t_{185} = 1,6799$, $p\text{-valor} > 0,05$) entre los tamaños de puesta contados al desenterrar los huevos (método 1: media $\pm$ DT = $89,2 \pm 17,3$ huevos/nido, rango = 34-141, $n = 78$), y los que se contaron durante la fase de puesta, mientras los



huevos salían de la cloaca (método 2: media $\pm$ DT = 85,0 $\pm$ 16,9 huevos/nido, rango = 24-143, n = 109).

3.3.7. Tamaño de hembra y tamaño de puesta

Las Figuras 3.4-3.8 muestran una tendencia aproximadamente lineal decreciente en el tamaño de puesta conforme avanza el periodo. En los diferentes años el perfil es similar, desplazándose hacia arriba o hacia abajo, de manera que hay años con mayores tamaños de puesta y otros con menores. Estos resultados sugirieron el uso de un modelo del análisis de la covarianza para estudiar la relación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la puesta.

El primer modelo lineal creado (modelo 1) obedece a la forma descrita a continuación, donde se asume un efecto constante del periodo y de LCC:

$$\text{Tamaño de puesta} = \beta_0 + \beta_{\text{Año}} + \beta_1 \text{ LCC} + \beta_2 \text{ periodo}$$

Mediante este modelo se encontró relación lineal significativa entre el tamaño de puesta y el conjunto de variables respuesta ($F_{7,1347} = 72,32$, p-valor = 0,000). El coeficiente de ajuste (R^2) obtenido fue 0,267. Los coeficientes estimados se muestran en la Tabla 3.7.

Tabla 3.7. Estimación de los parámetros. LCC: longitud curva del caparazón, t: valor del estadístico, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico.

Parámetro	Coeficiente	Error típico	t	p - valor	Intervalos de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
Intesección	2,67	8,0183	0,33	0,7390	-13,06	18,40
LCC	1,22	0,096	12,73	0,0000	1,03	1,41
Periodo	-2,72	0,2223	-12,23	0,0000	-3,15	-2,28
Año = 1999	0,00					
Año = 2000	-10,62	1,3472	-7,88	0,0000	-13,27	-7,98
Año = 2001	-13,63	1,298	-10,50	0,0000	-16,17	-11,08
Año = 2002	-8,32	1,2302	-6,76	0,0000	-10,74	-5,91
Año = 2003	-6,52	1,3585	-4,80	0,0000	-9,19	-3,86
Año = 2004	-10,24	1,2361	-8,28	0,0000	-12,67	-7,82



Según los parámetros obtenidos, manteniendo el resto de condiciones iguales, el tamaño de puesta disminuyó por término medio 2,7 huevos en cada periodo. En cuanto al tamaño de la hembra, por cada centímetro adicional de longitud curva del caparazón, las tortugas pusieron una media de 1,2 (intervalo de confianza al 95% = 1,0-1,4) huevos más. Asimismo, para cada año, se muestra la variación con respecto al año 1999. En los años 2000 y 2001 el número de huevos por puesta descendió significativamente respecto a 1999, entre 10,6 y 13,6 huevos por término medio; esta diferencia fue menos acusada en los años 2002 y 2003 (8,3 y 6,5 huevos), y volvió a incrementarse en el año 2004 (10,2 huevos). Estas diferencias podrían obedecer a los diferentes métodos de recuento del número de huevos, ya que el modelo ha considerado constantes el efecto del tamaño de la hembra y el del periodo en todos los años.

El ajuste del modelo se realizó eliminando el 1% de los valores extremos del tamaño de puesta, de esta forma se consiguió la validación del modelo (normalidad: test de Shapiro-Wilk: $W = 0,99$, p-valor = 0,0829; homocedasticidad: test de Bartlett: $K_5 = 2,34$, p-valor = 0,0828).

Se creó también un segundo modelo en el que, en lugar de utilizar como variable de tamaño el LCC, se usó la primera componente principal, obtenida a partir de las variables LCC, ACC (anchura curva del caparazón), LRC (longitud recta del caparazón) y ARC (anchura recta del caparazón). El coeficiente de ajuste (R^2) fue 0,279, valor muy similar al obtenido en el modelo anterior. Puesto que resulta más fácil de interpretar el efecto de LCC que el de la componente principal se optó por el primero.

Se ajustó además un tercer modelo más complejo en el que se permitió que el efecto difiriera entre periodos, ajustando un modelo distinto a cada periodo. En este caso el R^2 fue 0,272. El test de Wald, usado para la comparación con el modelo 1, no encontró diferencias significativas (p-valor = 0,053) y además el valor del coeficiente para LCC fue muy similar al obtenido en el modelo simple.

Los resultados obtenidos en el modelo 1 indican que el año y el periodo explican parte de la variabilidad del tamaño de las puestas y que existe relación lineal entre el tamaño de la hembra (LCC) y el tamaño de las puestas. Puesto que se ha encontrado que



conforme las estaciones fueron avanzando el tamaño de las puestas fue disminuyendo, una explicación a esta disminución podría ser que cada hembra va poniendo menos huevos por nido a lo largo de una estación, o que según la estación avanza se van incorporando hembras de menor tamaño que ponen puestas más pequeñas.

Referente a esta segunda hipótesis no se encontraron evidencias de que el tamaño de las hembras variase entre periodos (test de Kruskal-Wallis: $H = 8,35$, $p\text{-valor} = 0,214$) ni que cambiase entre años (test de Kruskal-Wallis: $H = 8,55$, $p\text{-valor} = 0,128$). La interacción tampoco resultó significativa (test de Kruskal-Wallis: $H = 45,97$, $p\text{-valor} = 0,2736$).

3.4. Discusión

3.4.1. Hembras marcadas

No se puede asegurar que las 3.920 tortugas marcadas durante el estudio correspondan a individuos diferentes, como cabría esperar. Es un hecho conocido que la pérdida de marcas externas ocurre con frecuencia en las tortugas marinas (Balazs 1999, Limpus 1992). En este trabajo, un individuo ha sido considerado como una tortuga nueva si en el momento de ser observado carecía de identificación. Esto incluye a las tortugas que no se han visto previamente y, lamentablemente, aquéllas que, aunque marcadas anteriormente, han perdido todas sus marcas, o bien, las que conservando como única marca el microchip, éste no pudo ser detectado por avería o falta del lector necesario para la detección de este dispositivo.

Entre las ventajas del uso de las anillas cabe destacar el reconocimiento de los individuos por cualquier observador, bajo coste y su utilidad fuera de las playas de estudio. Como inconveniente hay que mencionar que la pérdida de las anillas da lugar a resultados erróneos, al identificar individuos previamente marcados como individuos nuevos. Además, pueden ocasionar desgarros en los tejidos donde se aplican. Los microchips, por el contrario, son más costosos ya que además del propio microchip deben adquirirse los lectores y las baterías. Fuera de las playas de estudio, los microchips no son accesibles para cualquier persona que encuentre al animal, y sólo



podría ser identificado por alguien que tuviera un lector compatible. La principal ventaja de estas marcas internas es que resultan muy duraderas, quizás tanto como la propia vida del animal, a pesar de que algunos autores han citado la migración ocasional a otras zonas del cuerpo (Balazs 1999). De cualquier forma, deben ser los propios investigadores los que evalúen las ventajas de las marcas en sus estudios y utilizar aquéllas que mejor se adapten a sus objetivos y posibilidades.

3.4.2. Frecuencia de puesta, intervalos de puesta e intervalo de migración

La tortuga boba en Boavista, como ocurre en otras áreas de puesta, anida varias veces en una temporada. El rango de frecuencia de puesta obtenido en nuestro estudio (1-6 nidos/hembra) coincide con los encontrados en Australia (Hughes 1974), Carolina del Sur (Talbert *et al.* 1980) y Florida (Lund 1986). El valor medio (1,4 nidos/hembra) se encuentra por debajo de los observados en otras poblaciones (2-4 nidos/hembra) (Hughes 1974, Talbert *et al.* 1980, Ehrhart 1995; Richardson y Richardson. 1982, Iwamoto *et al.* 1985). Este valor tan bajo, posiblemente se deba a que, aunque las hembras salieron más veces, no fueron vistas. Estas salidas incluirían las que se podrían haberse producido en las playas de estudio, en otras playas de la isla, e incluso en otras islas del archipiélago, como demuestran las seis tortugas que se registraron en las islas de Sal y Boavista en una misma temporada. Un muestreo más exhaustivo permitiría que este valor se aproximara más al real. El valor exacto posiblemente no pueda llegar a conocerse, al menos a partir de la metodología del marcaje, al tratarse de playas con elevada densidad de salidas, ya que el número de observadores necesario para registrarlas todas sería demasiado elevado y, posiblemente, se provocarían alteraciones en el comportamiento de las hembras.

El promedio del tiempo transcurrido entre dos puestas sucesivas de una misma tortuga en la misma temporada (15,0 días) en Boa Vista, se encuentra dentro del rango de medias de 13-17 días descrito para esta especie (Hughes 1982, Bjørndal *et al.* 1983, Limpus 1985, Miller 1997).



El promedio del intervalo de migración (2,4 años) se aproxima a los valores más frecuentes para la tortuga boba, entre 2,5 y 3,5 años (Richardson *et al.* 1978, Hughes 1982, Bjorndal *et al.* 1983, Limpus 1985). La mayoría de las hembras regresan de nuevo a la zona de puesta dos años después, seguido por las que vuelven a los tres años. Valores superiores deben ser tratados con precaución, ya que se podría haber producido una migración intermedia sin que los individuos hayan sido observados, o hayan sido tratados como hembras marcadas por primera vez al haber perdido todas sus marcas.

3.4.3. Variación interestacional del tamaño de las puestas

Estudios realizados en Chipre (Broderick *et al.* 2003) no encontraron variaciones en el tamaño de las puestas entre temporadas, considerando para cada hembra el valor medio de todas sus puestas en cada año. Los resultados de Frazer y Richardson (1985b) en Little Cumberland Island, EE.UU., indicaron que los tamaños medios anuales de las puestas diferían significativamente en sólo 2 de los 19 años consecutivos estudiados, distanciados 13 años. En este estudio no se ha podido asignar a las hembras sus respectivas puestas debido a las numerosas salidas no registradas, pero en el tercer grupo de análisis (temporadas 2003 y 2004) los tamaños de puesta medios resultaron significativamente diferentes en estos dos años. Por el contrario, en el segundo grupo de análisis (temporadas 2000, 2001 y 2002) no se encontraron evidencias de diferencias entre las medias anuales. El menor tamaño de puesta medio se obtuvo en el año 2001 (78,3 huevos/nido). Aunque esta diferencia no resultó significativa, hay que señalar que en este año, al principio de la temporada, algunas tortugas fueron marcadas durante el proceso de puesta. Las puestas en los dos primeros periodos de este año (periodo 1: 79,4 huevos/nido; periodo 2: 79,9 huevos/nido) fueron las menores si las comparamos con estos mismos periodos del resto de temporadas (Tabla 3.4). Desgraciadamente no se anotaron los nidos correspondientes a estas tortugas, y en la muestra están incluidos los de ambas metodologías, pero el menor valor medio podría deberse a este hecho. Algunas hembras dejaron de poner huevos cuando fueron marcadas (obs. pers.), por lo que se desaconseja el momento de la puesta para colocar las marcas.

Por otro lado, el análisis de la covarianza (usado para estudiar la relación del tamaño de la hembra con el de las puestas) encontró diferencias significativas en las



puestas al comparar cada año con 1999. Las metodologías empleadas fueron distintas y esta podría ser, al menos una de las causas de estas diferencias. Las puestas resultaron significativamente mayores en 1999, año en el que los huevos se contaron tras ser desenterrados. Sin embargo, la comparación de las dos metodologías (conteo desenterrando huevos frente a conteo mientras los huevos salen de la cloaca) que se usaron en el año 2000, no encontró diferencias significativas en las medias para los tamaños muestrales considerados. Sin embargo, los llamativos resultados del año 1999, podrían hacer dudar de que ambos métodos resulten similares, por lo que un nuevo estudio, en el que se volvieran a comparar las metodologías, incluyendo además la del conteo con la mano, permitiría testar como afecta cada una al número de huevos contados.

La relación entre el tamaño de las hembras y el de las puestas podría explicar las variaciones interanuales de esta segunda variable si en los años con puestas mayores hubiesen anidado hembras con tallas mayores. Sin embargo, los tamaños de las hembras fueron similares en todos los años. Estas variaciones podrían estar relacionadas con la energía acumulada en las zonas de alimentación, donde las hembras se preparan para la próxima reproducción. De manera que las reservas, además de condicionar que una hembra se reproduzca o no en una determinada temporada (Miller *et al.* 2003), en el primer caso, también condicionaría su tamaño de puesta. Así, en los años en los que la dieta haya sido más pobre se dispondría de menos energía para destinar a la reproducción y consecuentemente las puestas serían de menos huevos.

3.4.4. Variación intraestacional del tamaño de las puestas

El tamaño de las puestas fue disminuyendo conforme cada estación reproductora fue avanzando. Resultados similares se encontraron en Carolina del Sur (Cadwell 1959) y suroeste de Florida (LeBuff y Beaty 1971), aunque estos estudios se realizaron con tamaños muestrales muy pequeños y no presentan test estadísticos (Frazer y Richardson 1985a). Por el contrario, Ehrhart (1980) no encontró ninguna tendencia en Merrit Island, Florida; y Frazer y Richardson (1985a) encontraron en Little Cumberland Island, Georgia, que las puestas disminuían sólo al final de la temporada, y señaló que esto no reflejaba un continuo descenso durante la estación. Algunos estudios, como los



realizados en las islas Captiva y Sanivel (LeBuff 1969), Florida, y en Grecia (Hays y Speakman 1991), han analizado las diferentes puestas de una misma hembra en una estación, y no han encontrado variaciones en los tamaños de las sucesivas puestas. Broderick *et al.* (2003) encontraron en Chipre que las puestas primera, segunda, tercera y cuarta de cada hembra eran muy similares, y que la quinta era un 38% más pequeña que la primera. Frazer y Richardson (1985a) también hicieron este estudio y encontraron diferentes resultados: tendencia a disminuir o ninguna tendencia, según el número de nidos asignados a cada hembra, y concluyeron que la mayoría de la variación en el tamaño de las puestas ocurre entre hembras más que en el propio individuo, es decir, más que entre las diferentes puestas de una misma hembra.

En Boavista el tamaño de las hembras explicó parte de la variabilidad encontrada en el tamaño de las puestas. Se podría pensar que si en cada periodo las hembras han puesto sólo un nido, las disminuciones de los tamaños de las puestas encontradas en los siguientes periodos se deban a que cada hembra va poniendo cada vez nidos con menos huevos en una estación reproductora. Otra posibilidad podría ser que tal variación no se produjera a nivel individual, y que conforme avanza la estación se van incorporando hembras más pequeñas, cuyos tamaños de puesta son menores, sin tener que producirse variaciones a nivel individual. Sin embargo, el análisis realizado no encontró diferencias en los tamaños de las hembras en los diferentes periodos, por lo que parece más razonable pensar que las variaciones entre periodos se producen a nivel individual, y que las hembras van poniendo puestas de menor tamaño conforme la estación avanza. La explicación a esta supuesta variación individual podría ser el agotamiento progresivo de las reservas durante el transcurso de la estación de anidación (Broderick 2003), ya que los huevos terminan de formarse mientras la hembra permanece en la zona de anidación donde no suelen ingerir alimento.

Por otro lado, aunque la tendencia general es el descenso en el tamaño de puesta a lo largo de la estación, se encontró que en el periodo 3 en los grupos de años 2000-2002 y 2003-2004 se producía un aumento respecto al periodo anterior, aunque no significativo, en el tamaño de puesta. Estos aumentos también se observaron en otros periodos (entre el 2 y 5 según años). Una posible causa podría deberse al efecto de la incorporación durante estos periodos de nuevas hembras. Ya que la distribución de



nidos no resulta uniforme durante la temporada, las hembras se van incorporando durante la estación, de manera que en un mismo periodo habría puestas que corresponderían, por ejemplo, a la tercera de una hembra, pero para otra sería la primera, siendo esta puesta de mayor tamaño, de manera que cuando fueran más las hembras que realizan una puesta más temprana en un determinado periodo, su efecto se podría hacer más patente en los valores medios.

Posiblemente, estudios con mayor intensidad de muestreo permitirán disponer de datos suficientes para asignar a cada hembra sus nidos, y ayudaran a entender a que se debe la disminución progresiva estacional del tamaño de las puestas, y como la incorporación progresiva de las hembras podría contribuir a estos resultados.

3.4.5. Tamaño de puesta en diferentes poblaciones y estrategias reproductoras

La relación entre el tamaño de las hembras y sus tamaños de puesta han sido tratados en numerosos estudios a nivel interpoblacional. En poblaciones donde las hembras son grandes (LCC medio 90-105 cm) sus puestas también lo son: 109,6 huevos/nido en Florida (Tiwari y Bjorndal 2000), 120,6 huevos/nido en Carolina del Sur (Pinckney 1990), 130,5 huevos/nido (Tiwari y Bjorndal 2000) en Brasil y 105,3 huevos/nido en Sudáfrica (Hughes 1974). En Grecia, Chipre y Cabo Verde anidan tortugas de tamaños menores. En Chipre se encuentran las hembras reproductoras más pequeñas (LCC = 73,4 cm) y sus puestas son las menores conocidas (70,0 huevos/nido) (Broderick y Godley 1996). En esta población se ha registrado la mayor frecuencia de intervalo de migración de un año, y esto podría indicar una compensación reproductora en la que estas pequeñas hembras ponen puestas pequeñas en una estación, pero con un intervalo de migración más corto (Broderick *et al.* 2003). Por otro lado, en Grecia encontramos que, aunque las hembras también son pequeñas (LCC = 80,4 cm), los tamaños de las puestas son grandes (100,2 huevos/nido) (Margaritoulis, 1982). La estación de anidación es más corta en latitudes mayores, y en el caso de Grecia se extiende sólo de junio a agosto. Las tortugas marinas requieren de un periodo de aproximadamente dos semanas, entre sucesivas puestas, para que los huevos maduren, por lo que una forma de compensar las pocas puestas que se pueden poner en una



estación corta sería poner puestas de mayor tamaño (Tiwari y Bjorndal 2000). Las hembras de Cabo Verde son también pequeñas ($LCC = 81,7$ cm), al igual que sus puestas (83,6 huevos/nido). El intervalo de migración de un año, en este caso, no supera el 1,2%, por lo que no es una estrategia presente en esta población. Actualmente no disponemos de datos representativos del número de nidos por hembra en un año, pero puesto que la estación reproductora en este archipiélago se extiende desde de junio a octubre, es posible, que durante este periodo, cada hembra anide más veces que las de Grecia, aunque las puestas sean de menor tamaño, ya que las hembras de Cabo Verde no necesitarían ajustar su potencial reproductor a una estación reducida.

Capítulo 4

TIEMPO DE INCUBACIÓN Y RAZÓN DE SEXOS



Capítulo 4

Tiempo de incubación y razón de sexos

4.1. Introducción

Las tortugas marinas, como muchos otros reptiles, presentan diferenciación sexual determinada por la temperatura (TSD *temperature-dependent sex determination*), es decir, el sexo de los neonatos dependerá de la temperatura a la que se incuben los huevos durante el periodo termosensible (ver revisiones en Raynaud y Pieau 1985, Ewert y Nelson 1991; Janzen y Paukstis 1991), correspondiendo éste al segundo tercio de la incubación (Yntema y Mrosovsky 1982). Existe una temperatura teórica constante que produce 50% de neonatos de cada sexo, y que se denomina temperatura pivotante; en las tortugas marinas, temperaturas más frías producen más machos, mientras que temperaturas más cálidas producen más hembras (Mrosovsky y Pieau 1991).

En condiciones naturales, el ambiente donde se desarrollan los huevos no es tan estable como en las incubadoras donde se llevan a cabo los experimentos. Aunque el sustrato en la playa sufre menos variaciones térmicas a la profundidad a la que se encuentran los nidos (en comparación con la temperatura del ambiente o de la arena en contacto con la superficie), los huevos también se ven sometidos a algunas fluctuaciones (Matsuzawa *et al.* 2002). Los cambios climatológicos interanuales y



estacionales producen fluctuaciones en la temperatura de la arena, que afectan a su vez al nido, lo que se puede traducir en diferencias en la proporción o razón de sexos de los neonatos (Mrosovsky *et al.* 1984, Baptistotte *et al.* 1999, Matsuzawa *et al.* 2002). Además, se han identificado otros factores que pueden influir en la temperatura de la arena: el color, la presencia de vegetación, las precipitaciones y la profundidad del nido (Morreale *et al.* 1982, Godfrey *et al.* 1996, Hays *et al.* 2001, Houghton y Hays 2001), siendo los nidos más superficiales los que quedarían expuestos a mayores variaciones térmicas y, generalmente, a mayores temperaturas (Morreale *et al.* 1982, Mrosovsky y Provancha 1992).

Dentro del propio nido, a su vez, los factores citados pueden afectar más o menos a los huevos dependiendo de la profundidad a la que se encuentra cada uno y a su posición dentro de la puesta. Existe un gradiente de temperatura debido a la localización vertical de los huevos, siendo los de la parte superior los expuestos a valores mayores y los de la parte inferior, a menores (Kaska *et al.* 2006).

Otro factor causante de cambios térmicos en el nido es el calor metabólico producido por los huevos durante la incubación, y que se manifiesta como un aumento de la temperatura debido al desarrollo de los embriones (Mrosovsky e Yntema 1980). A medida que la incubación avanza, aumenta la temperatura del nido en comparación con la del sustrato a la misma profundidad (Mrosovsky e Yntema 1980, Godfrey *et al.* 1997, Broderick *et al.* 2001b). Este calor metabólico puede variar dependiendo del tamaño de la puesta y del número de embriones en desarrollo (Broderick *et al.* 2001b, Kaska *et al.* 2006), y no se distribuye de manera uniforme por todo el nido, siendo mayor en el centro (Godfrey *et al.* 1997). A pesar de que tradicionalmente se aceptaba que este calor no influía en la determinación del sexo, por ser insuficiente ($< 1\text{ }^{\circ}\text{C}$) en el momento en el que el sexo queda determinado (Mrosovsky e Yntema 1980), posteriormente, algunos autores han argumentado que sí podría tener consecuencias en el sexo de la progenie (Baptistotte *et al.* 1999, Broderick *et al.* 2001b).

Ante este sistema de determinación del sexo potencialmente variable, los investigadores se han preguntado por el valor adaptativo de la TSD y han propuesto, como primer paso para comprender este mecanismo, la necesidad de conocer la razón



de sexos natural en las poblaciones de tortugas marinas (Mrosovsky e Yntema 1980, Mrosovsky 1994). Según la teoría de Fisher (1930) sobre la proporción de sexos, cuando en una especie los costes de producir machos y hembras son los mismos, la razón se estabilizará en 1:1, una vez finalizados los cuidados parentales. En las tortugas marinas, después de que la hembra haya tapado el nido, los huevos no reciben cuidados (Carr y Hirth, 1961), y el sexo se determina durante el periodo termosensible de la incubación, por lo que los costes de producir machos y hembras deberían ser similares o iguales (Marcovaldi *et al.* 1997). El momento de la eclosión fue propuesto para evaluar la proporción de sexos, por ser el más práctico y cercano a cuando la madre abandona la puesta (Mrosovsky *et al.* 1984).

La determinación del sexo en los neonatos de tortugas marinas no es una tarea sencilla, ya que los caracteres sexuales secundarios no aparecen hasta que los individuos están próximos a alcanzar la madurez sexual (Dodd 1988). El método más generalizado para sexar a los recién nacidos es el análisis histológico de las gónadas previo sacrificio de los animales. Esta técnica resulta invasiva y costosa, porque se requieren numerosas muestras de toda la temporada y de varios años para que los resultados sean representativos de la población (Godfrey y Mrosovsky 1999). Mediante la realización de experimentos en laboratorio, se creó una curva que relacionaba las temperaturas de incubación con la razón de sexos de los neonatos (Mrosovsky e Yntema 1980). Por otro lado, varios estudios demostraron que la duración o tiempo de incubación (TI) también está determinada por la temperatura, de manera que temperaturas menores producen incubaciones más largas y viceversa (Bustard y Greenham 1968; Ackerman y Prange 1972; Mrosovsky 1988), por lo que se propuso el uso del TI como un índice para conocer la razón de sexos en los neonatos.

Por tanto, la razón de sexos puede ser calculada de manera directa mediante histología de las gónadas, o puede ser inferida mediante funciones específicas por varios métodos indirectos: (1) registrando la temperatura de la arena a la profundidad de los nidos y aplicando las correcciones del calor metabólico de la masa de huevos. Posteriormente, la proporción de sexos se estima a partir de la curva que relaciona estas dos variables (Broderick *et al.* 2001b, Mrosovsky *et al.* 2009). (2) Convirtiendo el TI en temperatura para, a continuación, estimar la proporción de sexos en función de su



relación con la temperatura (Mrosovsky y Yntema 1980; Standora y Spotila 1985). (3) A partir de funciones que relacionan directamente el TI y la proporción de sexos (Mrosovsky *et al.* 1984, Standora y Spotila 1985). En 1997, Marcovaldi *et al.* publicaron una curva que relacionaba el TI y la proporción de sexos a partir de huevos incubados a temperatura constante en el laboratorio, obtenidos de la población de tortuga boba de Brasil. En el laboratorio, el TI se considera hasta el momento en el que las tortugas salen de huevo, mientras que en las playas de puesta, el final viene marcado por el momento en el que los neonatos salen de la arena. En este segundo caso, la incubación dura más, porque pasan varios días desde que las tortugas salen del huevo hasta que abandonan el nido (Hendrickson 1958, Kraemer y Richardson, 1979). Para ajustar la curva obtenida en el laboratorio a la incubación en los nidos, se creó una nueva curva a la que se añadió un valor medio de 4,1 días (Godfrey y Mrosovsky 1997) para adaptarla a la incubación en las playas de puesta (Fig.4.1). Por tanto, este nuevo método, propuesto para conocer la razón de sexos en los neonatos de una población de tortugas marinas, se resume en cuatro pasos: (1) incubación de huevos en el laboratorio a varias temperaturas constantes, seguido por el cálculo de la temperatura pivotante, determinación del TI pivotante, y creación de una curva que relaciona el TI con la razón de sexos. El sexo de los neonatos se determina, generalmente, por análisis histológico de las gónadas. (2) Ajustar la curva del laboratorio a una curva apropiada para las playas de anidación, donde el TI se ve incrementado por el tiempo que las tortugas permanecen en el nido antes de salir a la superficie. (3) Usar la curva ajustada para convertir el TI en las playas de puesta en los correspondientes valores de razón de sexos (porcentaje de hembras) de los neonatos. Esto debe hacerse dividiendo la estación en diferentes periodos. (4) Calcular la razón global de sexos teniendo en cuenta la proporción de nidos que corresponden a cada periodo, puesto que los nidos no se suelen distribuir de manera uniforme durante toda la estación (Marcovaldi *et al.* 1997).

Mrosovsky *et al.* (1999) testaron el método de Marcovaldi mediante un estudio en el que compararon el sexo de los neonatos obtenido: (1) por una estimación desde el TI (método de Marcovaldi), y (2) mediante histología de las gónadas. Los autores concluyeron que puesto que el método de Marcovaldi está basado en promedios, está diseñado para grupos de nidos o poblaciones, pero no para nidos individuales (ver también Mrosovsky 2000, Mrosovsky *et al.* 2009). Además, propusieron este método

como una medida provisional, más que un método preciso, para obtener una primera aproximación a la razón de sexos en los neonatos. Por otro lado, señalaron que las estimas de dicha razón, calculadas a partir de la curva de Marcovaldi, eran más precisas en incubaciones muy largas o muy cortas, y que en valores intermedios la precisión variaba. Posteriormente, la curva se ha ido modificando a partir de nuevos estudios con la incorporación de más resultados (Godfrey y Mrosovsky 1997; Mrosovsky *et al.* 1999; Godley *et al.* 2001b).

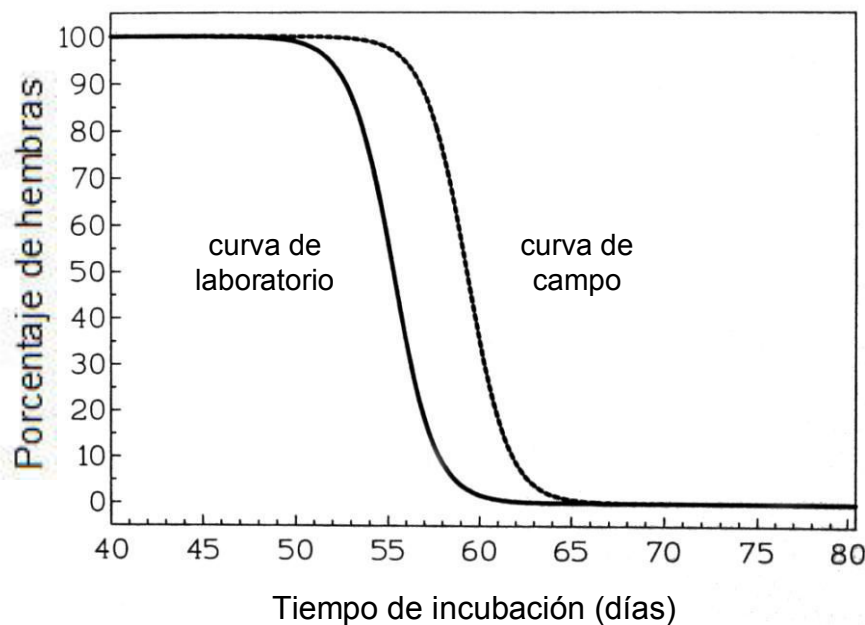


Figura 4.1. Proporción de sexos como una función de la duración de incubación en el campo (curva derecha) derivada de la curva obtenida de huevos de tortuga boba de Brasil incubados a temperatura constante en el laboratorio (curva izquierda). La curva de incubación en el campo ha sido desviada a la derecha 4,1 días para considerar el intervalo entre la eclosión y la salida de los neonatos a la superficie del nido. La duración de la incubación pivotante en el campo fue de 59,3 días (en Marcovaldi *et al.* 1997).

Las temperaturas pivotantes, en las poblaciones de tortuga boba estudiadas, están en torno a los 29 °C: 29,2 °C en Brasil (Marcovaldi *et al.* 1997), 29,0 °C en USA (Mrosovsky 1994), 28,6 °C (Limpus *et al.* 1985) y 28,9 °C (Georges *et al.* 1994) en Australia, 29,3 °C en Grecia (Mrosovsky *et al.* 2002) y 29,7 °C en Japón (Matsuzawa *et al.* 1998). Aunque es posible que existan algunas variaciones entre las poblaciones, los patrones de la TSD parecen ser similares, ya que las temperaturas pivotantes demuestran ser relativamente conservativas, e incluso parte de esta variación podría ser atribuida a causas metodológicas (Mrosovsky *et al.* 2002, Mrosovsky *et al.* 2009). Esto



apoyaría el uso de la curva del paso (2) del método de Marcovaldi para estimar la proporción de sexos en aquellas poblaciones de las que no se dispongan de medios para realizar los pasos (1) y (2), siempre teniendo presente estas consideraciones cuando se discutan los resultados. Esta propuesta fue hecha por Mrosovsky (2000) y la denominó: “Método simple para estimar razones de sexo en poblaciones de neonatos de tortugas marinas”.

Independientemente del método utilizado, en los primeros estudios en playas de anidación de tortuga boba, se encontró en los recién nacidos una fuerte desviación hacia las hembras. En Florida se estimó que se producían 90-95% de hembras (Mrosovsky y Provancha 1989, Mrosovsky y Provancha 1992) y en Brasil 82,5% (Marcovaldi *et al.* 1997). Consecuentemente, surgieron nuevas preguntas entre los investigadores, como por ejemplo: si la desviación era un hecho frecuente entre las poblaciones de esta especie y, por tanto, la teoría de Fisher (1930) debía ser revisada en el caso de especies con TSD (Marcovaldi *et al.* 1997); si los resultados obtenidos podrían deberse a una climatología atípica en los años de muestreo (Mrosovsky y Provancha 1992); si las desviaciones hacia las hembras, encontradas en estas playas, se compensaba con una desviación hacia los machos producidos en otras (Mrosovsky 1980, Baptisotte 1999, Godley *et al.* 2001c); o si se incumplían algunos de los supuestos en los que se basa la teoría de Fisher (Bull y Charnov 1988). Para comprender mejor la proporción de sexos natural en las tortugas marinas, Godley *et al.* (2001b) plantearon la necesidad de extender estos estudios a otras poblaciones, y encontraron que en Chipre, el porcentaje de hembras producidas en la playa de Alagadi era del 89-99%. La proporción de sexos podría estar también desviada hacia las hembras en otras playas del Mediterráneo, aunque en algunos años y en ciertos lugares de Grecia y Turquía, la desviación podría ser hacia los machos (Godley *et al.* 2001c, Zbinden *et al.* 2007).

En este capítulo, (1) se examinó el tiempo de incubación de los nidos de tortuga boba, así como sus variaciones inter- e intraestacionales, durante seis años en tres playas de la isla de Boavista. (2) Con la intención de contribuir al conocimiento de la razón de sexos de los neonatos en las playas de anidación, se realizó una primera estima de este valor a partir del TI. Para ello se utilizó una de las curvas de conversión disponible en la literatura (según propone Mrosovsky 2000), al carecer de datos de laboratorio para

elaborar las curvas propias. (3) A partir de los resultados obtenidos, se discuten los efectos que podría causar la aplicación de ciertas prácticas utilizadas en programas de conservación. (4) Finalmente, se comentan las previsiones de cambio climático para esta región del Atlántico y cómo se podría ver afectada esta población.

4.2. Metodología

4.2.1. Área de estudio

Se seleccionaron tres playas de puesta de la tortuga boba en la isla de Boavista. Las escogidas fueron Calheta, Ervatão y Ponta Cosme (Fig. I.4).

