

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA

ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN DE
LAS TORTUGAS MARINAS DEL SUR DE LA ISLA DE
BIOZO (GUINEA ECUATORIAL)

JESÚS TOMÁS AGUIRRE

UNIVERSITAT DE VALENCIA
Servei de Publicacions
2005

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 20 de Desembre de 2004 davant un tribunal format per:

- D^a. Carmen Blanco Rincón De Arellano
- D. Thomas Dellinger
- D^a. Flegra Bentivegna
- D. Roldán Valverde
- D. Juan Antonio Balbuena Díaz-Pinés

Va ser dirigida per:
D. Juan Antonio Raga
D. Javier Castroviejo

©Copyright: Servei de Publicacions
Jesús Tomás Aguirre

Depòsit legal:
I.S.B.N.:84-370-6139-3

Edita: Universitat de València
Servei de Publicacions
C/ Artes Gráficas, 13 bajo
46010 València
Spain
Telèfon: 963864115



VNIVERSITAT DE VALÈNCIA

(ò ≈)

Facultat de Ciències Biològiques

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA

**ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA DE LA
REPRODUCCIÓN DE LAS TORTUGAS
MARINAS DEL SUR DE LA ISLA DE BOKO
(GUINEA ECUATORIAL)**

TESIS DOCTORAL

Por:

Jesús Tomás Aguirre

Directores:

Juan Antonio Raga Esteve

Javier Castroviejo Bolívar

Valencia, julio 2004

Juan Antonio Raga Esteve, Profesor Titular del Departamento de Zoología de la Universitat de València, y Javier Castroviejo Bolívar, Profesor Investigador de la Estación Biológica de Doñana (CSIC).

HACEMOS CONSTAR:

Que Jesús Tomás Aguirre ha realizado bajo nuestra dirección el trabajo de su Tesis Doctoral que ha terminado con el mayor aprovechamiento, y que las aportaciones de este estudio sobre la biología de la reproducción de las tortugas marinas del sur de la isla de Bioko son originales del autor.

Y para que así conste firmamos en Valencia a 3 de julio de 2004

Juan Antonio Raga Esteve

Javier Castroviejo Bolívar

A los niños de Ureka

ABSTRACT

Very few studies have been carried out on sea turtles nesting at Bioko Island (Equatorial Guinea). Previous studies have focused in reporting their presence, identifying nesting species, and sampling for genetic analyses. Four sea turtle species nest in Bioko: the green sea turtle, *Chelonia mydas*, the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, the olive ridley, *Lepidochelys olivacea*, and the hawksbill, *Eretmochelys imbricata*. It is well known that these species lay eggs in the about 20km of beaches located at the south of the island. However, their nesting biology and nesting parameters are poorly known and assessing this nesting rookery is essential to apply conservation measures, since sea turtles suffer serious anthropogenic threats in this area. The present study summarizes the main aspects of the nesting biology of the four sea turtle species, based on tagging of adult females, nightly surveys and nest census during two nesting seasons: October 1996 - April 1997 and September 1997 - March 1998. Additional recent data and opportunistic information is also included.

We surveyed 19.35km of beaches during the two nesting seasons. The study area comprised six black-sand beaches, ranging from 1593 to 5158 m in length. Weather conditions in this nesting area are extreme, with heavy rain and storms almost all the year, except in a short dry season in February. Beaches were monitored about 95% of the nights, and we are reasonably sure that almost all the nests laid within each season were surveyed. Nesting females were measured by CCL_{n-t} (curved carapace length notch to tip) and by CCW (curved carapace width).

The two main objectives were to describe the sea turtle nesting populations and to study the output of the nesting females by the hatching success and affecting factors. A third objective, the preliminary analysis of the post-nesting movements of nesting females, was pursued from recapture data of tagged turtles outside Bioko.

For the first objective, we described the nesting populations by the length of the nesting season, the size distribution of the females and the estimation of the number of nesting turtles. The main nesting season occurred from November to February, with a peak in December-January for greens, leatherbacks and olives. The hawksbills arrived to nest in low number in December, remaining in the studied area until March. Sporadic

nesting activity of green sea turtles and leatherbacks was detected months out of the main nesting season. We found some segregation between the two predominant species, the greens nesting preferably in western beaches, with higher slope, and the leatherbacks preferring eastern beaches. Greens also showed preference to nest in the vegetation when this zone was accessible, whereas leatherbacks preferred to nest at the open beach, closer to the high tide line.

Data on turtle size of the first three species were compared with those from other nesting beaches all over the world. Green sea turtles (mean CCL \pm SD= 98.3 ± 6.1) were smaller compared to most of the nesting populations of these species, leatherback sea turtles (157.93 ± 14.96) were similar to other populations, and olive ridleys (71.65 ± 6.42) were larger compared to other nesting areas for this species. It is interesting to note that the largest green sea turtles seemed to arrive to nest earlier within the nesting season.

We estimated the number of green turtle nesting females using the classical method from a tagging-recapture program of nesting females (Le Gall et al., 1986). Due to low tagging, the population size of the other species was estimated using values from the literature of mean number of nests per turtle and per season. For the application of the classical method, we estimated a mean internesting interval of 12.3 ± 1.61 days for green turtles tagged and recaptured in the 1996-97 season. Our results showed that environmental conditions seem to have a significant effect on the duration of the internesting interval, other factors as an individual component could not be ruled out.

Over 555 (256-1681) green turtle nesting females were estimated through the mean number of nests (2.99 ± 1.82) laid by 196 turtles tagged in the 1996-97 nesting season. The estimated number of nesting leatherbacks ranged from 114 to 168 turtles in this first season. No tagging program was developed in the 1997-98 nesting season and very few turtles were tagged. However, the number of nests laid in 1997-98 (1257) compared with that of the previous season (1671) suggested no substantial change in the green turtle nesting populations between seasons. The same seemed to occur with the leatherbacks. Using the mean number of nests per turtle and per season from the first nesting season surveyed, we estimated over 414 (259-1037) greens nesting in the 1997-

98 season. We propose a range of 156-230 nesting leatherbacks for the 1997-98 season. The other two species nesting in Bioko were less abundant (*L. olivacea*: 19-29 in 1996-97 and 28-43 in 1997-98; *E. imbricata*: 4-10 in 1996-97 and two turtles in 1997-98).

Another survey made in 2000-01 in the study area by researchers of the Beaver College (Philadelphia, USA), within the Bioko Diversity Protection Program, detected no noticeable changes in the numbers of nests of greens, olive's ridleys and hawksbills but an unexpected significant increase of leatherbacks. Data of the last survey must be interpreted with care due to different sampling effort. Nonetheless, this nesting area seems to host one of the most important nesting areas for green sea turtles in the atlantic coast of Africa, being also important for leatherbacks. In the present study, we obtained a valid estimation for preliminary surveys, but more precision is needed to apply the results more efficiently to management and conservation plans. However, because green turtles are being caught for human consumption in high numbers, our results are tremendously valuable for immediate conservation decisions, and also for comparison with future studies.

We approached the second objective of this thesis by the description of data related to hatchling production, by the analyses of biotic and abiotic factors affecting these data, and by the study of natural predation and anthropogenic threats on nesting females, eggs and hatchlings of the four sea turtle species nesting in South Bioko. These studies were focused mainly on the green turtle, because it was the most abundant sea turtle species in the study area.

The data related to hatchling production analysed were the incubation duration, nest size (number of eggs per nest), hatching success and emergence success. Excluding yolkless eggs, mean nest size for green sea turtle nests was 104.3 ± 30.9 (N= 119) in the 1996-97 season, and 112.7 ± 31.5 (N= 83) in the 1997-98 season. No significant differences were found between seasons. For this species, nest size was significantly related to the curved carapace width of the females, but not to de curved carapace length. Mean incubation period for green sea turtle nests was 66.15 ± 11.15 (N= 72) days in the 1996-97 season, and 61.81 ± 6.85 (N= 73) days in the 1997-98 season. These values, particularly that corresponding to the first sampling season, are higher than those recorded

in most of the green sea turtle populations all over the world. Our results also showed that the duration of the incubation period was related to the climatic changes along the nesting season in the study area.

Significant difference in the hatching success between seasons (1996-97: 64.27 ± 25.35 , N= 119; 1997-98: 75.16 ± 20.67 , N= 83) was found, probably due to the different climatic conditions registered. These values were similar or slightly lower than those of other nesting populations in other areas. Hatching success of South Bioko green sea turtles nests was lower in those placed in vegetation areas and under shadow. No significant relationship was found between this variable and sand surface temperature, rain volume during the incubation period or nest depth. We suggest that sporadic storms, producing abrupt reductions of the incubation temperature, might have higher impact on the egg development than biotic and abiotic factors affecting the incubation temperature along all the incubation period. However, the present study is based on the sampling of two consecutive seasons with quite different environmental conditions. More seasons should be surveyed and other factors should be analysed in order to confirm our results.

Incubation temperature was not measured. However, analysing the incubation period and using relationships between this variable and the percentage of females obtained in other regions, we estimated that the nests of green sea turtles nesting in the 1996-97 season produced only 20% of females, and that the ones nesting in the 1997-98 season produced around half of females. These results do not agree with those of other nesting areas.

Natural predators, including mammals, birds, reptiles and arthropods, on sea turtles nests and hatchlings of South Bioko beaches were identified. The most frequent predators were two species of ghost crabs: *Ocypode cursor* and *O. africana*. We include also some information about predation of females and hatchlings at sea. Although green turtle is a protected species (IUCN Red List), they are captured and nests are traditionally poached for human consumption. For this reason, we estimated the number of hatchling produced that could reach to sexual maturity, using the data from the 1996/97 season. Our results showed an overexploitation of this resource from the local people.

Regarding to the post-nesting movements of female greens after nesting process, we found a dispersal to several foraging areas, with 4 western and 6 south-eastern recaptures. Corisco Bay, between the continental territory of Equatorial Guinea and Gabon, seems to be an important foraging area for Bioko nesting green turtles. Very few recapture data have been obtained in the years after the surveys to obtain significant results about remigration interval for Bioko turtles.

The results obtained in the present study must be interpreted as a starting point, since new technologies, not applied here, have lead to new and important advances in the present knowledge of the reproductive biology of sea turtles in the recent years all over the world. For this reason, further studies must be carried out at Bioko nesting beaches to confirm or modify the conclusions set forth here.

RESUMEN

Hasta la fecha, se han realizado muy pocos estudios sobre las tortugas marinas nidificantes en el sur de la isla de Bioko (Guinea Ecuatorial). Los únicos estudios previos consistieron en la identificación de las especies nidificantes y toma de muestras para análisis genéticos poblacionales. Cuatro especies de tortugas marinas anidan en Bioko: la tortuga verde, *Chelonia mydas*, la tortuga laúd, *Dermochelys coriacea*, la tortuga olivácea, *Lepidochelys olivacea*, y la carey, *Eretmochelys imbricata*. Se sabe que estas cuatro especies anidan en unos casi 20 kilómetros de playas en el sur de la isla. Sin embargo, poco se conoce de su biología de puesta. Por otro lado, parece necesario obtener una evaluación del estado de conservación de esta población de tortugas marinas para aplicar medidas efectivas de conservación, ya que hablamos de una población seriamente amenazada por diversas actividades de origen humano. En el presente trabajo estudiamos la biología de puesta de las cuatro especies citadas a partir de un programa de marcaje sobre las hembras nidificantes, de muestreos diarios y de recuento de nidos durante dos temporadas de puesta consecutivas, desde octubre de 1996 hasta 1997 y desde septiembre de 1997 hasta marzo de 1998. También incluimos información recogida después de estos muestreos.

El área de estudio está formada por seis playas de arena negra volcánica, desde 1593 m la más corta hasta 5158 la mayor, con una longitud total de 19.35 Km. Las condiciones ambientales en esta zona son extremas, dándose lluvia intensa y tormentas prácticamente durante todo el año, excepto en una breve estación seca en febrero. Las playas se muestrearon cerca del 95% de las noches de cada una de las dos temporadas estudiadas, contándose prácticamente todas las puestas realizadas. La talla de las tortugas se midió a partir de la longitud curva del caparazón (LCC) y de la anchura curva del caparazón (ACC).

Los dos objetivos principales del presente estudio fueron la descripción de la población de hembras nidificantes y el estudio de su rendimiento reproductivo a partir del análisis y variación del éxito de eclosión. Las recapturas de tortugas marcadas fuera de Bioko nos permitieron analizar en parte un tercer objetivo: el estudio de los movimientos migratorios de las tortugas nidificantes hacia sus áreas de alimentación.

Dentro del primer objetivo, estudiamos la duración de la temporada de puesta, la distribución de tallas y la estimación del número de hembras nidificantes. Según nuestros resultados, la temporada de puesta transcurre desde noviembre hasta febrero, con un pico en diciembre-enero, tanto para las tortugas verdes como para las tortugas laúd y las oliváceas. Las tortugas carey llegan al área de estudio en diciembre, aunque en reducido número, y pueden permanecer en la misma hasta el mes de marzo. Sin embargo, se han detectado puestas esporádicas de tortuga verde y tortuga laúd en el resto de meses del año, fuera de la temporada de puesta. Encontramos una segregación entre estas dos especies, ya que las tortugas verdes anidaron preferentemente en las playas occidentales, con mayor pendiente, mientras que las tortugas laúd lo hicieron en las playas orientales. Además, las verdes anidaron preferentemente en la zona de vegetación, cuando ésta era accesible, mientras que las tortugas laúd lo hicieron en la zona despejada de playa, más cerca de la línea de marea alta.

Comparamos los datos de talla de las tres primeras especies con otros de otras poblaciones en otras partes del mundo. Las tortugas verdes medidas (LCC media= 98.3 ± 6.1) fueron, en conjunto, más pequeñas que las de la mayoría de poblaciones nidificantes de esta especie. Las tortugas laúd medidas en Bioko (LCC media= 157.93 ± 14.96) fueron, en conjunto, similares a las de otras poblaciones en tamaño, mientras que las tortugas oliváceas (LCC media= 71.65 ± 6.42) parecen ser más grandes que las de otras áreas de puesta. Cabe destacar que, en lo referente a las tortugas verdes, las más grandes parecen llegar antes a anidar en el sur de Bioko.