4.2.2. Marcaje y seguimiento de los nidos

Se utilizó para este estudio una muestra aleatoria de 1.405 nidos que se marcaron en las tres playas durante los años 1999 al 2004: 72 en 1999, 82 en 2000, 99 en 2001, 112 en 2002, 432 en 2003 y 608 en 2004. En 2003 y 2004, los nidos se marcaron durante prácticamente toda la temporada de puesta, desde junio a octubre. Las temporadas se dividieron en periodos de 14 días, de manera que cada estación quedó dividida en 8 periodos (Tabla 4.1), y cada nido fue asignado a un periodo según su fecha de puesta. El primer periodo incluye los nidos del 18 de junio al 1 de julio, uno puesto con anterioridad en el año 2003 y dos en el 2004. El octavo periodo incluye los del 28 de septiembre al 7 de octubre, y diez que fueron puestos posteriormente en el año 2003. Entre los años 1999 y 2002 sólo se marcaron nidos de julio y agosto que también se asignaron a sus respectivos periodos.



Foto 4.1. Neonatos retenidos dentro de la rejilla al emerger del nido.



Los nidos se marcaron con una estaca numerada previa búsqueda de los huevos, una vez que la hembra retornaba al mar, o bien a la mañana siguiente. Al cumplirse 45 días de la fecha de puesta (varios días antes de que se esperase la salida de los neonatos a la superficie), se rodearon con una rejilla plástica para que las tortugas quedasen retenidas al salir (Foto 4.1). Durante la noche y al amanecer se revisaron los nidos para anotar cualquier incidencia. Las tortugas encontradas en la superficie fueron contadas y posteriormente liberadas.

4.2.3. Distribución de nidos

Las playas fueron muestreadas al amanecer para contar todos los nidos, casi diariamente, durante las temporadas de 2003 y 2004 (más detalles en Capítulo 1, apartado 1.1.2). Los muestreos diarios se agruparon en los mismos periodos establecidos para el tiempo de incubación, y se calculó la frecuencia relativa de nidos correspondiente a cada periodo. Aunque es posible que no se registrasen algunos nidos del principio de estas dos temporadas, estos debieron ser muy pocos, y en este estudio se ha considerado que los 8 periodos los incluye a todos. En los años 2001 y 2002 también se registraron pero, puesto que faltan los del principio y final de cada estación, no se pudieron calcular las frecuencias relativas de anidación.

4.2.4. Tiempo de incubación

Se asignó a cada nido una noche de puesta, que coincidió con la fecha real para los de antes de la medianoche, y la fecha real menos un día para los posteriores a la medianoche y hasta el amanecer. Con el mismo criterio se asignó a cada nido la/s fecha/s de emergencia (salida del/de los neonato/s a la superficie). En Boavista los neonatos de un nido pueden salir a la superficie durante varios días (emergencia asincrónica), al igual que ocurre en otras poblaciones de tortugas marinas (Witherington *et al.* 1990, Hays *et al.* 1992, Houghton y Hays 2001, Glen *et al.* 2005), por lo tanto, un mismo nido podía presentar diferentes TI. Todas las emergencias observadas en diferentes momentos de una misma noche se han considerado como única, debido a que no se muestreó con suficiente periodicidad como para que la precisión fuese mayor. Puesto que la razón de sexos se iba a inferir a partir de un único valor del TI para cada nido, aunque presentara varias emergencias, se consideró más apropiado escoger el TI



obtenido a partir de la más numerosa. Por tanto, el TI se definió como el número de días transcurridos desde la noche de puesta hasta la noche de la emergencia más numerosa, a diferencia de la definición utilizada por otros autores en la que se considera la primera (Marcovaldi *et al.* 1997, Godley *et al.* 2001c, Matsuzawa 2002). En Boavista la emergencia más numerosa fue posterior a la primera en el 7,7-23,5% de los nidos (rango de medias anuales 1999-2004).

Se definió el número de emergencias por nido como el número de veces (días) que salen neonatos a la superficie del nido; y duración de la emergencia, como los días transcurridos desde que sale/n el/los primer/os neonatos hasta que sale/n el/los último/s (Peters *et al.* 1994).

4.2.5. Temperatura del aire

Los datos históricos de la temperatura del aire durante las estaciones de puesta de los años 1999 al 2004, se recogieron de la estación meteorológica del aeropuerto de la isla de Sal: 85940 (GVAC), latitud 16,73 °N, longitud 22,95 °W y altitud 54 m (www.tutiempo.net/Sal). Esta isla dista de Boavista 39 km (75 km desde el aeropuerto al área de estudio) y ambas pertenecen al grupo de islas más áridas del archipiélago, presentando características climatológicas y geomorfológicas similares (Hazevoet 1995). Las temporadas se dividieron en los mismos 8 periodos utilizados en el tiempo de incubación, y se añadieron 3 periodos más para poder incluir las temperaturas del aire durante toda la incubación de los últimos nidos de la temporada, resultando un total de 13 periodos. Se utilizaron las temperaturas medias diarias y se calcularon los promedios para cada periodo.

4.2.6. Razón de sexos

La razón de sexos de los neonatos se estimó de la curva de la Figura 4.2, que fue creada a partir de 89 puestas de tortuga boba de EE.UU. En dicho estudio, el sexo fue determinado por histología de las gónadas, analizando 10 neonatos de cada nido. Fuentes de datos y detalles de la metodología pueden verse en Godfrey y Mrosovsky (1997) y Godley *et al.* (2001b).



Se calculó la razón de sexos en cada playa y periodo en los que se dividieron las estaciones de puesta para aquellos casos con datos disponibles. Posteriormente, para las temporadas 2003 y 2004 se relativizó la razón de sexos de cada periodo a la distribución de nidos. Estos cálculos se hicieron para cada playa y para el global, es decir, considerando las tres playas juntas.

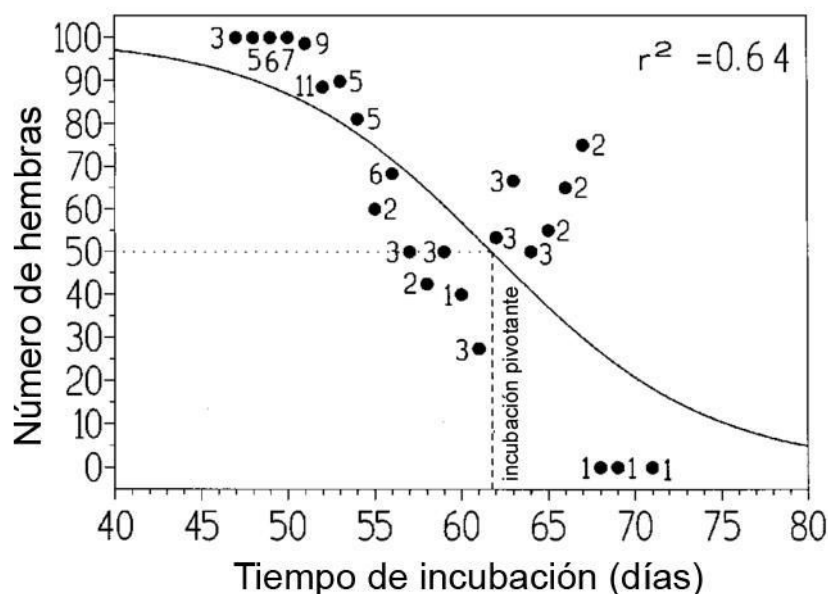


Figura 4.2. Curva que relaciona la proporción de sexos y la duración de la incubación de 89 puestas de tortuga boba anidando en el sudeste de EE.UU. Los números junto a los puntos indican el número de puestas con esa duración de incubación. La proporción de sexos se basó en muestras de diez neonatos tomados de cada nido. Línea horizontal punteada: nivel del 50%; línea vertical discontinua: duración de la incubación pivotante en el campo (61,7 días) (en Godley *et al.* 2001b).

4.2.7. Análisis estadístico

Patrón de emergencia. Se calcularon para cada nido, el número y duración de las emergencias para, posteriormente, representar las distribuciones de frecuencias. En cada puesta se obtuvo la proporción (en porcentaje) de neonatos que alcanzaron la superficie según el orden de emergencia y se calcularon los promedios.

Estadísticos descriptivos del tiempo de incubación. Se asignaron los nidos a sus respectivos años, periodos y playas. Para cada grupo se calcularon los promedios y otros estadísticos descriptivos del TI.



Tiempo de incubación en las temporadas 2003 y 2004. Mediante el análisis de la varianza, ANOVA, se compararon estadísticamente las diferencias en los TI según los factores: año, playa, periodo y sus respectivas interacciones.

Variación interanual (1999-2004) del tiempo de incubación. Durante los años 1999 al 2002, sólo se muestrearon nidos de algunos periodos, que además no siempre fueron los mismos para las tres playas ni para estos cuatro años. Por tanto, el objetivo de este análisis, más que analizar en detalle diferencias concretas en el TI entre años, periodos y playas, era detectar si existían indicios de que, durante las seis temporadas, el TI pudiera haber variado y, consecuentemente, la razón de sexos. Se compararon los TI de los diferentes años mediante múltiples ANOVA, para cada periodo en cada una de las playas de las que se disponía de datos de 5 ó 6 años consecutivos. Los resultados obtenidos, junto al gráfico de temperaturas de la isla de Sal, se usaron para evaluar la posibilidad de variaciones interanuales en el TI entre las temporadas de 1999 y 2004.

Cuando los resultados de los ANOVA indicaron diferencias significativas entre los grupos analizados, se utilizó el método de comparación *post hoc* DMS (diferencia mínima significativa) para detectar entre que niveles de los factores se producían estas variaciones. A través de los residuos se realizaron las diagnosis de los modelos. La normalidad se testó mediante el contraste de Kolmogorov-Smirnov; y la homocedasticidad, mediante la representación gráfica de los residuos frente a los valores previstos y frente a los niveles de cada factor. Se aceptó la igualdad de varianzas cuando, en el primer caso, los puntos se distribuyeron al azar, sin ningún patrón aparente y, además, en el segundo caso, los residuos aparecieron esparcidos con dispersión similar y media cero en cada nivel del factor (Peña 2002, NIST/SEMATECH, 2003).

Los datos se analizaron con los programas Microsoft Excel 2007 (© Microsoft Corporation, 2007), SPSS.15 (© SPSS Inc., 2005) y Statgraphics Centurion XV (© Statgraphics.Net). El nivel crítico de significación utilizado en los contrastes fue 0,05.



4.3. Resultados

4.3.1. Patrón de emergencia

Se registraron entre 1 y 7 días de emergencia por nido (Fig. 4.3), siendo este resultado similar al observado en la playa de Alagadi, Chipre (Glen *et al.* 2005), y superior al de otras poblaciones como, por ejemplo, la de Turquía (1-4 días, Peters *et al.* 1994).

En general, la mayor proporción de neonatos salió de los nidos durante la primera noche de eclosión (78,5%), decreciendo el valor en las emergencias siguientes (Fig. 4.4), siendo éste patrón también el habitual en otras poblaciones (Hays *et al.* 1992, Glen *et al.* 2005). El 96,5% de los nidos produjeron neonatos durante un periodo menor o igual a 8 noches, aunque el valor máximo registrado fue de 23 (Fig. 4.5), cifra que supera los descritos en otras zonas de anidación (1-8 noches en Turquía, Peters *et al.* 1994; 1-12 noches en Grecia, Houghton y Hays 2001; 1-7 noches en Chipre, Glen *et al.* 2005).

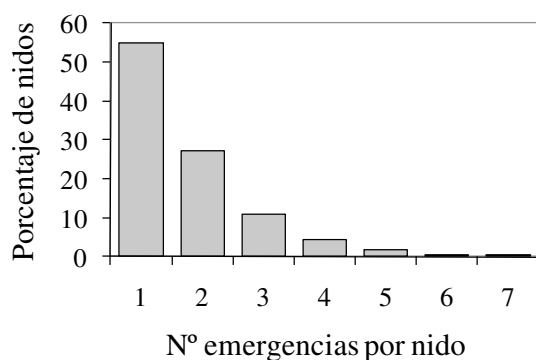


Figura 4.3. Histograma de frecuencias (%) del número de emergencias por nido.

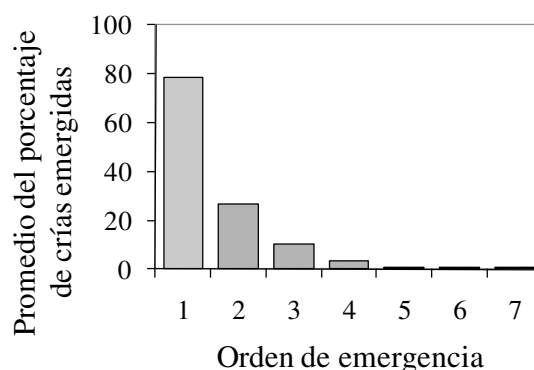


Figura 4.4. Promedio del porcentaje de neonatos encontrados en la superficie de cada nido en relación a cada una de sus emergencias.

Estos resultados hay que interpretarlos con cautela, ya que las emergencias consideradas también incluyen aquéllas en las que sólo se encontraron neonatos muertos. Desafortunadamente no se pudo distinguir, entre las tortugas muertas, las que podrían haber llegado a la superficie víctimas del ataque de los cangrejos, y que por



tanto no correspondería a una emergencia *sensu stricto*, y las que podrían haber emergido de forma natural y haber muerto después.

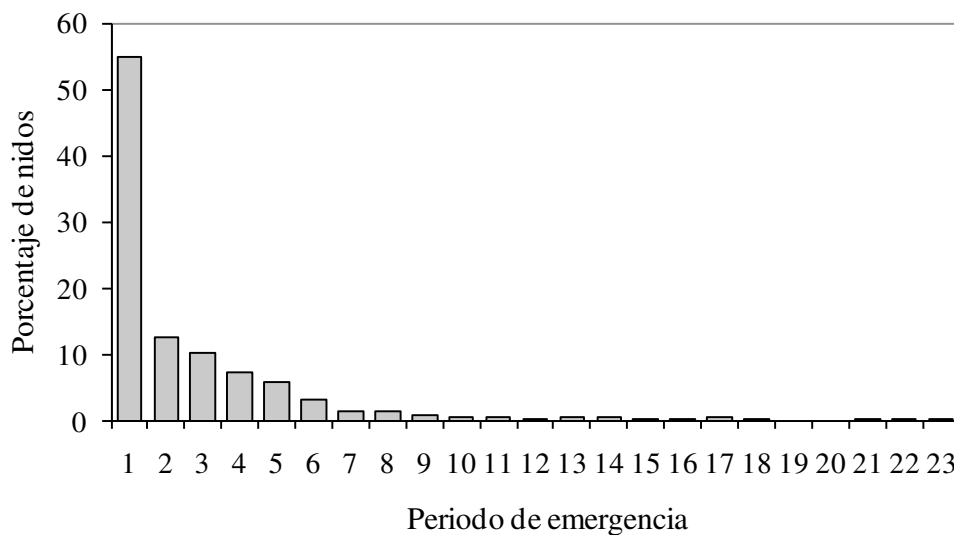


Figura 4.5. Histograma de frecuencias (%) de la duración de las emergencias (días) de cada nido.

4.3.2. Tiempo de incubación por año, playa y periodo

Los tiempos de incubación medios variaron entre un valor mínimo de $52,2 \pm 2,6$ días (media $\pm$ DT) en Ervatão, en el cuarto periodo de 2001; y un valor máximo de $65,5 \pm 8,0$ días (media $\pm$ DT) en Calheta, en el primer periodo de 2004. Los resultados se muestran en la Tabla 4.1.



Tabla 4.1. Estadísticos descriptivos del tiempo de incubación en cada periodo y playa durante los años 1999-2004 en la isla de Boavista. TI: tiempo de incubación medio, DT: desviación típica o estándar, n = tamaño muestral. Cal.: Calheta, Erv.: Ervatão, P. Co.: Ponta Cosme. El asterisco indica periodo mayor de 14 días. El guión corresponde a periodos no muestreados.

			1999			2000			2001			2002			2003			2004		
Periodo			Cal.	Erv.	P. Co.	Cal.	Erv.	P. Co.	Cal.	Erv.	P. Co.	Cal.	Erv.	P. Co.	Cal.	Erv.	P. Co.	Cal.	Erv.	P. Co.
04 jun - 01jul*	1	TI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	64,1	60,7	59,2	65,5	60,0	58,2
		DT													3,6	4,0	3,6	8,0	4,7	3,4
		n													9	3	11	8	10	10
02 jul -15 jul	2	TI	-	-	-	-	-	-	-	56,0	58,0	-	60,3	-	59,7	59,5	59,3	62,2	58,5	57,1
		DT								2,2	4,3		2,5		1,8	2,3	2,9	3,2	5,0	2,7
		n								4	4		3		14	11	16	27	25	22
16 jul - 29 jul	3	TI	-	-	-	61,1	57,8	62,2	-	52,8	54,8	63,5	62,1	62,1	59,3	57,1	57,0	57,9	57,7	56,1
		DT				2,8	4,2	5,7		4,2	2,1	3,7	6,0	4,0	2,7	3,3	3,5	3,5	3,8	3,0
		n				8	10	9		16	8	14	18	18	15	20	17	27	28	18
30 jul - 12 ago	4	TI	60,4	56,6	56,8	60,9	57,6	56,5	56,3	52,2	52,9	63,0	60,7	59,8	58,3	54,8	54,3	57,4	55,6	55,2
		SD	4,8	4,0	2,7	1,5	3,5	4,2	3,0	2,6	2,1	2,0	2,4	3,6	2,8	2,3	2,5	4,4	4,6	2,8
		n	8	14	8	14	7	6	6	14	16	8	16	25	18	16	15	31	40	21
13 ago - 26 ago	5	TI	59,1	57,6	56,2	-	59,1	56,6	55,3	52,7	55,7	-	55,7	54,6	56,8	55,3	56,0	56,3	53,1	54,6
		DT	5,9	2,2	3,4		3,3	3,1	2,7	3,0	4,2		3,8	4,0	1,9	2,1	2,8	2,2	3,2	3,7
		n	12	7	19		16	12	7	15	9		3	7	44	27	26	39	44	31
27 ago - 09sep	6	TI	-	55,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	57,3	54,9	57,5	57,4	54,4	56,6
		DT		1,5											2,4	2,1	4,2	2,9	2,9	3,5
		n		4											10	9	4	35	32	32
10 sep - 23 sep	7	TI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60,0	58,1	60,2,0	58,5	56,8	58,4
		DT													2,6	3,5	4,0	3,6	3,4	3,6
		n													23	19	34	22	27	29
24 sep - 21 oct*	8	TI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60,9	61,8	62,4	59,0	59,6	61,7
		DT													4,0	5,5	4,2	5,6	4,2	3,5
		n													20	14	37	11	16	23



4.3.3. Tiempo de incubación

4.3.3.1. Temporadas 2003-2004

El análisis de la varianza (Tabla 4.2) indicó la existencia de diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los TI de las playas (Fig. 4.6A) y de los periodos (Fig. 4.6B), y además, la interacción entre estas dos variables también resultó significativa ($p < 0,05$). Puesto que existe interacción entre las variables playa-periodo, ambos factores se interpretan, a continuación, de forma conjunta. En Calheta los tiempos medios de incubación fueron superiores a los de Ervatão y Ponta Cosme, pero sólo en los primeros periodos; en los últimos, las tres playas tuvieron TI semejantes (Fig. 4.7).

Tabla 4.2. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) del tiempo de incubación considerando como factores el año, la playa, el periodo y sus respectivas interacciones.

Fuentes de variabilidad	Suma de cuadrados	Grados libertad	Varianza	F	p - valor
Año	78,88	1	78,88	6,47	0,0110
Playa	678,32	2	339,16	27,81	0,0000
Periodo	3851,29	7	550,18	45,12	0,0000
Año-Playa	12,17	2	6,09	0,50	0,6072
Año-Periodo	96,68	7	13,81	1,13	0,3400
Playa-Periodo	730,02	14	52,14	4,28	0,0000
Residual	12266,8	1006	12,19		
Total	18582,9	1039			

Resulta especialmente llamativa la evolución del TI con el periodo, que gráficamente resulta en una curva con forma de U o V al representar las tres playas juntas (Fig. 4.6 B). Este mismo patrón se observa en cada playa (Fig. 4.7), indicando que el mecanismo que lo genera es semejante en Calheta, Ervatão y Ponta Cosme. Así, los nidos puestos en los primeros periodos necesitaron mayores TI, que disminuyeron considerablemente en los periodos intermedios, y que volvieron a aumentar en los últimos periodos.

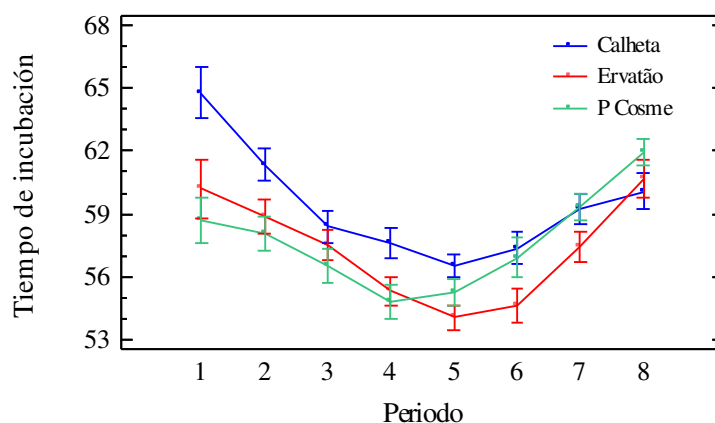
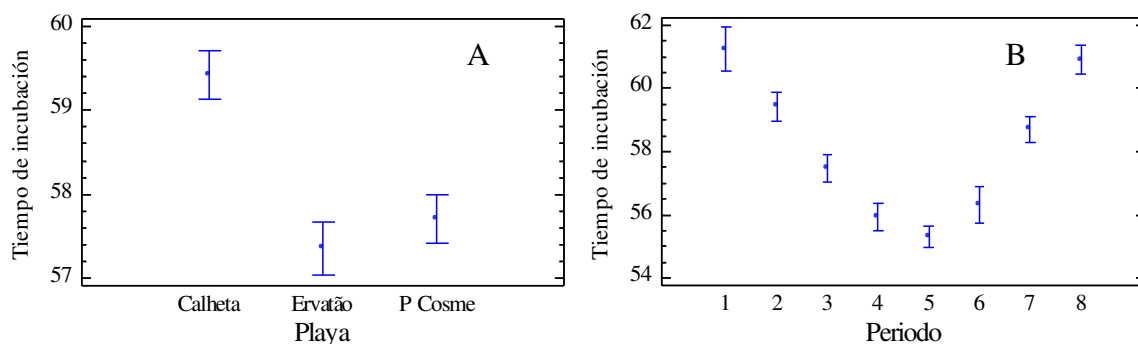


Figura 4.7. Tiempo de incubación representado según la interacción de los factores playa y periodo. Se muestran los valores medios y los intervalos de confianza al 95% de la MDS (mínima diferencia significativa) Datos combinados para los años 2003 y 2004.

La media del TI en el año 2003 (media $\pm$ DT = $58,5 \pm 3,9$ días; rango = 48-71 días, $n = 432$) resultó significativamente distinta ($p < 0,05$; Tabla 4.2) a la del 2004 (media $\pm$ DT = $57,2 \pm 4,3$ días; rango = 45-79 días, $n = 608$), aunque esta diferencia no se ha considerado que pueda tener implicaciones relevantes.

La interacción año-playa no fue significativa ($p > 0,05$), es decir, las diferencias observadas entre las playas se mantienen en los dos años (Fig. 4.8A). Tampoco lo fue la interacción año-periodo ($p > 0,05$), por lo que las diferencias entre un año y otro fueron similares en los 8 periodos (Fig. 4.8B).

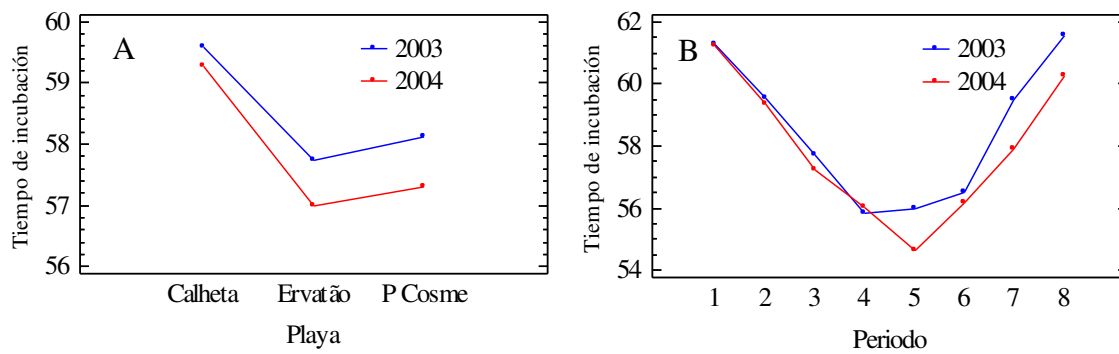


Figura 4. 8. Tiempo de incubación representado según la interacción de los factores playa y año (A) y periodo y año (B). Datos combinados para los 8 periodos en la Fig. A y para las 3 playas en la Fig. B.

El análisis de los residuos presentó una distribución compatible con la normalidad (Kolmogorov-Smirnov test: $Z = 0,797$, $p\text{-valor} = 0,549$). La homocedasticidad se comprobó mediante los gráficos de los residuos frente a los valores previstos (Fig. 4.9) y frente a cada factor (año, Fig. 4.10; playa, Fig. 4.11; y periodo, Fig. 4.12). En el primer caso, los puntos se mostraron dispuestos al azar, y en el segundo, para cada factor los residuos mostraron una dispersión similar y media cero.

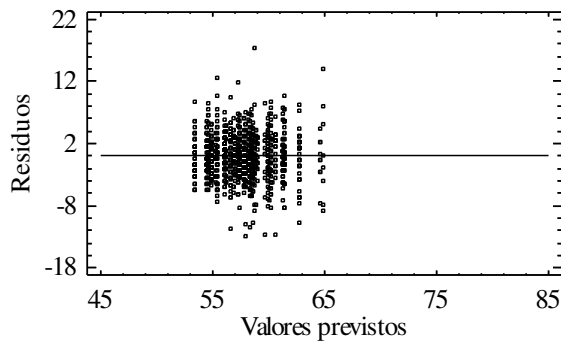


Figura 4.9. Representación gráfica de los residuos frente a los valores previstos.

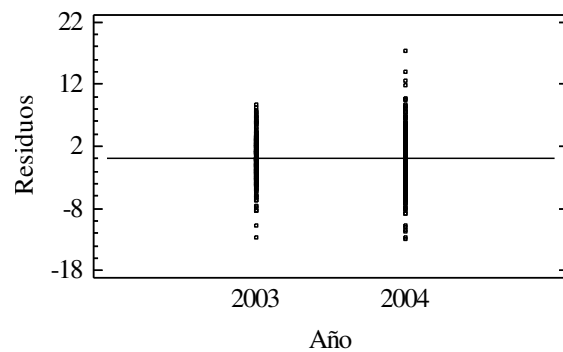


Figura 4.10. Representación gráfica de los residuos frente a cada año.

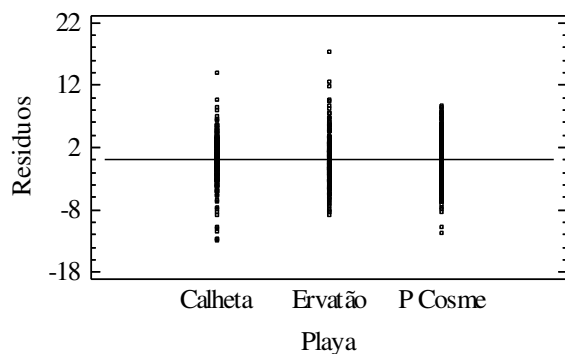


Figura 4.11. Representación gráfica de los residuos frente a cada playa.

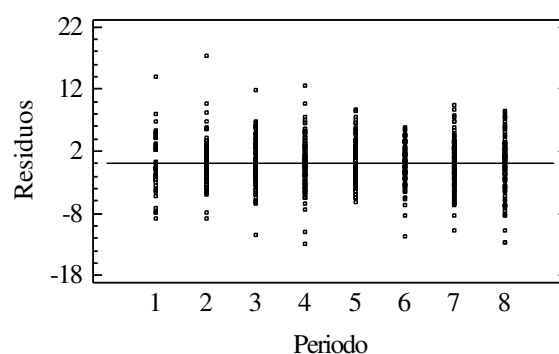


Figura 4.12 Representación gráfica de los residuos frente a cada periodo.

4.3.4.2. Temporadas 1999-2004

Los resultados obtenidos en el análisis de las temporadas completas muestreadas (2003 y 2004) indicaron diferencias significativas entre los TI de los diferentes periodos. Entre los años 1999 y 2002 sólo se muestrearon nidos de algunos periodos, que además no siempre fueron los mismos para las tres playas ni para estos cuatro años (Tabla 4.1). Por tanto, si la variación del TI a lo largo de cada temporada se produjese de una manera generalizada en todos los años, comparar valores medios anuales de los años 1999-2002 implicaría que se estarían comparando muestras de diferentes periodos, lo cual no parece muy coherente. En un intento de detectar si el TI podría haber diferido durante estos años, se analizó esta variable en cada una de las playas y periodos de los que se disponía de datos de 5 ó 6 años consecutivos. Según los resultados obtenidos de estos análisis parciales de las temporadas (Fig. 4.13), durante los periodos 3 y 4, en aquellas playas con datos disponibles, las diferencias en los TI fueron significativamente diferentes en los años comparados (Ervatão periodo 3: $F_{4,87} = 9,82$, p-valor = 0,0000, Fig. 4.15A; Ponta Cosme periodo 3: $F_{4,65} = 10,77$, p-valor = 0,0000, Fig. 4.15B; Calheta periodo 4: $F_{5,79} = 5,34$, p-valor = 0,0003, Fig. 4.15C; Ervatão periodo 4: $F_{5,101} = 9,10$; p-valor = 0,0000, Fig. 4.15D; Ponta Cosme periodo 4: $F_{5,85} = 12,69$, p-valor = 0,0000, Fig. 4.15E). En general, en dichos periodos, el TI en el 2001 resultó menor que en el 2000 y 2002, y este resultado se obtuvo en cada playa con datos disponibles. En el periodo 5, la situación varió en las dos playas analizadas: mientras que las diferencias en los TI en Ervatão fueron significativamente diferentes ($F_{5,106} = 12,84$, p-valor = 0,0000, Fig. 4.15F), en Ponta Cosme no se encontraron evidencias para



aceptar estas diferencias como significativas ($F_{5,98} = 0,95$, $p\text{-valor} = 0,4498$, Fig. 4.15G).

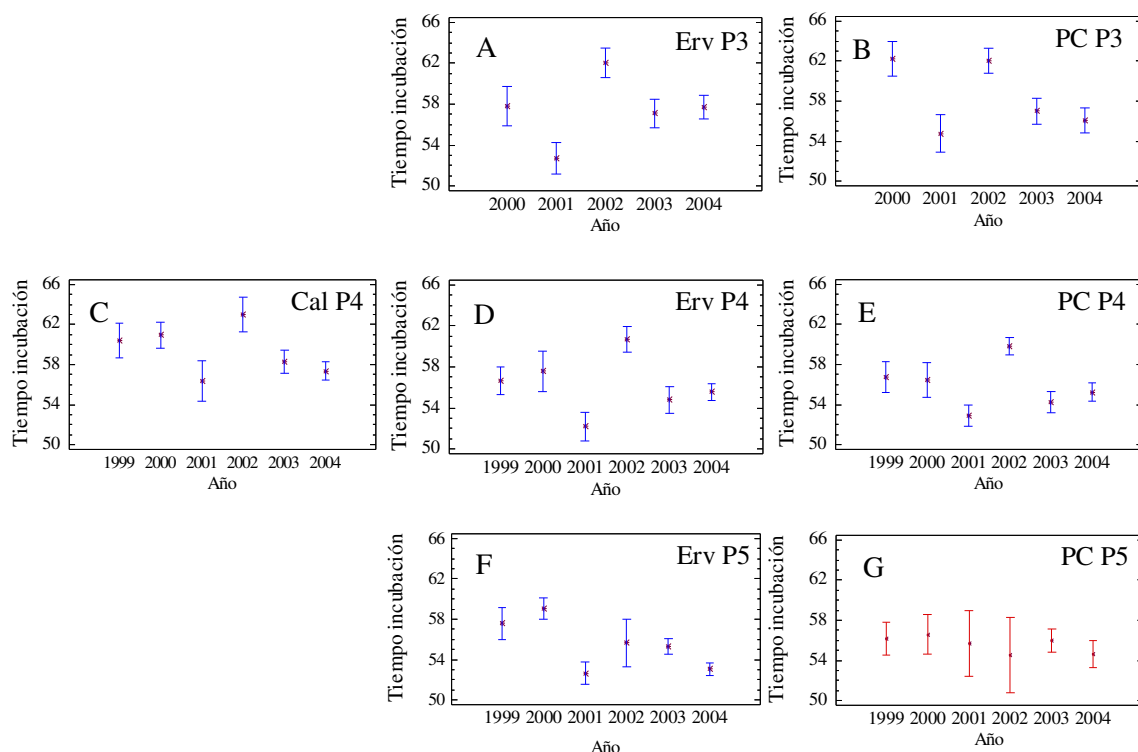


Figura 4.13. A-F: Representación de los tiempos de incubación medios e intervalos de confianza al 95% de la mínima diferencia significativa (barra azul) para cada playa y periodo en los que se encontraron diferencias estadísticas en la comparación por años. **G:** Representación de las medias y sus respectivos intervalos de confianza al 95% (barra roja) del tiempo de incubación por año para el análisis en el que no se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de incubación comparados. Cal: Calheta, Erv: Ervatão, PC: Ponta Cosme, P: periodo.

Para cada uno de los análisis anteriores se aceptó la distribución normal de los residuos ($p\text{-valor} > 0,05$), testada mediante el contraste de Kolmogorov-Smirnov; y se aceptó la igualdad de varianzas, valorada mediante las representaciones gráficas de los residuos frente a los valores previstos y frente a cada factor.

4.3.5. Tiempo de incubación y temperatura del aire

En la Figura 4.14 se han representado los valores medios de la temperatura del aire en la isla de Sal y el TI para cada periodo de las temporadas 2003 y 2004. Godley *et al.* (2001c) encontraron, en playas de anidación de Chipre, una fuerte correlación entre la temperatura del aire y la del sustrato a la profundidad de los nidos. Puesto que existe una relación inversa entre el TI y la temperatura del sustrato (Mrosovsky 1988), también



se esperaría un gráfico inverso entre el TI y la temperatura del aire. Conocido el patrón de distribución estacional del TI en la isla de Boavista, curva con forma de U o V, el patrón esperado en las temperaturas del aire sería el inverso, dada su relación con la temperatura del sustrato.

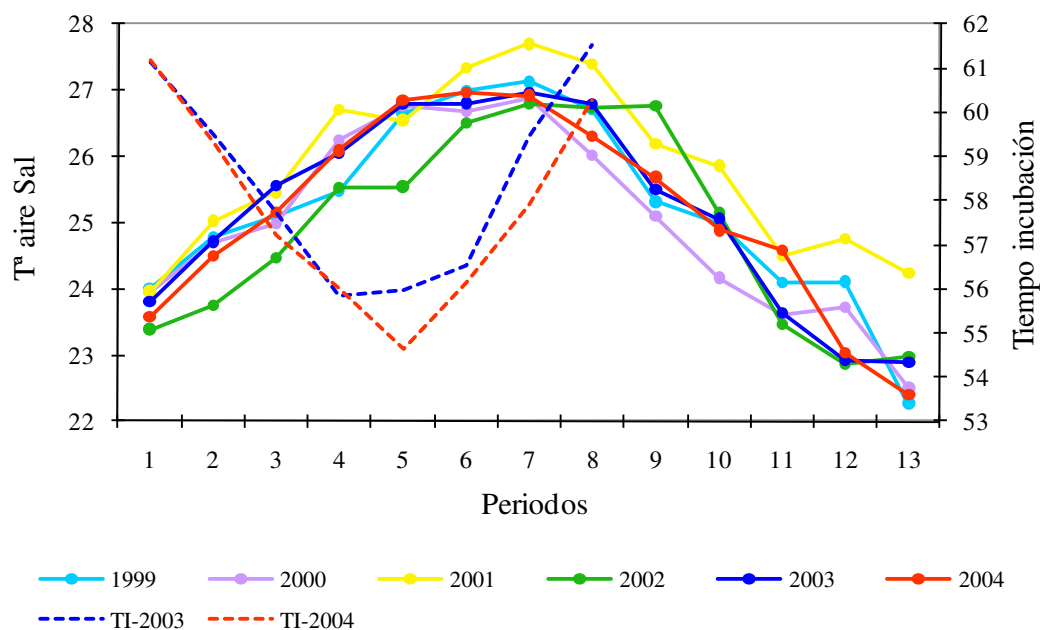


Figura 4.14. Temperatura media del aire en la isla de Sal (°C) agrupada en periodos de 14 días desde principios de junio (periodo 1) a finales de diciembre (periodo 13) entre los años 1999 y 2004 (trazo continuo). Tiempo de incubación (días) por periodo en 2003 y 2004, datos combinados para las tres playas (trazo discontinuo).

Al observar el gráfico vemos las curvas esperadas, pero desplazadas hacia la derecha al compararlas con las obtenidas para el TI. Por ejemplo: los nidos con incubaciones menores fueron aquéllos puestos durante los periodos 4, 5 y 6, y las temperaturas mayores, generalmente, se registraron en los periodos 5, 6 y 7. Este hecho se debe a que las temperaturas que afectan a los nidos son las de todo su tiempo de incubación, y no sólo las del momento en que los huevos son depositados dentro de la arena, que fueron los periodos asignados al TI.

4.3.6. Razón de sexos

Se calculó el porcentaje de hembras en cada periodo de cada año y en cada una de las playas de las que se disponía de datos, usando la curva de la Figura 4.2 para convertir cada tiempo de incubación en porcentaje de hembras (Fig. 4.15). Para los años



muestreados completamente (2003 y 2004), los nidos puestos en agosto y principios de septiembre (periodos 4, 5 y 6) produjeron el mayor porcentaje de hembras (máximo 79,1% periodo 5 en Ervatão, 2004). Los de junio (periodo 1) y finales de septiembre y octubre (periodo 8), los mayores porcentajes de machos (máximo 60,6% periodo 1 en Calheta, 2004).

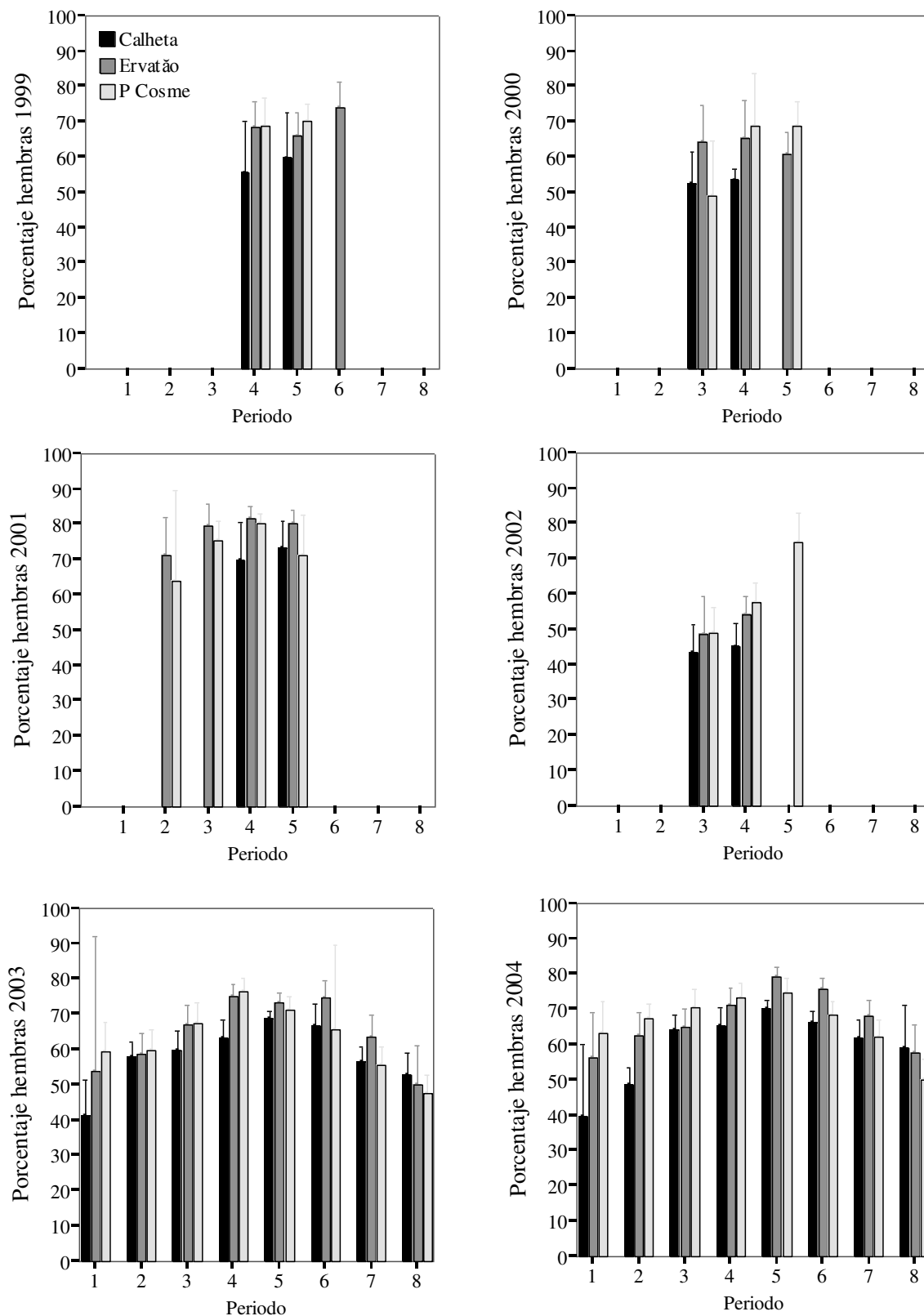


Figura 4.15. Valores medios (± 2 DT) (derivados de la Fig. 4.3) del porcentaje de hembras estimadas en los nidos de cada periodo. Cada gráfico corresponde a un año de estudio. P Cosme: Ponta Cosme.

4.3.7. Distribución de nidos y razón de sexos

Siguiendo el método propuesto para estimar la razón de sexos de los neonatos nacidos en cada estación, se calculó para los años 2003 y 2004 el porcentaje de nidos en cada periodo en los que se habían dividido las temporadas. Los resultados se muestran en la Figura 4.16.

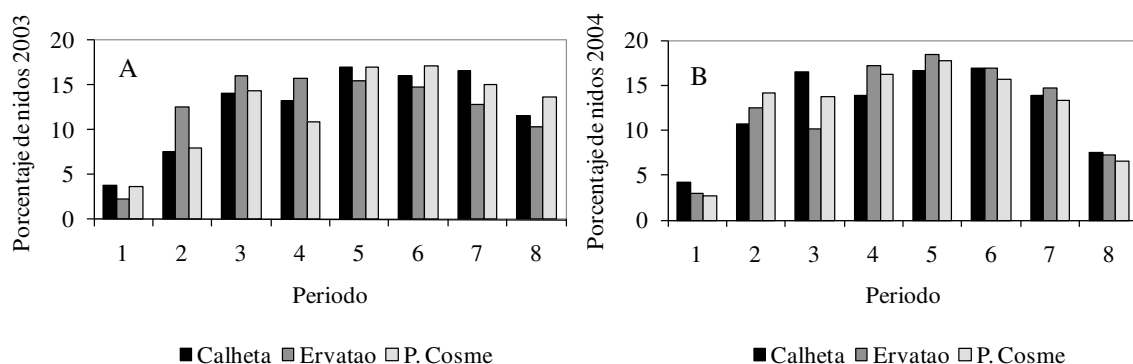


Figura 4.16. Distribución de nidos expresada como porcentaje del total de nidos en cada playa en los años 2003 (A) y 2004 (B). P Cosme: Ponta Cosme.

La proporción de hembras y machos originadas en cada periodo fue relativizada a su respectivo porcentaje de nidos para calcular la proporción de sexos anual. Los resultados se muestran en las Tablas 4.3 y 4.4.

Tabla 4.3. Porcentaje de hembras total originadas en los nidos de cada playa y en las tres playas tomadas en conjunto (global), y porcentaje que cada periodo aporta al resultado total.

Periodo	2003				2004			
	Calheta	Ervatao	P. Cosme	Global	Calheta	Ervatao	P. Cosme	Global
1	1,6	1,2	2,2	1,8	1,6	1,6	1,7	1,7
2	4,4	7,4	4,8	5,2	5,2	7,8	9,5	7,6
3	8,4	10,7	9,7	9,5	10,5	6,6	9,6	9,0
4	8,3	11,8	8,3	8,9	9,0	12,2	11,9	11,0
5	11,7	11,3	12,1	11,8	11,7	14,6	13,2	13,1
6	10,7	11,1	11,3	11,4	11,2	12,8	10,7	11,4
7	9,4	8,2	8,4	8,7	8,5	10,0	8,3	8,8
8	6,1	5,1	6,5	6,1	4,4	4,2	3,3	3,8
Total	60,6	66,8	63,2	63,4	62,2	69,7	68,2	66,4



Tabla 4.4. Proporción de machos total originados en los nidos de cada playa y en las tres playas tomadas en conjunto (global), y porcentaje que cada periodo aporta al resultado total.

Periodo	2003				2004			
	Calheta	Ervatao	P. Cosme	Global	Calheta	Ervatao	P. Cosme	Global
1	2,2	1,1	1,5	1,7	2,5	1,3	1,0	1,4
2	3,2	5,2	3,3	3,7	5,5	4,7	4,7	5,3
3	5,7	5,3	4,7	5,1	5,9	3,6	4,0	4,6
4	4,9	4,0	2,6	3,6	4,8	4,9	4,3	4,8
5	5,3	4,1	4,9	4,9	4,9	3,9	4,5	4,4
6	5,3	3,8	5,9	5,0	5,7	4,1	4,9	5,0
7	7,2	4,7	6,7	6,4	5,3	4,7	5,0	4,9
8	5,5	5,2	7,2	6,2	3,1	3,1	3,3	3,2
Total	39,4	33,2	36,8	36,6	37,8	30,3	31,8	33,6

4.4. Discusión

4.4.1. Patrón del tiempo de incubación

En Boavista, el TI de los nidos de tortuga boba cambió a lo largo de cada estación de puesta, y se distribuyó según una curva con forma de U o V. Los mayores TI se dieron al principio y final de las temporadas, y esto se observó en cada una de las playas. Los TI en Calheta fueron mayores que en Ervatão y Ponta Cosme, pero sólo en los nidos de los primeros periodos. Se han considerado dos opciones que podrían explicar estos resultados: (1) las características físicas del sustrato y (2) la orientación de las playas y su exposición a los vientos.

(1) Las características físicas del sustrato. Calheta es una playa homogénea, sin vegetación, sin piedras, y con características granulométricas, de humedad y porosidad que, *a priori*, hacen a esta playa diferente de las otras estudiadas (obs. pers.). Estas características podrían explicar los mayores tiempos de incubación encontrados si las diferencias se hubiesen producido durante toda la temporada, pero no fue el caso, aunque no hay que olvidar que este resultado se extrajo de sólo dos años de estudio (2003 y 2004), cuando lo recomendable es hacer un análisis de mayor número de estaciones (Godfrey y Mrosovsky 1999).



(2) La orientación de las playas. Otra posible causa, que en este caso sí explicaría las diferencias puntuales, podría ser los vientos presentes en cada momento y cómo influyen en las playas. De este modo, las diferentes masas de aire que llegan a la isla afectarían más a unas playas que a otras, dependiendo de la orientación. Así, el alisio que circula en dirección NE-SW podría afectar más a la playa de Calheta por su orientación más al este, quedando Ervatão y Ponta Cosme más protegidas (Fig. I.4). Aunque este viento que suaviza las temperaturas y aporta humedad sopla principalmente en los meses de junio a octubre, también suele estar presente el resto del año, aunque con menor intensidad (CVN2001). Otros vientos como el monzón, que sopla en verano, también podría afectar a la temperatura. Un análisis detallado de los vientos reinantes en cada playa durante la estación de puesta y de los registros térmicos podría confirmar, o descartar, si la orientación de las playas y la exposición a las masas de aire producen variaciones térmicas suficientes para producir las diferencias puntuales encontradas en el TI en Calheta.

Según el patrón de temperaturas del aire registradas en la isla de Sal, y la relación inversa entre esta variable y el TI (Fig. 4.14), se puede deducir que la curva que describe el TI en los años 2003 y 2004 sería aplicable, también, a aquellos años en los que las estaciones sólo se muestrearon parcialmente (1999–2002). Además de las diferencias interanuales, las variaciones entre temporadas (1999–2004), que afectaron en el mismo sentido a cada una de las playas con datos disponibles, apoya la idea de un mismo patrón en el que el tiempo de incubación se distribuye según esta curva con forma de U o V, desplazándose hacia arriba o hacia abajo según se trate de un año más frío o más cálido respectivamente.

4.4.2. Razón de sexos

El porcentaje de hembras estimado fue diferente dependiendo del periodo de la estación, no encontrándose, por tanto, una distribución uniforme en cuanto a la razón de sexos en los neonatos (Fig. 4.15). Los mayores porcentajes de hembras se produjeron en los nidos de mitad de temporada (agosto y principios de septiembre), y los menores al inicio (junio) y fin de cada estación (desde finales de septiembre hasta finales de octubre). Sin embargo, tras relativizar estos resultados a la frecuencia de nidos en cada



periodo para obtener una estima anual del porcentaje de neonatos de cada sexo, se observó que la aportación de machos de los nidos de principios de las temporadas no es tan numerosa como se podría esperar *a priori* (Tabla 4.4), ya que son muy pocos los nidos puestos al inicio de cada estación. De esta forma, cada periodo contribuye al total anual de machos producidos, siendo menor la aportación del primer periodo, a pesar de que en estos nidos se producen mayor proporción de neonatos de este sexo que en los del resto de la temporada.

Al igual que ocurrió con el tiempo de incubación en los años parcialmente muestreados, las diferencias obtenidas en las razones de sexos estimadas en estos años, apoyan la idea de que cabría esperar proporciones de sexos anuales diferentes, con mayores porcentajes de hembras en los años con tiempos de incubación menores, como pareció ser el 2001; y menores porcentajes en los años con tiempo de incubación mayores, como el 2002 (Fig. 4.13 y 4.15).

En esta primera aproximación a la razón de sexos, se estimó que en las playas estudiadas, en torno al 65% de los neonatos fueron hembras (2003: 63,2% de hembras, 2004: 66,4% de hembras). Al considerar cada playa por separado, los rangos de valores se situaron entre el 60 y 70% (valor mínimo: 60,6% de hembras en Calheta en 2003, valor máximo: 69,7% en Ponta Cosme en 2004), correspondiendo todos estos resultados a sólo dos años.

La desviación hacia las hembras encontrada en Boavista no es tan extrema como las de otros lugares del Atlántico, como Florida y norte de Brasil, donde llegan hasta el 90% (Marcovaldi *et al.* 1997, Mrosovsky y Provancha 1991), e incluso pueden ser superiores en zonas del Mediterráneo, como en Alagadi, Chipre (89-99 % Godley *et al.* 2001b); y se asemeja más a los resultados encontrados en Espirito Santo, sur de Brasil (57,3 % Marcovaldi *et al.* 1997, Baptisotte *et al.* 1999), en Carolina del Norte, EE.UU. (58 % Hawkes *et al.* 2007), y en Fethiye, Turquía (60-65 % Kaska *et al.* 2006).

Varios estudios genéticos de tortugas marinas han diferenciado poblaciones usando el ADN mitocondrial (ADNmt) de herencia matrilineal. Estos estudios confirman la fuerte filopatría presente en las hembras de estas especies (ver revisión en



Bowen y Karl 2007). Sin embargo, el uso de marcadores del ADN nuclear (ADNn), de herencia biparental, podría ser muy beneficioso al considerar, además, a los machos para establecer las diferentes poblaciones genéticas (Bowen *et al.* 2005). Así, los pocos estudios realizados han demostrado que la filopatría no es tan fuerte en el caso de los machos, de manera que aquéllos producidos en una playa podrían copular con hembras de sitios distantes, favoreciendo de esta forma el intercambio de material genético entre poblaciones (FitzSimmons *et al.* 1997, Roberts *et al.* 2004, Bowen *et al.* 2005, Lee *et al.* 2007). Se ha sugerido la posibilidad de que, en aquellas zonas en las que la razón de sexos está muy desviada hacia las hembras, exista flujo génico mediado por los machos de otras poblaciones, en las que éstos se produzcan en mayor proporción (Hawkes *et al.* 2007), como podría ser el caso de la población de tortuga boba de Cabo Verde. En el futuro, los estudios de estructura genética poblacional basados en ADNn podrían testar esta teoría, ya que sería posible analizar entre qué poblaciones se estaría produciendo intercambio genético, hecho que actualmente podría estar pasando desapercibido al establecer la estructura poblacional de la especie según los marcadores del ADNmt. Por ejemplo, el uso de los microsatélites ha permitido detectar la existencia de flujo génico mediado por machos entre la población del suroeste de Florida y la del noreste de Florida-Carolina del Norte, anteriormente consideradas, según los resultados obtenidos a partir del ADNmt, como dos poblaciones aisladas (Bowen *et al.* 2005).

Aún se desconocen otros muchos aspectos relacionados con la razón de sexos y la enorme complejidad de los factores que lo envuelven como, por ejemplo, si las desviaciones encontradas en las playas de anidación se mantienen en los adultos (Girondot *et al.* 2004), si existe durante el desarrollo juvenil diferencia en la mortalidad según el sexo, o cuál es el mínimo de machos necesarios para mantener una población saludable (Zbinden *et al.* 2007). En el caso de que las desviaciones hacia las hembras también se mantuvieran en los adultos, la diferenciación sexual del patrón de migración podría afectar a la razón de sexos operativa (proporción de machos frente a hembras que se reproducen cada año, Berglund 1994). Hays *et al.* (2010) encontraron en Grecia, una mayor frecuencia reproductora de los machos (cada año) frente a la de las hembras (cada 2,3 años), de manera que la supuesta desviación de la razón de sexos en los adultos hacia las hembras, disminuiría con el aporte real de machos reproductores cada temporada. Esta diferencia en el intervalo de migración podría estar produciéndose



también en otras poblaciones, ayudando a diluir el efecto de las desviaciones. Sin embargo, la práctica de ciertas actividades humanas podría estar afectando a la razón de sexos operativa. En Cabo Verde, cada año se capturan ilegalmente tortugas adultas para el consumo de carne (Cabrera *et al* 2000, López-Jurado *et al* 2000b). A diferencia de las hembras, los machos no salen a tierra y sólo pueden ser capturados en el mar, pero son muy apreciados porque con el pene se prepara una bebida a la que se le atribuye efectos afrodisíacos. Estas capturas de machos y hembras, hasta la fecha no cuantificadas, podrían estar alterando la razón de sexos operativa y afectando a la viabilidad de esta población.

4.4.3. Supuestos y limitaciones del método de estima de la razón de sexos a partir del tiempo de incubación

La razón de sexos estimada se ha calculado a partir de un modelo creado para otra población, siguiendo el “Método simple para estimar razones de sexo en poblaciones de neonatos de tortugas marinas” propuesto por Mrosovsky (2000). Es importante tener en cuenta que se han asumido dos grandes supuestos: (1) la curva que relaciona el tiempo de incubación con la proporción de sexos en EE.UU. (Fig.4.2) debe ser la misma, o muy similar, en la población caboverdiana; y (2) el tiempo medio de permanencia de los neonatos en el nido, desde que eclosionan hasta que salen a la superficie, es de 4,1 días como en EE.UU.

También hay otras limitaciones impuestas por el propio método, ya que otras variables, además de la temperatura media, pueden influenciar la relación entre la duración de la incubación y la proporción de sexos. Variaciones grandes, pero breves, de la temperatura en el periodo termosensible de la incubación, como pueden ser las ocasionadas por algunas precipitaciones, podrían afectar a la proporción de sexos, sin que por ello se produzcan variaciones importantes en el tiempo de incubación. O por el contrario, si se producen fuera del periodo termosensible podrían afectar a la duración de la incubación, pero sin afectar al sexo (Standora y Spotila 1985). El tiempo que los neonatos permanecen en el nido, desde que salen del huevo hasta que emergen a la superficie, puede variar por factores como el grado de compactación de la arena o la profundidad a la que se encuentra el nido. En estos casos, el tiempo de incubación se



vería aumentado, sin que la proporción de sexos estimada a partir de la curva sea la correspondiente al tiempo de desarrollo real de estos huevos (Hendrickson 1958, Christens 1990, Mrosovsky *et al.* 1999). Por todo esto, los estudios que han validado la duración de la incubación como un índice de la razón de sexos en los neonatos, aconsejan usarlo solamente con tamaños muestrales elevados, y no para nidos individuales (Mrosovsky *et al.* 1999 y Mrosovsky *et al.* 2009).

Otro factor a tener en cuenta es que se ha supuesto que el éxito de incubación (porcentaje de huevos que se desarrolla con éxito) se distribuye de manera uniforme durante toda la temporada. En caso contrario, los porcentajes de cada sexo deberían relativizarse no sólo a la distribución de nidos, sino también al éxito (Godley *et al.* 2001b, Matsuzawa *et al.* 2002). La depredación de huevos y neonatos por parte del cangrejo fantasma podría afectar al éxito de incubación de esta población, si la abundancia y/o la actividad de éste u otros predadores cambiara durante el transcurso de la temporada de puesta.

Por otro lado, en el interior del nido los huevos pueden estar sometidos a diferentes temperaturas, esto se puede traducir en diferentes tiempos de incubación y en diferentes momentos de emergencia para las tortugas. Puesto que el sustrato es térmicamente más estable a profundidades mayores, los nidos menos profundos sufrirían más variaciones (Houghton y Hays 2001). Las hembras nidificantes de esta población presentan tamaños pequeños cuando las comparamos con las de otras poblaciones (Capítulo 2), por tanto, la profundidad máxima de sus nidos podría verse limitada por el tamaño de sus aletas, situándose éstos a menor profundidad, quedando expuestos a mayores cambios térmicos (Houghton y Hays 2001). Esta podría ser una de las causas del amplio rango de duración de las emergencias (1-23 días) encontrado en los nidos de esta población, como parece ocurrir en los nidos de Kefalonia, Grecia, donde las hembras presentan tamaños (LCC = 82,5 cm, Houghton y Hays 2001) parecidos a los de Cabo Verde y largas emergencias (1-12 días). Otra causa podría encontrarse en la presencia en los nidos del cangrejo fantasma, que podría originar la salida prematura de los neonatos al ser estimulados, o las galerías cavadas podrían causar variaciones térmicas en los huevos más próximos, afectando al tiempo de incubación, y produciendo asincronía en las emergencias. Sea cual sea el motivo de los



varios y extensos eventos de emergencia encontrados en un mismo nido, la razón de sexos estimada a partir del tiempo de incubación podría verse afectada por los neonatos producidos en diferentes días de emergencia (Mrosovsky *et al.* 2002), ya que en este estudio sólo se ha considerado una eclosión, la más numerosa para cada nido.

La depredación, además, podría intervenir, en este caso de manera directa, en la razón de sexos. Si la probabilidad de que un huevo sea depredado varía según su posición en el nido (Rees y Margaritoulis, 2004), o si la depredación es mayor antes o después de la primera emergencia, los cangrejos podrían estar atacando más tortugas de uno que de otro sexo; en el caso de que las variaciones térmicas en el nido fuesen suficientes para producir machos o hembras según la posición del huevo en la puesta o según el día de emergencia.

4.4.4. Razón de sexos y su implicación en tareas de conservación

La Reserva Natural Tartaruga fue creada en 2003 y abarca 32,5 km de la costa sur y sureste de Boavista donde posiblemente se encuentran las playas con mayor densidad de nidos de tortuga boba de Cabo Verde (López-Jurado *et al.* 2000b). Sin embargo, como ocurre en otras zonas de anidación, otras playas e incluso islas del archipiélago donde las densidades de nidos son bajas, podrían presentar características térmicas diferentes que dieran lugar a mayor proporción de machos que de hembras, o cualquier otro resultado distinto a los de las playas protegidas (Baptistotte *et al.* 1999, Godley *et al.* 2001c, Zbinden *et al.* 2007). Un estudio extendido a otras zonas permitiría evaluar, de forma apropiada, la necesidad de proteger playas con densidades de nidos menores, y cuya pérdida podría estar alterando la razón de sexos natural de esta población.

El uso de *hatchery* o vivero, donde se trasladan los nidos en zonas o situaciones concretas de riesgo, es una práctica frecuente en los programas de conservación. Estas zonas suelen ser, entre otras, las situadas cerca de la marea y que, a veces, no tienen porque ocasionar la muerte de toda la puesta (Mrosovsky *et al.* 1984, Whitmore y Dutton 1985). El enfriamiento de la arena, si las olas no pasan sobre el nido muy frecuentemente, podría dar lugar a una mayor proporción de machos en las tortugas



nacidas de estos nidos, que se vería reducida si los huevos son transportados a las zonas llamadas seguras (Baptistotte *et al.* 1999).

Es habitual que la proporción de nidos transportados no se mantenga a lo largo de toda la temporada, sino que se produzca a partir de cierto momento y cese una vez que las parcelas disponibles en el vivero hayan sido ocupadas. Cuando la razón de sexos de los neonatos no se distribuye de manera uniforme durante la temporada, como ocurre en Cabo Verde, la proporción natural del sexo de los neonatos se podría ver alterada si el aporte de nidos al vivero no se planifica de manera apropiada.

4.4.5. Cambio climático

Los modelos de cambio climático prevén, en líneas generales, un aumento de la temperatura media de la superficie de la Tierra entre 1,4 y 5,8 °C para los próximos cien años, aunque estos cambios no afectarían por igual a todas las zonas del planeta (IPCC 2007). Como consecuencia, se prevé que la biodiversidad se vea afectada y que las distintas especies desarrollen diferentes estrategias para conseguir hacer frente a estas variaciones (IPCC 2002).

Actualmente, se están desarrollando modelos específicos de cambio climático para la región de Cabo Verde, pero los resultados no estarán disponibles hasta dentro de algunos meses (Francisco Correia, INMG¹³, coms. pers.). Siguiendo el modelo general propuesto por el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), para esta región del Atlántico se espera que la temperatura suba entre 2,5 y 3 °C, las precipitaciones disminuyan entre el 10 y el 20% y aumente el nivel del mar (IPCC 2007). Estos cambios podrían tener graves consecuencias en las tortugas marinas, ya que las playas de anidación podrían sufrir erosión, o incluso desaparecer por la subida del nivel de mar (Chaloupka y Musick 1997). Por otro lado, la elevación de la temperatura podría llevar a una completa feminización de la población, por lo que las hembras no podrían fecundar los huevos por falta de machos. Incluso si las temperaturas ascendieran un poco más, se llegaría a superar el límite máximo del rango de tolerancia térmica de los huevos (35 °C, Ackerman 1997), lo que conduciría a la

¹³ INMG: Instituto Nacional de Meteorología e Geofísica de Cabo Verde.



muerte embrionaria (Matsuzawa *et al.* 2002, Hawkes *et al.* 2007). Han sido propuestas y argumentadas, con mayor o menor aceptación, diferentes respuestas evolutivas que podrían desarrollar, o estar desarrollando, las tortugas marinas para hacer frente a estos cambios. A su vez, cada estrategia podría ser útil o no, en una determinada población, dependiendo de sus particularidades (homogeneidad o heterogeneidad térmica entre las diferentes playas, intensidad de los cambios en los parámetros climáticos locales, distancia a otras poblaciones). Entre las posibles respuestas propuestas se encuentran: cambios en la fenología de la anidación, de manera que la anidación se traslade a periodos más fríos; selección por parte de las hembras de la posición del nido en zonas de la playa más frías, o cavando nidos más profundos, o seleccionando playas más frescas dentro del área de anidación actual de la población; cambio de zonas de anidación, desplazándose éstas a mayores latitudes. Incluso se ha propuesto el cambio de la temperatura pivotante, lo que parece ser bastante improbable por el carácter conservativo que presenta esta variable, y que, en caso de que fuese posible tal adaptación, no se produciría en un tiempo tan breve como parece imponer el cambio climático (ver argumentos p. ej. en Davenport 1997, Hays *et al.* 2001, Kamel y Mrosovsky 2006, Foley *et al.* 2006, Hawkes *et al.* 2007, Pike y Stiner 2007, Zbinden 2007).

Recomendaciones

Para conocer la razón de sexos de los neonatos en la población global de tortuga boba de Cabo Verde, sería necesario muestrear el resto de las playas de Boavista y de las otras islas, registrando, durante toda la temporada y durante varios años, la distribución de nidos y los TI. Además, se recomienda repetir estos estudios periódicamente para poder detectar si existen años atípicos y conocer la tendencia. Igualmente, podrían resultar más prácticos otros métodos, como los registros de temperaturas que posteriormente podrían transformarse en proporción de sexos y que podrían hacer estimaciones más precisas (Mrosovsky *et al.* 2009). Sin embargo, teniendo en cuenta las limitaciones que supone estimar la razón de sexos utilizando las curvas descritas para otras poblaciones, y considerando las particularidades de esta población (distancia geográfica con otras poblaciones, pequeño tamaño de las hembras nidificantes), se debería evaluar la necesidad de determinar la temperatura pivotante y



de calcular las curvas específicas para la población de Cabo Verde. Esto implicaría el sacrificio de neonatos, pero podría llegar a ser aconsejable si se consiguen resultados más precisos, que a su vez permitirían desarrollar planes de manejo y medidas de conservación efectivas para estas tortugas víctimas de la depredación humana (Cabrera *et al.* 2000, López-Jurado *et al.* 2000b). Además, la aportación de nuevos datos podría ayudar a la evaluación del valor conservativo de la temperatura pivotante, y a comprender el valor adaptativo de las especies con TSD.

Así mismo, los nuevos estudios sobre razón de sexos que se lleven a cabo en Cabo Verde, deberían tener en cuenta los diferentes factores que podrían afectar a las estimas de la razón de sexos en las playas de anidación (distribución estacional del éxito de incubación, efectos de la depredación de huevos y neonatos, profundidad de los nidos, distribución espacial de las puestas, patrón de emergencia, tamaño de las puestas...).

Capítulo 5

ÉXITOS DE ECLOSIÓN Y EMERGENCIA DE LOS NIDOS



Capítulo 5

Éxitos de eclosión y emergencia de los nidos

5.1. Introducción

El éxito de la incubación de los nidos de las tortugas marinas depende de una gran variedad de factores. En primer lugar se encuentran aquéllos que se podrían clasificar como intrínsecos de la propia puesta: presencia de huevos no fecundados, con embriones inviables, o con anomalías en algunos de sus componentes como, por ejemplo, huevos sin yema o sin cáscara (Dodd 1988, Wyneken et al. 1988). Por otro lado, la arena en la que se incuba el nido debe presentar características físico-químicas con valores dentro de rangos que permitan el desarrollo de los embriones (Matsuzawa et al. 2002). Entre estas características se encuentran la temperatura (Yntema y Mrosovsky 1982), la humedad o el potencial hídrico (McGehee 1990), la salinidad (Bustard y Greenham 1968) y los gases respiratorios (Ackerman 1980); ya que los huevos durante la incubación intercambian entre ellos y con el sustrato agua, O₂, CO₂ y calor (Ackerman 1997).