La estimación de tortugas verdes en el área de estudio se realizó por el método clásico descrito en Le Gall *et al.* (1986), que se basa en un programa de marcaje y recaptura de las hembras nidificantes. Debido al reducido marcaje, las poblaciones de las otras especies de tortugas marinas nidificantes en Bioko se estimaron empleando valores de número medio de puestas por tortuga y por temporada extraídos de la literatura. Para aplicar el mencionado método de estima, primero calculamos el intervalo medio entre puestas para las tortugas verdes marcadas y recapturadas en la temporada 1997-97, que fue de 12.3 ± 1.6 días. Observamos que las condiciones ambientales parecen tener un efecto significativo en la duración del intervalo entre puestas, aunque otros factores como un componente individual no deben descartarse.

Estimamos unas 555 (256-1681) tortugas verdes a través del número medio de puestas por tortuga (2.99 ± 1.82), calculado a partir de 196 tortugas marcadas en la temporada 1996-97. Estimamos también que el número de tortugas laúd nidificantes en esa misma temporada osciló entre 114 y 168. En la segunda temporada no se desarrollo un programa de marcaje intensivo como en la primera, y muy pocas tortugas fueron marcadas. Sin embargo, el número de nidos de tortuga verde contabilizados en 1997-98 (1257) comparado con el de la temporada anterior (1671) sugiere que no se produjo un cambio importante en el tamaño poblacional de las tortugas verdes de una temporada a otra. Lo mismo sucedió con las tortugas laúd. Usando el valor de número medio de nidos por tortuga y por temporada obtenido en la primera temporada muestreada, estimamos unas 414 (259-1037) tortugas verdes anidando en esta segunda temporada. Para esta segunda temporada, proponemos un rango de 156-230 tortugas laúd nidificantes. Las otras dos especies fueron bastante menos abundantes (*L. olivacea*: 19-29 en 1996-97 y 28-43 tortugas en 1997-98; *E. imbricata*: 4-10 en 1996-97 y dos tortugas en 1997-98).

Un nuevo muestreo fue realizado en el área de estudio por investigadores del Beaver College (Filadelfia, EE.UU.), dentro del Programa de Protección de la Diversidad de Bioko, sin detectar cambios importantes en las poblaciones de hembras nidificantes de tortugas verdes, oliváceas y carey. Sin embargo, sí detectaron un aumento significativo del número de puestas de tortuga laúd. Los datos de este último muestreo deben interpretarse con cuidado debido al diferente esfuerzo de muestreo entre éste y los realizados para el presente estudio. En cualquier caso, el sur de Bioko parece albergar una de las más importantes áreas de puesta para la tortuga verde en la costa atlántica africana, siendo también un área de puesta importante para la tortuga laúd. Las estimaciones que obtuvimos tienen suficiente precisión tratándose de un muestreo preliminar, pero se necesita mayor precisión para aplicar los resultados a planes de manejo y conservación de manera más efectiva. Sin embargo, puesto que en Bioko las tortugas verdes son capturadas para consumo humano en grandes cantidades, nuestros resultados son lo suficientemente importantes como para condicionar la toma de decisiones inmediatas sobre la conservación de estas especies, y también para realizar comparaciones con estudios futuros en la zona.

Abordamos el segundo objetivo de esta tesis a través de tres puntos: (1) la descripción de los datos relacionados con la producción de neonatos, (2) el análisis de factores bióticos y abióticos que pudieron afectar a estos datos y (3) el estudio de la depredación natural y las amenazas de origen humano sobre las tortugas nidificantes, sobre los huevos y sobre los neonatos de las cuatro especies de tortugas marinas presentes en el sur de Bioko. Estos estudios se dirigieron principalmente hacia la especie de tortuga marina más abundante en el área de estudio, la tortuga verde.

Los datos analizados relativos a la producción de neonatos fueron: la duración del periodo de incubación, el tamaño de puesta (o número de huevos por nido), el porcentaje de éxito de eclosión y el porcentaje de éxito de emergencia de neonatos del nido. Sin tener en cuenta los huevos no embrionados, el tamaño medio de puesta para los nidos de tortuga verde fue de 104.3 ± 30.9 (N= 119) huevos en la temporada de 1996-97 y de 112.7 ± 31.5 (N= 83) en la temporada siguiente, sin encontrarse diferencias estadísticamente significativas entre ambas temporadas. Para esta especie, el tamaño de puesta estuvo relacionado significativamente con la anchura curva del caparazón de las hembras, pero no con la longitud curva. El periodo de incubación medio para los nidos de tortuga verde fue de 66.15 ± 11.15 (N= 72) días en la temporada 1996-97 y de 61.81 ± 6.85 (N= 73) días en la siguiente temporada. Estos valores, en especial los de la primera temporada, fueron superiores a los registrados en la mayoría de las poblaciones nidificantes de esta especie por todo el mundo, debido probablemente a las especiales condiciones climáticas del sur de Bioko. También encontramos un efecto de los cambios en las condiciones climáticas a lo largo de la temporada de puesta en la duración del periodo de incubación.

Los valores de porcentaje de éxito de eclosión obtenidos fueron, para 1996-97: 64.27 ± 25.35 , N= 119, y para 1997-98: 75.16 ± 20.67 , N= 83. Encontramos una diferencia significativa entre las dos temporadas, probablemente debido a las diferentes condiciones ambientales registradas. Los valores de porcentaje de éxito de eclosión en el área de estudio fueron similares o ligeramente inferiores a los de otras poblaciones en otras áreas. El porcentaje de éxito de eclosión fue inferior en los nidos situados en la zona de vegetación y bajo sombra. No encontramos relación significativa entre dicha variable y la temperatura de la arena en superficie, el volumen de lluvia recogido

durante el periodo de incubación o la profundidad del nido. Proponemos que las tormentas esporádicas, las cuales producen reducciones bruscas de la temperatura de incubación, pudieron haber tenido un mayor impacto sobre el desarrollo de los huevos que los factores bióticos y abióticos que normalmente afectan a la temperatura de incubación a lo largo de todo el periodo de puesta. Sin embargo, hay que resaltar que el presente estudio está basado en el muestreo de dos temporadas de puesta consecutivas entre las que se registraron importantes diferencias climáticas. Se deben muestrear más temporadas y controlar otros factores para confirmar los resultados obtenidos.

No se midió la temperatura de incubación de los nidos. En cambio, analizando la variación en el periodo de incubación y usando relaciones entre esta variable y el porcentaje de hembras producidas obtenidas en otras regiones, estimamos que los nidos de tortuga verde produjeron entorno al 20% de hembras en la temporada 1996-97 y no más de la mitad en 1997-98. Este resultado contrasta con los obtenidos en otras zonas de puesta.

En el presente estudio, identificamos los depredadores naturales de las tortugas, huevos y neonatos, entre los cuales hubieron mamíferos, aves, reptiles y artrópodos. Los depredadores más frecuentes fueron las dos especies de cangrejo fantasma presentes en la isla: *Ocypode cursor* y *O. africana*. También incluimos información sobre depredación de tortugas adultas y neonatos en el mar. Aunque la tortuga verde es una especie protegida (Libro rojo de especies en peligro o amenazadas de la UICN), es capturada, y sus nidos tradicionalmente explotados, para consumo humano. Por esta razón, estimamos el número de neonatos producidos que puedan alcanzar la madurez sexual, a partir de los datos tomados en la temporada de puesta 1996-97, los resultados reflejaron una sobre explotación evidente dadas las capturas que se vienen realizando.

En lo referente al tercer objetivo, encontramos una dispersión en los movimientos migratorios hacia diferentes áreas de alimentación, después de realizar las puestas, al registrar cuatro recapturas occidentales y seis orientales respecto a Bioko. La bahía de Corisco para ser un área de alimentación importante para muchas tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko. En los años siguientes a los muestreos, se han obtenido muy pocas recapturas de tortugas marcadas en las playas de puesta estudiadas como para obtener resultados significativos sobre el intervalo de remigración.

Los resultados obtenidos en el presente estudio deben ser interpretados como un punto de partida, ya que las nuevas tecnologías, no aplicadas aquí, han llevado a obtener importantes avances en el conocimiento actual de la biología de reproducción de estas especies por todo el mundo. Por esta razón, se deben realizar más estudios en las playas del sur de Bioko para confirmar las conclusiones descritas.

AGRADECIMIENTOS

Quizá sorprenda un poco la dedicatoria un tanto atípica del presente trabajo. Y es que no puedo comenzar la larga lista de agradecimientos sin mencionar en primer lugar al pueblo de Ureka, formado por unas 100 personas aproximadamente, hombres, mujeres y niños, que consintieron en modificar su estilo de vida para satisfacer los requerimientos del joven blanco que apareció por su hogar en octubre de 1996. Realizar este trabajo no habría sido posible sin la colaboración, implicación y dedicación de los habitantes de Ureka. Gracias sinceras a todos ellos, sin excepción, siempre me acompañará su recuerdo.

Sí deseo recordar especialmente a mis tres asistentes de campo, los urekanos Florentino, Dionisio y Paco Epifanio. A Florentino, excelente trabajador y mejor persona, le doy gracias por todo, especialmente por considerarme merecedor de formar parte de su familia. Dionisio es el mejor ayudante de campo que se puede tener, un trabajador incansable, como ha demostrado con cuantos biólogos “blancos” pisaron el sur de Bioko. Y Paco Epifanio, inteligente y gran amigo, sin él la mitad de los datos se habrían ido al garete. A los tres les agradezco su amistad, lo mucho que me enseñaron (de Ureka, del bosque, del mar, del tiempo y de la vida misma), su colaboración y su apoyo incondicional en los momentos difíciles; así como la estupenda convivencia en aquella cabaña de 8 metros cuadrados que, según me contaron recientemente, ya ha desaparecido bajo el tronco de un árbol caído. Gracias a los tres por aguantar mis malos momentos, por hacer más llevaderas las penurias compartidas y por haceros partícipes de este trabajo, que es en gran medida vuestro también.

Dicho esto, quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a mis dos directores de tesis, los doctores Juan Antonio Raga y Javier Castroviejo, por hacer que se cumpliera uno de mis mayores deseos en esta vida: viajar a África para ejercer de zoólogo de campo o “biólogo de bota”. Al profesor Raga le agradezco que me aceptara en su equipo y que siga apoyando mi trabajo, a pesar de las dificultades. Gracias por proveer los medios, en eso es el mejor, y por buscar y encontrar con ilusión líneas de investigación tan apasionantes como la del presente estudio. También le agradezco los muchos consejos que me ha dado, tanto profesionales como personales. Al Dr. Javier Castroviejo le agradezco el poner a mi disposición toda la infraestructura que, con

mucho esfuerzo y grandes quebraderos de cabeza, logró poner en marcha para desarrollar proyectos de conservación y ecodesarrollo en la isla de Bioko. Gracias por permitirme realizar este increíble estudio. Sinceramente, me siento privilegiado por ello. Gracias a ambos.

A partir de este punto me veo obligado a separar los agradecimientos por localizaciones. Empezaremos por Guinea Ecuatorial y continuaremos por Valencia. Que los de mi ciudad natal no se molesten, el orden de los sumandos no altera la suma.

Una de las personas claves para la consecución de este estudio ha sido el Dr. Ramón Castelo. Ramón es el motor de la Asociación Amigos de Doñana en Bioko. Su trabajo antes, durante y después de los muestreos realizados ha sido esencial para la consecución del presente estudio. Gracias por introducirme en Ureka y presentarme a sus gentes, por los excelentes consejos, por el apoyo en el trabajo, por las dificultades compartidas y la amistad, que creció con los meses. Mi agradecimiento también a Juan Enrique García Yuste, responsable de la Asociación en Bioko hasta poco antes de mi llegada allí, por su trabajo previo con las tortugas y con los urekanos, por sentar las bases de este estudio, por proponerme llevarlo a cabo, por ayudarme en su diseño y por muchas cosas más, entre las que se encuentran el alojarme en su casa de Bata. Gracias por ello también a su simpática familia. Del mismo modo, agradezco a Mari Carmen Puchades su apoyo, su colaboración en el diseño del muestreo, su amistad y su complicidad. Gracias también a Frank Keukelar, por su colaboración en el diseño de la base de datos empleada. Quisiera recordar también a Itxaso, Esteban y el resto de trabajadores españoles de la Asociación Amigos de Doñana en Malabo, con ellos compartí buenos y malos momentos y también las dificultades del trabajo.

No debo olvidarme de Kike León, el alma del Centro Cultural Hispano-Guineano de Malabo durante mi estancia en la isla, de Alfonso y Jaime y de Alicia y José Luis por ofrecerme su amistad y sus casas para trabajar, descansar y vivir durante mis estancias en Malabo. Gracias a Maite y su familia, padres y hermanos, por los buenos ratos en “El Barín”, y por la buena comida española que vino muy bien. No puedo dejar de mencionar en mis agradecimientos al personal guineano de la Asociación Amigos de Doñana, tanto en Malabo como en Ureka. Quiero dar las gracias a Mariano, Diosdado, Calixto, Mamá Juana y Valentín por su amistad y ayuda en los

momentos difíciles, y recordar también al resto de trabajadores de la Asociación: Fidel, Jacky, Felipe, Vicky, Edward y a “Gordo”, donde quiera que esté. Deseo recordar también a todos los amigos españoles, libaneses y guineanos que hice en Malabo, por los buenos momentos compartidos. Gracias también a todas aquellas personas de las muchas que conocí en Bioko y en mi corta estancia en Río Muni, que tanto me enseñaron, y que por descuido no haya mencionado aquí.

Para concluir esta parte, quiero expresar mi sincero agradecimiento a las autoridades de Guinea Ecuatorial, especialmente al Ministerio de Información, Turismo y Cultura y al Ministerio de Bosques, Pesca y Medio Ambiente (antes de Pesca y Forestal), por su apoyo para la consecución de los proyectos de conservación en el sur de la isla de Bioko, dentro de los cuales se enmarca el presente estudio.

Llega el turno de quienes me ayudaron y apoyaron en el trabajo durante los años posteriores a los muestreos realizados en Bioko. Y los primeros de la lista son sin duda los Doctores Juan Antonio Balbuena y Javier Aznar, por su amistad, sus lecciones de estadística, su asesoramiento científico y también por el no científico. Muchas gracias a los dos por vuestro tiempo. Mi agradecimiento también a la Doctora Carmen Blanco por su apoyo continuo y por la revisión del presente trabajo. Gracias también al resto de compañeros de la Unidad de Zoología Marina del ICBiBE, que crece y crece, y en especial a los doctores Ángeles Raduán, Merche Fernández y Francisco Montero, a Javier Badillo, Celia Agustí y Vicky Herreras, por su apoyo y amistad en todos estos años. También quiero nombrar a María José y Alejandra por su enorme ayuda con la bibliografía y las tareas más tediosas (fotocopias y similares).