Las playas de anidación son estructuras geológicas dinámicas que cambian en el tiempo y en el espacio (Ackerman 1997, Lamont y Carthy 2007), y que se pueden ver afectadas por factores externos. Además, cada playa presenta sus propias características



latitudinales, geomorfológicas y físico-químicas. Todas estas variaciones influyen en el desarrollo de los embriones, y esto se puede traducir en diferencias en los éxitos de incubación obtenidos a lo largo del tiempo en una misma o entre diferentes playas.

Se han descrito numerosos factores externos que pueden interrumpir el desarrollo de los huevos de una nidada y que, por tanto, afectan al éxito de la incubación, bien directamente o modificando las características del sustrato. Entre estos factores se encuentran: la inundación de los nidos por mareas (Peters et al. 1994, Leslie et al. 1996, Foley 2006), eventos climáticos adversos como lluvias torrenciales (Carthy et al. 2003) y ciclones (Pike y Stiner 2007), la presencia de vegetación cuyas raíces disminuyen el agua disponible en el sustrato o destruyen los huevos (Carthy et al. 2003), la ruptura de huevos por parte de otras hembras nidificantes durante el proceso de excavación (Limpus 1985, Bouchard y Bjorndal 2000), la presencia de microorganismos patógenos (Wyneken et al. 1988), el ataque de predadores (ver revisión en Dodd, 1988), el saqueo de nidos por parte del hombre (Pritchard 1980), y otras causas de naturaleza antropogénica, como la alteración de las playas de anidación debida al desarrollo urbanístico en las zonas costeras (Witherington 1999, Carthy et al. 2003).

La depredación animal ha sido una fuente de mortalidad natural en las poblaciones de tortugas marinas a lo largo de la evolución, probablemente sin llevarlas al borde de la extinción (Stancyk 1995). Pero bajo ciertas circunstancias, como cambios en los ecosistemas generalmente causados por el hombre, se podría favorecer la supervivencia de los predadores y aumentar la presión sobre las tortugas marinas. Algunos ejemplos los encontramos en ciertas playas de anidación, donde se pueden encontrar especies predatoras de huevos y neonatos introducidas por el hombre. En otros casos se ha observado un aumento en el número de predadores nativos, favorecido por la mayor disponibilidad de alimento en las proximidades de los asentamientos humanos. Otras veces es el propio hombre quien ejerce directamente la presión al saquear los nidos (Boulon 1999).

Entre los predadores de huevos de tortugas marinas se encuentran mapaches, coatíes, zorros, ratas, cerdos, perros, varanos, hormigas y cangrejos fantasma, entre otros (ver revisiones en Dodd 1988 y en Stancyk 1995); que pueden atacar total o



parcialmente las puestas. En algunas poblaciones de tortuga boba, al igual que de otras especies de tortugas marinas, los niveles de depredación pueden llegar a ser muy elevados, causando hasta el 90% de pérdida de huevos (Dodd 1988.)

El éxito de la incubación se puede evaluar a partir del éxito de eclosión y/o del éxito de emergencia. El éxito de eclosión se define como el porcentaje de tortugas que consiguen salir del huevo con respecto al total de los huevos de la nidada. Por otro lado, el éxito de emergencia se refiere a aquellos neonatos que alcanzan la superficie del nido (Miller 1999, Miller et al. 2003).

Existen diferentes formas de calcular estas dos variables. Por una lado, y siendo las más usadas, se encuentran aquellas fórmulas en las que el tamaño de la nidada, las tortugas eclosionadas y las que emergen a la superficie se cuentan a partir del material encontrado en el nido, una vez ha finalizado el proceso de emergencia (Wyneken et al 1988, Hays et al. 1992, Peters et al 1994, Santos et al. 2000, Glen et al. 2005). En el interior de un nido se pueden encontrar cáscaras, huevos eclosionando y huevos cerrados, que se suelen clasificar siguiendo un criterio práctico, atendiendo a lo que es posible discernir a simple vista (Miller 2000).

Las cáscaras de huevos eclosionados (C) pueden corresponder a:

- tortugas que han conseguido alcanzar la superficie del nido (TE);
- tortugas vivas dentro del nido (TVDN);
- tortugas muertas dentro del nido (TMDN).

Los huevos en proceso de eclosión (HE) pueden corresponder a:

- tortugas vivas (TVEC);
- tortugas muertas (TMEC).

Los huevos cerrados (HC) pueden corresponder a:

- infértiles o sin desarrollo aparente (HSDA);
- con embrión visible (HEV).



Los huevos predados (HP) pueden mostrarse como cáscaras o huevos abiertos con restos de material en el interior.

El tamaño de la puesta, siguiendo la clasificación de Miller (1999), vendría dado por la siguiente expresión:

$$\text{Tamaño puesta} = C + HE + HC + HP$$

Y de esta forma, el éxito de eclosión y el de emergencia se calculan de acuerdo con las siguientes expresiones:

$$(1) \text{ Éxito de eclosión (\%)} = \frac{C}{C + HE + HC + HP} \times 100$$

$$(2) \text{ Éxito de emergencia (\%)} = \frac{C - TVDN - TMDN}{C + HE + HC + HP} \times 100$$

Si todas las tortugas o neonatos fueron interceptadas al emerger a la superficie, C se puede sustituir por:

$$C = TE + TVDN + TMDN$$

Las fórmulas (1) y (2) presentan la gran ventaja de que se pueden incluir en la muestra todos los nidos localizados, sin que sea necesario presenciar el proceso de anidación para contar los huevos, ya que el tamaño de la puesta se puede determinar después de la incubación. Al tamaño de puesta calculado de esta forma se le llamará, a partir de ahora, tamaño de puesta final (TPF). Además, si los observadores no registran el número de neonatos que alcanzan la superficie (TE), éstos se pueden determinar indirectamente, a partir del material que queda en el nido (C - TVDN - TMDN).

Los huevos también se pueden contar durante el proceso de anidación, mientras salen de la cloaca de la hembra. Una variante consiste en desenterrar la puesta justo después de que la tortuga la haya dejado en el nido, contar los huevos y luego volver a enterrarlos, proceso que debe realizarse dentro de un plazo de tiempo limitado y con sumo cuidado para evitar la muerte inducida por movimiento de los embriones (Limpus



et al. 1979, Miller y Limpus 1983). Al tamaño de puesta calculado al inicio de la incubación se le llamará, a partir de ahora, tamaño de puesta inicial (TPI).

En aquellas playas de anidación donde no existen predadores que ataquen los nidos, el TPF debería coincidir con el TPI. Sin embargo, cuando la depredación es habitual, esta igualdad podría no cumplirse, y la categorización de los huevos al exhumar los nidos podría resultar confusa (Miller 1999). Aunque la bibliografía explica que aquellos huevos depredados que quedan en el nido se pueden diferenciar de los eclosionados por el tipo de rotura y por la presencia de restos de material en su interior (Miller, 1999), la realidad es que, en ocasiones, esta diferenciación no resulta fácil (obs. pers.). Un problema añadido, al determinar el TPF, es que si los predadores no dejaran los restos del material atacado en el nido, sino que lo extraen o lo destruyen, el TPF sería menor que el total de los huevos puestos por la hembra (TPI) (Miller 1999). Si esto llegara a producirse, al usar la formula de Miller (1999) para calcular el éxito de eclosión, el tamaño de la puesta sólo incluiría a los huevos que han quedado tras la depredación y, al ser el denominador más pequeño, el éxito estaría sobrestimado con respecto al TPI. Con esto se estaría mostrando el éxito de los huevos que quedaron en el nido tras la incubación, pero no el éxito del nido original.

Gran parte de la información disponible sobre el éxito de incubación de los nidos de tortugas marinas, muestra los éxitos de las puestas excluyendo de los análisis aquellas que han sufrido depredación o interferencia de cualquier otro factor externo (destrucción por fenómenos meteorológicos, infecciones microbianas, etc.) (Broderick y Godley 1992, Miller et al. 2003). Otros estudios se han realizado con nidos que son trasladados a viveros y/o presentan dispositivos para evitar predadores (Wyneken et al. 1988, Glen et al 2005, Foley et al 2006, Pike y Stiner 2007). Y en otros casos, la información sobre el éxito de los nidos corresponde a lugares donde no hay depredación de huevos (Peters et al. 1994).

Los cangrejos semiterrestres del género *Ocypode* son especies de hábitos carroñeros y depredadores (Trott 1999), frecuentes en playas tropicales y subtropicales (Strachan et al. 1999). En el archipiélago de Cabo Verde, la especie *O. cursor* depreda los huevos y los neonatos de tortuga boba (Martins-Pereira 2003). Estos crustáceos



excavan galerías a través de las cuales acceden hasta los nidos, donde pueden consumir los huevos o sacarlos al exterior. Los objetivos del siguiente estudio fueron: (1) analizar el efecto que la depredación en los nidos puede ejercer sobre los cálculos de los éxitos de eclosión y de emergencia, (2) calcular los éxitos de eclosión y de emergencia según diferentes fórmulas, (3) evaluar las ventajas y desventajas de cada una y seleccionar las más adecuadas para esta población, (4) realizar un estudio comparativo de los éxitos en tres playas de la isla de Boavista y (5) comparar los resultados con los obtenidos en otras poblaciones.

5.2 Metodología

5.2.1 Área de estudio

Se seleccionaron tres playas de puesta de la tortuga boba en el sureste de la isla de Boavista, archipiélago de Cabo Verde. Estas playas fueron Calheta, Ervatão y Ponta Cosme (Fig. I.4 y Fotos I.10, I.11, I.12). En ninguna se ha observado el saqueo de nidos por parte del hombre.

5.2.2. Tamaño de puesta, marcaje y seguimiento de los nidos

Se utilizaron para este estudio una muestra aleatoria de 842 nidos, que se marcaron en las tres playas entre los años 1999 y 2004: 92 nidos en 1999, 66 nidos en 2000, 96 nidos en 2001, 116 en 2002, 188 en 2003 y 284 en 2004. En 2003 y 2004 se incluyeron nidos de casi toda la temporada de puesta, desde julio a octubre, y en los años previos sólo nidos de julio y agosto. Los nidos estudiados tenían tamaño de puesta inicial conocido y en ellos se encontró material al abrirlos después de la incubación.

Los huevos se contaron usando cuatro metodologías diferentes. En la campaña de 1999, los huevos se extrajeron del nido después de que la hembra regresara al mar, se contaron y se volvieron a enterrar (Hays et al. 1992; Miller, 1999). En los años 2000, 2001 y 2002 se contaron visualmente durante la fase de puesta, mientras salían de la cloaca (Miller, 1999). Al principio de la temporada del 2001, algunas hembras fueron marcadas mientras ponían los huevos. Desafortunadamente no se registró en qué casos las hembras fueron manipuladas por lo que no se han podido diferenciar unos nidos de



otros. A partir del año 2003, el observador encargado de contar los huevos se cubría la mano con un guante de látex y la colocaba bajo la cloaca de la tortuga, evitando el contacto directo. Según iban saliendo, los huevos caían sobre la mano, se contaban y posteriormente se depositaban en el nido (Tabla 5.1)

Debido a las diferentes metodologías empleadas al contar el TPI y al tiempo muestreado cada año, en algunos de los estudios desarrollados en este capítulo se crearon varios grupos de análisis. El primero incluye el año 1999, el segundo los años 2000, 2001 y 2002 y el tercero los años 2003 y 2004 (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Grupos de análisis creados según el tiempo muestreado cada año y la metodología usada para conocer el tamaño de puesta. MP: muestreo parcial de la temporada. MC: muestreo completo de la temporada. Posterior FP: posterior a la fase de puesta (desenterrando los huevos). Durante FP: durante la fase de puesta. Manipulación ♀: hembras marcadas mientras ponían los huevos. No manipulación ♀: hembras marcadas después de poner los huevos. Sin mano: huevos contados mientras salían de la cloaca. Con mano: huevos contados al caer en la mano del observador.

			Posterior FP	Durante FP		
				manipulación ♀	no manipulación ♀	
				sin mano	sin mano	con mano
MP	Grupo 1	1999	X	-	-	-
		2000	-	-	X	-
	Grupo 2	2001	-	X	X	-
		2002	-	-	X	-
MC	Grupo 3	2003	-	-	-	X
		2004	-	-	-	X

Los nidos se marcaron con una estaca numerada, previa búsqueda de los huevos, una vez que la hembra retornaba al mar, o bien a la mañana siguiente. Al cumplirse 45 días desde la fecha de puesta (varios días antes de que se esperase la salida de los neonatos a la superficie), se rodearon de una rejilla plástica para que las tortugas quedasen retenidas al salir (Varo *et al.* 2006). Durante la noche y al amanecer se revisaron para anotar cualquier incidencia. Los neonatos encontrados en la superficie fueron contados y posteriormente liberados.

En los años 2000 y 2003 se registró, en los nidos con signos externos de depredación, la fecha en la que se detectó la primera galería excavada por cangrejo. En



el 2001 sólo se anotó si esto se producía antes o después de que los primeros neonatos salieran del nido.

Pasados entre 5 y 10 días de la salida a la superficie del nido de la última tortuga, o en su defecto al cumplir 70 días sin haber presentado ninguna emergencia, se abría el nido, se extraía el material y se procedía a categorizar y contar el contenido. Para ello se siguió la clasificación propuesta por Miller (1999), con la diferencia de que no fue posible, en algunos nidos, diferenciar las cáscaras depredadas de las eclosionadas, aunque cabe la posibilidad de que éstas no se encontraran en el interior del nido.

5.2.3. Nidos con éxito, éxitos de eclosión y de emergencia

Se calculó el porcentaje de nidos que presentaron emergencia de al menos un neonato. Esto se definió como nidos con éxito y su valor se presenta en porcentaje.

Aunque todos los éxitos de eclosión se refieren a los neonatos que consiguen salir del huevo con respecto al tamaño de la puesta, y el de emergencia a los que consiguen salir del nido, existen diferentes formas de cuantificarlo, y en este estudio se han calculado y denominado de la siguiente manera:

A. Éxito por excavación:

- El éxito de eclosión por excavación (ECe) corresponde a las cáscaras de huevos eclosionados que quedan en el nido tras el periodo de incubación o después de 70 días (para los nidos sin crías emergidas), respecto al tamaño de puesta final.

$$ECe (\%) = \frac{C}{TPF} \times 100$$

- El éxito de emergencia por excavación (EMe) corresponde a las cáscaras de huevos eclosionados que quedan en el nido tras el periodo de incubación o después de 70 días (para los nidos sin crías emergidas), descontando las tortugas que permanecen dentro del nido, y respecto al tamaño de puesta final.



$$\text{EMe (\%)} = \frac{C - (\text{TVDN} + \text{TMDN})}{\text{TPF}} \times 100$$

B. Éxito mixto:

- El éxito de eclosión mixto (ECm) se define como ECe pero referido al tamaño de puesta inicial.

$$\text{ECm (\%)} = \frac{C}{\text{TPI}} \times 100$$

- El éxito de emergencia mixto (EMm) se define como EMe pero referido al tamaño de puesta inicial.

$$\text{EMm (\%)} = \frac{C - (\text{TVDN} + \text{TMDN})}{\text{TPI}} \times 100$$

C. Éxito según neonatos observados:

- El éxito de eclosión de neonatos observados (ECo) corresponde a los neonatos observados en la superficie del nido (TE), más los encontrados vivos y muertos dentro del nido, respecto al tamaño de puesta inicial.

$$\text{ECo (\%)} = \frac{\text{TE} + \text{TVDN} + \text{TMDN}}{\text{TPI}} \times 100$$

- El éxito de emergencia de neonatos observados (EMo) corresponde a los neonatos observados en la superficie del nido respecto al tamaño de puesta inicial.

$$\text{EMo (\%)} = \frac{\text{TE}}{\text{TPI}} \times 100$$



D. Éxito máximo:

- En el éxito de eclosión máximo (ECmax) se consideró el valor máximo entre ECm y ECo.
- En el éxito de emergencia máximo (EMmax) se consideró el valor máximo entre EMm y EMo.

5.2.4. Análisis estadístico

Se utilizó estadística no paramétrica debido a que las distribuciones de las variables diferían de la curva normal. Los datos se analizaron con el programa SPSS.15 (© SPSS Inc., 2005). El nivel crítico de significación utilizado en los contrastes fue 0,05, salvo que se indique lo contrario.

5.2.4.1. Influencia de la depredación en el cálculo de los éxitos de incubación

Para conocer si la depredación de los nidos influía en los resultados de los éxitos de eclosión y emergencia, se compararon, por un lado, los dos denominadores (TPI y TPF) usados en ambos éxitos y, por otro, los dos numeradores (TE y C - TVDN - TMDN) de las fórmulas de los éxitos de emergencia. Para ello se utilizó el test no paramétrico de Wilcoxon para dos muestras relacionadas. Se consideraron los tres grupos de análisis (1999, 2000-2002 y 2003-2004) establecidos en función de la metodología aplicada al contar el TPI y de los meses muestreados.

5.2.4.2. Comparación de TPI - TPF por playas y por años

Se creó la variable diferencia entre TPI y TPF (TPI - TPF) y se compararon, en cada grupo de análisis, los resultados obtenidos en cada playa. También se contrastaron los resultados de los diferentes años que componían cada grupo compuesto por más de una temporada (2000-2002 y 2003-2004). Se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis cuando se compararon tres playas o años. Cuando sólo fueron dos los grupos comparados se usó el test de Mann-Withney. Cuando el test de Kruskal Wallis mostró evidencias de diferencias significativas, se utilizó la prueba de Mann-Withney para



realizar las comparaciones dos a dos, aplicando la corrección de Bonferroni al nivel de significación (Pardo y Ruíz 2002), resultando $\alpha = 0,017$.

5.2.4.3. Comparación por playas y años del éxito de eclosión (EC) y de emergencia (EM)

Se calcularon las medianas y otros estadísticos descriptivos de los éxitos de eclosión y emergencia en cada playa y año de estudio, aplicando las diferentes fórmulas consideradas. Por un lado, se compararon los resultados obtenidos en las diferentes playas, y por otro, para cada playa se analizaron las variaciones anuales dentro de cada grupo de análisis compuesto por más de una temporada. Se utilizaron los test descritos en el apartado anterior y se usaron los mismos criterios para ser aplicados.

5.2.4.4. Diferencia entre éxito de eclosión y emergencia. Neonatos dentro del nido.

Para comparar los resultados de los éxitos de eclosión y sus respectivos éxitos de emergencia, se simplificó el análisis seleccionando sólo las fórmulas ECo y EMo. Se creó la variable diferencia (ECo - EMo) que muestra el porcentaje de neonatos eclosionados que no consiguen salir del nido. Mediante el test no paramétrico de Kruskal Wallis se analizó si los resultados obtenidos dependían de la playa.

5.3. Resultados

5.3.1. Éxito de nidos y presencia de cangrejos

Entre el 57 y el 79% de los nidos presentaron emergencia de algún neonato (rango de valores, años 1999-2004) (Fig. 5.1). En las temporadas en las que se registró información relacionada con la depredación, en el 62,0-82,6% de estos nidos se observaron indicios de la presencia del cangrejo fantasma (rango de valores, años 2000, 2001 y 2003). En el 82,4-90,7% de estas puestas, la primera galería se observó antes de que los neonatos salieran a la superficie del nido. También fueron más los nidos con galerías en los casos de los que no eclosionaron, entre el 61,9 y el 87,1% de las puestas (rango de valores, años 2000, 2001 y 2003) (Fig. 5.2). En el total de nidos, incluyendo



los que tuvieron éxito y los que no, entre el 67 y el 84% fueron atacados por cangrejos, de los cuales entre el 67,1 y el 80,6% se desarrollaron con éxito.

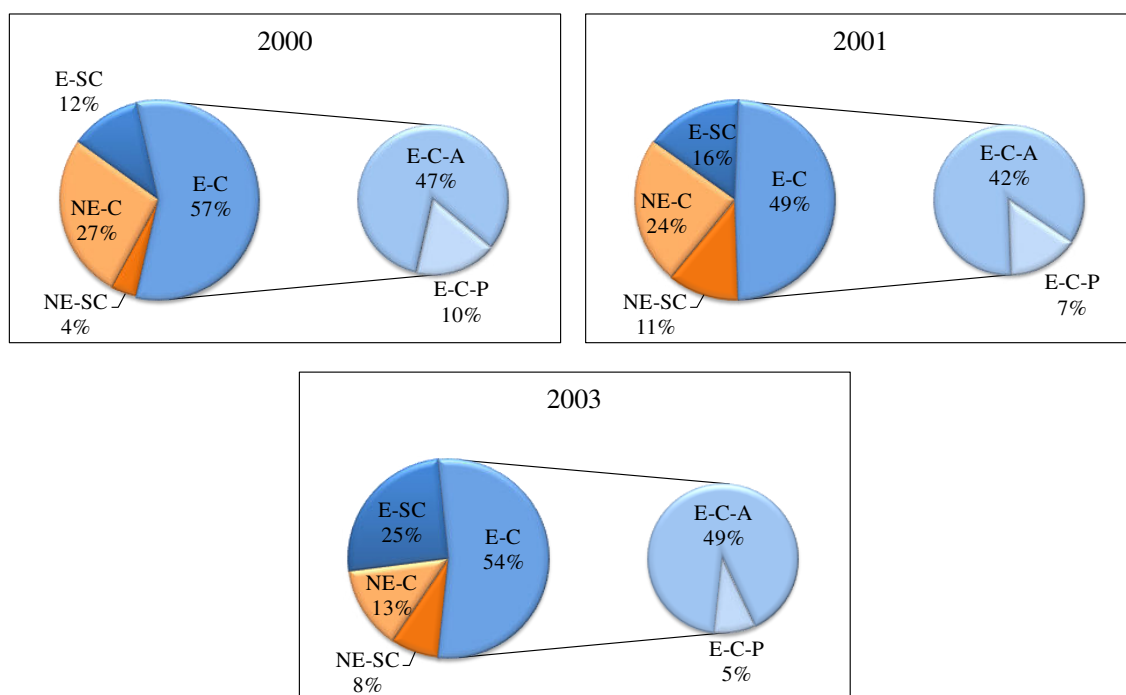
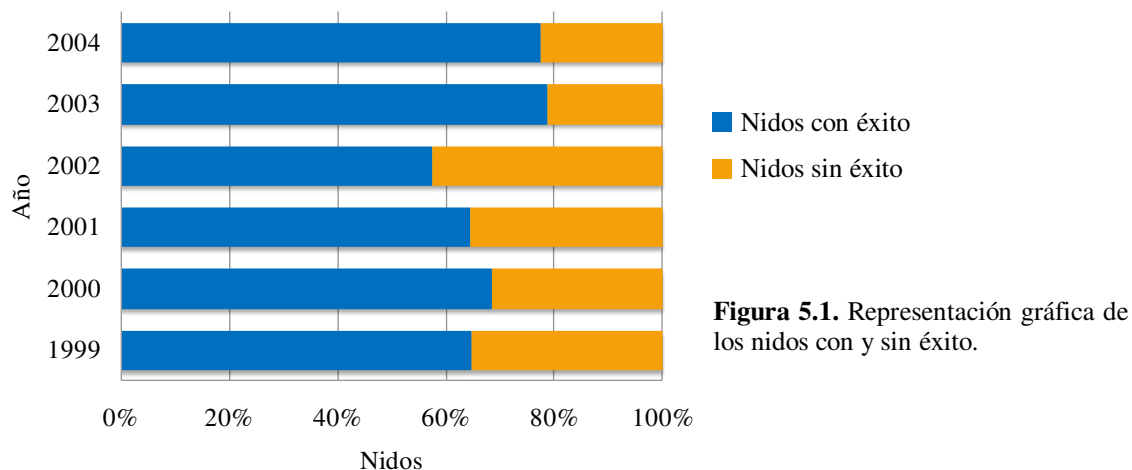


Figura 5.2. Diagramas de sectores donde se representa el éxito de los nidos y el porcentaje de puestas afectadas por el ataque del cangrejo fantasma. E (azul): nidos con éxito, NE (naranja): nidos sin éxito, C: indicios de presencia de cangrejos, SC: sin indicios de presencia de cangrejos; A: primeros indicios observados antes de que los primeros neonatos salieran a la superficie del nido. P: primeros indicios observados en el día de la primera emergencia o después.

Los indicios de cangrejos en los nidos se observaron durante toda la incubación, pero fueron más frecuentes los nidos en los que la primera galería se detectó pocos días antes de encontrar los primeros neonatos en la superficie o una vez que éstos ya habían salido del nido (Fig. 5.3).

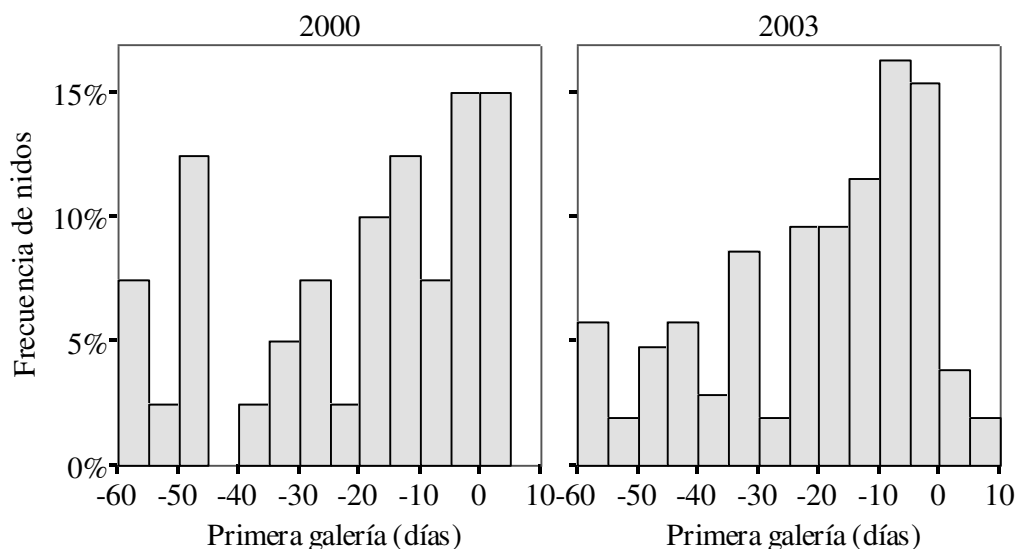


Figura 5.3. Histograma de frecuencias mostrando el día de incubación en el que se observa la primera galería de cangrejo (días). Día 0 corresponde al día en el que los primeros neonatos salen a la superficie del nido. Días negativos corresponden a los días de incubación anteriores al día 0. Días positivos corresponden a días posteriores a la primera emergencia.

5.3.2. Diferencia entre el tamaño de puesta inicial y final

En la Figura 5.4 se representan los diagramas de caja para TPI y TPF. En los tres grupos de análisis se encontraron diferencias significativas entre las dos variables (1999: test de Wilcoxon: $Z = -7,247$, $p\text{-valor} = 0,000$; 2000-2002: test de Wilcoxon: $Z = -8,44$, $p\text{-valor} = 0,000$; 2003-2004: test de Wilcoxon: $Z = -8,44$, $p\text{-valor} = 0,000$). En la mayoría de los nidos (72,3%), los tamaños de puesta calculados al final de la incubación fueron menores que los calculados al inicio.

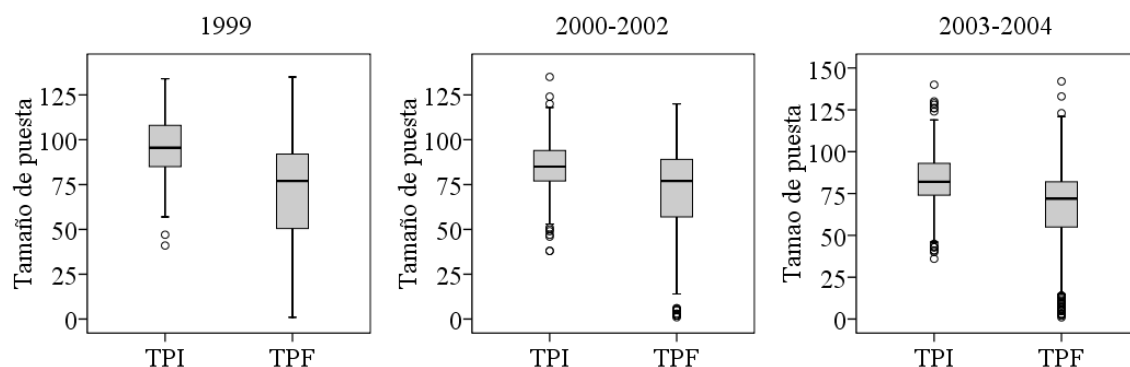


Figura 5.4. Tamaño de puesta inicial (TPI) y final (TPF) en cada grupo de análisis. La caja muestra el rango intercuartílico de la distribución (percentil 25 y percentil 75); la línea horizontal dentro de la caja, la mediana; los bigotes, valor más grande y más pequeño que no llega a ser atípico; el círculo, caso atípico u *outlier* (alejado más de 1,5 longitudes de caja del percentil 25 o del 75).

En la temporada de 1999, la variable TPI - TPF (Fig. 5.5) resultó significativamente diferente entre playas (test de Kruskal-Wallis: $H = 6,797$, p -valor = $0,009$). En Calheta (mediana = $52,0$ huevos/nido, $RI = 10,8-79,8$) la diferencia fue mayor que en Ervatão (mediana = $9,5$ huevos/nido, $RI = 1,0-31,3$) ($p < 0,017$) y Ponta Cosme (media = $8,0$ huevos/nido, $RI = 1,0-32,3$) ($p < 0,017$). Y en estas dos playas TPI - TPF fueron similares ($p > 0,017$) (Tabla 5.2).

En las temporadas del 2000 al 2002, la variable TPI - TPF (Fig. 5.5) también resultó significativamente diferente entre playas (test de Kruskal-Wallis: $H = 16,256$, p -valor = $0,000$) (Fig. 5,4). Pero, en este caso, las diferencias en Calheta (mediana = $8,0$ huevos/nido, $RI = 0,5-21,5$) y Ervatão (mediana = $9,0$ huevos/nido, $RI = 0,0-33,0$) resultaron similares ($p > 0,017$) y mayores que en Ponta Cosme (mediana = $2,0$ huevos/nido, $RI = -3,0-9,3$) ($p < 0,017$) (Tabla 5.2). No se encontraron evidencias de que la diferencia entre los dos tamaños de puesta variara entre estos tres años considerando las tres playas juntas (test de Kruskal-Wallis: $H = 0,135$, p -valor = $0,935$) ni al considerarlas por separado (Calheta: test de Kruskal-Wallis: $H = 0,724$, p -valor = $0,696$; Ervatão: test de Kruskal-Wallis: $H = 1,509$, p -valor = $0,470$; Ponta Cosme: test de Kruskal-Wallis: $H = 0,944$, p -valor = $0,624$).

En el tercer grupo de análisis, correspondiente a las temporadas 2003 y 2004 (Fig. 5.5), la diferencia también resultó significativa entre playas (test de Kruskal-Wallis: $H = 59,044$, p -valor = $0,000$). Y lo fueron todas las comparaciones entre cada dos (p -valor <

0,017) (Tabla 5.2). El valor de la mediana más alto se encontró en Calheta (mediana = 20,5 huevos/nido, RI = 6,0-53,0), luego en Ervatão (mediana = 9,0 huevos/nido, RI = 2,0-30,0) y por último en Ponta Cosme (media = 2,0 huevos/nido, RI = 0,0-10,0). A pesar de que al considerar las tres playas juntas se encontraron evidencias de que TPI - TPF podía haber variado en estos dos años (test de Mann-Withney: $U = 23576,00$, p -valor = 0,031), no se detectaron diferencias significativas al analizar los cambios anuales en cada playa (Calheta: test de Mann-Withney: $U = 392,50$, p -valor = 0,399; Ervatão: test de Mann-Withney: $U = 4139,00$, p -valor = 0,253; Ponta Cosme: test de Mann-Withney: $U = 4547,50$, p -valor = 0,066).

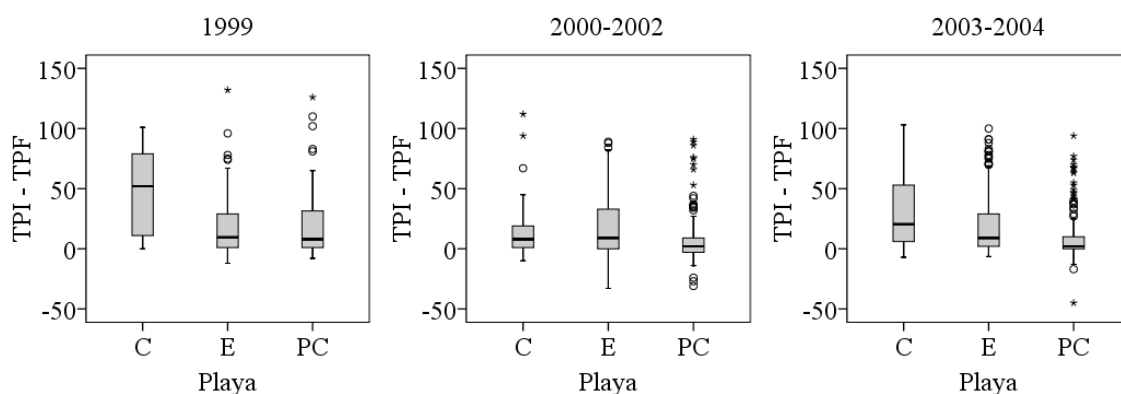


Figura 5.5. Variable TPI - TPF en cada playa para cada grupo de análisis. TPI: tamaño de puesta inicial, TPF: tamaño de puesta final. C: Calheta, E: Ervatão y PC: Ponta Cosme. La caja muestra el rango intercuartílico de la distribución (percentil 25 y percentil 75); la línea horizontal dentro de la caja, la mediana; los bigotes, valor más grande y más pequeño que no llega a ser atípico; el círculo, caso atípico u *outlier* (alejado más de 1,5 longitudes de caja del percentil 25 o del 75).

Tabla 5.2. Resultados de las comparaciones por pares de la variable TPI - TPF en las playas estudiadas. U: estadístico de Mann- Withney, p -valor: nivel crítico asociado al estadístico, p -valor* indica diferencias significativas. C: Calheta, E: Ervatao, PC: Ponta Cosme.

	Muestreo parcial				Muestreo completo	
	1999		2000-2002		2003-2004	
	U	p-valor	U	p-valor	U	p-valor
C - E	170,50	0,009*	1978,00	0,823	4572,00	0,003*
C - PC	186,00	0,003*	1448,00	0,013*	2858,00	0,000*
E - PC	637,00	0,641	5389,00	0,000*	14055,50	0,000*



5.3.3. Diferencia entre neonatos observados (TE) y estimados (C - TVDN - TMDN)

En los tres grupos de análisis se encontraron diferencias significativas entre las dos variables usadas para cuantificar los neonatos que alcanzan la superficie: neonatos observados en la rejilla (TE) y estimados a partir del material encontrado en el nido (C - TVDN - TMDN) (1999: test de Wilcoxon: $Z = -4,924$, $p\text{-valor} = 0,000$; 2000-2002: test de Wilcoxon: $Z = -5,693$, $p\text{-valor} = 0,000$; 2003-2004: test de Wilcoxon: $Z = -6,672$, $p\text{-valor} = 0,000$). Los observados fueron menos que los estimados (Fig. 5.6).

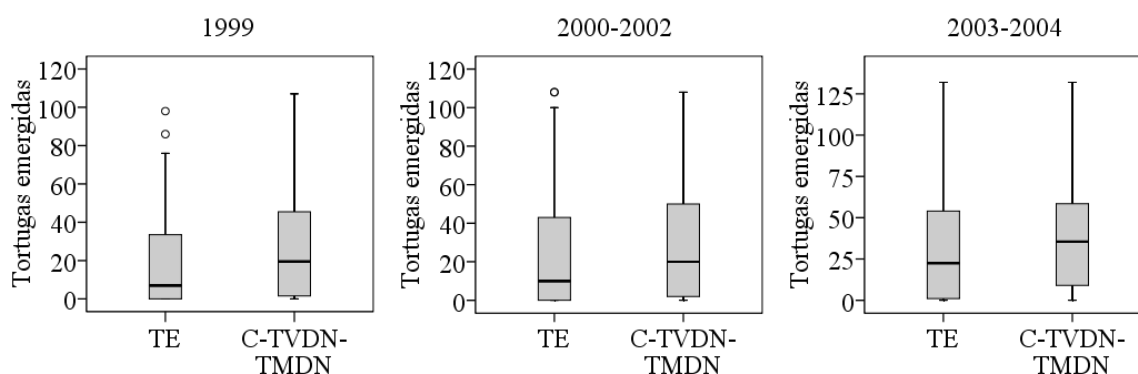


Figura 5.6. Neonatos que alcanzan la superficie del nido según observación en la rejilla y según la estimación a partir del material encontrado en el nido, en cada grupo de análisis. TE: neonatos observados en la superficie, C: cáscaras, TVDN: tortugas vivas dentro del nido, TMDN: tortugas muertas dentro del nido.

5.3.4. Comparación de los éxitos de eclosión y emergencia por playas

En las Tablas 5.3 y 5.4 se muestran, para cada playa, las medianas y otros estadísticos descriptivos de los éxitos de eclosión y emergencia obtenidos mediante las diferentes formulas. Los datos se agruparon por años según los grupos de análisis. En general, los resultados muestran evidencias de que los éxitos variaron entre playas ($p\text{-valor} < 0,05$).

En aquellos años en los que se analizaron nidos de toda la temporada (2003 y 2004), los resultados de EMe (Tabla 5.3) y ECe (Tabla 5.4) indicaron que, de los huevos que sobreviven a la incubación (TPF), los mayores porcentajes de neonatos por nido se producen en Calheta (mediana EMe: 88,0%) y Ervatão (mediana EMe: 82,2%) y los menores en Ponta Cosme (mediana EMe: 31,9%) (Tabla 5.3). En los otros dos



grupos de análisis (1999 y 2000-2002), los EMe y ECe de Calheta también resultaron significativamente mayores que los de Ponta Cosme (p -valor $< 0,017$).

En cuanto a los éxitos de emergencia y de eclosión referidos a los huevos originalmente puestos en el nido (TPI), también los resultados, en general, dependieron de la playa en todas las fórmulas usadas (EMm, EMo y EMmax, Tabla 5.3; y ECm, ECo y ECmax, Tabla 5.4) y grupos de análisis (p -valor $< 0,05$), exceptuando EMm y ECm en 1999 (p -valor $> 0,05$). En el grupo 2003-2004, los valores mayores de EM y EC se obtuvieron en los nidos de Ervatão (por ejemplo: EMm mediana = 64,5%; EMo mediana = 55,6%) y Calheta (por ejemplo: EMm mediana = 51,0%; EMo mediana = 39,8%) y los menores en los de Ponta Cosme (por ejemplo: EMm mediana = 24,2%; EMo media = 8,6%). En los otros dos grupos de análisis (1999 y 2000-2002), cuando se encontraron diferencias significativas de los éxitos entre las playas, los de Ponta Cosme resultaron menores que los de Calheta en todos los casos. Los resultados de las comparaciones entre Ervatão y las otras playas variaron según la fórmula empleada y el grupo de análisis.



Tabla 5.3. Estadísticos descriptivos de los éxitos de emergencia (EM) según diferentes fórmulas, para cada playa en cada uno de los grupos de análisis, y resultados de las comparaciones de los EM entre playas. EMe: éxito de emergencia por excavación, EMm: éxito de emergencia mixto, EMo: éxito de emergencia de neonatos observados y EMmax: éxito de emergencia máximo. MP: muestreo parcial de la temporada. MC: muestreo completo de la temporada. RI: rango intercuartílico (percentil25-percentil 75), n = tamaño muestral. H: estadístico de Kruskal-Wallis, U: estadístico de Mann-Whitney, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico, p-valor* indica diferencias significativas. P Cosme y PC: Ponta Cosme, C: Calheta, E: Ervatão.

		EMe			EMm			EMo			EMmax		
		MP		MC	MP		MC	MP		MC	MP		MC
		1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004
Calheta	mediana	67,3	83,8	88,0	36,0	68,7	51,0	24,7	54,0	39,8	36,3	68,7	57,5
	RI	49,9-85,0	55,1-91,9	69,3-93,6	13,8-61,0	44,1-90,1	15,9-77,3	3,4-53,4	2,95-78,1	3,8-70,4	19,2-61,0	51,3-90,4	20,2-79,2
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-69,7	0,0-98,2	0,0-94,0	0-69,5	0-98,2	0-94,0	8,3-69,7	0-98,2	0-94,0
	n	18	31	60	18	31	60	18	31	60	18	31	60
Ervatão	mediana	51,1	64,1	82,2	30,5	33,8	64,5	11,0	29,8	55,6	32,6	38,3	66,7
	RI	6,0-72,0	3,0-86,0	62,2-92,3	1,4-51,3	2,5-70,5	29,2-82,0	0,0-44,7	0,0-65,7	14,1-81,0	7,2-52,8	2,8-75,0	33,3-84,8
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-85,7	0,0-100	0,0-98,0	0,0-81,8	0,0-100	0,0-98,0	0,0-85,7	0,0-100	0,0-98,0
	n	34	123	203	34	123	203	34	123	203	34	123	203
P Cosme	mediana	23,5	15,6	31,9	15,1	12,3	24,2	0,5	2,9	8,6	15,1	13,7	25,0
	RI	0,0-51,0	0,0-51,5	0,0-67,9	0,0-44,7	0,0-39,4	0,0-55,4	0,0-27,3	0,0-51,5	0,0-44,6	0,0-45,0	0,0-39,7	0,0-58,9
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-79,9	0,0-93,8	0,0-100	0,0-80,0	0,0-97,1	0,0-97,2	0,0-80,0	0,0-97,1	0,0-100
	n	40	122	209	40	122	209	40	122	209	40	122	209
H		13,70	41,10	120,35	3,92	29,77	65,19	7,22	24,06	60,10	6,51	34,31	72,74
p-valor		0,001*	0,000*	0,000*	0,141	0,000*	0,000*	0,027*	0,000*	0,000*	0,039*	0,000*	0,000*
C-E	U	185,00	1288,00	5348,50		1175,00	5385,50	244,50	1558,50	5243,00	238,00	1269,00	5396,00
	p-valor	0,020	0,005*	0,152		0,001*	0,175	0,233	0,112	0,102	0,191	0,004*	0,180
C-PC	U	148,00	630,50	2291,00		760,50	4090,00	205,00	1056,00	4237,50	216,00	750,00	3909,00
	p-valor	0,000*	0,000*	0,000*		0,000*	0,000*	0,008*	0,000*	0,000*	0,015*	0,000*	0,000*
E-PC	U	521,00	4994,00	9160,50		5755,00	11681,00	542,50	5346,00	12101,50	543,50	5258,50	11175,00
	p-valor	0,082	0,000*	0,000*		0,002*	0,000*	0,120	0,000*	0,000*	0,035	0,000*	0,000*



Tabla 5.4. Estadísticos descriptivos de los éxitos de eclosión (EC) según diferentes fórmulas, para cada playa en cada uno de los grupos de análisis y resultados de las comparaciones de los EC entre playas. ECe: éxito de eclosión por excavación, ECm: éxito de eclosión mixto, ECo: éxito de eclosión de neonatos observados y ECmax: éxito de eclosión máximo. MP: muestreo parcial de la temporada. MC: muestreo completo de la temporada. RI: rango intercuartílico (percentil25-percentil 75), n = tamaño muestral. H: estadístico de Kruskal-Wallis, U: estadístico de Mann-Whitney, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico, p-valor* indica diferencias significativas. P Cosme y PC: Ponta Cosme, C: Calheta, E: Ervatão.

		ECe			ECm			ECo			ECmax		
		MP		MC	MP		MC	MP		MC	MP		MC
		1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004	1999	2000-2002	2003-2004
Calheta	mediana	69,7	84,2	88,0	38,0	71,3	52,0	26,6	55,0	40,8	38,0	71,3	58,7
	RI	57,4-95,0	57,6-92,0	70,1-94,9	15,9-60,9	44,6-90,6	16,7-78,8	5,5-53,4	3,3-78,1	4,4-72,7	19,2-60,9	51,3-91,6	20,9-84,2
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-69,7	0,0-98,2	0,0-95,7	0,0-71,6	0,0-98,2	0,0-95,2	10,7-71,6	0,0-98,2	0,0-95,7
	n	18	31	60	18	31	60	18	31	60	18	31	60
Ervatão	mediana	57,1	66,7	82,5	33,6	35,3	65,2	15,4	32,4	56,5	34,8	42,7	67,7
	RI	11,9-79,8	6,8-87,7	63,5-93,3	8,0-60,3	3,8-72,5	29,8-82,9	3,0-55,8	1,0-66,7	15,7-81,3	9,9-60,3	5,6-76,0	34,5-85,6
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-87,0	0,0-100	0,0-100	0,0-83,1	0,0-100	0,0-98,0	0,0-87,0	0,0-100	0,0-100
	n	34	123	203	34	123	203	34	123	203	34	123	203
P Cosme	mediana	24,5	21,0	31,9	15,1	15,5	25,9	5,1	6,7	9,6	15,1	16,4	26,7
	RI	0,0-59,5	0,0-53,0	0,0-70,3	0,0-47,6	0,0-40,3	0,0-56,6	0,0-26,9	0,0-28,9	0,0-46,9	0,0-47,6	0,0-42,8	0,0-59,1
	rango	0,0-100	0,0-100	0,0-100	0,0-84,3	0,0-94,8	0,0-100	0,0-80,0	0,0-98,1	0,0-97,9	0,0-84,3	0,0-98,1	0,0-100
	n	40	122	209	40	122	209	40	122	209	40	122	209
H		14,89	42,60	122,91	4,41	29,96	65,11	8,17	23,58	59,64	6,69	35,05	72,59
p-valor		0,001*	0,000*	0,000*	0,110	0,000*	0,000*	0,017*	0,000*	0,000*	0,035*	0,000*	0,000*
C-E	U	205,50	1352,00	5342,00		1216,00	5364,00	279,00	1581,50	5224,00	262,00	1299,50	5401,00
	p-valor	0,053	0,012*	0,148		0,002*	0,161	0,603	0,141	0,094	0,397	0,006*	0,183
C-PC	U	138,00	646,00	2242,50		778,50	4087,00	214,50	1071,00	4285,00	221,50	767,50	3923,00
	p-valor	0,000*	0,000*	0,000*		0,000*	0,000*	0,013*	0,000*	0,000*	0,019	0,000*	0,000*
E-PC	U	480,50	4802,00	9038,00		5626,50	11694,00	471,50	5291,50	12102,50	508,00	5134,50	11174,50
	p-valor	0,029	0,000*	0,000*		0,001*	0,000*	0,022	0,000*	0,000*	0,061	0,000*	0,000*



5.3.5. Neonatos eclosionados dentro del nido

Los porcentajes de neonatos eclosionados que no consiguieron alcanzar la superficie del nido (EMo - EMo) variaron entre el 0,9 y el 4,6%, (rango para cada playa en cada grupo de análisis). No se encontraron evidencias de que la variable dependiera de la playa, ni en las temporadas parcialmente muestreadas (1999: $H = 5,898$, $p\text{-valor} = 0,052$; 2000-2002: $H = 1,271$, $p\text{-valor} = 0,530$) ni en las que se muestrearon nidos de toda la temporada (2003-2004: $H = 1,124$, $p\text{-valor} = 0,570$).

5.3.6. Comparación de los éxitos de eclosión y emergencia por años

En las Tablas 5.5 y 5.6 se muestran los resultados de las comparaciones de los éxitos de emergencia y eclosión entre los diferentes años que forman cada grupo de análisis, para cada playa. Los test utilizados no encontraron diferencias significativas entre los años que comprendieron el grupo 2000-2002 ($p\text{-valor} > 0,05$), para ninguna de las fórmulas utilizadas. En el grupo 2003-2004, dependiendo de la fórmula, se encontraron evidencias de diferencias significativas ($p\text{-valor} < 0,05$) de los éxitos entre estas dos temporadas en la playa de Ponta Cosme (mediana, RI según fórmula: (a) EMe 2003 mediana = 57,8%, RI = 3,0-83,6 y EMe 2004 mediana = 19,4%, RI = 0,0-53,7; (b) EMm 2003 mediana = 37,0%, RI = 3,0-71,0 y EMm 2004 mediana = 15,4%, RI = 0,0-43,1; (c) EMmax 2003 mediana = 43,4%, RI = 3,0-72,3 y EMmax 2004 mediana = 15,4%, RI = 0,0-44,5) o en Ervatão (EMo 2003 mediana = 39,9%, RI = 5,4-70,4 y EMo 2004 mediana = 58,5%, RI = 20,2-81,8).



Tabla 5.5. Resultados de las comparaciones entre años de los éxitos de emergencia (EM) según la aplicación de diferentes fórmulas, para cada playa en los dos grupos de análisis que incluyen más de una temporada de estudio. EMe: éxito de emergencia por excavación, EMm: éxito de emergencia mixto, EMo: éxito de emergencia de neonatos observados y EMmax: éxito de emergencia máximo. MP: muestreo parcial de la temporada. MC: muestreo completo de la temporada. H: estadístico de Kruskal-Wallis, U: estadístico de Mann-Whitney, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico, p-valor* (rojo) indica diferencias significativas. P Cosme: Ponta Cosme. U*: se utilizó el test de Mann-Whitney en la comparación de los éxitos en Calheta en el periodo 2000-2002 ya que no se disponía de datos del 2001.

			EMe			EMm			EMo			EMmax		
			Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme
MP	2000-2002	H/U*	76,50	3,45	1,73	102,50	2,81	1,21	111,00	5,27	1,11	100,50	4,63	1,75
		p-valor	0,092	0,179	0,422	0,518	0,245	0,547	0,749	0,072	0,574	0,468	0,099	0,418
MC	2003-2004	U	331,00	4511,00	3713,00	430,00	4524,00	4000,00	409,50	3780,00	4639,00	446,00	4540,00	4025,50
		p-valor	0,079	0,841	0,000*	0,773	0,867	0,002*	0,554	0,040*	0,097	0,959	0,900	0,002*

Tabla 5.6. Resultados de las comparaciones entre años de los de eclosión (EC) según la aplicación de diferentes fórmulas, para cada playa en los dos grupos de análisis que incluyen más de una temporada de estudio. ECe: éxito de eclosión por excavación, ECm: éxito de eclosión mixto, ECo: éxito de eclosión de neonatos observados y ECmax: éxito de eclosión máximo. MP: muestreo parcial de la temporada. MC: muestreo completo de la temporada. H: estadístico de Kruskal-Wallis, U: estadístico de Mann-Whitney, p-valor: nivel crítico asociado al estadístico, p-valor* (rojo) indica diferencias significativas. P Cosme: Ponta Cosme. U*: se utilizó el test de Mann-Whitney en la comparación de los éxitos en Calheta en el periodo 2000-2002 ya que no se disponía de datos del 2001.

			ECe			ECm			ECo			ECmax		
			Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme	Calheta	Ervatão	P Cosme
MP	2000-2002	H/U*	79,50	5,00	1,42	101,50	4,24	1,14	113,00	5,87	0,90	101,50	6,35	1,67
		p-valor	0,118	0,082	0,493	0,493	0,120	0,565	0,830	0,053	0,639	0,493	0,050	0,434
MC	2003-2004	U	327,00	4500,00	3727,00	437,00	4567,00	4044,50	401,50	3780,00	4734,50	445,50	4483,50	4049,00
		p-valor	0,069	0,820	0,000*	0,853	0,954	0,002*	0,478	0,040*	0,153	0,953	0,787	0,003*

5.4. Discusión

5.4.1. Diferencias entre las fórmulas empleadas en los cálculos de los éxitos de incubación

Los resultados obtenidos al comparar los TPI y TPF indicaron que los huevos por nido resultaron significativamente diferentes, según se contaran al inicio o se estimaran a partir del material encontrado en el nido tras la incubación. En la mayoría de los nidos analizados, los TPF fueron menores que los TPI. Sin descartar que al menos una parte de las diferencias se deban a errores de conteo, como demuestran los casos de nidos en los que el TPF fue mayor que el TPI; la depredación por parte del cangrejo fantasma se muestra como la principal causa de la pérdida de huevos, siendo la única especie depredadora observada en el área de estudio. Esta causa se apoya en el hecho de que en gran parte de los nidos se observaron galerías cavadas por estos crustáceos (Fig. 5.2 y Foto 5.1) y restos de cáscaras cerca de los agujeros, e incluso en algunas ocasiones se vieron huevos en el exterior de los nidos sacados por los cangrejos (Foto 5.2). Además, al abrir los nidos tras la incubación, también se encontraron cangrejos junto con las cáscaras y el resto del material.



Foto 5.1. Nido atacado por cangrejo fantasma.



Foto 5.2. Huevos en el exterior del nido sacados por cangrejo fantasma.

Por otro lado, las comparaciones de los numeradores empleados en las fórmulas para calcular los éxitos, también mostraron diferencias significativas entre los neonatos observados en la superficie (TE) y los estimados a partir del material encontrado en el nido ($C - TVDN - TMDN$). Estas diferencias podrían deberse, por un lado, al error de conteo, tanto al contar las tortugas en la superficie como al contar las cáscaras, y, por



otro lado, a que algunas tortugas podrían haber salido por fuera de los límites de la rejilla o haberse escapado por alguna abertura.

Por tanto, puesto que tanto los dos numeradores como los dos denominadores que se usaron en las formulas para calcular los éxitos de incubación resultaron estadísticamente diferentes, se asume que los resultados obtenidos de la aplicación de unas u otras también serán diferentes.

5.4.2. Pérdida de huevos por playa

La pérdida de huevos en Calheta superó a la de Ponta Cosme en los tres grupos de análisis. Si se tiene en cuenta que la metodología empleada en cada grupo fue la misma, y que el error de conteo podría ser similar, debido a que fueron los mismos observadores los que muestrearon las tres playas en un mismo año; las variaciones en las pérdidas podrían atribuirse a diferente tasa de depredación por parte del cangrejo fantasma. De manera que, en la playa de Ponta Cosme, el ataque de cangrejos a los nidos fue menor que en la playa de Calheta, y en Ervatão la situación con respecto a las otras playas varió dependiendo de la temporada.

Aunque no se ha considerado apropiado comparar los resultados obtenidos entre los diferentes grupos de análisis establecidos, ya que se usaron diferentes metodologías para contar los TPI, resultan llamativos los elevados promedios de pérdida de huevos obtenidos en 1999. Esto podría deberse a que realmente se produjo una mayor depredación en este año, o podría estar relacionado con la metodología empleada esta temporada para determinar el TPI, en la que los huevos fueron desenterrados al inicio de la incubación, siendo además el año en el que la media del TPI fue superior a los obtenidos en años posteriores en los que se aplicaron otras metodologías de conteo (Capítulo 3).



5.4.3. Características de cada playa y su influencia en el éxito de incubación

Al reunir la información obtenida en las playas sobre el éxito de los nidos, los indicios de la presencia de cangrejos, las diferencias entre los TPI y TPF, el éxito de los huevos que sobreviven a la incubación, y el éxito teniendo en cuenta todos los depositados por la hembra en el nido, se extraen las siguientes conclusiones:

En las playas de Boavista estudiadas, el cangrejo fantasma es el principal predador de huevos de tortuga marina. Este crustáceo ataca los nidos durante la incubación y después de que los primeros neonatos han salido a la superficie. En nidos parcialmente depredados es frecuente que nazcan tortugas (67,1-80,6%). En estas playas, los nidos depredados no constituyen una excepción (67-84%) y, por tanto, se deben incluir en los estudios del éxito de incubación si lo que se pretende obtener es un valor que represente lo que ocurre en esta zona de anidación. La pérdida de huevos, atribuida principalmente a la depredación del cangrejo fantasma, no afectó del mismo modo a las diferentes playas.

Calheta presentó los valores mayores de pérdida de huevos durante la incubación, aunque en algunos años estos valores fueron similares a los de Ervatão. Esto se interpretó como una mayor actividad depredadora de los cangrejos. De los huevos que sobrevivieron a la depredación (TPF), esta playa junto con Ervatão son las que consiguieron mayor porcentaje de neonatos emergidos (EMe) y eclosionados (ECe). La playa con menos depredación fue Ponta Cosme, sin embargo, de los huevos que se salvan del ataque de los cangrejos, pocos se desarrollaron con éxito. Estas diferencias en el ECe y EMe podrían estar estrechamente ligadas a las características de las playas. Por un lado, Calheta, al menos *a priori*, se muestra como una playa con buenas condiciones para el desarrollo de los embriones, con pendiente que evita inundaciones con la marea alta, ancha, libre de obstáculos, sin vegetación y sustrato sin arcilla. Por el contrario, Ponta Cosme presenta pendiente pequeña con zonas inundables, muy estrecha en la mayoría de su recorrido con vegetación limitando la anchura de la playa y sustrato arcilloso, al menos en algunos tramos. Ervatão tiene zonas que podrían ser apropiadas para el desarrollo de los embriones, pero también algunos tramos que se inundan, con



vegetación y sustrato con arcilla, y anchura limitada a pocos metros en algunas partes pero no tanto como Ponta Cosme.

Al analizar el éxito de los nidos considerando el total de huevos depositado por la hembra (TPI), se encontró que los valores descendieron notablemente, especialmente en Calheta y Ervatão, al compararlos con los éxitos de los huevos que quedan en el nido después de la incubación. Esto se debió exclusivamente a la diferencia de huevos entre TPI y TPF, en lo que a las fórmulas EMe y EMm se refiere, donde la única diferencia entre ambas se encuentran en sus denominadores. En cuanto a la disminución de los valores de EMO respecto a EMe, las diferencias se debieron tanto a la causa anteriormente citada como a la diferencia entre los neonatos estimados y observados usados en las respectivas fórmulas.

Por tanto, en la isla de Boavista encontramos, por un lado, playas en las que aunque las características del sustrato y fisonómicas pueden ser más favorables para el desarrollo de los huevos, muestran una elevada tasa de depredación, de manera que el éxito de incubación se ve mermado. Por otro lado, en playas donde la depredación es más baja, las características son menos apropiadas para el desarrollo de los embriones. A pesar de estos efectos negativos a los que deben enfrentarse los huevos, tanto en unas playas como en otras, en los nidos de Calheta y Ervatão se produjeron más neonatos que en los de Ponta Cosme.

Como se explicó en la metodología, los nidos en los que no se encontró nada de material al abrirlos tras la incubación o después de cumplir 70 días (para los que no se observó ninguna tortuga en la superficie) no se han incluido en este estudio, puesto que no se pudo asegurar que esto se hubiera debido a una depredación completa del nido en la que no quedaron restos de los huevos, o a que no se buscó correctamente. Si estos nidos, o parte de ellos, hubiesen sido destruidos totalmente por los predadores, los valores aquí presentados estarían subestimando la pérdida real de huevos y los éxitos de eclosión y emergencia mostrados en este estudio habrían sobrestimado los valores reales.



5.4.4. Limitaciones del estudio

La principal limitación de los resultados presentados viene impuesta por el hecho de que los nidos fueron manipulados durante la incubación. En los crustáceos, la quimiorrecepción es la principal modalidad sensorial para detectar el alimento (Trott 1999) y se desconoce si la metodología utilizada podría haber favorecido la detección de huevos por parte de los cangrejos. En primer lugar, la arena que cubría los huevos fue retirada en el momento de marcar los nidos para localizar la posición exacta de la puesta e, inmediatamente después, se depositaba de nuevo sobre los huevos. Posteriormente se removió la arena al colocar las rejillas para retener a los neonatos cuando salieran a la superficie. Todos los nidos incluidos en este estudio fueron manipulados, por lo que no ha sido posible comparar estos resultados de depredación (y los éxitos de eclosión y emergencia) con un grupo de nidos control.

Después de la incubación se procedió a extraer el material de los nidos que, generalmente, llevó asociada la apertura de los huevos para detectar la presencia o ausencia de embriones. Después, una vez examinado, este material se volvió a enterrar. Los huevos abiertos despiden olores intensos que podrían estar facilitando la detección de alimento a los cangrejos, lo que podría a su vez estar propiciando un aumento del tamaño de los predadores o de la población, aumentando así el consumo de huevos. Por tanto, en aquellos estudios en los que no se tenga como objetivo analizar los huevos que no eclosionaron, y sólo determinar el éxito de eclosión y/o emergencia, podría ser suficiente categorizar la nidada sin abrir los huevos.

5.4.5. Ventajas y desventajas de cada una de las fórmulas empleadas en los cálculos de los éxitos de eclosión y de emergencia y sus aplicaciones

Para simplificar las explicaciones, se argumentan sólo las ventajas y desventajas de las fórmulas usada para calcular el éxito de emergencia.

A. Éxito por excavación

El EMe muestra el porcentaje de neonatos (estimados a partir del material en el nido) que consiguen alcanzar la superficie con respecto a los huevos que quedan en el



nido después del proceso de emergencia o, en su defecto, después del tiempo que se establezca como de máxima espera (en este estudio 70 días). En las zonas de anidación sin depredación, el tamaño de puesta final sería igual al inicial, de manera que el EMe coincidiría con la proporción de huevos de la nidada completa que se desarrolla con éxito, puesto que no existen factores que disminuyan el tamaño de la puesta durante la incubación. Por otro lado, tanto en las zonas con depredación como en las que no hay, el EMe puede resultar útil cuando se intenta conocer en qué medida las características del sustrato y otros factores externos, como las inundaciones por mareas, fenómenos meteorológicos y, en definitiva, aquellos que no intervienen en la falta de huevos en los nidos (como puede ser la depredación o el saqueo), podrían afectar al éxito de la incubación.

Si el valor que se desea mostrar es el porcentaje de huevos puestos por la hembra que da lugar a neonatos, es fundamental, en aquellos lugares donde los nidos pueden ser depredados, que el tamaño de la puesta se calcule al inicio de la incubación. A continuación se discuten las ventajas e inconvenientes de las fórmulas usadas para este fin.

B. Éxito según neonatos observados

El EMO podría ser el valor más fiable cuando se pretende conocer los neonatos que consiguen emerger con respecto al total de huevos depositados en el nido por la hembra. En este caso es fundamental, en aquellas zonas de anidación donde la depredación puede destruir parcialmente los nidos, como es el caso de Cabo Verde, que el tamaño de la puesta se determine al principio de la incubación, mientras la hembra pone los huevos o inmediatamente después, desenterrando la puesta. Si el método de conteo escogido es el segundo, hay que realizar esta operación con cuidado para evitar la muerte inducida por movimiento de los embriones (Limpus et al. 1979, Miller y Limpus 1983). Esta fórmula pierde fiabilidad cuando la totalidad o parte de los neonatos emergidos escapan de la rejilla.



C. Éxito mixto

El EMm permite salvar el inconveniente de los neonatos escapados, ya que éstos se calculan indirectamente, se estiman a partir de las cáscaras (menos TVDN y menos TMDN) encontradas en el nido. Sin embargo, esta fórmula tampoco es ideal, ya que se dieron casos en los se encontraron más neonatos que cáscaras, e incluso nidos con un alto porcentaje de neonatos emergidos y no se encontró nada de material al abrirlos después de la incubación. Por otro lado, en aquellos casos en los que los observadores no consigan diferenciar entre cáscaras correspondientes a huevos depredados y aquellas de neonatos eclosionados, se podrían sobrestimar los neonatos ya que todas las cáscaras se asignarían a tortugas eclosionadas. Sin embargo, si las cáscaras de huevos depredados estuvieran muy fragmentadas, y por tanto no se contabilizaran siguiendo las recomendaciones metodológicas de Miller (1999), o si los predadores sacasen los huevos atacados fuera del nido, este error anteriormente citado se diluiría ya que las cáscaras de estos huevos no se encontrarían en el nido cuando se contabiliza el material.

D. Éxito máximo

El EMmax considera para cada nido aquel valor máximo entre el EMO y el EMm. Por tanto, si en un nido se observan más neonatos en la rejilla (TE) que los que se estiman a partir del material del nido ($C - TVDN - TMDN$), se considerará en su éxito de emergencia TE y, al contrario, cuando es mayor el valor de la estimación. De esta forma, se minimiza el error que iría implícito al aplicar la fórmula EMO cuando todos o algunos de los neonatos se escapan y, por otro lado, se evitaría subestimar el éxito en aquellos casos en los que se cuentan menos cáscaras que neonatos emergidos. Sin embargo, el uso de esta fórmula no asegura que los neonatos o cáscaras del nido correspondan a los valores reales, únicamente considera el valor máximo entre neonatos observados y estimados. En aquellos casos en los que el valor máximo corresponda a las cáscaras y, por tanto, se use el EMm, se podrían cometer los mismos errores descritos anteriormente para esta fórmula.

Por tanto, teniendo en cuenta las situaciones reales encontradas al analizar los nidos de esta población, donde los neonatos no coincidieron con las cáscaras, y donde la depredación podría haber favorecido que huevos depredados se hubieran confundido

con huevos eclosionados; en este estudio no se encontró una fórmula óptima para calcular los éxitos de eclosión y emergencia referidos al total de huevos depositados por la hembra. Si de alguna forma se pudiera asegurar que no se escapasen neonatos al emerger, el EMO y el ECo serían las más recomendables, puesto que en estos casos los neonatos se cuentan directamente, y se evita recurrir a las estimaciones a partir del material encontrado en el nido, que en ocasiones puede resultar confuso y requiere mayor habilidad de los observadores.

Estudios futuros de depredación y comparación de diferentes metodologías podrían encontrar que fórmulas son las más apropiadas para calcular los éxitos de eclosión y emergencia en esta población de tortugas marinas. Mientras tanto, en este capítulo se han mostrado los resultados obtenidos mediante diferentes fórmulas para su posible aplicación en estudios y comparaciones posteriores.

5.4.6. Otros predadores de huevos y neonatos en las playas

En las playas de estudio y, en general, en el resto de la isla de Boavista, no se encontraron nidos saqueados por el hombre. Sin embargo, en diferentes visitas a la isla de Maio, se observó que esta práctica es bastante frecuente y podría ser una de las mayores amenazas para esta población de tortugas marinas, junto con la caza furtiva.

La acción de los predadores en las playas de puesta también se ejerce sobre aquellos neonatos que, aunque consiguen salir del nido, no llegan al mar. Las especies observadas en el área de estudio fueron: el cangrejo fantasma (*O. cursor*, Foto 5.3), el cuervo (*Corvus ruficollis*, Foto 5.4), el gato (*Felis catus*, Foto 5.5) y varias especies de



Foto 5.3. Neonato de tortuga boba capturado por un cangrejo fantasma.

garzas (Fam. Ardeidae). Aunque no ha sido objeto de este trabajo cuantificar su efecto, esta depredación disminuye el porcentaje de neonatos que se incorporan a la población y su análisis puede resultar de interés en estudios futuros de modelos poblacionales.



Foto 5.4. Neonato de tortuga boba capturado por un cuervo.



Foto 5.5. Huellas de gato en la playa de Ponta Cosme.

5.4.7. Comparación de los éxitos de incubación con los de otras poblaciones

En aquellos estudios de tortuga boba en los que se excluyen los nidos predados o perturbados por otros motivos, o se trata de lugares donde no se ha observado depredación, o donde se usan dispositivos para evitar el ataque; los valores del éxito de emergencia se sitúan generalmente entre el 65% y más del 80% encontrado en Tongaland, Sudáfrica (Hughes y Mentis 1967), Queensland, Australia (Limpus et al 1979) y Jekyll Island, Georgia (Wyneken et al. 1988).