Agradezco la importante ayuda, el suministro de información y los consejos científicos de muchos investigadores expertos en tortugas marinas y procedentes de diferentes partes, como Brendan Godley, Annette Broderick, Jacques Fretey, Karen Bjorndal, Nicolas Pilcher y Angela Formia, entre muchos otros. Quiero recordar especialmente a aquellos investigadores que me introdujeron en el mundo de las tortugas marinas: Roldán Valverde, Peter Dutton, Andreas Demetropoulos y Myroula Hadjichristophorou.

Aprovecho estas líneas para recordar a todos aquellos amigos que siempre me han animado y, a veces, sufrido conmigo esta Tesis: Gracias a Jaime, Raquel, Cyro, Cristina, Sonia y a todos aquellos que en este momento no menciono por no ocupar varias páginas.

Por último, creo que solamente queda agradecer a mi familia la paciencia, los ánimos, el cariño, el apoyo, la fe y la bien llevada incertidumbre de pasar semanas sin saber nada de mí durante los muestreos. Gracias a Francisco Tomás, Beatriz, Paco y Paloma, Beatriz (hija) y al recién incorporado Juan. Este trabajo también está dedicado a vosotros.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL Y DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	1
Introducción general	3
Problemática de conservación de las tortugas marinas	3
Antecedentes	5
Objetivos generales del estudio	9
Área de estudio	11
La isla de Bioko	11
Descripción del área de estudio	12
CAPÍTULO 1: Caracterización de las poblaciones de hembras nidificantes de las distintas especies de tortugas marinas del sur de Bioko	21
1.1. Introducción y objetivos	23
1.1.1. Introducción	23
1.1.2. Objetivos	24
1.2. Metodología	26
1.2.1. Desarrollo del muestreo	26
1.2.2. Tiempo efectivo de muestreo	28
1.2.3. Medición y marcaje de las tortugas	28
1.2.4. Cálculos y análisis estadísticos	34
1.3. Resultados y discusión	38
1.3.1. Delimitación de la temporada de puesta	38
1.3.2. Selección de sitio de puesta	42
1.3.2.1. Selección de playa	42
1.3.2.2. Selección de área dentro de cada playa	49
1.3.3. Efectividad de puesta	55
1.3.4. Morfometría, marcaje y recuperación de las tortugas adultas	58
1.3.4.1. Biometrías I: estudio de las tallas de las tortugas verdes	58
1.3.4.2. Biometrías II: comparación biométrica de las otras especies de tortugas marinas	65
1.3.4.3. Marcaje y recaptura	68
1.3.5. Intervalo entre puestas	69
1.3.5.1. Intervalo entre puestas: resultados	69
1.3.5.2. Variación del intervalo entre puestas de la tortuga verde	72
1.3.6. Estimaciones del número de hembras nidificantes de las cuatro especies de tortugas marinas en el sur de Bioko	77
1.3.6.1. Tortuga verde	77
1.3.6.2. Tortuga laúd	80
1.3.6.3. Tortuga olivácea	81
1.3.6.4. Tortuga carey	82
1.3.7. Evaluación y aplicabilidad de los resultados de las estimaciones poblacionales	83

CAPÍTULO 2: Estudio del rendimiento de la población de hembras nidificantes de <i>Chelonia mydas</i>. Comentarios sobre las otras especies de tortugas marinas. Depredación y amenazas de origen humano	89
2.1. Introducción y objetivos	91
2.1.1. Introducción	91
2.1.2. Objetivos	96
2.2. Materiales y métodos	97
2.2.1. Muestreo	97
2.2.2. Cálculos y análisis estadísticos	100
2.2.3. Cálculo del rendimiento reproductivo de las tortugas verdes nidificantes del sur de Bioko	104
2.3. Resultados y discusión	105
2.3.1. Tamaño de puesta y periodo de incubación en las tortugas verdes del sur de Bioko	105
2.3.1.1. Tamaño de puesta	105
2.3.1.2. Huevos infértiles	113
2.3.1.3. Periodo de incubación	114
2.3.2. Éxito de eclosión en nidos de tortuga verde del sur de Bioko	122
2.3.3. Efecto de factores bióticos y abióticos sobre el porcentaje de éxito de eclosión	124
2.3.3.1. Efecto del tamaño de puesta	124
2.3.3.2. Relación del éxito de eclosión con el periodo de incubación	125
2.3.3.3. Efecto del sitio de puesta	126
2.3.3.4. Efecto de la temperatura de la arena y la lluvia	134
2.3.3.5. Relación del éxito de eclosión con la profundidad del nido	139
2.3.3.6. Factores que afectan al éxito de eclosión: resumen	142
2.3.4. Éxito de emergencia en la tortuga verde del sur de Bioko	144
2.3.5. Porcentaje de sexos en los neonatos de tortuga verde	146
2.3.6. Datos de puesta y éxito de eclosión de las otras tres especies nidificantes del sur de Bioko	150
2.3.7. Depredación	153
2.3.7.1. Depredación de nidos y neonatos en la playa	153
2.3.7.2. Depredación de neonatos en el mar	156
2.3.7.3. Depredación de hembras adultas	157
2.3.7.4. Depredación y conservación	159
2.3.8. Interacción con el hombre: explotación <i>versus</i> productividad en la población nidificante de tortuga verde	160
2.3.8.1. Efecto sobre los nidos	160
2.3.8.2. Efectos sobre las hembras adultas	161
2.3.9. Resumen del capítulo	164

CAPÍTULO 3: Movimientos migratorios e intervalo entre temporadas	167
3.1. Introducción y objetivos	169
3.1.1. Introducción	169
3.1.2. Objetivos	170
3.2. Obtención de datos de recaptura	171
3.3. Resultados y discusión	172
3.3.1. Movimientos de la tortuga verde hacia sus zonas de alimentación	172
3.3.2. Intervalo entre temporadas de puesta	176
CONCLUSIONES	179
REFERENCIAS	187

**INTRODUCCIÓN GENERAL
Y DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO**

Introducción general

Problemática de conservación de las tortugas marinas

Según Gaston (1998), existen tres grupos de razones para la conservación de la biodiversidad: las económicas, relacionadas con el mantenimiento y la disponibilidad de recursos; las ecológicas, que tienen que ver con el mantenimiento de los ecosistemas y el papel de cada una de las especies en ellos, lo cual revierte positivamente en el aumento del saber y la calidad de vida de las personas; y las puramente morales o éticas.

Durante mucho tiempo se ha considerado a los océanos como una fuente de recursos inagotable, recursos que han sido explotados sin control ni medida. Por ello, la conservación de muchos ecosistemas marinos y de muchas de sus especies se ha visto amenazada. Las tortugas marinas están presentes en los ecosistemas marinos y litorales desde hace más de 100 millones de años (Hirayama, 1998 en Meylan y Meylan, 1999). De hecho, las familias que incluyen las siete especies actuales de tortugas marinas datan del Cretácico (Fritchard, 1997). Sin embargo, a lo largo del siglo XX, fundamentalmente en su segunda mitad, estas especies han sufrido una importante regresión. Actualmente, las distintas especies de tortugas marinas están catalogadas como “Críticamente Amenazadas”, “Amenazadas” o “Vulnerables” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Eckert *et al.*, 1999). Las tortugas marinas están sometidas a una elevada mortalidad natural en todos los estados de su ciclo vital, mortalidad que compensan con una elevada tasa reproductiva. Sin embargo, a las amenazas naturales que sufren las tortugas marinas se les unen las causadas directa o indirectamente por el hombre, que ocasionan descensos importantes en sus poblaciones. La principal amenaza de origen humano sobre las tortugas marinas es la captura directa o accidental por las distintas pesquerías, o directamente en las playas de puesta. Hay que tener en cuenta que en muchos países las tortugas marinas suponen, o han supuesto, un recurso alimenticio o comercial importante para sus habitantes, particularmente los de comunidades medianas o pequeñas. El aprovechamiento de este recurso, sin control, ha ocasionado la reducción de algunas poblaciones de tortugas marinas hasta niveles críticos. Otras amenazas que afectan a las tortugas marinas vienen dadas por la acumulación de basuras y contaminantes en los océanos, el incremento del tráfico marino (con el correspondiente aumento de las

colisiones con las tortugas), la urbanización de las costas y la degradación de las playas de puesta, entre otras (Lutcavage *et al.*, 1997).

Durante las últimas décadas, el descenso de muchas poblaciones de tortugas marinas producido por estas amenazas ha despertado el interés por la investigación y conservación de estas especies en todo el mundo (Frazier, 1994). Las tortugas marinas tienen un gran valor económico para algunas comunidades, tanto por el uso de su carne y caparazón como por ser base potencial para el turismo. Además son especialmente vulnerables frente a las actividades humanas, y su inclusión prácticamente en todas las listas de especies amenazadas se debe fundamentalmente a su sobreexplotación en el pasado (y en el presente) más que a mala adaptación al medio (Pritchard, 1997). La conservación de las tortugas marinas es importante, no sólo por su papel de recurso económico, sino también por su importancia ecológica. Puesto que son especies migradoras que recorren miles de kilómetros, y puesto que tardan décadas en adquirir la madurez sexual, las tortugas marinas son buenos indicadores de la salud de los ecosistemas marinos y litorales (Frazier, 1999).

Los planes de conservación de las tortugas marinas deben abarcar tanto la investigación como la concienciación social, fundamentalmente de la población de los lugares donde se explotan estas especies. Las prioridades en investigación para el desarrollo de dichos planes son: estimar el tamaño de las poblaciones nidificantes, describir los parámetros reproductivos, estimar las tasas de fecundidad, de supervivencia y de reclutamiento de neonatos, describir las relaciones entre las variables citadas y diversos factores ambientales y de origen humano, así como describir los factores más importantes de mortalidad (Frazier, 1994). Básicamente, los planes de conservación de tortugas marinas deben controlar las amenazas causadas por el ser humano. Las causas de mortandad natural deben identificarse y evaluarse, aunque solamente se debe actuar sobre ellas para contrarrestarlas en casos extremos donde la conservación de la población de tortugas está seriamente amenazada por otras causas. Si el plan de manejo desarrollado en un área es el adecuado no se precisa controlar estas amenazas naturales (Mrsovsky, 1997). En aquellos lugares donde se explota a las tortugas marinas los planes de conservación deben contemplar a su vez planes de manejo o uso sostenible de dicho recurso.

La conservación debe realizarse sobre todas las fases del ciclo de vida de las tortugas, pero es necesario potenciar la protección de los individuos subadultos y adultos, con mayor valor reproductivo que los huevos o los neonatos (Crouse *et al.*, 1987; Mrosovsky, 1997). Por tanto, es necesario identificar las poblaciones y stocks amenazados y, a continuación, elaborar planes de recuperación, manejo y conservación adecuados a dichas poblaciones, así como su entorno ecológico, así como su entorno social y a los medios disponibles para llevarlos a cabo. El conocimiento y estudio de la reproducción y la biología de puesta de estas especies son esenciales para elaborar correctamente estos planes (Richardson, 1999).

Pero, además de las razones económicas expuestas y de razones de tipo moral o ético, la conservación de las tortugas marinas tiene gran importancia en cuanto a la conservación de la biodiversidad, tanto por ellas mismas como por las especies con las que están relacionadas y, en algunos casos, que dependen de ellas. Debido a su estrategia reproductiva, las tortugas marinas forman parte importante de los ecosistemas oceánicos y litorales. Por ejemplo, en el mar las tortugas constituyen el hábitat de multitud de especies foronies y parásitas, constituyendo verdaderos ecosistemas. En las costas, los huevos y los neonatos de tortugas marinas son fuente de alimento, en ocasiones esencial, para muchas especies animales. Además, las tortugas marinas juegan un papel importante en el transporte de nutrientes del mar a tierra, al realizar sus puestas en las playas (Bouchard y Bjorndal, 2000).

Según las razones expuestas, entre otras, la conservación de las tortugas marinas requiere de nuestra atención a fin de mitigar la regresión o desaparición de sus poblaciones.

Antecedentes

Para la comunidad científica, la presencia de tortugas marinas en isla de Bioko es conocida desde hace poco más de medio siglo, con algunas notas en Crespo (1949), Guinea (1949) y Esteban (1950) (referencias en Castroviejo *et al.*, 1994). Eisentraut (1964, en Butynski, 1996) cita la presencia de dos especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko, más la posibilidad de la presencia de otras dos, a raíz de entrevistas con la población local. En total, se han citado cuatro especies de tortugas

marinas anidando en el sur de Bioko: la tortuga verde (*Chelonia mydas*), la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), la golfina u olivácea (*Lepidochelys olivacea*) y la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) (Eisentraut, 1964; Fretey y Girardin, 1989; Butynski y Koster, 1989; Castroviejo *et al.*, 1994; Brongersma, 1995; Butynski, 1996) (Figura I.1). Sin embargo, existe muy poca información del estatus poblacional y de la actividad reproductora de estas poblaciones. Las cuatro especies presentan playas de puesta en otras zonas del Golfo de Guinea, como São Tomé y Príncipe (Graff, 1995), Gabón (Fretey y Girardin, 1989), Annobón (Castroviejo *et al.*, 1994) o Río Muni (Guinea Ecuatorial) (Mba Mba *et al.*, 1998). Otra especie de tortuga marina, la tortuga boba (*Caretta caretta*) parece visitar las aguas del Golfo de Guinea; aunque la información que se tiene al respecto es imprecisa, ya que pueden producirse confusiones entre individuos subadultos de dicha especie y los adultos de *L. olivacea*. De cualquier modo, no se han detectado playas de puesta de *C. caretta* en el Golfo de Guinea (Graff, 1995), aunque sí se han identificado algunos individuos en aguas de São Tomé (Dontaine y Neves, 1999).