En otros casos que incluyen nidos depredados, perturbados o afectados por ambientes dinámicos, estos valores descienden en mayor o menor grado. Los valores más extremos se encontraron en algunas playas de anidación del sudeste de los EE.UU. en los años setenta, donde los resultados fueron del 0-10% (Dodd 1988). En Dalyan, Turquía, se encontraron diferencias en el éxito de emergencia entre años y entre los meses de la temporada, pero los valores no sobrepasaron el 38,3% (Erk'akan 1993) en ningún caso. En Melbourne, Florida, el porcentaje de neonatos emergidos fue del 41,0% (Bouchard y Bjorndal 2000) y en Cabo San Blas, Florida, entre 33,5 y 54,1%, dependiendo del año de estudio (Lamont y Carthy 2007). En Boavista, el éxito de emergencia varió según la playa. Si se considera el EMO, los valores de la mediana se encontraron entre el 8,6% en Ponta Cosme y el 55,6% en Ervatão, (mediana global 2003-2004). Si se considera el EMm, el éxito aumenta a un rango entre 24,2 y 64,5%. Resulta especialmente llamativo los bajísimos éxitos de los nidos de Ponta Cosme. A pesar de que estas puestas sufren menos depredación, las características de estas playas



provocan que los factores físico-químicos del sustrato no permitan un desarrollo apropiado de los embriones, siendo éste un claro ejemplo de que las tortugas no tienen por qué elegir para anidar las playas con los mejores éxitos de incubación (Mortimer 1995).

5.4.8. Aplicación de medidas de conservación para aumentar la producción de neonatos

Las acciones de conservación dirigidas a aumentar la producción de neonatos (Boulon 1999), junto con la protección de los sitios de anidación (Witherington 1999), son objetivos fundamentales en los programas de protección y recuperación de poblaciones de tortugas marinas (Mazaris et al. 2009). El mayor reclutamiento de neonatos, frente a otros parámetros como el aumento del éxito de anidación, se muestra como una medida más eficaz en estudios de simulación mediante modelos (Mazaris et al. 2009). Estas medidas que pretenden aumentar el éxito de eclosión, generalmente consisten en la reubicación de nidos a zonas más seguras de la playa o a viveros, la protección con dispositivos (mallas metálicas u otros) que impidan el acceso de los predadores a los huevos (Antworth et al. 2006), o el control de los predadores (ver revisión en Boulon 1999). Sin embargo, aunque los primeros resultados pueden resultar favorables (Coblentz y Coblentz 1985, George et al 1994) la evaluación a largo plazo puede tener consecuencias negativas. En EE.UU. una de estas medidas consistió en eliminar a los mapaches, principales predadores de huevos en esta zona, cuya población se considera incrementada por la presencia de asentamientos humanos. Una evaluación posterior indicó que este método de erradicación total puede provocar un efecto inverso, aumentando la depredación de huevos por parte de otros predadores, en este caso del cangrejo fantasma (*Ocypode quadrata*) que también forma parte de la dieta de los mapaches (Barton y Roth 2008).

Interferir en las cadenas tróficas puede tener efectos inversos a los deseados y puede alterar el equilibrio de los ecosistemas. Cualquier medida de conservación aplicada debe ser evaluada a mayor escala para evitar consecuencias no deseables en los complejos hábitats marinos y terrestres (Barton y Roth 2007, 2008). Las tortugas marinas conectan ambos hábitats aportando nutrientes en forma de huevo desde las



zonas donde se alimentan hasta las playas de anidación, donde estos nutrientes pasan a los predadores, organismos detritívoros, descomponedores y plantas, o retornan de nuevo al mar como neonatos de tortugas marinas (Bouchard y Bjorndal, 2000).

Por último, no hay que olvidar que en las playas de anidación las tortugas marinas sólo están una parte de su vida, evidentemente cuando es más fácil acceder a ellas, pero en el medio marino es donde pasan su etapa juvenil y adulta, recorriendo grandes distancias y atravesando fronteras internacionales. La evaluación del estado de conservación de una población, la identificación de sus amenazas, y la aplicación de medidas de conservación deben realizarse sobre todas las fases de su ciclo de vida y hábitats ocupados para asegurar la eficacia de las acciones encaminadas a mejorar el estado de las poblaciones en peligro.

Recomendaciones

Aunque no se ha encontrado una fórmula óptima que permita calcular los éxitos de eclosión y emergencia en el caso de la población de tortuga boba de Cabo Verde, donde los nidos pueden ser atacados por cangrejos, de este estudio se proponen las siguientes recomendaciones:

- (1) Si se desea hacer el seguimiento de los nidos, independientemente de la fórmula que se use para determinar el éxito de incubación (directamente, a través de los neonatos observados o indirectamente, a partir de los estimados), se recomienda recoger la información tanto al inicio de la incubación como tras las emergencias; de manera que se registre el TPI y después el TPF, además de categorizar los huevos o restos que quedaron en el nido tras la incubación. De esta forma, se pueden detectar incidencias que podrían estar falseando los resultados (neonatos escapados de la rejilla, falta de huevos en el nido, falta de cáscaras correspondientes a neonatos que han eclosionado...).
- (2) Si lo que se pretende calcular es el porcentaje de neonatos que eclosionan o emergen de un nido respecto al total de los huevos depositados por la hembra, el tamaño de la puesta (el denominador en la fórmula) debe ser el inicial.



(3) Una vez más se pone de manifiesto la necesidad de diseñar un estudio que permita evaluar la idoneidad de los diferentes métodos usados para contar el TPI.

(4) Los éxitos de incubación variaron notablemente de unos nidos a otros (rango más habitual: 0-100), por lo que los tamaños muestrales deben ser suficientemente grandes para asegurar una representación apropiada de la población de nidos.

(5) Debido a la gran influencia que los predadores pueden ejercer sobre el éxito de los nidos en esta población, se recomienda un estudio detallado en el que se analice si la depredación de los huevos se ve afectada por la manipulación de los nidos, según diferentes momentos de la incubación y según prácticas concretas (como desenterrar huevos al principio de la incubación o colocar rejillas cuando se aproxima la eclosión). Asimismo, sería necesario analizar si la exhumación de los nidos podría estar facilitando la detección del alimento a los predadores. A su vez, esta información podría ayudar a encontrar formas apropiadas para calcular los éxitos, de manera que se garantizara que la metodología empleada no estuviera favoreciendo el aumento de predadores de una especie amenazada.

(6) Realizar un estudio exhaustivo que permita descubrir otras causas del fracaso en el desarrollo de los huevos, además de la depredación. Con esta información se podría evaluar la idoneidad de cada playa y determinar, en caso de que fueran necesarias, que prácticas de conservación relacionadas con la producción de neonatos podrían ser las más apropiadas y factibles para aplicar en esta población.

Capítulo 6

AMENAZAS Y CONSERVACIÓN



Capítulo 6

Amenazas y conservación

6.1. Amenazas de las tortugas marinas

Las tortugas marinas actuales habitan en la Tierra desde hace 110 millones de años. Han sobrevivido a diferentes glaciaciones y a la gran extinción que acabó con los dinosaurios hace 65 millones de años (Márquez 1990). Sin embargo, a pesar de ser animales bien adaptados a las condiciones del planeta, un gran número de poblaciones se han visto amenazadas o incluso extinguidas por la acción del hombre (Eckert, 1995, King 1995, Seidel y McVea 1995, Lutcavage *et al.* 1997, Epperly 2003, Witherington y Frazer 2003).

Las poblaciones humanas han interactuado con las tortugas marinas desde la prehistoria y la aparición de las primeras civilizaciones, como demuestran los restos encontrados en gran cantidad de yacimientos arqueológicos (ver revisión en Frazier 2003). Estas especies y sus huevos han sido explotados como fuente de alimento para consumo local y para comercio, así como para la obtención de productos derivados como aceites, cuero y objetos ornamentales. En algunas culturas han sido consideradas animales sagrados, protagonistas mitológicos, e incluso se les han atribuido poderes curativos a su sangre y pene (Márquez 1990, Spotila 2004).



Actualmente, existe una tendencia a considerar que los cazadores-recolectores y las sociedades agrícolas primitivas eran comunidades más respetuosas con la naturaleza que los humanos de hoy día, y capaces de controlar de forma consciente la explotación de los recursos. Sin embargo, autores como Jared Diamond (1998) y Richard Dawkins (2004) defienden que estas sociedades utilizaban sus conocimientos de la naturaleza salvaje para explotar (y sobreexplotar) el medio en la máxima medida que se lo permitían sus capacidades técnicas, y que fueron posiblemente las responsables, o al menos partícipes, de las extinciones de los grandes mamíferos. Conforme la población humana iba aumentando y las capacidades técnicas perfeccionándose, las tortugas marinas, al igual que ocurriera con otras especies, fueron víctimas de explotaciones cada vez más intensas.

A partir del siglo XV se inicia la era de los descubrimientos o era de las exploraciones, en la que los navíos europeos surcaban los mares en busca de nuevas rutas comerciales. Durante estos viajes se descubrieron y colonizaron nuevos territorios, siendo las tortugas marinas muy apreciadas, ya que suponían una fuente de alimento fresco con la capacidad de permanecer durante mucho tiempo vivas fuera del agua (Spotila 2004). Asimismo, se convierte en especie objeto de comercio ante la gran demanda de carne de tortuga y de sus derivados. Las grandes expansiones demográficas de los últimos siglos originaron el declive de muchas poblaciones de tortugas marinas e incluso la extinción (Perrine 2003). A finales del siglo XX, los movimientos de concienciación ambiental lanzaron la voz de alarma ante esta situación. Como consecuencia, los gobiernos de algunos países crearon leyes para proteger a las tortugas marinas, y comenzaron a desarrollarse programas específicos de conservación (Reichart 1999, Perrine 2003, Spotila 2004).

Desde los últimos 50 años, la principal amenaza mundial a la que la que se encuentran expuestas las tortugas marinas es la pesca incidental, que ha ido aumentando conforme la pesca industrializada se ha ido expandiendo debido a la gran demanda de pescado (Hillestad *et al.* 1995, Epperly 2003, Spotila 2004). Aunque todas las artes de pesca pueden atrapar tortugas marinas, hay tres que se distinguen especialmente por el alto número de capturas: arrastre de fondo, redes de deriva y palangre de superficie. Algunos países están aplicando técnicas y métodos de pesca que parecen disminuir estas



capturas, como son el uso de anzuelos específicos y de los dispositivos TED (*turtle excluded device* o dispositivo excluidor de tortugas) (Seidel y McVea 1995, Lutcavage *et al.* 1997, Epperly 2003).

Además de la explotación directa y las capturas indirectas, existen otras amenazas antropogénicas que actúan sobre estos reptiles: la degradación y destrucción de los hábitats, la contaminación y la aparición de enfermedades promovidas por cambios en el ambiente inducidos por el hombre (Eckert 1995, Witham 1995, Marcovaldi y Thomé 1999). El desarrollo urbanístico en las zonas costeras, donde las tortugas ponen sus huevos, puede impedir o reducir la anidación, o bien reducir el éxito de eclosión. Las edificaciones, construcciones de muros, diques y otras estructuras pueden afectar a la dinámica de la playa, alterando la erosión y el aporte natural de arena. Las luces y otras perturbaciones pueden desanimar a las hembras nidificantes a salir a las playas. El tráfico de vehículos, las sombrillas, la presencia de perros y otros animales introducidos por el hombre pueden afectar al éxito de eclosión de los nidos al compactar excesivamente la arena, al alterar las temperaturas de incubación o al destruir las puestas. En las costas urbanizadas, las luces artificiales pueden desorientar a los neonatos cuando abandonan los nidos buscando el mar. El aporte artificial de arena en algunas zonas turísticas puede provocar que las tortugas no consigan excavar los nidos, debido a la compactación del nuevo sustrato y a la modificación de las características químicas naturales (Witherington 1992, Mortimer 1995, Lutcavage *et al.* 1997, Witherington y Martin 2003).

En zonas con tráfico marítimo intenso, el uso recreativo de barcos y de motos acuáticas son motivo de colisiones que provocan traumatismos, cortes y amputaciones en las tortugas (Orós *et al.* 2005, Margaritoulis 2007, Calabuig y Liria 2007). El petróleo y sus derivados, así como otras sustancias tóxicas y residuos sólidos no degradables vertidos al mar, pueden circular por los océanos y acumularse en las zonas de convergencia y líneas de deriva. En estos mismos lugares, las corrientes oceánicas concentran los nutrientes que estimulan la proliferación del plancton y de otros organismos. Estas zonas constituyen los hábitats de alimentación de los juveniles de tortugas marinas durante la fase pelágica de su ciclo biológico. La ingesta de petróleo y de otros contaminantes ambientales puede producirles una grave intoxicación y



posterirmente la muerte. La ingestión de plásticos y de otros cuerpos extraños, que son confundidos con alimentos, puede originar lesiones y obstrucciones graves en el tracto digestivo. Además, las tortugas pueden enredarse en la basura y desechos de los barcos como sacos de rafia, cabos y trozos de redes que causan amputaciones de miembros e incluso muerte por ahogamiento (Gibson y Smith, 1995, Calabuig y Liria 2007, Margaritoulis 2007).

La aparición de algunas enfermedades en especies marinas se ha relacionado con el uso de fertilizantes y de otras sustancias químicas que llegan hasta el mar, provocando un aumento en la concentración de nutrientes, que favorece el crecimiento de ciertos organismos patógenos, como los dinoflagelados causantes de las mareas rojas. La alta prevalencia de tumores (fibropapilomas) en ciertas poblaciones de tortugas marinas, y que en algunas ocasiones ha alcanzado el grado de pandemia, parece responder al vertido de químicos con capacidad de debilitar al sistema inmune de estos animales (Jacobson 1990, Perrine 2003).

Cuantificar los efectos que estas amenazas están ejerciendo sobre las poblaciones de tortugas marinas no es una tarea sencilla, por tratarse de especies que pasan la mayor parte de su vida en el mar, con ciclos de vida complejos en los que utilizan diferentes tipos de hábitats, y de las que no existen datos históricos del tamaño de sus poblaciones que sirvan para establecer puntos de referencia y evaluar tendencias. Encontrar soluciones encaminadas a minimizar las presiones a las que se ven sometidas estas especies no es, por tanto, fácil, y los esfuerzos de conservación pueden resultar frustrantes en muchas ocasiones (Witherington 2003).

Las medidas de conservación deben tener en cuenta no sólo las capturas directas (predación humana) e indirectas (pesca incidental), sino también la protección de los hábitats, la aplicación de medidas que reduzcan la contaminación de los mares, la realización de labores de divulgación y sensibilización, la participación de las comunidades locales y el compromiso político a nivel internacional (MTSG/SSG/UICN 1995, Eckert 2000). Algunos autores han sugerido que si la población humana continúa creciendo al ritmo actual, los efectos directos e indirectos de sus actividades sobre el



ambiente podrían condenar a la extinción a las tortugas marinas, además de a otras especies vulnerables, incapaces de adaptarse a cambios tan rápidos (Perrine 2003).

Las leyes nacionales adoptadas en algunos países y los acuerdos internacionales han tenido relevancia en la protección de algunas poblaciones de tortugas marinas. Sin embargo, son todavía muchos los lugares donde estos animales carecen de cualquier tipo de protección (Fretey 2001). Existen países que ocupan un lugar intermedio en materia de conservación, como es el caso de Cabo Verde, donde la legislación específica para la protección de estas especies y de sus hábitats no es aplicada con el rigor debido.

6.2. Depredación humana y otras amenazas en Cabo Verde

Entre las principales amenazas a las que están expuestas las tortugas marinas en Cabo Verde se encuentran: (1) la degradación y pérdida de hábitats críticos y (2) la depredación humana.

(1) La extracción de arena de las playas para la construcción y el desarrollo urbanístico en las zonas costeras suponen la degradación y pérdida de hábitats críticos, como son las playas de anidación. El desarrollo turístico, el flujo de población hacia las zonas litorales y la ocupación urbanística de la costa podrían convertirse en poco tiempo en la mayor amenaza potencial para las tortugas marinas en el archipiélago, si no se realiza de una manera ordenada.

(2) La depredación humana ha sido considerada hasta la fecha como la principal amenaza para estas especies (Cabrera *et al.* 2000, López-Jurado *et al.* 2000b). Al igual que ocurrió en otras partes del mundo, los primeros navegantes que llegaron al archipiélago de Cabo Verde (s. XV) y los primeros esclavos establecidos en estas tierras utilizaron a las tortugas marinas como fuente de alimento. Además, existe constancia de que la sangre de estos reptiles era apreciada, al menos en la corte francesa, por sus propiedades terapéuticas para tratar la lepra (ver revisión en López-Jurado 2007).

Todas las especies de tortugas marinas presentes en el archipiélago han sido utilizadas, en mayor o menor medida, como fuente de alimento. Los ejemplares juveniles de tortuga carey y verde se han venido capturando para la elaboración de objetos decorativos y recuerdos turísticos (Fretey 2001). La captura de tortugas marinas se practica tanto en tierra (playas de anidación) como en el mar. Buceadores y pescadores capturan juveniles de tortugas verde y carey en sus hábitats costeros de alimentación y desarrollo. La caza furtiva de hembras de tortuga boba se realiza cada año en las playas de puesta (Foto 6.1). Durante el periodo de cópula de esta especie, un número inestimable de machos y hembras son capturados en el mar por los pescadores de las islas. El pene del macho de tortuga boba es particularmente demandado por la población isleña debido a sus supuestas propiedades afrodisiacas (Foto 6.2). Praia, la capital del país, constituye el principal mercado de carne de tortuga. A este mercado llegan tortugas procedentes de otras islas, principalmente de Boavista y Maio. El saqueo de los nidos es una práctica frecuente en las islas de Maio y Sal, más que en Boavista.



Foto 6.1. Restos de una tortuga boba capturada por los furtivos en la isla de Boavista.



Foto 6.2. Bebida elaborada con el pene de tortuga boba a la venta en una tienda de la isla de Sal.

Cuando se iniciaron las actividades de estudio y conservación de las tortugas marinas en Boavista en el año 1998, las playas estaban repletas de restos de tortugas muertas. La mayor parte de la población local desconocía la legislación nacional vigente que prohibía las capturas entre los meses de julio y febrero. Esto unido a la falta de vigilancia y control permitía que la caza se practicara impunemente (López-Jurado *et al.* 2000b).

6.3. Conservación

6.3.1. Legislación

La Ley 86/IV/93 y el posterior Decreto 14/97 establecieron y desarrollaron las bases para una política ambiental en la República de Cabo Verde. En el año 1995 este país ratificó la Convención sobre la Diversidad Biológica (CBD) comprometiéndose, de esta forma, a la conservación de la biodiversidad y al uso sostenible y adecuado de sus componentes. En este contexto, el país debe desarrollar e implementar medidas generales y específicas para el cumplimiento de los objetivos de la CBD. La conservación de las especies amenazadas se define como una prioridad nacional según los diferentes documentos usados en la gestión ambiental, entre los que se encuentra la *Estratégia Nacional e Plano de Acção sobre a Biodiversidade de Cabo Verde*¹⁴, elaborado por el *Secretariado Executivo para o Ambiente*¹⁵ (SEPA), y el *Segundo Plano de Acção Nacional para o Ambiente 2004-2014*¹⁶ (PANA II) (LBEA 2004).

En lo referente a la protección de las tortugas marinas, en el año 1987 se aprueba el Decreto-Ley 97/87. Este decreto prohibía la captura de estas especies entre los meses de julio y febrero, es decir, las protegía exclusivamente durante el periodo de anidación y eclosión de los nidos de tortuga boba. Durante el resto del año, las capturas eran legales. Posteriormente, el Decreto-Ley 7/2002 establece medidas de conservación y protección integral de las especies de la fauna y flora amenazadas de extinción, revocando el anterior decreto de 1987 al prohibir, definitivamente, la captura de tortugas durante todo el año. El artículo 40 del Decreto-Ley 53/2005 prohíbe explícitamente la captura, posesión y consumo de tortugas marinas y prevé sanciones para los infractores.

Con respecto a la legislación sobre áreas protegidas, la Ley 79/III/90 declaró reservas naturales la isla de Santa Luzia y diversos islotes del archipiélago que constituían importantes hábitats para la anidación de aves marinas. En febrero de 2003, entra en vigor el Decreto-Ley 3/2003 que define el régimen legal de los espacios naturales protegidos de Cabo Verde. Catorce de las cuarenta y siete áreas protegidas

¹⁴ Estrategia Nacional y Plan de Acción para la Biodiversidad de Cabo Verde.

¹⁵ Secretariado Ejecutivo para el Medio Ambiente

¹⁶ Segundo Plan de Acción Nacional para el Medio Ambiente 2004-2014.



recogidas por esta ley se encuentran en Boavista. Prácticamente, todas las playas importantes para la anidación de la tortuga boba y la mayoría de las zonas costeras donde se alimentan los juveniles de tortuga verde y carey en el país recibieron alguna categoría de protección. La conservación de las tortugas marinas y de sus hábitats fue también contemplada por el PANA II, que incluía programas específicos para la gestión sostenible de la biodiversidad de Cabo Verde. Actualmente, el *Projeto de Conservação Marinha e Costeira*¹⁷, ejecutado por WWF-Cabo Verde, que forma parte del *Programa Regional de Conservação Marinha e Costeira*¹⁸ (PRCM), pretende crear una red de áreas marinas protegidas en el archipiélago, además de desarrollar y ejecutar planes y actividades de gestión de estas áreas, con el objetivo general de conservar la biodiversidad y reforzar la capacidad de las instituciones en materia de gestión sostenible de los recursos marinos y costeros.

Como consecuencia de esta dinámica de conservación de las tortugas marinas a nivel nacional e internacional, Cabo Verde elabora y aprueba su *Plano Nacional para a Conservação das Tartarugas Marinhas*¹⁹ (PNCTM), presentado en 2008 (*Direção Geral do Ambiente - Ministério do Ambiente, Desenvolvimento Rural e Recursos Marinhos*) con el objetivo general de asegurar la conservación y uso sostenible de las tortugas marinas de una forma integrada. Dicho plan apuesta por promover la aplicación de las leyes para la conservación de las tortugas, contribuir a un mejor conocimiento de las especies, y favorecer aquellas actividades que fomenten la sensibilización y el uso sostenible de las tortugas marinas, especialmente aquellas que beneficien a la población local. Este plan tiene también la misión de actuar como coordinador entre los diferentes ministerios, comunidades locales, grupos de investigación, otros sectores y organismos institucionales relacionados e implicados en la conservación de las tortugas marinas (PNCTM 2008).

A nivel regional, Cabo Verde ha participado y forma parte de diferentes programas relacionados con la protección de la biodiversidad y de las tortugas marinas en particular. El país forma parte de diferentes iniciativas regionales centradas en la conservación de estas especies como el *Programa Regional de Conservação da Zona*

¹⁷ Proyecto de Conservación Marina y Costera.

¹⁸ Programa Regional de Conservación Marina y Costera.

¹⁹ Plan Nacional para la Conservación de las Tortugas Marinas.



*Costeira e Marinha da África Ocidental*²⁰(PRCM), ya mencionado, la *Unidade Regional das Tartarugas Marinhas da Costa Atlântica da África*²¹ (URTOMA), *Tartarugas Marinhas da África Ocidental*²² (TOMAO) y el *Plano Regional de Conservação de Tartarugas Marinhas na África Ocidental e Central*²³ (WAMER).

6.3.2. Vigilancia

A pesar de que las tortugas marinas están estrictamente protegidas por la legislación vigente a nivel nacional, la caza de estos animales y el consumo de su carne y huevos son prácticas todavía muy arraigadas entre la población caboverdiana. La falta de vigilancia y la deficiente aplicación de las leyes son unos de los principales problemas relacionados con la conservación de la biodiversidad y del paisaje en el país (PNCTM 2008). Las autoridades locales competentes en la conservación y protección de estos recursos, tanto en el área terrestre (*Delegação Geral do Ambiente*²⁴) como marítima (*Instituto de Marinhas e Portos*²⁵), no disponen de personal ni de medios técnicos suficientes para controlar y disuadir a los infractores.

Desde 1998, los diferentes proyectos de conservación realizados en Boavista (en los que se encuadran los estudios aquí presentados) han centrado sus actividades en la investigación de tortugas marinas, en la vigilancia ambiental, en la protección de los hábitats importantes para estas especies y en la sensibilización de la población local. Entre los años 1999 y 2007 se contrató personal local acreditado por las autoridades competentes en la fiscalización de las zonas costeras y de sus recursos (*Instituto de Marinhas e Portos*²⁶), para desempeñar funciones de guardas ambientales. Entre sus atribuciones se encontraban la protección de la tortuga boba y de sus playas de anidación, la vigilancia y control de colonias de aves marinas, la participación en excursiones ecoturísticas y en diversas actividades de información y sensibilización ambiental. En otras islas del archipiélago, las autoridades municipales también contrataron guardas locales para vigilar las playas y prevenir la actividad de los furtivos

²⁰ Programa Regional de Conservación de la Zona Costera y Marina del África Occidental.

²¹ Unidad Regional de las Tortugas Marinas de la Costa Atlántica de África.

²² Tortugas Marinas del África Occidental.

²³ Plan Regional de Conservación de Tortugas Marinas en el África Occidental y Central.

²⁴ Delegación de Ambiente

²⁵ Delegación de Marina y Puertos

²⁶ Instituto de la Marina y Puertos.



o “*apanhadores*”. No obstante, enfrentamientos entre guardas y furtivos, que no reconocían la autoridad concedida a los vigilantes para llevar a cabo sus tareas de fiscalización, condujeron a que las autoridades ambientales decidieran poner en manos del cuerpo nacional de policía y del ejército las tareas de protección de las tortugas.

6.3.3. Sensibilización

La educación y sensibilización ambiental son herramientas fundamentales de todo programa de conservación de la naturaleza (MTSG/SSG/UICN 1995, Frazer 1999). Estas actividades son especialmente difíciles cuando tienen lugar en países en vías de desarrollo y están orientadas a comunidades pequeñas, con bajo nivel de formación y escasa o nula conciencia ambiental.

Uno de los objetivos prioritarios de los diferentes proyectos de conservación de las tortugas marinas realizados en Cabo Verde ha sido abogar porque el Gobierno intensificara la protección de las tortugas marinas y considerara la conservación de la biodiversidad como una prioridad. Para dinamizar este proceso se llevaron a cabo numerosos encuentros con las autoridades gubernamentales, locales y nacionales, para informarles sobre los resultados de los estudios científicos, y para tratar y debatir abiertamente determinados problemas de conservación y conflictos, a fin de definir medidas mitigadoras de los mismos.

Entre las actividades de sensibilización dirigidas a las comunidades locales se realizaron charlas informativas, eventos como la celebración del *Dia da Tartaruga*, visitas al campamento, distribución de material educativo y divulgación en medios de comunicación. Las campañas informativas se realizaron, a nivel local, en las diferentes poblaciones de Boavista y, a nivel nacional, en las islas donde las tortugas marinas tienen mayor importancia como recurso explotado tradicionalmente por sus habitantes (Sal, Maio y Santiago). Las charlas incluían información sobre la biodiversidad y el patrimonio natural del país, con el objeto de dar al público una visión más global de la riqueza del archipiélago y de concienciar sobre el papel que todos podemos desempeñar en su conservación.

El *Dia da Tartaruga* es una actividad de sensibilización dirigida principalmente a la población infantil, que se celebra desde el año 1999 en Boavista. Como resultado de su buena acogida, en años posteriores, este evento se ha extendido a más islas del archipiélago (Foto 6.3). Básicamente esta actividad consiste en la liberación de tortugas recién nacidas al mar por parte de niños y jóvenes (Foto 6.4). En algunas celebraciones se ha contado con la presencia de autoridades, responsables políticos nacionales y municipales, y con el apoyo logístico de empresas públicas y privadas.

Los trabajos de sensibilización y educación ambiental para promover la conservación de la biodiversidad y minimizar la sobreexplotación de los recursos naturales, incluyeron diversas actividades de divulgación en los distintos medios de comunicación (radio, prensa nacional e internacional y televisión).



Foto 6.3. Escolares leyendo el material divulgativo repartido durante la celebración del *Dia da Tartaruga* en la isla de Fogo.



Foto 6.4. Participación de los niños de Boavista en la liberación de neonatos de tortuga boba el *Dia da Tartaruga*.

6.3.4. Formación

La formación de los caboverdianos y su implicación en el trabajo de campo para la recogida de datos científicos se consideró como una de las acciones prioritarias para la conservación de las tortugas en el país. Al principio se intentó contar con la participación de la población joven de Boavista pero el interés mostrado fue escaso. En el año 2003 la iniciativa se abrió, con notable éxito, a los alumnos del *Instituto Superior de Engenharias e Ciencias do Mar de Cabo Verde*²⁷ (ISECMAR), con sede en la isla de

²⁷ Instituto Superior de Ingenierías y Ciencias del Mar de Cabo Verde.



São Vicente. Un número creciente de estudiantes, de éste y de otros centros de formación superior del país, participan desde entonces como voluntarios y monitores en las campañas de estudio y conservación de las tortugas marinas que se realizan cada verano en Boavista.

El campamento también ha servido como lugar para la formación de guías y guardas ambientales caboverdianos en el marco del proyecto Interreg-III B NATURALIA (05/MAC/3.5/C14), proyecto piloto para la rehabilitación de ecosistemas naturales y su utilización en actividades ecoturísticas, desarrollado entre los años 2006 y 2008. Además, en el año 2005 el campamento acogió una formación, promovida por WWF-Senegal y WWF-Cabo Verde, para enseñar al personal técnico (guardas, biólogos y gestores ambientales) de diferentes países africanos la metodología aplicada en los estudios de tortugas marinas.

6.3.5. Eco-turismo con tortugas marinas

En el año 1999 se inició en Boavista una experiencia piloto de carácter ecoturístico para la observación de tortugas marinas durante la temporada de anidación. Dicha actividad pretendía ser una forma alternativa de explotación de las tortugas, capaz de proporcionar trabajo (conductores, guías, etc.) y beneficios económicos directos e indirectos a los habitantes de la isla, y de permitir reunir recursos financieros para sufragar diversas actividades de conservación y sensibilización ambiental. Dado la notable aceptación por parte del sector turístico, la actividad se ha consolidado y crecido notablemente en Boavista y en otras islas. Estas excursiones han servido, además, como medida disuasoria frente a los furtivos, contribuyendo a la disminución del número de tortugas capturadas ilegalmente en las playas.

De cara al futuro, no obstante, es necesaria una mayor implicación de las autoridades competentes en la regulación y control de esta actividad de manera que se fomente la participación de la población local, y se eviten situaciones que pueden resultar nocivas o molestas para las tortugas cuando salen a tierra para anidar.



6.3.6. Cooperación internacional y planes de manejo

Las tortugas marinas son especies migratorias que durante sus ciclos de vida recorren cientos o miles de kilómetros. Durante la etapa juvenil pueden ocupar diferentes hábitats oceánicos y costeros, y como adultos llevan a cabo migraciones periódicas entre zonas de alimentación y anidación. Además, las zonas o tipos de hábitats utilizados por los diferentes individuos de una misma población pueden variar (Tiwari y Bjorndal 2000). Por tanto, este complejo ciclo de vida de las tortugas marinas hace que el área de distribución de cada población, generalmente, sea una zona muy amplia (Trono y Salm 1999).

Los estudios de telemetría (Hawkes *et al.* 2006) han demostrado que las zonas de alimentación de la población de tortuga boba que anida en Cabo Verde, se encuentran frente a la costa occidental de África, entre Mauritania y Sierra Leona. Actualmente no se conoce en su totalidad el ámbito geográfico que ocupa esta población de tortuga boba, al no disponer de datos que permitan identificar todos los hábitats oceánicos y costeros utilizados por las fases inmaduras de estos animales. Estudios genéticos han desvelado que algunos de los hábitats oceánicos, utilizados por los juveniles de esta población, se localizan en el Mediterráneo occidental, Madeira, Andalucía y Canarias (Monzón *et al.* 2009).

Las aguas de este archipiélago constituyen un hábitat de desarrollo nerítico para otras especies de tortugas marinas: la tortuga verde y la tortuga carey (López-Jurado *et al.* 2000a). Un estudio genético reciente ha permitido conocer las poblaciones de origen de este *stock* de tortuga verde, correspondiendo a individuos nacidos en Surinam, Isla Ascensión y Guinea Bissau (Monzón *et al.* 2010a). Por el contrario, aún no se han podido identificar la procedencia de los juveniles de tortuga carey, ya que, de momento, son muy pocas las zonas de anidación de esta especie que han sido caracterizadas genéticamente (Monzón *et al.* 2010b).

En la actualidad, la mayor parte de los programas de conservación de tortugas marinas se centran en las playas de anidación, por ser éste el hábitat donde estos animales resultan más accesibles para los científicos y conservacionistas, pero hay que



tener en cuenta que estos animales pasan la mayor parte de su vida en el mar (Bjorndal, 1999). Los modelos poblacionales sugieren que si se quiere revertir la tendencia de las poblaciones amenazadas, la conservación de estas especies debe abarcar todos los estadios y hábitats de sus ciclos biológicos (MTSG/SSG/UICN 1995). Los resultados aportados por los estudios genéticos y de telemetría con tortugas marinas en Cabo Verde llevan a dos consideraciones fundamentales. Por un lado, la necesidad de continuar con las labores de investigación que permitan conocer aspectos aún desconocidos de su biología, encontrar aquellas rutas migratorias que aún se desconocen, e identificar otras áreas de distribución utilizadas por estas especies. Por otro lado, es prioritario diseñar estrategias de conservación y planes de manejo integrales que incluyan a todos los estadios de desarrollo y hábitats críticos. Estas estrategias deberían ser integradas y sinérgicas, englobando los diferentes países que constituyen el área de distribución de una misma población de tortugas, para evitar que los esfuerzos de conservación realizados en un país se puedan ver comprometidos por las amenazas presentes en otro estado. La participación de Cabo Verde en los programas regionales para la conservación de estos reptiles en África es, sin duda, un gran paso para la protección de las tortugas marinas, pero resulta aún insuficiente teniendo en cuenta que las aguas europeas, americanas e internacionales también forman parte del área de distribución de las tortugas presentes en el archipiélago.