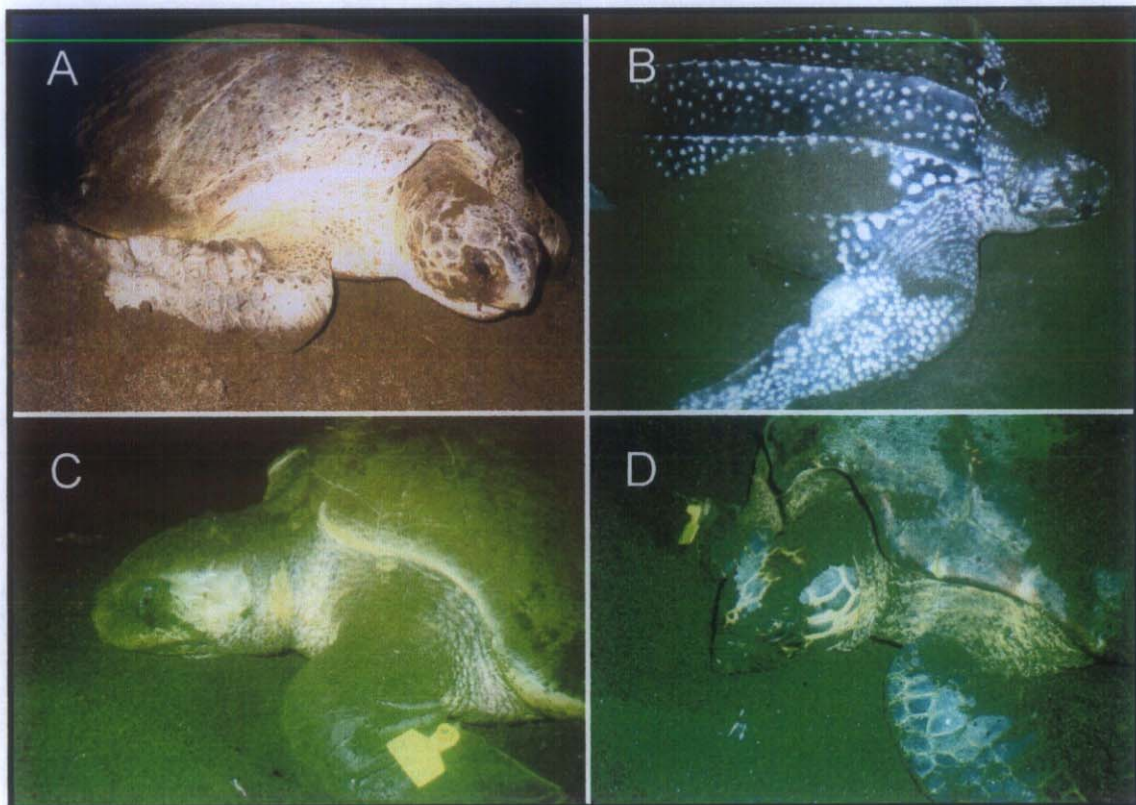


Figura I.1. Las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de la isla de Bioko. a) Tortuga verde (*Chelonia mydas*) o “molopapá” en el idioma bubi; b) tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) o “egim”; c) tortuga olivácea (*Lepidochelys olivacea*) o “samquía” (“golfina”: coloquial en Bioko); d) tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*), o “kurru”.

Las cuatro especies nidificantes en el sur de Bioko han sido explotadas de forma tradicional por los habitantes de la isla, especialmente por los habitantes del sur de ésta, pertenecientes a la etnia Bubi. La tortuga carey ha sufrido una gran presión, especialmente en la bahía de Luba, a causa de su caparazón, que se utiliza para elaborar objetos ornamentales. Estas tortugas se capturan mediante la pesca subacuática con arpón. La tortuga verde también se captura mediante este tipo de pesca, ya que su carne es muy apreciada. Por otro lado, la población local de la zona de playas del sur de Bioko ha explotado las especies de tortugas nidificantes durante generaciones, consumiendo los huevos de las puestas de las cuatro especies y la carne de la tortuga verde y, de forma ocasional, la de laúd. Del mismo modo, se han estado capturando hembras reproductoras en las playas para venderlos posteriormente en los mercados de las ciudades de Luba y Malabo. En las últimas décadas, la explotación masiva ha provocado un descenso muy acusado de las poblaciones de tortugas marinas en esta zona (Anónimo, 2000). Otras amenazas sobre estas especies en Guinea Ecuatorial están relacionadas con la creciente explotación petrolífera en la zona y con sus correspondientes prospecciones sísmicas. Aunque los efectos de estas prospecciones sobre las poblaciones de tortugas marinas son desconocidos en su totalidad, sí pueden tener cierto impacto, produciendo contaminación acústica. Además, la explotación petrolífera puede afectar a estas poblaciones por la contaminación producida por la liberación de carburantes o por el incremento de las colisiones con los barcos (Pendoley, 1997).

No obstante lo expuesto, las tortugas marinas están protegidas en Guinea Ecuatorial desde 1988 por el artículo 47º, 3.-f de la ley 8/1988 de regulación de caza, fauna silvestre y áreas protegidas y por el decreto 183/87, vigentes en este país. Por otra parte, Guinea Ecuatorial suscribió en diciembre de 1997 los acuerdos y compromisos establecidos en el Convenio de Especies Migratorias o Convenio de Bonn (CMS), en el que se hallan incluidas estas especies de tortugas. La conservación de estas especies en el Golfo de Guinea adquirió mayor importancia a raíz de la Resolución de Ekwata (Gabón), que recoge estrategias de conservación conjuntas, y el Programa PROTOMAC para el desarrollo de estrategias globales para el estudio y conservación de las tortugas marinas en África Central, surgidos ambos del seminario sobre tortugas marinas realizado en Gabón en diciembre de 1997 y patrocinado por organismos internacionales (UICN y ECOFAC). Guinea Ecuatorial, mediante su Ministerio de Bosques, Pesca y

Medio Ambiente, firmó el Memorando para el conocimiento respecto a las Medidas de Conservación para las Tortugas Marinas de la Costa Atlántica de África propuesto en la Convención de la CMS celebrada en Abidján (Costa de Marfil) el 29 de mayo de 1999.

En 1995, la Asociación Amigos de Doñana (ONG española dedicada a la conservación de espacios naturales) inició el programa de conservación de tortugas marinas, dentro del “Proyecto de Conservación y Ecodesarrollo del sur de la isla de Bioko”. Esta asociación estableció un pequeño sector de playas como reserva integral, tomando los primeros datos de censos de hembras reproductoras y nidos. Este programa continuó durante las dos temporadas siguientes, ampliando la zona de reserva hasta el total de las playas de Ureka y realizando una serie de estudios sobre biología de la reproducción de las especies de tortugas marinas nidificantes en esta área, en colaboración con la Universidad de Valencia. Estos estudios son los que componen el presente trabajo.

Objetivos generales del estudio

Actualmente, el tamaño de las poblaciones de tortugas marinas que anidan en la isla de Bioko es desconocido. La escasa información existente se limita a la identificación de las especies y, a grandes rasgos, a las zonas de puesta en la isla. Pese a las diferentes tentativas de protección que se han llevado a cabo, la situación de explotación hace pensar en un serio decrecimiento de las poblaciones de las cuatro especies de tortugas presentes en la isla de Bioko. De hecho, la información obtenida a través de entrevistas con la población local coincide en indicar que el número de tortugas en las playas de Bioko era mayor en el pasado; aunque en la última década ha descendido de forma importante el número de tortugas capturadas gracias a los esfuerzos conjuntos de la Asociación Amigos de Doñana y de las autoridades ecuatoguineanas. Esta información y las evidentes amenazas que sufren hacen necesario estimar el número de hembras nidificantes y evaluar la tendencia de los tamaños poblacionales de tortugas marinas en esta área de puesta, al ser ambos elementos esenciales para la elaboración de planes de conservación de estas especies.

Por otro lado, las tortugas marinas son animales longevos. Este hecho, junto a la posesión de ciclos de reproducción por lo general no anuales, hace que se requieran varios años de muestreo y estudio intensivos para evaluar los principales parámetros poblacionales en cualquier zona estudiada (Richardson *et al.*, 1999).

Puesto que el muestreo realizado se ha visto limitado por circunstancias ajenas al estudio, y debido a la necesidad de información sobre estas especies en la zona, este estudio se fundamenta en dos objetivos generales: Primero, se trata de realizar una primera estimación de las tortugas marinas nidificantes Bioko y de aportar los primeros datos a cerca de diversos aspectos de la biología reproductiva de estas tortugas en esta área, para sentar las bases de futuros trabajos más específicos y detallados sobre cada uno de estos temas en la zona. Segundo, debido a las alarmantes evidencias que se tienen del precario estado de conservación de estas especies en esta zona, el presente estudio pretende elaborar unas directrices preliminares de conservación, dirigidas esencialmente a la población local. La elaboración de estas directrices se realizará apoyándose en los resultados obtenidos y en la evaluación de las posibles amenazas naturales y las causadas directa o indirectamente por el hombre sobre estas poblaciones

de tortugas. Estas directrices deberán ser refrendadas o modificadas según los resultados de futuros estudios.

El presente estudio también pretende caracterizar estas poblaciones de tortugas marinas y su comportamiento de puesta en el área estudiada, así como compararlas con otras poblaciones en otras áreas geográficas.

Todos estos objetivos se detallan en los siguientes apartados:

- Caracterización y estimación del stock de hembras nidificantes de las cuatro especies de tortugas marinas presentes en Bioko.
- Estudio del éxito de eclosión de los nidos puestos por estas tortugas en las playas del sur de Bioko y de la depredación sobre huevos, neonatos y adultos.
- Estudio de los movimientos migratorios hacia las áreas de alimentación tras la puesta y del intervalo entre temporadas de puesta.

Área de Estudio

La isla de Bioko

Bioko es la mayor de una cadena de islas volcánicas situada en el Golfo de Guinea en dirección noreste-sudoeste (Figura I.2.A). La isla tiene una superficie de 2.017 km² y unas dimensiones de 72 x 35km (Moreno Medina, 1990), y se haya ubicada entre las coordenadas geográficas: 3° 48'N - 3° 12'N y 8° 25'E – 8° 57'E. La isla está formada por rocas de composición basáltica, ricas en compuestos de magnesio (Moreno Medina, 1990). La accidentada orografía de la isla se ve reflejada por la presencia de dos grandes macizos montañosos de origen volcánico: uno al norte formado por el pico Basilé, de 3.011 m de altitud, y uno al sur, formado por dos conos volcánicos de 2.261 m (Caldera de Luba) y de 2.009 m (Pico Biao). Ciertas evidencias atestiguan que existe cierta actividad volcánica en la actualidad (Moreno Medina, 1990; Pérez del Val, 1996).

Debido a este relieve, la isla posee una red hidrográfica de estructura radial formada por multitud de ríos de poca longitud y torrenciales. En el sur, donde la precipitación es mucho mayor y el relieve más abrupto, es donde se encuentran los ríos más caudalosos. Casi todos los ríos que desembocan en el sur de la isla son de poderosa acción erosiva y en ellos son frecuentes los saltos de agua, incluso en su misma desembocadura (Moreno Medina, 1990; Pérez del Val, 1996). Estos ríos modifican de forma evidente las zonas de costa donde desembocan cuando ven aumentado su caudal después de lluvias torrenciales.

Las condiciones climáticas de la isla de Bioko se ajustan perfectamente a las características de los bosques ecuatoriales: temperaturas elevadas y constantes, gran abundancia de lluvias y alto grado de humedad (Moreno Medina, 1990). La temperatura media anual en la capital, Malabo, al norte de la isla, es de 24,8°C, no superando la oscilación media mensual los 2°C y la oscilación media diaria los 10°C (Pérez del Val, 1996). Los vientos húmedos procedentes del Suroeste provocan una diferencia acusada entre el Norte y el Sur de la isla. Si bien en el Norte las lluvias oscilan, según la altitud, entre 2.000 y 4.000 mm al año, en el Sur los valores medios anuales llegan hasta los 10.150 mm anuales en la población de Ureka, alcanzándose máximos entorno a los 14.000 mm (Moreno Medina, 1990; Pérez del Val, 1996). Esta zona constituye uno de

los lugares más lluviosos de África, y del mundo (Pérez del Val, 1996). La acción del macizo montañoso formado por la Caldera de Luba y el Pico Biao, como freno de los vientos húmedos del sur procedentes del mar y muralla frente a los vientos secos del continente, influye en la alta pluviosidad del sur de la isla. Debido a esta situación, la estación seca queda reducida en el sur de la isla a los meses de enero y febrero. La humedad media anual en Bioko está entorno al 90%, aumentando con la altitud y en las zonas con mayor cantidad de lluvias (Pérez del Val, 1996).

La isla de Bioko posee aproximadamente 150 km de costa, en su mayor parte rocosa. Existen alrededor de 34 km de playas, en su mayoría de arena negra volcánica (Butynski y Koster, 1989). Aproximadamente 20 de estos 34 km se encuentran en el sur de la isla, en la zona del poblado de Ureka.

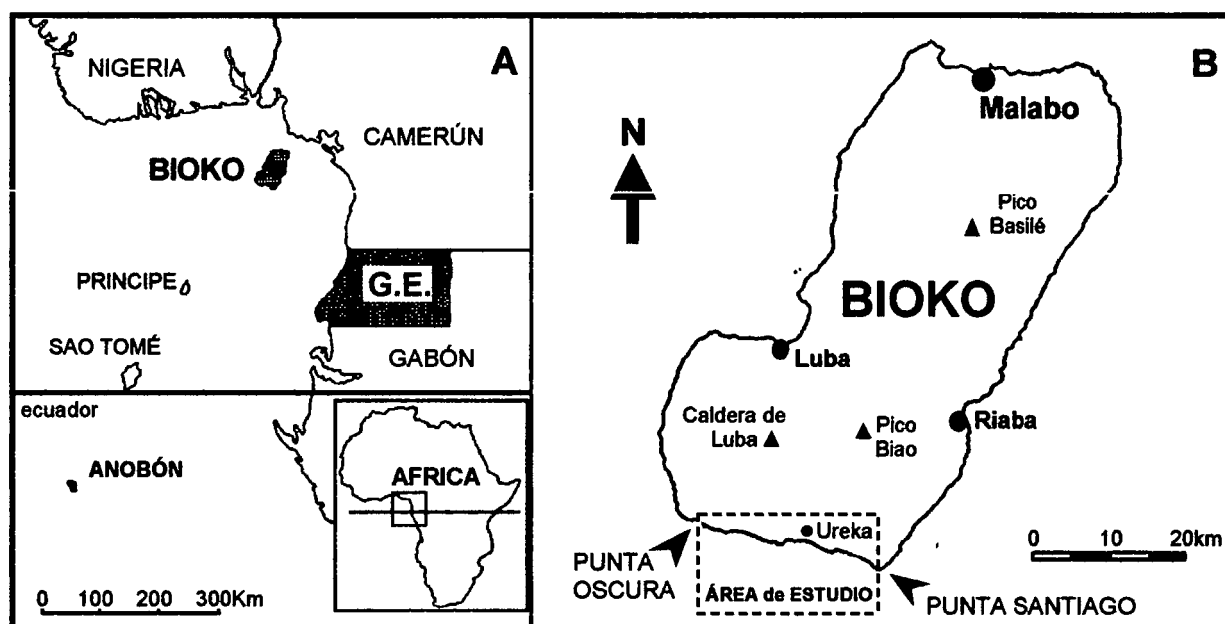


Figura 1.2. A: Mapa de situación de la isla de Bioko y del resto de territorios de Guinea Ecuatorial (G. E.) (áreas sombreadas) en el Golfo de Guinea. B: Mapa de la isla de Bioko en el que se indica el área de estudio y sus límites geográficos (Punta Oscura y Punta Santiago).

Descripción del área de estudio

La Figura 1.2.B muestra la situación del área de estudio con sus límites geográficos, dentro de la isla de Bioko. Entre la Punta Oscura ($8^{\circ} 27'E - 3^{\circ} 16'N$) y la Punta Santiago ($8^{\circ} 40'E - 3^{\circ} 12'N$), en el sur de la isla, hay un total de 19 km 346 m

efectivos de playas, alternadas por zonas rocosas. Las playas son todas de arena negra, volcánica, aunque la vegetación circundante y las grandes precipitaciones de la zona hacen que los materiales de origen volcánico se mezclen con sedimentos de origen vegetal. Prácticamente todas las playas se encuentran rodeadas de bosques cerrados, en un área de difícil acceso. Al ser extremadamente reducida la plataforma continental en esta parte de la isla la presencia de un fuerte oleaje es prácticamente constante. Los temporales, en esta zona, pueden alterar la forma de las diferentes playas extrayendo o añadiendo grandes cantidades de arena. Por esta causa, en la mayoría de las playas, fundamentalmente en las occidentales, es frecuente la formación de un escalón intermareal más o menos pronunciado. En algunas de éstas, dicho escalón se mantiene prácticamente durante todo el tiempo (Tabla I.1). Todas las playas presentan corrientes fluviales, algunas de las cuales se secan, o ven cerradas sus desembocaduras por el aporte de arena, en los meses de la estación seca, pero la mayoría son ríos permanentes. Las grandes lluvias que acompañan a los temporales ocasionan crecidas importantes en estos ríos que también pueden modificar la estructura de las playas en sus desembocaduras, produciendo inundaciones en partes de las mismas.

El área de estudio se dividió en diferentes zonas, en las que se distribuyó al personal muestreador, y éstas en distintos sectores, según las características de cada playa. Esta división se mantuvo en las dos temporadas. La Figura I.3 recoge esta división de las playas y la Tabla I.1 especifica algunas de sus características. La longitud de cada playa se midió mediante GPS (Sistema de Posicionamiento Geográfico). No se midió el ángulo de inclinación de las playas, aunque en la Tabla I.1 se da una idea cualitativa de la pendiente de cada una de las playas. Como vemos en esta tabla, las playas orientales son de escasa pendiente, inundadas casi en su totalidad por la marea alta; mientras que las playas occidentales presentan una mayor inclinación, con formación de escalones intermareales durante los temporales.

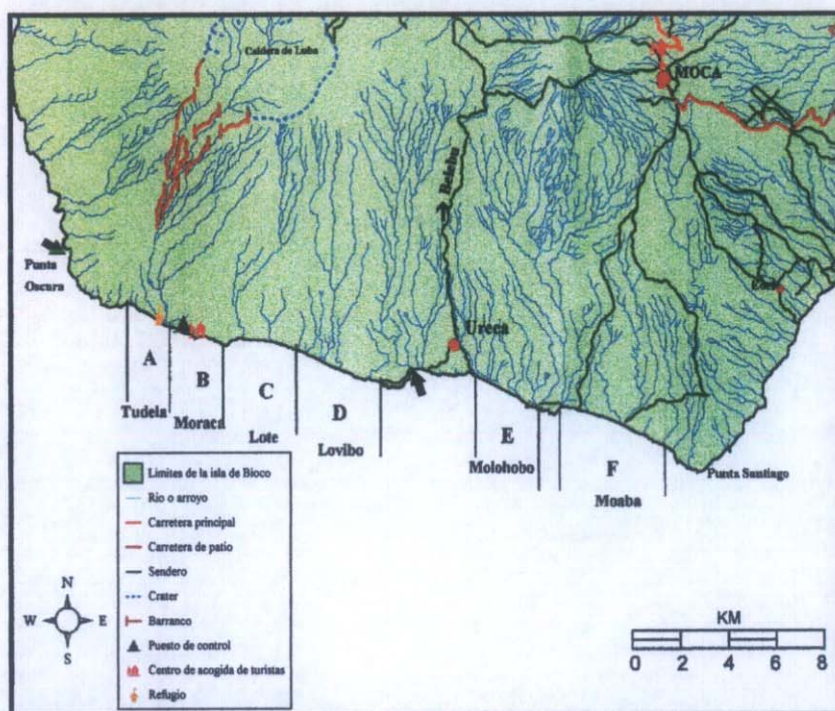


Figura I.3. Ampliación del área de estudio con la división en zonas indicada (modificada de Anónimo, 2000). Las flechas indican lugares comprobados de puesta no incluidos en el muestreo (ver texto).

Tabla I.1. División del área de estudio y descripción de las distintas playas, nominadas de oeste a este.

Zona	Sector	Nombre local	Longitud (m)	Tamaño de grano aproximado	Pendiente	Escalón intermareal
A	1	Eadjú	292	<1mm	elevada	SI
	2	Tudela	1301	<1mm	moderada	ocasional
B	1	Moraca	420	<1mm + piedras	elevada	ocasional
	2	Moraca	2407	<1mm	baja	NO
C	1	-	851	1mm	moderada	NO
	2	Loté	1737	piedras	elevada	NO
	3	-	853	<1mm	baja	NO
D	1	Sihoalo, Lovibo	2221	<1mm	baja	SI
	2	Uatá	1225	<1mm	baja	SI
E		Molohobo	2881	<1mm	baja	NO
F	1	Moaba	1208	1-2 mm	moderada	NO
	2	Moaba	3950	<1mm	baja	NO

A continuación se detallan estas y otras características importantes para el estudio de cada una de las playas:

A1: Situada junto a la Punta Oscura. Playa en forma de “C” rodeada por acantilados de 10 a 15 m de altura y cubierta casi totalmente con marea alta. Dos ríos poco caudalosos vierten sus aguas en forma de cascadas en esta playa, uno de ellos directamente sobre la arena.

A2: Playa recta, de unos 30 m de anchura media aproximada, con un pequeño escalón en su límite con la vegetación. Dos ríos atraviesan esta playa: el Dyou y Mioá. El primero se seca durante los meses de enero, febrero y marzo, pero la depresión que deja queda inundada por la marea en los temporales y en los periodos de mareas vivas (luna llena y luna nueva). El segundo es permanente todo el año. En el límite oriental de esta playa desemboca el río Ole (también llamado Tudela), uno de los ríos más caudalosos de la isla.

B1: Playa recta con características semejantes a la A2, pero con muchas piedras en su superficie. Su anchura media está entre 5 y 10 m y está constituida por piedras de gran tamaño alternadas con zonas de arena fina, sin embargo, conforme avanza la época seca la superficie ocupada por arena se incrementa frente a la ocupada por piedras, del mismo modo que ocurre en otras zonas rocosas de otras de las playas, como la zona C1 o una zona rocosa existente entre las zonas D1 y la D2. En el extremo oriental de esta playa desemboca un río relativamente caudaloso, el Topetomó.

B2: Conjunto de playas de arena fina, anchas pero cubiertas casi totalmente con marea alta, con poca inclinación, separadas unas de otras por zonas de rocas, algunas de gran tamaño, que parten desde la zona intermareal y se adentran en el mar. La zona inframareal de esta zona de costa es bastante rocosa. Este sector limita al este con la Punta Sagre, un pequeño cabo formado por una extensión rocosa que queda casi totalmente cubierta con la marea alta. Tres riachuelos de poco caudal desembocan atravesando estas playas.

- C1:** Extensión de la zona rocosa de la Punta Sagre con una zona de arena, de entre 5 y 10 m de anchura media, entre las rocas y la vegetación. Hay una pequeña playa de arena de unos 20 m de longitud en su extremo oriental que se cubre totalmente con marea alta.
- C2:** Playa recta de piedras y cantos rodados, los cuales dan nombre a la propia playa, ya que “Loté” significa “piedras” en el idioma Bubi con zonas de rocas intercaladas. En su extremo occidental desemboca el río Bachá y en el oriental el río Mutálelo, el cual forma una pequeña laguna detrás de la línea de playa. Ambos ríos son relativamente caudalosos. Durante la marea baja se observa que la zona intermareal es de arena, y su cantidad aumenta conforme se acerca la estación seca.
- C3:** Formada por tres playas pequeñas, de 50-100 m de longitud, de escasa inclinación, cubiertas totalmente con marea alta y separadas por zonas rocosas más o menos extensas.
- D1:** Playa recta y ancha, de arena de un color más próximo al marrón, cortada por ríos importantes, muy caudalosos en época de lluvias: Sihiyu, Museo y Lovibo. El relieve en la zona posterior a esta playa es muy bajo, por lo que estos ríos llegan a ella remansados, formando lagunas de inundación detrás de la playa que frecuentemente se conectan con el mar cuando sube la marea. El escalón intermareal es permanente y muy pronunciado en algunas zonas de este sector.
- D2:** Playa de arena, recta y muy ancha (unos 100 m de media aproximadamente), separada del sector *D1* por una extensión de bosque y una zona rocosa. El río Potó forma una laguna en el interior de la playa, en el extremo occidental. También con escalón intermareal permanente, aunque menos pronunciado, sin embargo, como en el sector anterior, la playa después de este escalón es prácticamente plana. Esta es la playa con mayor superficie no inundada en marea alta. Esta zona está separada de la siguiente por los casi 1,5 km de rocas que forman la Punta Owen.
- E:** Playa recta, cubierta en gran parte, en algunas zonas totalmente, con marea alta. Está atravesada por ríos importantes: Eolá, Olabaita, Muloobo, Mmama y Mococobé.

Entre esta zona y la siguiente hay una extensión de 1 km de acantilados que forman la Punta Dolores.

F1: Playa casi recta, de características semejantes a la A2, aunque con grandes rocas intercaladas en la zona intermareal. En su extremo occidental se encuentra la desembocadura de otro de los ríos más caudalosos de la isla, el río Moaba.

F2: Playa recta, sin casi inclinación, muy similar en sus características a la zona E, ancha con marea baja y cortada por diversos ríos de poco caudal, como el Mombebaca o el Biadyi. Sólo al final aparecen algunas zonas con pequeñas rocas en la arena, donde comienza la Punta Santiago.

A parte de éstas, otras playas del sur de la isla reciben tortugas marinas. En la temporada 1996-97 se observaron huellas de tortugas en una pequeña playa de unos 250 m de longitud y de muy difícil acceso en el sudoeste de la isla, llamada Playa de Siete Puertas, junto a la zona rocosa característica del mismo nombre. También se pueden producir emergencias esporádicas de tortugas en la playa de Mocuálo, situada ésta en el centro de la zona de estudio, muy cerca del poblado de Ureka. Esta playa tiene una longitud de 850 m aproximadamente, pero está cubierta de piedras y rocas en toda su extensión y anchura, incluyendo el espacio intermareal. Sin embargo, presenta una zona de unos 100 m de longitud en la desembocadura del río Osá, con arena de grano grueso (de 2 mm de diámetro aproximadamente) y piedras sueltas, donde es posible que se produzcan puestas.

Población humana

Desde la barrera natural formada por la Caldera de Luba y el Pico Biao hasta las playas del sur de la isla la población local se reduce a un único poblado de alrededor de unos 100 habitantes. El poblado de Ureka se encuentra situado a unos 100 m de altitud y aproximadamente a 1 km de la costa, en el centro del área de estudio. Dicha población está prácticamente aislada del resto de la isla. Solamente se puede acceder a ella por sendas forestales. No existe ningún tipo de embarcadero en la zona de estudio, por lo que el acceso por mar está limitado a pequeñas embarcaciones capaces de atracar en las playas, no sin dificultad, sorteando el fuerte oleaje de la zona. La presencia de la

población local en las playas es habitual, incluso de noche, dedicándose a la pesca, principalmente en las desembocaduras de los ríos y en las zonas rocosas o para recolección de cangrejos. Algunas barcas de pescadores procedentes de otras partes de la isla atracan de forma esporádica en algunas de las playas.

Vegetación

La vegetación circundante a las playas es casi en su totalidad de pluvisilva intacta de baja altitud. El carácter extremadamente lluvioso del sur de Bioko hace que el bosque monzónico que en el resto de la isla se encuentra entre 600 y 900 m de altitud llegue en esta zona hasta el nivel del mar, hasta las mismas playas (González Kirchner, 1994). Este tipo de bosque se caracteriza por la abundancia de criptógamas, lianas, helechos y epifitas de gran desarrollo (González Kirchner, 1994). Solo en la zona *E* la vegetación circundante es de bosque alterado, pues en esta zona existen explotaciones activas o semiabandonadas principalmente de palmeras de aceite, propiedad de las gentes de Ureka. A parte de las especies arborescentes típicas de los bosques lluviosos de baja altitud, como algunas especies de *Ficus*, en las playas abundan los cocoteros (*Cocos nucifera*) y el egombe-gombe (*Terminalia cattapa*) (González Kirchner, 1994; Pérez del Val, 1996). Esta última especie es muy frecuente en las playas más occidentales del área de estudio. En algunas zonas aparecen concentraciones naturales de diferentes especies de palmeras de aceite y nipa. En la vegetación herbácea del sur de la isla destaca la ausencia de especies halófilas y arenícolas y la presencia de algunas leguminosas y gramíneas (Moreno Medina, 1990). En este estrato destaca una especie muy abundante principalmente en la zona *A*: *Ipomoea pes-caprae*. Esta Convulvulaceae de grandes y vistosas flores de color rosa es una especie fijadora de arena que extiende sus tallos y hojas por el límite entre la vegetación y la playa y por la parte alta de ésta misma.