CONCLUSIONES



Conclusiones

1. La temporada de puesta de la tortuga boba en Boavista se extiende de junio a octubre, con picos de mayor actividad en agosto y septiembre. Fuera de este periodo algunas hembras pueden anidar ocasionalmente.
2. El Archipiélago de Cabo Verde constituye una de las pocas zonas de anidación de la tortuga boba situadas en latitudes tropicales. Se engloba en la región saheliana caracterizada por condiciones climáticas áridas y semiáridas, pero el efecto atemperador del mar y la corriente fría de Canarias suavizan este clima. Esto permite que la anidación se produzca en los meses más cálidos, y hacen de esta zona un lugar con temperaturas más propias de latitudes mayores, donde se localizan la mayoría de los lugares en los que suele anidar esta especie.
3. En los 3,1 km de costa estudiados en Boavista, la cifra de nidos superó los 1.900 en dos de los cuatro años estudiados (2001-2004), siendo el valor máximo registrado de 2.732 nidos en 2004. En todo el archipiélago, la cifra anual podría superar los 15.000. Esta estima provisional situaría a esta población de tortuga boba como la mayor de África y la segunda del Atlántico.
4. El éxito de puesta difirió significativamente entre playas: 46,8% en Calheta, 30,2% en Ervatão y 24,0% en Ponta Cosme. La anchura de la playa podría ser uno de los factores causantes de estas variaciones.



5. El tamaño medio de las hembras reproductoras fue de 76,0 cm de LRC. Este valor resulta pequeño al compararlo con los de otras poblaciones del Atlántico, Pacífico e Índico, y se asemeja a los de las poblaciones mediterráneas. Entre las hembras de Cabo Verde hay un grupo cuyas medidas son mayores que las del resto, y se presenta en baja frecuencia en la población. También se encontró un grupo de tortugas con medidas del ARC elevadas, en comparación con el resto de variables morfométricas analizadas, aunque, en este caso, la razón podría ser metodológica.
6. El intervalo de migración más frecuente en las hembras fue de 2 años, seguido por las que volvieron a los 3 (rango = 1-6 años). El rango de frecuencia de puesta observada fue de 1-6 nidos/hembra y el de la estimada, de 1-7 nidos/hembra. El tiempo medio entre dos puestas consecutivas de la misma hembra fue de 15,0 días.
7. Mediante las recapturas se confirmó que algunos individuos pueden anidar en diferentes islas, tanto en la misma como en distintas temporadas.
8. Se encontraron variaciones interestacionales en el tamaño de puesta. En general, fue disminuyendo durante el transcurso de cada estación. Este descenso podría estar produciéndose en cada individuo, de manera que las hembras pondrían menos huevos en sus sucesivas puestas. Esto a su vez podría estar relacionado con el agotamiento progresivo de las reservas, ya que las tortugas marinas no suelen alimentarse en las zonas de anidación.
9. Por otro lado, al comparar los tamaños de puesta de los años 2003 (media = 85,5 huevos/nido) y 2004 (media = 82,1 huevos/nido) la diferencia resultó significativa. La diferencia intraestacional podría estar relacionada con la cantidad de energía acumulada durante el periodo previo a la reproducción. De manera que las reservas, además de condicionar que una hembra se reproduzca en una determinada temporada, en caso de disponer de energía suficiente como para que se lleve a cabo, también podría condicionar el tamaño de las puestas.



10. La duración de la incubación varió en el transcurso de las dos estaciones completas muestreadas (2003 y 2004), y se distribuyó según una curva con forma de U o V, siendo los nidos del principio y del final los que presentaron incubaciones más largas. Se encontraron indicios de que las incubaciones podrían haber variado en el resto de años (1999-2002), pero siguiendo este mismo tipo de curva.
11. La razón de sexos estimada mediante un método indirecto aproximativo mostró que en los años 2003 y 2004, en las tres playas analizadas, en torno al 65% de los neonatos fueron hembras. Al considerar cada playa por separado, los rangos de valores se situaron entre el 60 y 70%. Los indicios de diferencias interanuales en el tiempo de incubación sugieren que se podrían producir cambios en la razón de sexos.
12. La depredación de los nidos por parte del cangrejo fantasma no es un hecho aislado en esta población. Entre el 62,0 y el 82,6 % de los nidos fueron atacados por cangrejos (rango de valores, años 2000, 2001 y 2003). De éstos, entre el 67,1 y el 80,6% presentaron emergencia de algún neonato.
13. La pérdida de huevos durante la incubación se atribuyó principalmente a la depredación del cangrejo fantasma. Esta pérdida, junto con la posible confusión en la clasificación de las cáscaras (correspondientes a tortugas eclosionadas o a huevos depredados), produjeron diferencias en los valores de los parámetros usados en las distintas fórmulas para calcular los éxitos de incubación. Por tanto, los resultados obtenidos de la aplicación de unas u otras se consideraron diferentes.
14. La depredación no afectó por igual a las tres playas, siendo en Calheta donde se produjo mayor pérdida de huevos, seguida de Ervatão y por último Ponta Cosme.
15. De los huevos que permanecen en el nido tras la incubación, los mejores éxitos se produjeron en los nidos de Calheta (EMe mediana = 88,0%) y Ervatão (EMe



mediana = 82,0%) y el valor descendió drásticamente en Ponta Cosme (EMe mediana = 31,9%), (resultado global de los años 2003 y 2004).

16. Los éxitos de emergencia considerando el número de huevos puestos por la hembra fueron mayores en Ervatão (EMm mediana = 64,5%; EMo mediana = 55,6%) seguido de Calheta (EMm mediana = 51,0%; EMo mediana = 39,8%) y muy bajos en Ponta Cosme (EMm mediana= 24,2%; EMo mediana = 8,6%), (resultados globales de los años 2003 y 2004).
17. Las playas de Boavista pueden resultar muy diferentes en cuanto a sus condiciones para la incubación. En el área de estudio se encontró, por un lado, playas en las que aunque las características del sustrato y fisonómicas pueden ser más favorables para el desarrollo de los huevos, muestran una elevada tasa de depredación, de manera que el éxito de emergencia (EMm o EMo) se ve mermado con respecto al EMe. Por otro lado, en playas donde la depredación es más baja, las características son menos apropiadas para los embriones. A pesar de estos efectos negativos a los que deben enfrentarse los huevos, tanto en unas playas como en otras, en los nidos de Calheta y Ervatão se produjeron más neonatos que en los de Ponta Cosme.
18. La principal amenaza a la que se enfrentan las tortugas marinas en Cabo Verde es la depredación humana. Otro peligro potencial que podría afectar a las playas de anidación es el incipiente desarrollo turístico y la urbanización de las zonas costeras.
19. Las labores de educación y sensibilización ambiental entre la población local, así como la participación en programas de conservación a nivel regional e internacional, son tareas fundamentales para promover la protección de estas especies amenazadas de tortugas marinas.

Conclusions

1. The loggerhead nesting season in Cape Verde runs from June to October, peaking in August and September. Occasionally, some females may nest outside this period of time.
2. Cape Verde is one of the few loggerhead nesting areas in tropical latitudes. The archipelago is located in the Sahel region, characterized by an arid and semiarid climate. Nonetheless, weather conditions are softened by the tempering effect of the sea, and the cold Canary Current. All these factors allow Cape Verde loggerheads to nest in the warmest months of the year, since the weather is quite similar to that of higher latitudes where most of the nesting activity of this species occurs.
3. More than 1,900 nests were accounted for within the 3.1 Km of sandy beaches of the study area in two of the four seasons surveyed (2001-2004); a peak of 2,732 nests was recorded in 2004. The annual estimate of nests in the archipelago could exceed 15,000 nests. According to these figures, Cape Verde would represent the largest loggerhead nesting population in Africa, and the second one in the Atlantic basin.



4. Nesting success on the three beaches differed significantly: 46.8% on Calheta, 30.2% on Ervatão and 24.0% on Ponta Cosme. The width of the beach could be one of the factors that lead to such differences.
5. The mean body size of nesting females was 76.0 cm straight carapace length. This value is smaller than those of Atlantic, Pacific, and Indian loggerhead populations, however it is similar to that of the Mediterranean Sea. A small number of Cape Verde female loggerheads are unusually large but their occurrence is low. There was also a group of females with a straight carapace width that was extremely large when compared to the rest of morphometric measurements recorded; this may be due to methodological reasons.
6. The most frequent female migration interval was 2 years, followed by that of those females that returned 3 years later (range = 1-6 years). The observed nesting frequency ranged between 1 and 6 nests/female, whereas the estimated nesting frequency ranged from 1 to 7 nests/female. The average time elapsed between two consecutive clutches (interesting interval) was 15.0 days.
7. Capture-recapture data confirmed that some turtles nest in different islands during the same season as well as in different seasons.
8. Clutch size interseasonal variations were found. In general, the clutch size decreased as the season progressed. This trend could apply to every single individual, so that females would lay fewer eggs in consecutive clutches. This fact may be related to the progressive depletion of body reserves, for marine turtles do not feed in their breeding grounds.
9. On the other hand, clutch sizes in 2003 (mean = 85.5 eggs/nest) and 2004 (mean = 82.1 eggs/nest) were significantly different. Intraseasonal differences could be related to the amount of energy stored during the time prior to reproduction. Hence fat storage will determine whether a female will breed within a specific season, and, in the event of breeding, will also condition the clutch size.



10. Incubation duration changed during the whole two surveyed seasons (2003 and 2004), and followed a U or V-shaped distribution curve. Nests laid at the beginning and at the end of each season showed longer incubation periods. There are evidences that incubation lengths could have varied in the rest of the years (1999-2002) following the same pattern.
11. The sex ratio was estimated by using an approximate indirect method, and it showed that about 65% of the hatchlings on the three surveyed beaches in 2003 and 2004 were females. When each beach was considered on its own, the percentage of female hatchlings ranged between 60 and 70%. Evidences of annual incubation length fluctuations suggest that sex ratio could vary.
12. Nest depredation by ghost crabs is widespread within this population. Between 62.0 and 82.6% of the nests were attacked by crabs (2000, 2001 and 2003). Nonetheless, in between 67.1 and 80.6% of these nests, had emerging hatchlings.
13. Loss of eggs during incubation was mainly attributed to ghost crab predation. This loss, together with the difficulty in distinguishing shells from both hatched eggs and predated eggs led to different parameters for the different formulae used to estimate hatching and emergence success. Hence, the results obtained from the application of either formula are expected to be different.
14. Nest predation did not affect the three beaches equally. Calheta recorded the greatest loss of eggs in Calheta, followed by Ervatão and Ponta Cosme.
15. The highest hatching success, considering the eggs that remained in the nest until the end of incubation, occurred on Calheta (ESe median = 88.0%), followed by Ervatão, (ESe median = 82.0%), and by Ponta Cosme (ESe median = 31.9%) whose value showed a severe decline (global values for 2003 and 2004).
16. The hatching success, considering the number of eggs laid, was higher for Ervatão (ESm median = 64.5%; ESo median = 55.6%), followed by Calheta (ESm median = 51.0%; ESo median = 39.8%), and by Ponta Cosme that recorded extremely low



values (ESm median = 24.2%; ESo median = 8.6%) (global values for 2003 and 2004).

17. Incubation conditions on Boavista may vary from one beach to another. In the surveyed area, there were beaches in which substrate and physical characteristics would seem suitable for eggs development, but because of a higher rate of nest predation by crabs, emergence success (ESm or ESo) is lower than ESe. On the contrary, the characteristics of those beaches where nest predation is lower are less suitable for embryo development. Despite the adverse conditions that eggs undergo in either beach, Calheta and Ervatão nests produced more hatchlings than those in Ponta Cosme.
18. The main threat to sea turtles in Cape Verde is human predation. Emerging tourism and coastal development represent a potential hazard to nesting beaches in the short term.
19. Education and awareness campaigns addressed to the local population, as well as cooperation in regional and international conservation programmes are vital to encourage the preservation of this threatened species.

Referencias bibliográficas

- Ackerman, R.A. 1980. Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *American Zoologist* 20: 575-583.
- Ackerman, R.A. 1997. The nest environment and embryonic development of sea turtles. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 83-106. CRC Pres, Boca Raton.
- Ackerman, R.A. y Prange, H.D. 1972. Oxygen diffusion across a sea turtle (*Chelonia mydas*) egg shell. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 43: 905-909.
- Addison, D.S. y Morford, B. 1996. Sea turtle nesting activity on the Cay Sal Bank, Bahamas. *Bahamas Journal of Science* 3: 31-36.
- Agardy, T. 1993. Sea turtle conservation in Cabo Verde. Report of mission from 12-26-91 to 7-1-93. Mimeogr., 5 pp.
- Amorocho, D.J., Córdoba B. J.A. y Miklin H.S. 1999. Current status of nesting sea turtles in the northern Colombian Caribbean. *Marine Turtle Newsletter* 85: 6-7.
- Angel, F. 1937. Sur la faune herpétologique de l'archipel du Cap-Vert. C. R. XII Congr. Int. Zool., Lisbonne 1935:1693-1700.



- Antworth, R.L., Pike, D.A. y Stiner, J.C. 2006. Nesting ecology, current status, and conservation of sea turtles on an uninhabited beach in Florida, USA. *Biological Conservation* 130: 10-15.
- Balazs G.H. 1999. Factors to consider in the tagging of sea turtles. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 101-109. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Baldwin, R., Hughes, G. y Prince, R.I.T. Loggerhead turtles in the Indian Ocean. 2003. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 218-232. Smithsonian Institution.
- Bannerman, D. A. and Bannerman, W. M. 1968. History of the birds of the Cape Verde Islands: *Birds of the Atlantic Islands*, 4. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Barton, B.T. y Roth, J.D. 2007. Raccoon removal on sea turtle nesting beaches. *The Journal of Wildlife Management* 71 (4): 1234-1237.
- Barton, B.T. y Roth, J.D. 2008. Implications of intraguild predation for sea turtle nest protection. *Biological Conservation* 141: 2139-2145.
- Baptisotte, C.J., Scalfoni, T. y Mrosovsky, N. 1999. Male-producing thermal ecology of a southern loggerhead turtle nesting beach in Brazil: implications for conservation. *Animal Conservation* 2: 9-13.
- Berglund, A. 1994. The operational sex ratio influences choosiness in a pipefish. *Behaviour Ecology* 5: 24-258.
- Bertin, L. 1946. Le peuplement des îles atlantides en vertèbres hétérothermes. *Mem. Soc. Biogeogr.* 8:87-107.
- Bjorndal, K.A. 1997. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 199-232. CRC Pres, Boca Raton.



- Bjorndal, K. A. 1999. Priorities for studies of reproduction and nest biology. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 12-14. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Bjorndal, K.A., Meylan, A.B. y Turner, B.J. 1983. Sea turtles nesting at Melbourne Beach, Florida. I. Size, growth and reproductive biology. Biological Conservation 26: 65-77.
- Bjorndal K.A. y Carr A. 1989. Variation in clutch size and egg size in the green turtle nesting population at Tortuguero, Costa Rica. Herpetologica 45: 181-189.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. y Martins, H.R. 2000. Somatic growth model of juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*: duration of pelagic stage. Marine Ecology Progress Series 202: 265-272.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Koike, B., Schroeder, B.A., Shaver, D.J., Teas, G.W. y Witzell, W.N. 2001. Somatic growth function for immature loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, in southeastern U.S. waters. Fisheries Bulletin 99: 240-246.
- Bocage, J. V. Barboza du 1896. Repteis de algumas possesoes portuguesas d'Africa occidental que existen no Museu de Lisboa. Jorn. Sc. math. phys. nat., Ac. Sci. Lisboa 4:65-104.
- Bolten, A.B. 1999. Techniques for measuring sea turtles. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 110-114. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Bolten, A.B. 2003a. The loggerhead sea turtle – a most excellent fishe. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 7-27. Smithsonian Institution.
- Bolten, A.B. 2003b. Variation in sea turtle history patterns: neritic vs. Oceanic developmental stages. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. y Wyneken, J. (Eds.), The Biology of Sea Turtles II, pp. 243-258. CRC Pres, Boca Raton.



- Bolten, A.B. 2003c. Active Swimmers-passive drifters: the oceanic juvenile stage of loggerheads in the Atlantic System. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 63-78. Smithsonian Institution.
- Bolten A.B., Bjorndal, K.A., Martins, H.R., Dellinger, T., Biscoito, M.J., Encalada, S.E. y Bowen, B.W. 1998. Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis. *Ecological Applications* 8: 1-7.
- Boulon, R.H. 1999. Reducing threats to eggs and hatchlings: hatcheries. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 169-174. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Bouchard, S.H. y Bjorndal, K.A. 2000. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81 (8): 2305-2313.
- Bowen, B.W., Avise, J.C., Richardson, J.I., Meylan, A.B., Margaritoulis, D., Hopkins-Murphy, S.R. 1993a. Population structure of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the northwestern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 7: 834-844.
- Bowen, B.W. 2003. What is a loggerhead turtle? The genetic perspective. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 7-27. Smithsonian Institution.
- Bowen, B.W., Nelson, W.S. y Avise, J.C. 1993b. A molecular phylogeny for marine turtles: trait mapping, rate assessment, and conservation relevance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 5574-5577.
- Bowen, B.W., Kamezaki, N., Limpus, C.J., G.R. Hughes, Meylan, A.B. y Avise, J.C. 1994. Global phylogeography of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) as indicated by mitochondrial DNA haplotypes. *Evolution* 48: 1820-1828.



- Bowen, B.W., Bass, A.L., Soares, L. y Toonen, R.J. 2005. Conservation implications of complex population structure: lessons from the loggerhead turtle (*Caretta caretta*). *Molecular Ecology* 14: 2389-2402.
- Bowen, B.W. y Karl, S.A. 2007. Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology* 16: 4886-4907.
- Broderick, A.C. y Godley, B.J. 1996. Population and nesting ecology of the green turtle (*Chelonia mydas*) and loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in northern Cyprus. *Zoology in the Middle East* 13: 27-46.
- Broderick, A.C., Godley, B.J. y Hays, G.C. 2001a. Trophic status drives inter-annual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1481-1487.
- Broderick, A.C., Godley, B.J. y Hays, G.C. 2001b. Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74 (2): 161-170.
- Broderick, A.C., Glen, F. Godley, B.J. y Hays, G.C. 2003. Variation in reproductive output of marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 288: 95-109.
- Brongersma, L.D. 1995. Marine turtles of the eastern Atlantic Ocean. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and conservation of sea turtles*, pp. 407-416. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bull, J.J. y Charnov, E.L. 1988. How fundamental are Fisherian sex ratios? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 5: 96-135.
- Bustard, H.R. 1967. Mechanism of nocturnal emergence from the nest in green turtle hatchlings. *Nature* 214: 317.
- Bustard, H.R. 1972. *Sea turtles: their natural history and conservation*. Taplinger Publishing Company, New York.



- Bustard, H.R. y Greenham, P. 1968. Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia mydas* (L.). Ecology 49: 269-276.
- Bustard, H.R., Greenham, P., y Lmpus, C.J. 1975. Nesting behaviour of loggerhead and flatback turtles in Queensland, Australia. Proceedings of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Series C 78: 111-122.
- Cabrera, I., Cejudo, D. y López-Jurado, L.F. 2000. Human predation on marine turtles in the archipelago of Cape Verde, Western Africa. Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. South Padre Island, Texas, U.S.A. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443, pp 217.
- Calabuig, P. y Liria, A. 2007. Recovery of marine turtles injured in the waters of the Canary Islands Archipelago (Spain) between 1998 and 2003. En: López-Jurado, L.F. y Liria Loza, A. (Eds.), Marine turtles. Recovery of extinct populations, Monografía del Instituto Canario de Ciencias Marinas, nº 5, pp. 77-94. Pérez-Galdós, S.L.U., Gran Canaria.
- Caldwell, D.K. 1959. The loggerhead turtles of Cape Romain, South Carolina. Bulletin of the Florida State Museum. Biological Science 4: 319-348.
- Caldwell D.K., Carr A., y Ogren L.H. 1959. Nesting and migration of the Atlantic loggerhead turtle. Bulletin of the Florida State Museum. Biological Science 4: 295-308.
- Carr, A. 1975. The Ascension Island green sea turtle colony. Copeia 1975: 547-555.
- Carr, A. 1986. Rips, FADS, and little loggerheads. BioScience, 36: 92-100.
- Carr, A. 1987. New perspectives on the pelagic stage of sea turtle development. Conservation Biology 1: 103-120.
- Carr A. 1995. Notes on the behavioural ecology of sea turtle. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), Biology and conservation of sea turtles, pp. 19-26. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.



- Carr, A. y Hirth, H. 1961. Social facilitation in green turtle siblings. *Animal Behaviour* 9: 68-70.
- Carr A. y Hirth H. 1962. The ecology and migrations of sea turtles, five comparative features of isolated green turtle colonies. *American Museum Novitates* 2091: 1-42.
- Carr, A. y Goodman D. 1970. Ecological implications of size and growth in *Chelonia*. *Copeia* 1970: 783-786.
- Carr, A., Carr, M.H. y Maylan A.B. 1978. The ecology and migrations of sea turtles, 7. The West Caribbean green turtle colony. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162: 1-46.
- Carthy, R.R., Foley, A.M. y Matsuzawa, Y. 2003. Incubation environment of loggerhead turtle nests: effects on hatching success and hatchling characteristics. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 144-153. Smithsonian Institution.
- Cejudo, D., Cabrera, I., López-Jurado, L.F. y Évora, C. y Alfama, P. 2000. The reproductive biology of *Caretta caretta* in the island of Boavista (Republic of Cabo Verde, western Africa). *Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. South Padre Island, Texas, U.S.A. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443, pp 244-245.
- Chaloupka, M.Y. y Musick, J.A. 1997. Age, growth, and population dynamics. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 233-276. CRC Pres, Boca Raton.
- Christens, E. 1990. Nest emergence lag in loggerhead sea turtles. *Journal of Herpetology* 24(4): 400-402.
- Coblentz, B.E. y Coblentz, B.A. 1985. Control of Indian mongoose *Herpestes auropunctatus* on St. John, U.S. Virgin Islands. *Biological Conservation* 33: 281-288.



- Cross, H., Rizk, C., Khalil, M. Y Venizelos, L. Population status and conservation activities on sea turtle nesting beaches in south Lebanon, 2005. Technical Report Marine Turtle Conservation in the Mediterranean.
- CVN 2001. Inventario y análisis territorial de las islas de Sal, Boavista y Maio. Caracterización del medio físico y biótico. Serie de informes técnicos del proyecto Cabo Verde Natura 2000 (2).
- Davenport, J. 1997. Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22(6): 479-488.
- Dawkins, R. 2004. El cuento del antepasado. Antoni Bosch, Barcelona. 879 p.
- Dellinger, T. 2007. Behavioural ecology and conservation of oceanic-stage sea turtles: the Madeira Island loggerhead sea turtle project. En: López-Jurado, L.F. y Liria Loza, A. (Eds.), *Marine turtles. Recovery of extinct populations*, Monografía del Instituto Canario de Ciencias Marinas, nº 5, pp 95-110. Pérez-Galdós, S.L.U., Gran Canaria.
- Diamond, J. 1998. Armas, gérmenes y acero. Debolsillo, Barcelona. 589 p.
- Dodd Jr, C.K. 1988. Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus 1758).). Washington, DC: Fish and Wildlife Service, U. S. Department of the Interior, 111 p.
- Eckert K.L. 1987. Environmental unpredictability and leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) nest loss. *Herpetologica* 43: 315-323.
- Eckert, K.L. 1995 Anthropogenic threats to sea turtles En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and conservation of sea turtles*, pp. 611-612. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Eckert, K.L. 1999. Designing a conservation program. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 6-8. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.



- Ehrhart L.M. 1980. Threatened and endangered species of the Kennedy Space Center. NASA Contract Report 163122 (IV) 1. National Aeronautics and Space Administration, John F. Kennedy Space Center, Florida. 406 p.
- Ehrhart L.M. 1995. A review of sea turtle reproduction En: Bjorndal, K.A. (Ed.), Biology and conservation of sea turtles, pp. 29-38. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Ehrhart, L.M., Bagley, D.A., Uong, L.T. y Owen, R.D. 1996. Marine turtle nesting at Archie Carr National Wildlife Refuge in 1994: another record breaking year for loggerhead and green turtle nest production. Proceedings of the 15th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. Hilton Head, South Carolina, U.S.A. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-387, pp 79-83.
- Ehrhart, L.M., Bagley, D.A., y Redfoot, W.E. 2003. Loggerhead turtles in the Atlantic Ocean: Geographic distribution, abundance, and population status. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 157-174. Smithsonian Institution.
- Encalada, S.E., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Zurita, J.C., Schroeder, B., Possardt, Sears, C.J. y Bowen, B.W. 1998. Population structure of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nesting colonies in the Atlantic and Mediterranean as inferred from mitochondrial DNA control region sequences. Marine Biology 130:567-575.
- Epperly, S. 2003. Fisheries-related mortality and turtle excluder devices (TEDs). En: Lutz P.L., Musick J.A. y Wyneken, J. (Eds.), The Biology of Sea Turtles II, pp. 339-353. CRC Marine Science Series.
- Erk'akan F. 1993. Nesting biology of loggerhead turtles *Caretta caretta* L. on Dalyan beach, Mugla-Turkey. Biological Conservation 66: 1-4.
- Ewert, M.A. y Nelson, C.E. 1991. Sex determination in reptiles: diverse patterns and some possible adaptive values. Copeia 1991: 50-69.
- Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford, 272 p.



- FitzSimmons, N.N., Moritz, C., Limpus, C.J., Pope, L. y Prince, R. 1997. Geographic structure of mitochondrial and nuclear gene polymorphisms in Australian green turtle populations and male-based gene flow. *Genetics* 147: 1843-1854.
- Flower, L.E. 1979. Hatchling success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology* 60: 946-955.
- Foley, A.M., Peck, S.A. y Harman G.R. 2006. Effects of sand characteristics and inundation on the hatching success of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches on low-relief mangrove islands in southwest Florida. *Chelonian Conservation and Biology* 5 (1): 32-41.
- Frazer, N.B. y Ehrhart, L.M. 1985. Preliminary growth models for green, *Chelonia mydas*, and loggerhead, *Caretta caretta*, turtles in the wild. *Copeia* 1985 (1): 73-79.
- Frazer N.B. y Richardson J.I. 1985a. Seasonal variation in clutch size for loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, nesting on Little Cumberland Island, Georgia, USA. *Copeia* 4: 1083-1085.
- Frazer N.B. y Richardson J.I. 1985b. Annual variation in clutch size and frequency for loggerhead turtles, *Caretta caretta*, nesting at Little Cumberland Island, Georgia, USA. *Herpetologica* 41 (3): 246-251.
- Frazer N.B. y Richardson J.I. 1986. The relationship of clutch size and frequency to body size in loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Journal of Herpetology*: 20 (1): 81-84.
- Frazer, N.B., Limpus, C.J. y Greene, J.L. 1994. Growth and estimates age at maturity of Queensland loggerheads. Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, Hilton Head, South Carolina, March 1994. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-351, pp. 42-46.
- Frazier, J.G. 1999. Community-based conservation. En: Research and Management Techniques for the conservation of sea turtles (Ed. por K. L. Eckert, K. A.



- Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly). IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication, pp. 15-20.
- Frazier, J.G. 2003. Prehistoric and ancient historic interactions between humans and marine turtles. En: Lutz P.L., Musick J.A. y Wyneken, J. (Eds.). The Biology of Sea Turtles II, pp. 1-38. CRC Marine Science Series.
- Fretey, J. 2001. Biogeography and conservation of marine turtles of the atlantic coast of Africa. CMS Technical Series Publication, n° 6. UNEP/CMS Secretariat, Bonn, Germany, 429 p.
- Gaffney, E.S., Hutchinson, J.H., Jenkins, F.A. y Meeker, I. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire, Science 237: 289-291.
- Gallagher, R.M., Hollinger, R.M. y Futch, C.R. 1972. Marine turtle nesting on Hutchinson Island, Florida, in 1971. Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory Special Science Report 37: 1-11.
- Gawler, M. y Agardy, T. 1994. Developing WWF priorities for marine conservation in the Africa and Madagascar Region. WWF International, Gland, Suisse. 68 pp.
- George, D.H., Leach, H.A. y Mercadante, M.A. 1994. Cape Cañaveral Air Force Station sea turtle preservation program. Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology. Hilton Head, South Carolina, March 1994. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-351, pp.225-228.
- Georges, A., Limpus, C. y Stoutjesdijk, R. 1994. Hatchling sex in the marine turtle *Caretta caretta* is determinate by proportion of development at a temperature, not daily duration of exposure. Journal of Experimental Zoology 200: 432-444.
- Gerrodette T y Taylor B.L. 2000. Estimating population size. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 67-82. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.



- Gibbons J.W. 1982. Reproductive patterns in freshwater turtles. *Herpetologica* 38: 222-227.
- Gibson, J. y Smith, G. 1999. Reducing threats to foraging habitats. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 184-188. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Girondot, M., Delmas, V., Rivalar, P., Courchamp, F., Prévot-Julliard, A.C. y Godfrey, M.H. 2004. Implication of temperature-dependent sex determination for population dynamics. En: Valenzuela, N. y Bull, J.J. (Eds.), *Temperature-dependent sex determination*, pp. 48-155. Smithsonian Books, Washington DC.
- Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J. y Hays, G.C. 2003. Incubation environment affects phenotype of naturally incubated green turtle hatchlings. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 1183-1186.
- Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J. y Hays, G.C. 2005. Patterns in the emergence of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from their nests. *Marine Biology* 146: 1039-1049.
- Godfrey, M.H. y Barreto, R. 1995. Beach vegetation and seafinding orientation of turtle hatchlings. *Biological Conservation* 74: 29-32.
- Godfrey, M.H., Barreto, R. y Mrosovsky, N. 1996. Estimating past and present sex ratios of sea turtles in Suriname. *Canadian Journal of Zoology* 74: 267-277.
- Godfrey, M.H. y Mrosovsky, N. 1997. Estimating the time between hatching of sea turtles and their emergence from the nest. 2 (4): 581-585.
- Godfrey, M.H., Barreto, R. y Mrosovsky, N. 1997. Metabolically-generated heat of developing eggs and its potencial effect on sex ratio of sea turtle hatchlings. *Journal of Herpetology* 31 (4): 616-619.
- Godfrey, M.H. y Mrosovsky, N. 1999. Estimating hatchling sex ratios. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and*



- Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 136-138. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Godley, B.J. y Broderick, A.C. (Eds) 1992. Glasgow University Turtle Conservation Northern Cyprus 1992. Expedition Report. Department of Veterinary Anatomy, University of Glasgow, Veterinary School, Glasgow.
- Godley, B.J., Broderick, A.C. y Hays, G.C. 2001a. Nesting of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biological Conservation* 97: 151-158.
- Godley, B.J., Broderick, A.C. y Mrosovsky, N. 2001b. Estimating hatchling sex ratios of loggerhead turtles in Cyprus from incubation durations. *Marine Ecology Progress Series* 210: 195-201.
- Godley, B.J., Broderick, A.C., Downie, J.R., Glen, F., Houghton, J.D., Kirkwood, I., Reece, S. Y Hays, G.C. 2001c. Thermal conditions in nest of loggerhead turtles: further evidence suggesting female skewed sex ratios of hatchling production in the Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 263: 45-63.
- Godley, B.J., Blumenthal, J., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., Hawkes, L.A. y Witt, M.J. 2008. Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next?. *Endangered species research* 4: 3-22.
- Groombridge, B. 1982. The UICN Amphibia-Reptilia red data book. I. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. UICN Switzerland, Gresham Press, Surrey (UK), 426 pp.
- Groombridge, B. 1988. Marine turtles in the Mediterranean. Report of the Council of Europe Environment Conservation and Management Division 5076a/G. World Conservation Monitoring Center, Cambridge, U.K.
- Hailman J. P. y Elowson A.M. 1992. Ethogram of the nesting female loggerhead (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 48 (1): 1-30.



- Hamann, M., Limpus, C.J. y Owens, D.W. 2003. Reproductive cycles of males and females. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. y Wyneken, J. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles II*, pp. 135-162. CRC Pres, Boca Raton.
- Hatase, H., Takai, N., Matsuzawa, Y., Sakamoto, W., Omuta, K., Goto, K., Arai, N. y Fujiwara, T. 2002a. Size-related differences in feeding hábitat use of adult female loggerhead turtles *Caretta caretta* around Japan determined by stable isotope analyses and satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series* 233: 273-281.
- Hatase, H., Goto, K., Sato, K., Bando, T., Matsuzawa Y. y Sakamoto, W. 2002b. Using annual body size to explore potencial causes for the decline in a nesting population of the loggerhead turtle *Caretta caretta* at Senri Beach, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 245: 299-304.
- Hatase, H., Matsuzawa Y., Sato, K., Bando, T. y Goto, K. 2004. Remigration and growth of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) nesting on Senri Beach in Minabe, Japan: life-history polymorphism in a sea turtle population. *Marine Biology* 144: 807-811.
- Hatase, H., Omuta, K. y Tsukamoto, K. 2006. Bottom or midwater: alternative foraging behaviours in adult female loggerhead sea turtles. *Journal of Zoology* 273: 46-55.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., López-Jurado, L.F., López-Suárez, P., Merino, S.E., Varo-Cruz, N. y Godley, B.J. 2006. Phenotypically Linked dichotomy in sea turtle foraging requires multiple conservation approaches. *Current Biology* 16: 990-995.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Godfrey, M.H. y Godley, B.J. 2007. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13: 1-10.
- Hays G.C. y Speakman J.R. 1991. Reproductive investment and optimum clutch size of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Animal Ecology* 60: 455-462.