Playa A: Moraca-Tudela

En esta playa es donde han tenido lugar la mayoría de las investigaciones. Según datos previos, la playa de Moraca es una de las más frecuentadas por las tortugas marinas, principalmente por la tortuga verde. Ésta es la playa más alejada del poblado de Ureka, situada a unos 12 km hacia el oeste (Figura I.3), y el acceso a ella es difícil,

prácticamente imposible en la época de lluvias, ya que queda aislada por los muchos ríos que desembocan en las playas.



Figura I.4. Imagen del inicio de la zona A (Moraca-Tudela) del área de estudio desde su extremo oriental.

CAPÍTULO 1

Caracterización de las poblaciones de hembras nidificantes de las distintas especies de tortugas marinas del sur de Bioko.

1.1. Introducción y objetivos

1.1.1. Introducción.

Las decisiones sobre manejo y conservación de las poblaciones amenazadas de cualquier especie animal requieren de buena información de base. Una buena estimación poblacional es un elemento imprescindible para evaluar con precisión el impacto de muchas posibles amenazas sobre las poblaciones de tortugas marinas y, consecuentemente, para elaborar planes de manejo y conservación adecuados sobre ellas (Eckert, 1999; Gerrodette y Taylor, 1999). En los hábitats de anidación, las estimaciones deben realizarse a partir de estudios que cubran el área de puesta durante muchas temporadas consecutivas, a fin de obtener una idea de la variación anual y tendencias de las poblaciones (Richardson, 1999; Schroeder y Murphy, 1999). Sin embargo, datos de estimaciones de temporadas sueltas recogidos a largo plazo pueden emplearse para analizar las tendencias de las poblaciones (Hall *et al.*, 1999).

El uso de marcas constituye la herramienta más valiosa para avanzar en el conocimiento y la conservación de las tortugas marinas (Balazs, 1999). El marcaje de hembras nidificantes ha sido utilizado abundantemente para la estimación de poblaciones de tortugas marinas en playas de puesta en muchos lugares (Ej.: Bjorndal, 1980; Le Gall *et al.*, 1986; Steyermark *et al.*, 1996; Kerr *et al.*, 1999). La identificación de hembras nidificantes mediante marcaje puede servir para aplicar varios métodos de estimación poblacional, como el método de estimación por marcaje-recaptura (Ej.: Kerr *et al.*, 1999) o como el método de estimación a partir de censos de nidos en las playas (Ej.: Steyermark *et al.*, 1996). Este método consiste en dividir el número total de nidos depositados durante una temporada de puesta por la “frecuencia de puesta”. Ésta se define como el promedio de nidos puestos por tortuga durante una sola temporada de puesta, y se puede calcular a partir del intervalo medio entre puestas consecutivas, el cual se extrae de las recuperaciones de las tortugas marcadas en las playas de puesta (Alvarado y Murphy, 1999).

A parte de la estima de la población de hembras nidificantes, también son necesarios para aplicar medidas de conservación efectivas otros parámetros de dicha población, como son el establecimiento de la temporada de puesta, es decir, la extensión

y los meses de máxima actividad de la misma, la efectividad de puesta o las tallas de las tortugas nidificantes, entre otros.

A pesar de estar protegidas nacional e internacionalmente, las poblaciones de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de la isla de Bioko se encuentran aparentemente en seria amenaza. Según la población local, la explotación de estas especies en esta isla ha sido continuada desde hace mucho tiempo, acentuándose en las últimas décadas del siglo XX. Los urekanos afirman que las poblaciones de tortugas se han visto reducidas significativamente; según afirman, hace unos 50 años las tortugas visitaban las playas para nidificar tanto de día como de noche. Aunque no existen estudios previos sobre evaluación y cuantificación de las tortugas marinas nidificantes en Bioko, estas afirmaciones convierten en un hecho probable el descenso de dichas poblaciones.

Este capítulo trata de describir los parámetros que definen la temporada de puesta y los que caracterizan a las poblaciones de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko. Se trata de obtener una primera estimación de las poblaciones de las cuatro especies de tortugas marinas del sur de Bioko a partir del marcaje de hembras nidificantes y de censos de nidos obtenidos de muestreos intensivos realizados durante dos temporadas de puesta consecutivas. Así mismo, se analiza la robustez de estas estimaciones a fin de ver la aplicabilidad de nuestros resultados a posibles planes futuros de manejo y conservación adecuados. Esta primera estimación establecerá una base comparativa para futuros estudios de censos que avancen en la determinación del estatus de dichas poblaciones, del impacto de las amenazas que les afectan y de las tendencias que sigan.

1.1.2. Objetivos.

1. Descripción de la temporada de puesta para cada una de las especies nidificantes en las playas del sur de Bioko y comparación con las de otras áreas geográficas.
2. Estudio de la selección de sitio y la efectividad de puesta de las cuatro especies estudiadas.

3. Descripción morfométrica de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes y comparación con las de otras áreas geográficas.
4. Estimación de las poblaciones de hembras nidificantes de las cuatro especies de tortugas marinas.
5. Evaluación y aplicabilidad de los resultados de dichas estimaciones a planes de manejo y conservación.

1.2. Metodología.

1.2.1. Desarrollo del muestreo:

El área muestreada comprende los 19.35 km efectivos de playas patrullados regularmente; a los que hay que sumar los 100 m de la playa Mocualo que son utilizados esporádicamente por las tortugas (ver descripción del área de estudio). En dicha playa no se realizaron muestreos nocturnos; si bien, por ser zona de tránsito entre las playas occidentales y el poblado de Ureka, se detectaron todos los rastros de las emergencias de tortugas que han tenido lugar en esta franja de playa situada en la desembocadura del río Osá. Por tanto, se puede decir que se ha cubierto el 100% de la extensión de playas de puesta de tortugas marinas dentro del área de estudio y aproximadamente el 98.7% del total de playas potenciales de puesta en la isla, quedando únicamente sin muestrear la pequeña playa de 250 m al sudoeste de la isla.

Cada una de las zonas muestreadas regularmente fue controlada por equipos de cuatro personas en turnos de dos; con la excepción de la playa *E* (Mohobe), la más próxima a Ureka, que ha sido controlada por un grupo de 11 mujeres, trabajando en turnos de dos y tres personas. Tras una instrucción inicial y una supervisión durante todo el muestreo por parte del autor, estas agrupaciones llevaron a cabo las funciones de muestreo, toma de datos y vigilancia de las playas. Los muestreos se realizaron a diario, efectuando tres recorridos por noche y cubriendo toda la zona asignada a cada grupo. En la temporada 1996-97 los tres recorridos se efectuaron con intervalos de 4 horas, desde las 20:00 h. En la temporada 1997-98 se realizaron dos recorridos nocturnos y uno a primera hora de la mañana para registrar todas las visitas ocurridas durante la noche, contabilizando así todos los rastros dejados por las tortugas en las playas. Cada equipo muestreador dispuso del material necesario para la toma de datos y de equipamiento para el trabajo nocturno en las playas: linternas convencionales y cintas métricas, entre otros. En cada recorrido se rellenó un formulario especificando el nombre del anotador, la zona muestreada, la fecha y hora de inicio del muestreo, el estado del mar, la fase de marea, la presencia y dirección del viento y climatología. El formulario se completó con los datos de especie de tortuga, ancho de huella, actividad de la tortuga (es decir, si realizó una puesta o no) y, en caso de puesta, las distancias rectas desde el nido hasta la línea de marea alta y desde el nido hasta la vegetación, para cada rastro de tortuga

observado. Cuando los equipos muestreadores se encontraron con tortugas, se anotaron además las siguientes variables biométricas: longitud curva de caparazón (LCC), medida desde la escama nucal hasta el extremo de las escamas marginales supracaudales, y anchura máxima en curva de caparazón (ACC). En estos casos también se registraron los números de marcas nuevas (colocadas en el momento) o, en su caso, los números de marcas antiguas que llevara la tortuga. En estos muestreos también se tomaron datos de emergencia de neonatos de los nidos y de depredación de forma sistemática en la zona *A* y de forma esporádica en las otras playas (ver capítulo 2).

Según observaciones previas al estudio (Asociación Amigos de Doñana, datos no publicados) y debido a su condición de aislamiento, se eligió la zona *A* del área de estudio para ubicar el campamento base y realizar estudios específicos de marcaje, selección de sitio de puesta y éxito de eclosión de los nidos. Dichas observaciones indicaban la gran abundancia de tortugas nidificantes en esta zona, particularmente de tortuga verde. Es por esto que el muestreo en ella presentó las siguientes diferencias: En esta playa, tanto la vigilancia como la protección de las tortugas fueron permanentes durante el periodo de muestreo. Allí trabajaron el autor y tres ayudantes urekanos durante las dos temporadas de muestreo. Además de los datos obtenidos en las otras playas, en esta zona se tomaron datos de condiciones ambientales, temperatura ambiental, temperatura de la arena en superficie y temperatura del agua de mar, pluviosidad y datos sobre las puestas de las cuatro especies de tortugas marinas, especialmente de la tortuga verde. En esta zona, la presencia de los observadores en la playa cada noche se adaptó al régimen de emergencias de tortugas, tratando de conseguir el máximo número de encuentros con tortugas. También en esta zona se recorrió la playa cada mañana para contabilizar las emergencias no registradas durante la noche anterior.

Como hemos comentado, en la zona *A* también realizamos estudios de preferencia de sitio de puesta, controlando el número de puestas según la zona de la playa. Las tres zonas consideradas fueron: (1) “playa”, zona despejada de la playa entre la línea de marea alta y la vegetación; (2) “borde de playa”, banda de aproximadamente 2 metros de ancha, un metro a cada lado del límite entre la vegetación y la playa; y (3) “vegetación”, zona cubierta de vegetación, de forma similar a otros estudios (Whitmore y Dutton, 1985; Bjorndal y Bolten, 1992).

1.2.2. Tiempo efectivo de muestreo:

En la temporada 1996-97 se inició el muestreo el 7 de octubre de 1996, aunque en la zona *A* no se inició hasta el 27 del mismo mes, y finalizó el 15 de abril de 1997 en todas las playas. El muestreo se realizó en el 95.79% de los días, desde la fecha de inicio del muestreo, para las zonas *B, C, D, E* y *F* y en el 96.47% para la zona *A*.

En la temporada 1997-98 el muestreo se inició el 15 de septiembre de 1997 en todas las playas, y finalizó el 7 de marzo de 1998. Durante la segunda quincena de febrero y los primeros días de marzo el muestreo fue irregular a causa de problemas político-étnicos en la zona. Sin embargo, se contabilizaron la práctica totalidad de visitas de tortugas y de nidos puestos en estos días, registrando los rastros observados en recorridos diurnos. Por tanto, contando estos días como muestreados, los porcentajes de días en los que se han tomado datos en cada zona en esta temporada fueron los siguientes: Zona *A*: 96.53%, Zona *B*: 95.38%, Zona *C*: 91.9%, Zona *D*: 94.8%, Zona *E*: 95.38% y Zona *F*: 94.8% (media= 94.8%).

1.2.3. Medición y marcaje de las tortugas:

En las playas de puesta, la medición de las tortugas marinas se lleva a cabo para relacionar el tamaño de las tortugas con su producción de huevos, para determinar la talla mínima a la que adquieren la madurez sexual y para caracterizar la población de hembras nidificantes de una población determinada (Bolten, 1999). Estos tres objetivos se han perseguido en este estudio, incluyendo además la comparación con otras áreas de puesta de tortuga verde próximas y alejadas de Bioko.

Para obtener el tamaño de las tortugas marinas Pritchard *et al.* (1983) recomiendan las medidas rectas (LRC, longitud recta del caparazón, y ARC, anchura recta del caparazón) obtenidas mediante un calibrador, frente a las medidas curvas (LCC, longitud curva del caparazón, y ACC, anchura curva del caparazón). Sin embargo, Demetropoulos y Hadjichristophorou (1995) encuentran más práctico para diferentes tipos de estudios el uso de las medidas curvas. La gran extensión de las playas patrulladas, las condiciones climatológicas y la posibilidad de medir rápidamente

a una tortuga, que regresa al mar después de realizar la puesta, apoyaron la elección de la segunda medida en nuestro estudio en las playas del sur de Bioko.

La LCC y la ACC de las tortugas avistadas en las playas se midieron dorsalmente al caparazón con cintas métricas metálicas flexibles. La LCC se midió desde el límite de la escama nucal hasta el extremo posterior de las escamas supracaudales (CCLn-t: “curved carapace length notch to tip”; Bolten, 1999), siguiendo la línea media. La ACC se midió buscando la anchura máxima perpendicular al eje longitudinal del cuerpo (Figura 1.1), como recomiendan Pritchard *et al.* (1983). Para la medición de estos valores en los individuos de *D. coriacea* fue necesaria la participación de dos personas y la LCC se midió desde el extremo anterior (zona nucal) al extremo posterior del caparazón, siguiendo la línea media.

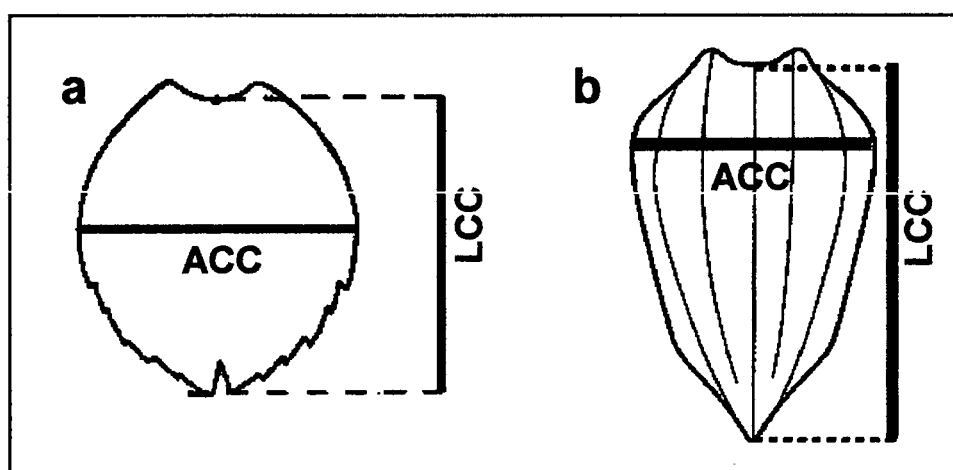


Figura 1.1. Representación de los límites escogidos en el presente estudio para la medición de LCC (longitud curva del caparazón) y ACC (anchura curva del caparazón) en las especies de caparazón duro, *C. mydas*, *L. olivacea* y *E. imbricata* (a), y en *D. coriacea* (b). Modificado de Bolten (1999).

La anchura máxima de huella, marcada por la distancia entre los extremos de las huellas dejadas por las aletas delanteras al desplazarse la tortuga por la arena, se midió tanto en las tortugas avistadas como en los rastros dejados por tortugas no observadas. La especie *L. olivacea*, al contrario que el resto de las especies nidificantes en Bioko, deja rastros asimétricos en la arena, debido al movimiento alterno de sus aletas al desplazarse por la playa para anidar. Para medir la anchura máxima de huella de esta especie se tomó la distancia entre el extremo de la huella de una de sus aletas delanteras y la prolongación del extremo de la huella dejada por la otra aleta hasta la altura de la

primera, tomando la medida en perpendicular a la línea de ascenso de la tortuga. A fin de estandarizar los resultados, se midió siempre el ancho de huella en la trayectoria ascendente y en terreno lo más llano posible.



Figura 1.2. Medición de la LCC (longitud curva del caparazón) de una tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*).
Foto: R. Castelo.

El marcaje en las tortugas marinas se realiza para estudiar diferentes aspectos de su biología de reproducción (intervalos entre puestas, intervalos entre temporadas, fidelidad de playa), o para analizar movimientos migratorios, varamientos y la pertenencia a las distintas poblaciones (Balazs, 1999). Una de las funciones más importantes del marcaje en tortugas marinas es la de constituir una herramienta fundamental para la obtención de datos que permitan estimar las poblaciones de hembras nidificantes, como en el presente estudio. Una gran variedad de tipos de marcas y aplicadores se usan en el marcaje de las tortugas marinas, dependiendo del coste, objetivos del estudio y estado de desarrollo de los individuos estudiados (Gerosa, 1996; Chaloupka y Musick, 1997). En nuestro estudio empleamos marcas plásticas formadas por dos piezas de color amarillo, una de ellas con punta metálica y la otra con

una inscripción que incluye la dirección de contacto (BIOKO-SUR APTDO. 2182, 41080 SEVILLA-SPAIN) y la numeración de la marca impresas. Aunque la elección del tipo de marca se debió exclusivamente al coste y disponibilidad, éstas han demostrado su utilidad para diversos aspectos del presente estudio, como la obtención del intervalo entre puestas consecutivas (en este capítulo) o los movimientos migratorios después de las puestas (ver capítulo 3), entre otros. La numeración de las marcas abarcó desde el número 101 hasta el 600.

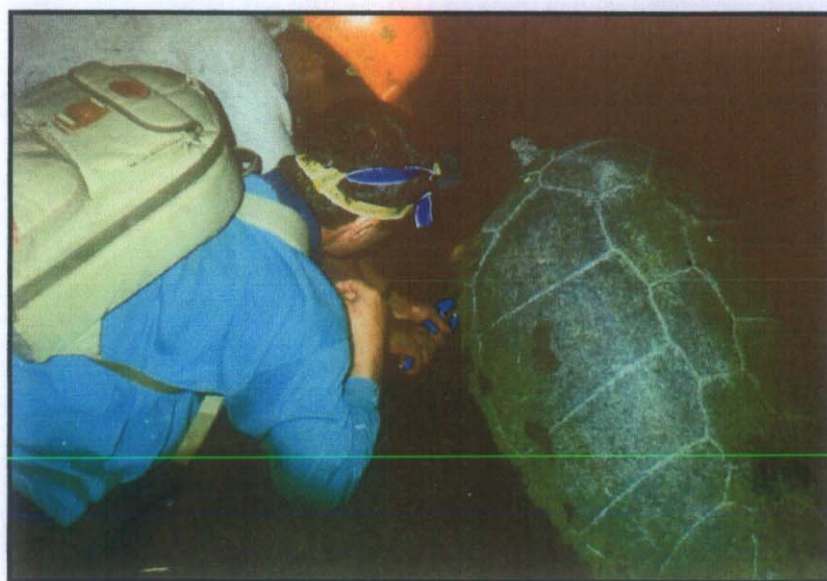


Figura 1.3. Marcaje de una tortuga verde en el sur de Bioko en la temporada de muestreo 1996-97.

Las marcas que se utilizaron en las dos temporadas fueron: de la 101 a la 511, ambas inclusive, (excepto los números 219, 220 y 499), de la 548 a la 557 y de la 596 a la 600. Dos tortugas fueron marcadas con las marcas 173-174 y 175-176 en la temporada de puesta previa al estudio (1995-1996) por personal de la Asociación Amigos de Doñana. Las marcas fueron colocadas entre la segunda y la tercera escamas marginales posteriores de las aletas delanteras en las especies verde, olivácea y Carey. Inicialmente las marcas no se mostraron adecuadas frente a la dureza de la piel de algunas tortugas, lo que hizo que algunas de aquellas se doblaran y quedaran inutilizadas; de ahí las excepciones y los saltos en la numeración de las marcas empleadas. Debido a esta circunstancia, en los casos en los que se encontró una mínima resistencia a la hora de marcar se practicó una pequeña perforación con un punzón para facilitar la entrada de las puntas, como recomiendan Pritchard *et al.* (1983). Las tortugas

laúd fueron marcadas en el margen interior de las aletas posteriores, y todas con una sola marca, a excepción de un ejemplar identificado con dos marcas en sendas aletas anteriores y las 4 tortugas marcadas en la temporada 1997-98, identificadas éstas con una única marca colocada también en una aleta anterior. El sitio de marcaje recomendado por diferentes autores para esta especie es el pliegue inguinal que hay entre la cola y las aletas posteriores (Gerosa, 1996; Steyermark *et al.*, 1996; Chacón-Chaverri, 1999). El tipo de marcas usado en el presente estudio resultó más fácil de colocar en las aletas anteriores de las tortugas laúd. Las características de las marcas hicieron imposible el marcaje en el pliegue inguinal. Sin embargo, por ser el lugar recomendado en la literatura, durante la primera temporada las marcas fueron colocadas preferentemente lo más próximas a este lugar, en las aletas posteriores. Pero la dificultad de colocación de las marcas y la respuesta de las tortugas laúd durante el marcaje en las aletas posteriores nos inclinó a marcar en la segunda temporada a las tortugas de esta especie en las aletas anteriores.

La mayoría de las tortugas de las cuatro especies presentes en el área de estudio fueron marcadas cuando empezaban a poner los huevos, según recomiendan Richardson *et al.* (1999), momento en que las tortugas parecen entrar en un estado de trance, no reaccionando prácticamente a la presencia humana y permitiendo su manipulación (McAllister *et al.*, 1965). En este momento se las puede marcar y medir sin que interrumpen su actividad de puesta, siempre que se extremen las precauciones. Algunos autores recomiendan marcar cuando la tortuga ha depositado el último huevo y comienza a tapar la cámara, o incluso después de esta actividad, para asegurar la correcta y completa ejecución de la puesta sin interrupciones (Demetropoulos y Hadjichristophorou, 1995; Gerosa, 1996; Balazs, 1999). Sin embargo, la puesta de los huevos de un nido se realiza de forma irregular y los últimos huevos salen más espaciados en el tiempo que los primeros (observación personal), por lo que es difícil determinar el momento en que la tortuga va a dejar de poner. Si la tortuga sale de ese estado de trance el marcaje es más difícil y supone una alteración del comportamiento natural de la tortuga y un contacto más agresivo. Por estos motivos se marcó de forma prioritaria durante el inicio de la puesta de huevos.

El marcaje se concentró en las playas occidentales. El 95.02% de las tortugas se marcó en las zonas A y B. Los marcajes realizados en otras playas se produjeron de

forma esporádica durante la primera temporada de muestreo. El marcaje en la segunda temporada se realizó únicamente en la zona A. La Tabla 1.1 recoge el número de tortugas marcadas en cada una de las zonas del área de estudio. Se revisaron las aletas de todas las tortugas observadas buscando señales de posibles pérdidas de marcas. La probabilidad de pérdida de una marca, y de las dos, dentro de la misma temporada de puesta se calculó para la primera temporada del mismo modo que Bjorndal *et al.* (1996).

Tabla 1.1. Número de tortugas marcadas, por especie y por temporada, en cada una de las zonas en que se dividió el área de estudio.

Zona	<i>Chelonia mydas</i>			<i>Dermochelys coriacea</i>			<i>Lepidochelys olivacea</i>			<i>Eretmochelys imbricata</i>	% marcadas
	96/ 97	97/ 98	total	96/ 97	97/ 98	total	96/ 97	97/ 98	total	96/97	
A	164	15	179	7	5	12	4	1	5	2	82.57
B	29	-	29	1	-	1	-	-	-	-	12.45
C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	2	-	2	2	-	2	-	-	-	-	1.66
E	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	0.41
F	1	-	1	6	-	6	-	-	-	-	2.9
Total	196	15	211	17	5	22	4	1	5	2	-

Debido a la no disponibilidad de marcas, en la segunda temporada se realizó “morfoidentificación” de algunas tortugas, registrando en esquemas prediseñados las lesiones, golpes y malformaciones en el caparazón, heridas o señales de interacción con depredadores en las aletas, así como la posición, tamaño y número de epibiontes (básicamente cirrípedos balanomorfos) existente en ellas. Este tipo de identificación se llevó a cabo íntegramente en la zona A. Algunos ejemplos de este tipo de marcaje natural se muestran en la Figura 1.4.

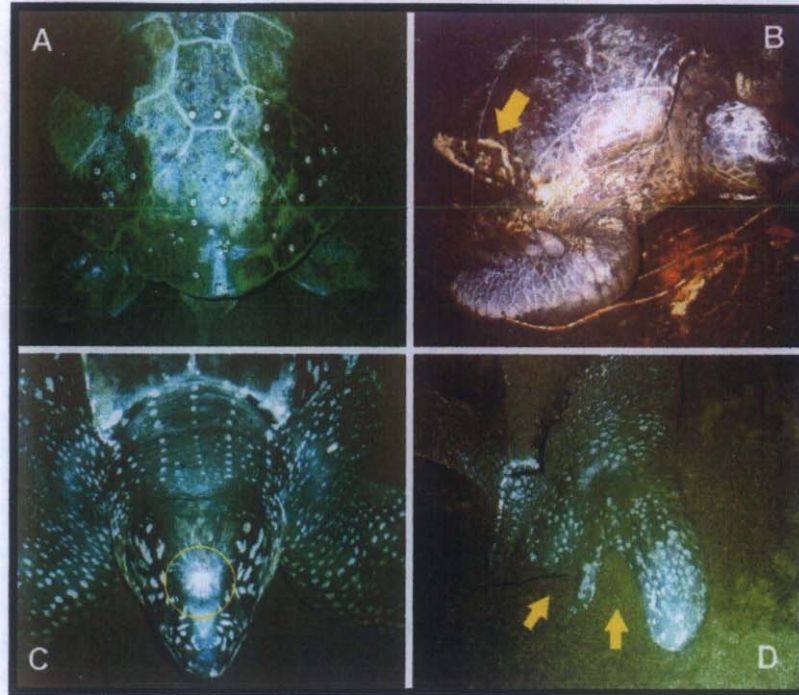


Figura 1.4. Ejemplos de características utilizadas en morfoidentificación de las tortugas realizada en la temporada de muestreo 1997-98. (A) Distribución de epibiontes en caparazón de *C. mydas*, (B) lesión en caparazón de *C. mydas*, (C) mancha rosada en cabeza de *D. coriacea*, (D) lesiones en aleta trasera de *D. coriacea*.

1.2.4. Cálculos y análisis estadísticos.

Uno de los métodos para calcular la efectividad de puesta consiste en dividir el número total de emergencias registradas, exitosas y no exitosas, por el número de puestas exitosas, con puesta de huevos, para todas las especies (Mortimer y Bresson, 1999). Según este método, una efectividad de puesta con valor "1" implica un éxito total a la hora de realizar las puestas, es decir, que cada emergencia supone puesta de huevos. Valores mayores indican la existencia y el grado de fallos o abandonos del intento de puesta en las emergencias de las hembras nidificantes. Como puesta exitosa se considera aquella que resulta en puesta de huevos antes del regreso al mar, aunque en dichas emergencias la puesta de huevos no se haya producido en el primer intento de excavación de la cámara. En el presente estudio empleamos dicho método para el cálculo de la efectividad de puesta de las cuatro especies de tortugas marinas presentes en esta área.

Respecto a la descripción de las variables biométricas de las tortugas, asumimos el error originado por mediciones repetidas en los descriptores de longitud y anchura curvas del caparazón y en el ancho de huella, ya que no se pudo realizar un marcaje intensivo de todas las especies en las dos temporadas. Sólo el marcaje realizado sobre la tortuga verde en la primera temporada permite dar unas tallas de estas tortugas con un tamaño muestral amplio (ver Tabla 1.1 en resultados) y sin medidas repetidas. Respecto a esta especie, las medidas utilizadas para obtener los descriptores fueron las registradas en la misma emergencia en que estas tortugas fueron marcadas.

La probabilidad de pérdida de marcaje se calculó de forma equivalente a Bjorndal *et al.* (1996) mediante la siguiente ecuación:

$$P = 1 - \frac{2r_d}{r_s + 2r_d}$$

Donde r_d es el número de tortugas recuperadas con las dos marcas y r_s el número de tortugas marcadas con dos marcas y recuperadas con una sola. El intervalo de confianza al 95% de esta probabilidad se calculó por esta otra ecuación (Wetherall, 1982; en Bjorndal *et al.*, 1996):

$$P \pm 2 [(P(1-P)(1+P)^2) / (2(r_s + r_d))]^{0.5}$$

En lo referente a la estimación del tamaño de las poblaciones de hembras nidificantes, de nuevo, la única especie con marcaje suficiente para poder realizar dicha estimación fue *C. mydas*, y únicamente en la temporada 1996-97. En esta temporada, la estimación del número de tortugas verdes nidificantes (T) se realizó por el método tradicional (Le Gall *et al.*, 1986; referencias en Barata, 1998). Este método consiste en dividir el número total de nidos (N = puestas exitosas) registrados durante el mismo periodo de tiempo por la frecuencia de puesta (número medio de n_i puestas por tortuga y por año) (Alvarado y Murphy, 1999), como vemos a continuación:

$$\hat{T} = \frac{N}{\bar{n}_t}$$

La frecuencia de puesta, o número de puestas por tortuga y por temporada, se calculó dividiendo el tiempo de permanencia de cada una de las tortugas marcadas, es decir, el número de días entre la primera observación y la última de cada ejemplar marcado, por el intervalo medio entre puestas consecutivas y sumándole un nido, correspondiente a la primera puesta (Steyermark *et al.*, 1996; Alvarado y Murphy, 1999). Se utilizó la desviación típica de la frecuencia de puesta para calcular un intervalo de confianza del 95% para T .