- Hays, G.C., Speakman, J.R. y Hayes, J.P. 1992. The pattern of emergence by loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings on Cephalonia, Greece. *Herpetologica* 48 (4): 396-401.
- Hays G.C. y Speakman J.R. 1993. Nest placement by loggerhead, *Caretta caretta*. *Animal Behaviour* 45: 47:53.
- Hays, G.C., Mackay, A., Adams, C.R., Mortimer, J.A., Speakman, J.R. y Boerema, M. 1995. Nest site selection by sea turtles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75:667-674.
- Hays, G.C., Ashworth, J.S., Barnsley, M.J., Broderick, A.C., Emery, D.R., Godley, B.J., Henwood, A. y Jones, E.L. 2001. The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* 93: 87-94.
- Hays, G.C., Fossette, S., Katselidis, K., Schofield, G. Gravenor, M.B. 2010. Breeding periodicity for male sea turtles, operational sex ratios, and implications in the face of climate change. *Conservation Biology* DOI: 10.1111/j.1523-1739.2020.01531.x.
- Hazevoet, C.J. 1995. The birds of the Cape Verde Islands. B.O.U. Check-list nº 13. British Ornithologist' Union, 193 pp.
- Hazevoet, C.J. y Haaffkens, L.B. 1990. Création d' un réseau d' aires protégées et développement de la recherche ornithologique en République du Cap-Vert. *Bull. Délégation rég. Afr. Ouest UICN*, 5: 63-69.
- Hendrickson, J.R. 1958. The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.) in Malaya and Sarawack. *Proceedings of the Zoological Society of London* 130: 455-535.
- Henwood, T.A. 1987. Movements and seasonal changes in loggerhead turtle *Caretta caretta* aggregations in the vicinity of Cape Canaveral, FL, 1978-1984. *Biological Conservation* 40: 191-202.



- Heppell, S.H., Snover, M.L., y Crowder, L.B. 2003. Sea turtle population ecology. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. y Wyneken, J. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles II*, pp. 135-162. CRC Pres, Boca Raton.
- Hillestad, H. O., Richardson, J. I., McVea, C. Jr., Watson, J. M. Jr. Worldwide Incidental Capture of Sea Turtles. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp. 489-495. Edición revisada. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Hirth, H.F. 1980. Some aspects of the nesting behavior and reproductive biology of sea turtles. *American Zoologist* 20: 507-523.
- Hirth, H.F. y Hollingworth, S.L. 1973. Report to the Government of the People's Democratic Republic of Yemen on marine turtle management. United Nations Development Program n° TA3178. Rome: FAO.
- Horrocks, J.A. y Scott, N.M. 1991. Nest site location and nest success in the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricate* in Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series* 69: 1-8.
- Houghton, J.D.R. y Hays, G.C. 2001. Asynchronous emergence by loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings. *Naturwissenschaften* 88: 133-136.
- Hughes, G.R. 1974a. The sea turtles of southeast Africa. II. The biology of the Tongaland loggerhead turtle *Caretta caretta* with comments on the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* L. and the green turtle *Chelonia mydas* L. in the study region. Oceanographic Research Institute Investigational Report 36.
- Hughes, G.R. 1974b. The sea turtles of southeast Africa. I. Status, morphology and distributions. Oceanographic Research Institute Investigational Report, Durban, 35: 1-144.
- Hughes, G.R. 1975. The marine turtles of Tongaland, VIII. *Lammergeyer* 22: 9-18.



- Hughes, G.R. 1982. Nesting cycles in sea turtles - typical or atypical?. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and conservation of sea turtles*, pp. 81-89. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hughes, G.R. y Mentis, M.T. 1967. Further studies on marine turtles in Tongaland, II. *Lammergeyr* 7: 55-72.
- Hutchinson, B.J. 2007. Modern genetics reveals ancient diversity in the loggerhead. *SWOT Report* 2: 18-19.
- Hutchinson B.J. y Hitchinson A. 2007. A global snapshot of loggerhead and leatherbacks. *SWOT Report* 2: 20-25.
- IUCN. 2010. IUCN red list of threatened species. Version 2010.1 <www.iucnredlist.org>. Descargado el 12 April 2010.
- IPCC 2002. Cambio climático y biodiversidad. 2002. Documento técnico V del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Gitay, H., Suárez, A., Watson, R.T. y Dokken, D.J (Eds.). IPCC, Ginebra, Suiza, 85 p.
- IPCC 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Pachuri, R.K. y Reisinger, A. (Eds.). IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.
- Iwamoto, T., Ishii, M., Nakashima, Y., Takeshita, H. y Itoh, A. 1985. Nesting cycles and migrations of the loggerhead sea turtle in Miyazaki, Japan. *Japanese Journal of Ecology* 35: 505-511.
- Jackson D.C. y Prange H.D. 1979. Ventilation and gas exchange during rest and exercise in adult green sea turtles. *Journal of Comparative Physiology* 134: 315-319.
- Jacobson, E. R. 1990. An update on green turtle fibropapilloma. *Marine Turtle Newsletter*. 49: 7-8.



- Janzen, F.J. 1994. Vegetational cover predicts the sex ratios of hatchling turtles in natural nests. *Ecology* 75: 1593-1599.
- Janzen, F.J. y Paukstis, G.L. 1991. Environmental sex determination in reptiles: ecology, evolution, and experimental design. *The Quarterly Review of Biology* 66: 149-179.
- Johannes, R.E. y Rimmer, D.W. 1984. Some distinguishing characteristics of nesting beaches of the green sea turtle *Chelonia mydas* on North West Cape Peninsula, Western Australia. *Marine Biology* 83: 149-154.
- Jribi, I., Nejmeddine, B. y Bouain, A. 2006. Loggerhead turtle nesting activity in Kuriat Islands (Tunisia): assessment of nine years monitoring. *Marine Turtle Newsletter* 112:12-13.
- Kamel, S.J. y Mrosovsky, N. 2006. Deforestation: risk of sex ratio distortion in hawksbill sea turtle. *Ecological Applications* 16: 923-931.
- Kamezaki, N. 2003. What is a loggerhead turtle? The morphological perspective. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 28-43. Smithsonian Institution.
- Kamezaki, N. y Matsui, M. 1995. Geographic variation in skull morphology of green turtle, *Chelonia mydas*, with a taxonomic discussion. *Journal of Herpetology* 29: 51-60.
- Kamezaki, N., Matsuzawa, Y., Abe, O., Asakawa, H., Fuji, T., Goto, K., Hagino, S., Hayami, H., Ishii, M., Iwamoto, T., Kamata, T., Kato, H., Kodama, J., Kondo, Y., Miyawaki, I., Mizobuchi, K., Nakamura, Y., Nakashima, Y., Naruse, K., Omuta, K., Samejima, M., Suganuma, H., Takeshita, H., Tanaka, T., Toji, T., Uematsu, M., Yamamoto, A., Yamato, T. y Wakabayashi, I. 2003. Loggerhead turtle nesting in Japan. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 210-217. Smithsonian Institution.
- Kaska, Y., Ilgaz, Ç., Özdemir, A., Baskale, E., Türkozan, O. Baran, I., Stachowitsch, M. 2006. Sex ratio estimations of loggerhead sea turtle hatchlings by histological



- examination and nest temperatures at Fethiye beach, Turkey. *Naturwissenschaften* 93: 338-343.
- Kikukawa, A. Kamezaki, N. y Ota, H. 1999. Factors affecting nesting beach selection by loggerhead turtles (*Caretta caretta*): a multiple regresion approach. *Journal of Zoology*. 249: 447-454.
- King, F.W. 1995. Historical review of the decline of the green turtle and the hawksbill. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp. 183-188. Edición revisada. Smithsonian. Institution Press, Washington D.C.
- Kraemer, J.E. y Richardson, J.I. 1979. Volumetric reduction in nest contents of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) (Reptilia, Testudines, Cheloniidae) on the Georgia coast. *Journal of Herpetology* 13: 255-260.
- Lamont, M.M. y Carthy, R.R. 2007. Response of nesting sea turtles to barrier island dynamics. *Chelonian Conservation and Biology* 6 (2): 206-212.
- LBEA 2004. Livro branco sobre o estado do ambiente em Cabo Verde. Direcção Geral do Ambiente. Ministério do Ambiente, Agricultura e Pescas. 229 p.
- LeBuff, C.R. 1969. The marine turtles of Sanibel and Captiva Islands, Florida. Sanibel-Captiva. Conservation Foundation, Special Publication 1. 13 p.
- LeBuff Jr C.R. y Beatty R. 1971. Some aspects of nesting of the loggerhead turtle, *Caretta caretta* (Linne), on the Gulf Coast of Florida. *Herpetologica* 27: 153-156.
- Lee, P.L., Luschi, P. y Hays, G.C. 2007. Detecting female precise natal philopatry in green turtles using assignment methods. *Molecular Ecology* 16 (1): 61-74.
- Leslie, A.J., Penick, D.N., Spotila, J.R. y Paladino, F.V. 1996. Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, nesting and nest success at Tortuguero, Costa Rica, en 1990-1991. *Chelonian Conservation and Biology*. 2 (2): 159-168.
- Limpus C.J. 1979. Notes on growth rates of wild turtles. *Marine Turtle Newsletter* 10: 3-5.



- Limpus, C.J. 1985. A study of loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, in eastern Australia. Ph. D. dissertation, University of Queensland, St. Lucia, Queensland, Australia.
- Limpus C.J. 1992. Estimating of tag loss in marine turtle research. *Wildlife Research* 19: 457-469.
- Limpus, C.J., Baker, V. y Miller, D. 1979. Movement induced mortality of loggerhead eggs. *Herpetologica* 35: 335-338.
- Limpus, C.J., Reed, P. y Miller, J.D. 1985. Temperature dependent sex determination in Queensland sea turtles: Intraspecific variation in *Caretta caretta*. En: Grigg, G., Shine, R. y Ehmann, H. (Eds.), *Biology of Australian Frogs and Reptiles*, pp. 343-351. Surrey Beatty and Sons, Sydney.
- Limpus, C.J. y Nicholas, N. 1987. The southern oscillation regulates the annual numbers of green turtles (*Chelonia mydas*) breeding around northern Australia. *Australian Wildlife Research* 15: 157-161.
- Limpus, C.J., Miller, J.D., Parmenter, C.J., Reimer, N. McLachlan, N. y Webb, R. 1992. Migration of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtles to and from eastern Australian rookeries. *Wildlife Research* 19: 347-358.
- Limpus, C.J., Couper, P.J., y Read, M.A. 1994a. The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: population structure in a warm temperate feeding area. *Memoirs Queensland Museum* 35: 139-154.
- Limpus, C.J., Couper, P.J., y Read, M.A. 1994b. The loggerhead turtle, *Caretta caretta*, in Queensland: population structure in a warm temperate feeding area. *Memoirs Queensland Museum* 37: 195-204.
- Limpus, C.J. y Limpus, D.J. 2003. Loggerhead turtles in the Equatorial and Southern Pacific Ocean: a species in decline. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 199-209. Smithsonian Institution.



- Lohmann, K.J., Witherington, B.E., Lohmann, C.M.F. 1997. Orientation, navigation, and natal beach homing in sea turtles. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 343-361. CRC Pres, Boca Raton.
- López-Jurado, L.F., Cabrera, I., Cejudo, D., Évora, C. y Alfama, P. Distribution of marine turtles in the Archipelago of Cabo Verde, Western Africa. 2000a. *Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. South Padre Island, Texas, U.S.A. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443, pp 245-247.
- López-Jurado L.F., Évora C., Cabrera I., Cejudo D. Alfama P. 2000b. Proposals for the conservation of marine turtles on the island of Boavista (Republic of Cabo Verde, Western Africa). *Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. South Padre Island, Texas, U.S.A. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443, pp 204-205.
- López-Jurado, L.F. 2007. Historical review of the Archipelagos of Macaronesia and the marine turtles. En: López-Jurado, L.F. y Liria Loza, A. (Eds.), *Marine turtles. Recovery of extinct populations*, Monografía del Instituto Canario de Ciencias Marinas, nº 5, pp. 55-76. Pérez-Galdós, S.L.U., Gran Canaria.
- Loveridge, A. y Williams, E.E. 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 115 (6): 163-557.
- Lund, F. 1986. Nest production and nesting-site tenacity of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, on Jupiter Island, Florida. Master's Thesis, University of Florida, Gainesville.
- Lutz, P.L. 1997. Salt, water, and pH balance in sea turtle. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 343-361. CRC Pres, Boca Raton.
- Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Witherington, B. Y Lutz, P.L. 1997. Human impacts on sea turtle survival. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 387-409. CRC Pres, Boca Raton.



- Mager, A. 1985. Status review: Marine turtles. Under jurisdiction of the endangered species Act of 1973. National Marine Fisheries Service, NOAA, mimeogr. 64 pp.
- Mansfield, K.L., Saba, V.S., Keinath, J.A. y Musick, J.A. 2009. Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. *Marine Biology* 156: 2555-2570.
- Marco A., Diéguez-Uribeondo J., Abella E., Martín M.P., Tellería M.T. y López-Jurado L.F. Natural colonization of loggerhead turtle eggs by the pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. Book of Abstracts of the 26th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. Crete. International Sea Turtle Society, Athens, Greece, p. 66.
- Marcovaldi, M.A., Godfrey, M.H. y Mrosovsky, N. 1997. Estimating sex ratios of loggerhead turtles in Brazil from pivotal incubation durations. *Canadian Journal of Zoology* 75: 755-770.
- Marcovaldi, M. A. G., Thomé, C. A. 1999. Reducing threats to turtles. En: Research and Management Techniques for the conservation of sea turtles (Ed. por K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly). IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication, pp. 165-168.
- Margaritoulis D. 1982. Observations on loggerhead sea turtle *Caretta caretta* activity during three nesting seasons (1977-1979) in Zakynthos, Greece. *Biological Conservation* 24: 193-204.
- Margaritoulis, D. 2007. Status update of marine turtles in the Mediterranean. En: López-Jurado, L.F. y Liria Loza, A. (Eds.), Marine turtles. Recovery of extinct populations, Monografía del Instituto Canario de Ciencias Marinas, nº 5, pp. 77-94. Pérez-Galdós, S.L.U., Gran Canaria.
- Margaritoulis, D., Argano, R., Baran, I., Bentivegna, F., Bradai, N.M., Camiñas, J.A., Casale, P., De Metrio, G., Demetropoulos, A., Gerosa, G., Godley, B.J., Haddoud, D.A., Joughton, J., Laurent, L. y Lazar, B. 2003. Loggerhead turtles in the Mediterranean Sea: present knowledge and conservation perspective. En: Bolten,



- A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 175-198. Smithsonian Institution.
- Márquez, R. 1990. Sea turtles of the world. FAO Fisheries Synopsis. Species catalogue, 25 (11). FAO Rome, 81p.
- Márquez, R. 1996. Las tortugas marinas y nuestro tiempo. Fondo de Cultura Económica. Méjico, D.F., 104 p. <www.omega.ilce.edu.mx>. Descargado el 12 Abril del 2010.
- Martins-Pereira, A. 2003. Ecologia do caranguejo-fantasma *Ocypode Cursor* e predação nos ninhos de *Caretta caretta* na ilha de Boavista, República de Cabo Verde. Relatório de estágio para conclusão da licenciatura em Biologia – Ramo de Biologia Marina. Universidade dos Açores. Ponta Delgada, 56 pp.
- Matsuzawa Y., Sato, K., Tanaka, H., Bando, T., Sakamoto, W. y Gotou, K. 1998. Proceedings of the 16th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Hilton Head Islnds, South Carolina, March 1996. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-412, pp. 101-102.
- Matsuzawa, Y., Sato, K., Sakamoto, W. Y Bjorndal, K.A. 2002. Seasonal fluctuations in sand temperatura: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. Marine Biology 140: 639-646.
- Mateo, J.A., García-Márquez, M., López-Jurado, L.F. y Pether, J. 1997. Nuevas observaciones herpetológicas en las Islas Desertas (Archipiélago de Cabo Verde). Boletín de la Asociación Herpetológica Española 8: 8-11.
- Maigret, J. 1977. Les tortues de mer au Sénégal. Bull. Ass. Avanc. Sci. Nat. Sénégal, 59: 7-14.
- Mazaris, A.D., Matsinos, Y.G. y Margaritoulis, D. 2006. Nest site selection of loggerhead sea turtles: The case of the island of Zakynthos, W Greece. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 336: 157-162.



- Mazaris, A.D., Kramer-Schadt, S., Tzanopoulos, J., Johst, K., Matsinos, G. y Pantis, J.D. 2009. Assessing the relative importance of conservation measures applied on sea turtles: comparison of measures focusing on nesting success and hatching recruitment success. *Amphibia-Reptilia* 30: 221-231.
- McClellan, C.M. y Read, A.J. 2007. Complexity and variation in loggerhead sea turtle life history. *Biology Letters* 3: 592-594.
- McGehee, M.A. 1990. Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 46: 251-258.
- Mendonça, M.T. 1981. Comparative growth rates of wild immature *Chelonia mydas* and *Caretta caretta* in Florida. *Journal of Herpetology* 15: 444-47.
- Meylan, A. 1995. Estimation of population size in sea turtles. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp. 135-138. Edición revisada. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Miller J.D. 1995. Nesting biology of sea turtles. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and conservation of sea turtles*, pp. 573-575. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Miller, J.D. 1997. Reproduction in sea turtles. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. y Wyneken, J. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles II*, pp. 51-82. CRC Pres, Boca Raton.
- Miller J.D. 1999. Determining clutch size and hatching success. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 124-129. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Miller, J.D. y Limpus, C.J. 1983. A method for reducing movement-induced mortality in turtle eggs. *Marine Turtle Newsletter* 26: 10-11.
- Miller, J.D., Limpus, C.J. y Godfrey M.H. 2003. Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead turtles. En: Bolten, A.B. y



- Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 63-78. Smithsonian Institution.
- Monzón-Argüello, C., Rico, C., Carreras, C., Calabuig, P., Marco, A. y López-Jurado, L.F. 2009. Variation in spatial distribution of juvenile loggerhead turtles in the eastern Atlantic and western Mediterranean Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 373: 79-86.
- Monzón-Argüello, C., López-Jurado, L.F., Rico, C., Marco, A., López, P., Hays, G.C. y Lee, P.L.M. 2010a. Evidence from genetic and Lagrangian drifter data for transatlantic transport of small juvenile green turtles. DOI: 10.1111/j. 1365-2699.2010.02326.x
- Monzón-Argüello, C., Rico, C., Marco, A., López, P. y López-Jurado, L.F. 2010b. Genetic characterization of Eastern Atlantic hawksbill turtles at a foraging group indicates major undiscovered nesting populations in the region. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 387: 9-14.
- Moran, K.L., Bjørndal, K.A. y Bolten, A.B. 1999. Effects of the thermal environment on the temporal pattern of emergence of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Marine Ecology Progress Series* 189: 251-261.
- Morreale, S.J., Ruiz, G.J., Spotila, J.R. y Standora E.A. 1982. Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. *Science* 216: 1245-1247.
- Mortimer, J.A. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990: 802-817.
- Mortimer, J.A. 1995. Factors influencing beach selection by nesting sea turtles. En: Bjørndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp. 45-52. Edición revisada. Smithsonian Institution Press, Washington D.C
- Mrosovsky, N. 1968. Nocturnal emergence of hatchling sea turtles: control by thermal inhibition of activity. *Nature* 220: 1338-1339.



- Mrosovsky, N. 1980. Thermal biology of sea turtles. *American Zoologist* 20: 531-547.
- Mrosovsky, N. 1988. Pivotal temperatures for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from northern and southern nesting beaches. *Canadian Journal of Zoology* 66: 661-669.
- Mrosovsky, N. 1994. Sex ratio of sea turtles. *Journal of Experimental Zoology* 70: 530-538.
- Mrosovsky, N. 2000. A simple method of estimating sex ratios of populations of sea turtle hatchlings. Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, South Padre Islands, Texas, March 1999. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-443, p. 19.
- Mrosovsky, N. e Yntema, C.L. 1980. Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles. Implications for conservation practices. *Biological Conservation*. 18: 281-280.
- Mrosovsky, N., Hopkins-Murphy, S.R. y Richardson, J.I. 1984. Sex ratio of sea turtles: seasonal changes. *Science* 225: 739-741.
- Mrosovsky, N. y Provancha, J. 1989. Sex ratio of loggerhead sea turtles hatching on a Florida beach. *Canadian Journal of Zoology* 67: 2533-2539.
- Mrosovsky, N. y Pieau, C. 1991. Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia* 12: 169-179.
- Mrosovsky, N. y Provancha, J. 1992. Sex ratio of hatchling loggerhead sea turtles: data and estimates from 5-year study. *Canadian Journal of Zoology* 70: 530-538.
- Mrosovsky, N., Baptistotte, C. Godfrey, M.H. 1999. Validation of incubation duration as an index of the sex ratio of hatchling sea turtles. *Canadian Journal of Zoology* 77:831-835.



- Mrosovsky, N. Kamel, S., Rees, A.F. y Margaritoulis, D. 2002. Pivotal temperature for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. Canadian Journal of Zoology 80: 2118-2124.
- Mrosovsky, N., Kamel, S.J., Diez, C.E. y Van Dam, R.P. 2009. Methods of estimating natural sex ratios of sea turtles from incubation temperatures and laboratory data. Endangered Species Research 8: 147-155.
- MTSG/SSC/UICN. 1995. Grupo especial en tortugas marinas / Comisión de supervivencia de especies / Unión internacional para la conservación de la naturaleza y de los recursos naturales. Estrategia mundial para la conservación de las tortugas marinas. UICN Press, Reino Unido. 30 p.
- Musick, J.A. y Limpus, C.J. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, pp. 137-164. CRC Pres, Boca Raton.
- NIST/SEMATECH e-Handbook of Statistical Methods [en línea]. Creado 01/06/2003, actualizado 23/06/2010 [citado 13/09/2010]. Disponible en: <http://www.itl.nist.gov/div898/handbook/>.
- Orós, J., Torrent, A., Ruíz, A., Calabuig, P. y Déniz, S. 2005. Diseases and causes of mortality among sea turtles stranded in the Canary Islands, Spain (1998-2001). Diseases of Aquatic Organisms 63: 13-24.
- Pardo, A. y Ruíz, M.A. 2002. SPSS 11 guía para el análisis de los datos. Mc Graw-Hill/Interamericana de España, S.A.U. 715 p.
- Parsons, J.J. 1962. The green turtle and man. University of Florida Press, Gainesville, 121 p.
- Peña, D. 2002. Regresión y Diseño de Experimentos. Alianza Editorial, S.A. ISBN:84-206-8695-6. pp 744.
- Perrine, D. 2003. Sea turtles of the world. Stillwater, USA. Voyageur Press, Inc., 144 p.



- Peters, A., Verhoeven, K.J.F. y Strijbosch, H. 1994. Hatching and emergence in the Turkish Mediterranean loggerhead turtle, *Caretta caretta*, natural causes for egg and hatchling failure. *Herpetologica* 50 (3): 369-373.
- Pike, D.A. y Stiner, J. 2007. Sea turtle species vary in their susceptibility to tropical cyclones. *Oecologia* 153: 471-478.
- Pinckney, J. 1990. Correlation analysis of adult female, egg and hatchling sizes in the loggerhead turtle, *Caretta caretta* (L.), nesting at Kiawah Island, South Carolina, USA. *Bulletin of Marine Science* 47 (3): 670-679.
- Plotkin, P. 2003. Adult migrations and habitat use. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. y Wyneken, J. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles II*, pp. 225-242. CRC Pres, Boca Raton.
- PNCTM 2008. Plano nacional para a conservação das tartarugas marinhas em Cabo Verde. Ministerio do Ambiente, Desenvolvimento Rural e Recursos Marinhos. 78 p.
- Pritchard, P.C. 1980. The conservation of sea turtles: practices and problems. *American Zoologist* 20 (3): 609-617.
- Pritchard, P.C.H. 1997. Evolution phylogeny and current status. En: Lutz, P.L. y Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, pp. 1-28. CRC Pres, Boca Raton.
- Pritchard, C.H. y Mortimer, J.A. 1999. Taxonomy, external morphology, and species identification. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 21-38. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponible en: www.R-project.org.



- Raynaud, A. y Pieau, C. 1985. Embrionic development of the genital system. En: Gans, C. y Billet, F. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol 15, Development B. John Wiley and Sons, New York, pp 149-300.
- Rees, A.F. y Margaritoulis, D. 2004. Beach temperatures, incubation durations and estimated hatchling sex ratio for loggerhead sea turtles nests in southern Kyparissia Bay, Greece. *Testudo* 6: 23-36.
- Reich, K.J., Bjorndal, K.A., Frick, M.G., Witherington, B.E., Johnson, C. Y Bolten, A.B. 2010. Polymodal foraging in adult female loggerheads (*Caretta caretta*). *Marine Biology* 157: 113-121.
- Reichert, H.A. 1999. Grassroots stakeholders and national legislation. En: *Research and Management Techniques for the conservation of sea turtles* (Ed. por K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly). IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication, pp. 221-223.
- Revelles, M., Carreras, C., Cardona, L., Marco, A., Bentivegna, F., Castillo, J.J., de Martino, G., Mons, J.L., Smith, M.B., Rico, C., Pascual, M. y Aguilar, A. 2007. Evidence for an asymmetrical size exchange of loggerhead sea turtles between the Mediterranean and the Atlantic through the Straits of Gibraltar. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 349: 261-271.
- Richardson, T.H., Richardson, J.I., Ruckdeschel, C. y Dix, M.W. 1978. Remigration patterns of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) nesting on Little Cumberland and Cumberland islands, Georgia. *Proceedings of the Florida and Interregional Conference on Sea Turtles*. St. Petersburg, Florida, U.S.A. Marine Research Publications 33: 39-44.
- Richardson, J.I. y Richardson, T.H. 1982. An experiment population model for the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and conservation of sea turtles*, pp. 165-176. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.



- Roberts, M.A. Schwartz, T.S. y Karl, S.A. 2004. Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green sea turtle (*Chelonia mydas*) analysis of microsatellite loci. *Genetics* 166: 1857-1870.
- Rocheburne, A. 1884. Faune de Sénégambie. Reptiles. O. Doin, Paris.
- Santos, S.S., Marcovaldi, M.A. y Godfrey, M.H. 2000. Update on the nesting population of loggerhead sea turtles in Praia do Forte, Bahia, Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 89: 8-11.
- Schleich, H.H. 1979. Sea turtle protection needed at the Cape Verde Islands. *Marine Turtle Newsletter* 12:12.
- Schroeder, B. Y Murphy, S. 1999. Population surveys (ground and aerial) on nesting beaches. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, pp. 45-55. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Schroeder, B.A., Foley, A.M. y Bagley, D.A. 2003. Nesting patterns, reproductive migrations, and adult foraging areas of loggerhead turtles. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead sea turtles*, pp. 114-124. Smithsonian Institution.
- Seidel, W. R. y McVea, C. Jr. 1995. Development of a sea turtle excluder shrimp trawl for the southeast U.S. penaeid shrimp fishery. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp. 497-502. Edición revisada. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Smith, G.W., Eckert, K.L. y Gibson, J.P. 1992. WIDECAST Sea turtle recovery action plan for Belize. Eckert, K.L. (Ed.). CEP Technical Report n° 18. UNEP Caribbean Environment Programme,. Kingston, Jamaica. 86 p.
- Spotila, J.R. 2004. Sea turtles. A complete guide to their biology, behavior, and conservation. Baltimore, USA. The Johns Hopkins University Press, 228 p.



- Stancyk, S.E. 1995. Non-human predators of sea turtles and their control. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, pp:139-152. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres.
- Stancyk, S.E. y Ross, J.P. 1978. An analysis of sand from green turtle nesting beaches on Ascension Island. *Copeia* 1978: 93-99.
- Stancyk S.E., Talbert O.R. y Dean J.M. 1980. Nesting activity of the loggerhead turtle *Caretta caretta* in South Carolina, II. protection of nests from racoon predation by transplantation. *Biological Conservation* 18: 289-298.
- Standora, E.A., y Spotila, J.R. 1985. Temperature-dependent sex determination in sea turtles. *Copeia* 3:711-722.
- Sternberg, J. 1981. The worldwide distribution of Sea Turtles Nesting Beaches. Public. Sea Turtle Rescue Fund., Maps.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics, a review of ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 3-47.
- Steyermark A.C., Williams K., Spotila J.R., Paladino F.V., Rostal, D.C. Morreale S.J., Koberg M.T. y Arauz R. 1996. Nesting leatherback turtles at Las Baulas National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 2 (2): 173-183.
- Stoneburner, D.L. 1980. Body depth: an indicator of morphological variation among nesting groups of adult loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Herpetology* 14: 205-206.
- Strachan, P.H., Smith, R.C., Hamilton, D.A.B., Taylor, A.C. y Atkinson, R.J.A. 1999. Studies on the ecology and behaviour of the ghost crab, *Ocypode cursor* (L.) in northern Cyprus. *Scientia Marina* 63 (1): 51-60.
- Talbert O.R. Jr, Stancyk S.E., Dean J.M. y Will J.M. 1980. Nesting activity of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in South Carolina I: a rookery in transition. *Copeia* 1980: 709-718.



- Tiwari, M. y Bjorndal, K.A. 2000. Variation in morphology and reproduction in loggerheads, *Caretta caretta*, nesting in United States, Brazil and Greece. *Herpetologica* 56: 343-356.
- Tiwari, M., Bjorndal, K.A., Bolten, B.A. y Moumni, A. 2002. Morocco and Western Sahara: sites of an early neritic stage in the life history of loggerheads?. Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, Orlando, Florida, February-March 2000. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-477, p. 9.
- Trono, R.B. y Salm, R.V. 1999. Regional collaboration. En: Research and Management Techniques for the conservation of sea turtles (Ed. por K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly). IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication, pp. 224-227.
- Trott, T.J. 1999. Gustatory responses of ghost crab *Ocypode quadrata* to seawater extracts and chemical fractions of natural stimuli. *Journal of Chemical Ecology* 2: 375-388.
- TWEG. Turtle Expert Working Group. 2000. Assessment update for the Kemp's ridley and loggerhead sea turtles populations in the western North Atlantic. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-444. 115p.
- Van Buskirk, J. y Crowder, L.B. 1994. Life-history variation in marine turtles. *Copeia* 1994 (1): 66-81.
- Varo, N., Liria, A., López, O.A. y López-Jurado, L.F. 2006. Manual para trabajos prácticos con tortugas marinas nidificantes en Cabo Verde. Pérez-Galdos, S.L.U. Las Palmas de Gran Canaria. 97 pp.
- Weishampel J.F., Bagley D.A., Ehrhart L.M. y Rodenbeck B.L. 2003. Spatiotemporal patterns of annual sea turtle nesting behaviours along an East Central Florida beach. *Biological Conservation* 110: 295-303.
- Wibbles, T., Owens, D.W., Limpus, C.J., Reed, P.C. y Amoss, M.S. Jr. 1990. Seasonal changes in serum gonadal steroids associated with migration, mating and nesting



- in the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). General and Comparative Endocrinology 79: 154-164.
- Williams, G.C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- Witham, R. 1995. Disruption of sea turtle habitat with emphasis on human influence. En: Bjorndal, K.A. (Ed.), Biology and Conservation of Sea Turtles, pp. 519-522. Edición revisada. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Witherington, B.E. 1992. Behavioral response of nesting turtle to artificial lighting. Herpetologica 48: 31-39.
- Witherington, B.E. 1999. Reducing threats to nesting habitat. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles, pp. 179-183. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication.
- Witherington, B.E., 2003. Biological conservation loggerheads: challenges and opportunities. En: Bolten, A.B. y Witherington, B.E. (Eds.), Loggerhead sea turtles, pp. 63-78. Smithsonian Institution.
- Witherington, B.E., Bjorndal, K.A. y McCabe, C.M. 1990. Temporal pattern of nocturnal emergence of loggerhead turtle hatchlings from natural nests. Copeia 4: 1165-1168.
- Witherington, B. E. y Frazer, N. B. 2003. Social and Economic Aspects of Sea Turtle Conservation. En: Lutz P.L., Musick J.A. y Wyneken, J. (Eds.). The Biology of Sea Turtles II, pp. 355-384. CRC Marine Science Series.
- Witherington, B.E. y Martin R.E. 2003. Entendiendo, evaluando y solucionando los problemas de la contaminación de la luz en playas de anidamientos de tortugas marinas. Florida Marine Research Institute, Technical Report TR-2, 76 p.



- Whitmore, C.P. y Dutton, P.H. 1985. Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biological Conservation* 34: 251-272.
- www.tutiempo.net/Sal. Consultado el 29 de mayo del 2009.
- Wyneken, J. 2001. The anatomy of sea turtles. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470. 172 p.
- Wyneken, J., Burke, T.J. y Pedersen, D.K. 1988. Egg failure in natural and relocated sea turtle nests. *Journal of Herpetology* 22 (1): 88-96.
- Wyneken, J. y Salmon, M. 1992. Frenzy and postfrenzy swimming activity in loggerhead, green, and leatherback hatchling sea turtles. *Copeia* 1992 (2): 478-484.
- Yntema, C.L. y Mrosovsky, N. 1980. Sexual differentiation in hatchling loggerheads incubated at different controlled temperatures. *Herpetologica* 36: 33-36.
- Yntema C.L. y Mrosovsky, N. 1982. Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1012-1016.
- Zbinden, J.A., Davi, C., Margaritoulis, D. y Arlettaz, R. 2007. Large spatial variation and female bias in the estimated sex ratio of loggerhead sea turtle hatchlings of a Mediterranean rookery. *Endangered Species Research* 3: 305-312.
- Zug G.R., Wynn A. y Ruckdeschel C. 1983. Age estimates of Cumberland Island loggerhead sea turtles. *Marine Turtle Newsletter* 25: 9-11.



Este trabajo analiza diversos aspectos de la biología reproductora de la población nidificante de tortuga boba (*Caretta caretta*) en el archipiélago de Cabo Verde. El periodo de estudio incluye los años 1998-2004 y se desarrolló principalmente en la isla de Boavista. Se estudiaron datos relacionado con la temporada de anidación, con la morfometría de las hembras, con el éxito de las salidas a tierra, con el tiempo de incubación y con el éxito de los nidos. La depredación humana se considera la principal amenaza para las diferentes especies de tortugas marinas presentes en estas islas. Los diferentes proyectos en los que se enmarcó este estudio fomentaron la participación ciudadana y desarrollaron diversas actividades de educación y sensibilización.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS
DE GRAN CANARIA