Los intervalos entre puestas consecutivas se definen de forma distinta según diversos autores: unos utilizan el intervalo entre dos emergencias avistadas, independientemente de si son o no exitosas (Ej.: Le Gall *et al.*, 1986); otros utilizan el intervalo entre puestas exitosas (Margaritoulis, 1983; Broderick y Godley, 1996; Mortimer y Bresson, 1999); y otros estudios más recientes (Sato *et al.*, 1998; Dobbs *et al.*, 1999) utilizan el intervalo definido por Limpus (1985) y por Alvarado y Murphy (1999): “*El intervalo entre anidaciones es el periodo, en días, entre una puesta exitosa y el primer intento de anidación subsiguiente realizado por la hembra dentro de una temporada de puesta*”. El éxito o no de la puesta muchas veces depende de factores ajenos a la propia tortuga, como la presencia de obstáculos, depredadores o personas en las playas que las hagan regresar al mar. Por esto, elegimos la última opción, pues consideramos que éste es el mejor estimador del periodo que una tortuga deja pasar entre la consecución de una puesta y la emergencia para realizar la siguiente. Para calcular el intervalo medio entre puestas se han empleado los intervalos de entre ocho y 19 días, ambos inclusive. En el apartado 1.3.3 se justifica la elección de estos valores para dicho cálculo.

En la mayoría de los estudios realizados en diferentes localizaciones se refleja una gran variabilidad intrapoblacional del intervalo entre puestas consecutivas (ver referencias en Hirth, 1997). Tratamos de identificar las posibles fuentes de variación de estos intervalos en las playas del sur de Bioko a partir de las tortugas marcadas en la temporada 1996-97. El estudio de esta variación puede ser utilizado en una segunda estimación del número de nidos por tortuga, como veremos (apartado 1.3.4.1). Esta variación podría deberse a que cada tortuga tenga un patrón propio de puesta y, por tanto, un intervalo entre puestas relativamente constante. Para ello, se estudió la historia (o número de recuperaciones en intervalo en días entre ellas) de las tortugas marcadas

en las que se observaron tres o más puestas consecutivas. En la evolución de las puestas de estas tortugas a lo largo de la temporada analizamos si existía variación en el intervalo entre puestas y si ésta se debió a un mecanismo de regulación propio de cada tortuga o a otros factores.

Por otra parte, esta variación podría estar causada por factores externos a las tortugas. Se ha comprobado que el aumento de la temperatura del agua hace que el intervalo entre puestas se reduzca (Sato *et al.*, 1998). Este aumento de las temperaturas se detectó en el sur de Bioko conforme avanzaba la estación seca y descendía la frecuencia de lluvias (ver apartado 1.3.3). Por tanto, se analizó la variación del intervalo entre puestas por meses en la temporada 1996-97. Para comprobar la existencia de una tendencia descendente de dicho intervalo, desde noviembre hasta febrero, se utilizó un test de tendencias y contrastes para frecuencias de celdas desiguales con corrección para las colas (Meddis, 1984). La distribución del estadístico utilizado en este test se aproxima a la normal. Para este análisis se utilizaron también los intervalos de entre ocho y 19 días. Los coeficientes λ_j asignados para la hipótesis de tendencia descendente fueron para noviembre $\lambda=4$, diciembre $\lambda=3$, enero $\lambda=2$ y febrero $\lambda=1$ (Meddis, 1984). Puesto que en marzo de 1997 sólo se registró un intervalo entre puestas consecutivas de una tortuga marcada este mes no se incluyó en el análisis. Paralelamente, correlacionamos la duración de cada intervalo entre puestas consecutivas con la media y la mediana de las temperaturas diurnas del agua de todos los días de cada intervalo. Ya que no se dispuso de instrumentos para registrar la temperatura del agua experimentada por cada tortuga en diferentes momentos durante los intervalos entre puestas (ver Sato *et al.*, 1998), se utilizaron las temperaturas del agua medidas en la orilla en la zona A como estimativo de las primeras.

Para estimar el número de tortugas verdes nidificantes se utilizó el número medio de nidos por tortuga obtenido de los datos de la primera temporada de muestreo, debido al reducido marcaje realizado en la segunda temporada muestreada. El número de hembras nidificantes de las otras tres especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko se estimó utilizando valores promedio de número de nidos por tortuga extraídos de la bibliografía.

El valor crítico de significatividad empleado en todos los análisis fue $\alpha=0.05$.

1.3. Resultados y discusión.

1.3.1. Delimitación de la temporada de puesta.

La Figura 1.5 muestra la variación mensual del número medio de emergencias de tortugas por noche. La Figura 1.6 muestra la evolución quincenal del número de puestas a lo largo de los dos periodos estudiados. Puesto que las fechas de inicio y fin de muestreo fueron diferentes en las dos temporadas analizadas, los datos de cada una de las mismas aportan informaciones complementarias sobre el fin de las emergencias de tortugas la primera (1996-97) y sobre el inicio de emergencias la segunda (1997-98).

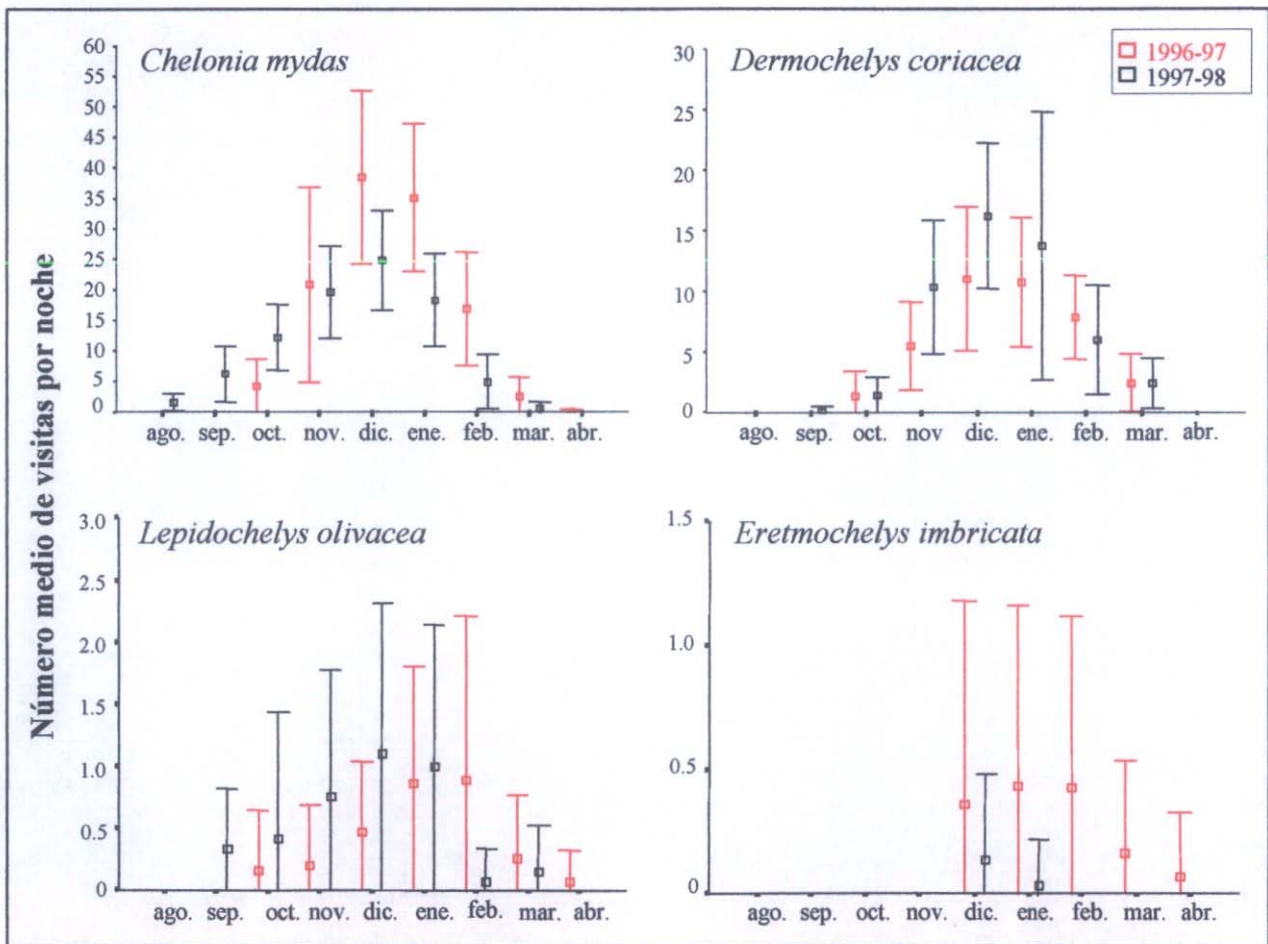


Figura 1.5. Evolución mensual del número medio de emergencias por noche de las cuatro especies de tortugas marinas en las dos temporadas muestreadas en el área de estudio del sur de Bioko. Las barras representan el intervalo de confianza del 95%.

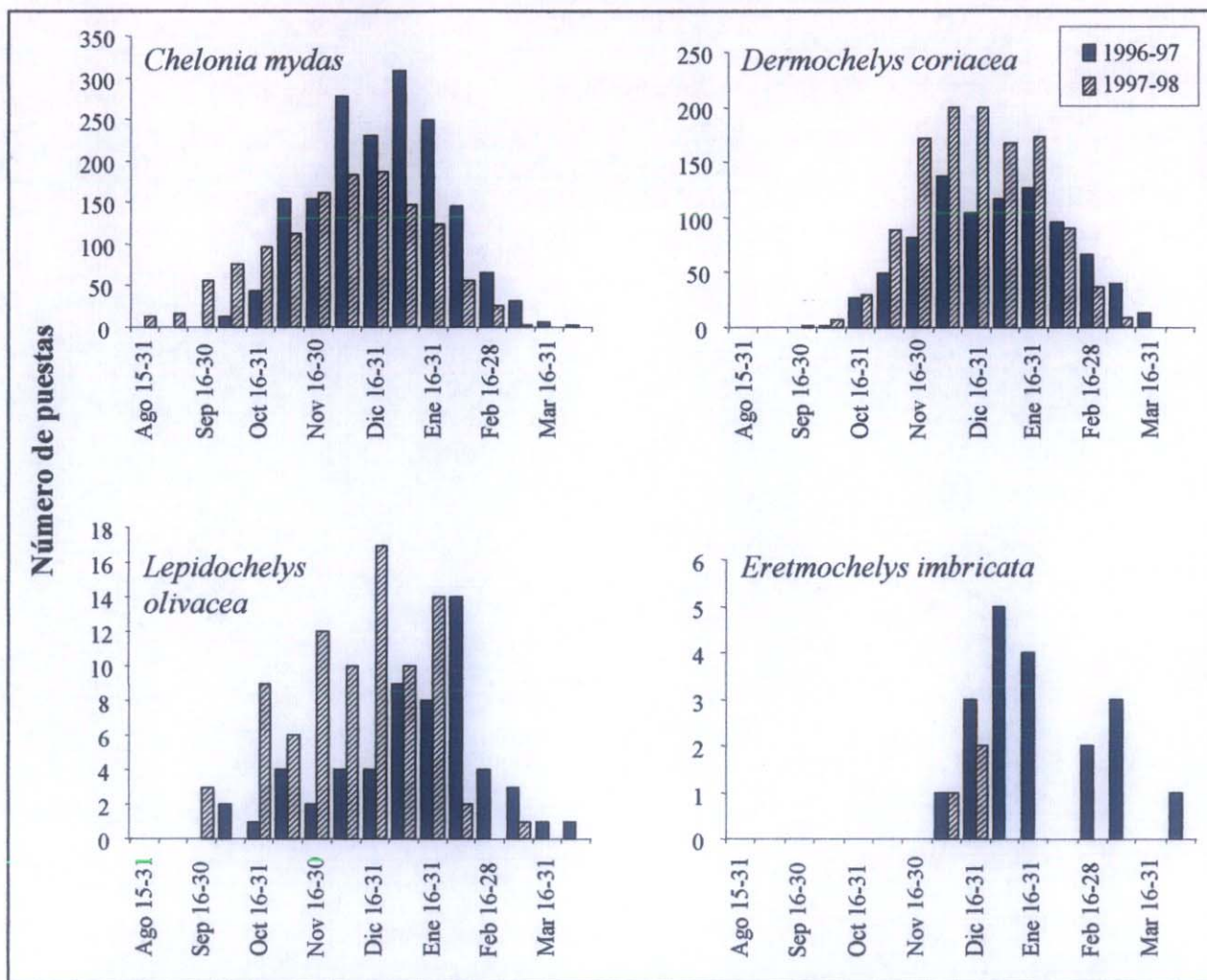


Figura 1.6. Evolución quincenal del número de puestas de las cuatro especies de tortugas marinas en las dos temporadas estudiadas en el área de estudio del sur de Bioko.

Puesto que en la primera temporada se iniciaron los muestreos de playas en el mes de octubre, el inicio de temporada sólo se pudo establecer para una especie: *Eretmochelys imbricata*, cuya primera emergencia fue registrada el 3 de diciembre de 1996. Se observaron rastros de emergencias y nidos puestos antes de la fecha de inicio de muestreo, preferentemente en las playas más occidentales; lo que indica que para las otras especies el inicio de la temporada de puesta fue anterior al mes de octubre. El muestreo en esta primera temporada se prolongó hasta la primera quincena de abril, observándose emergencias esporádicas de las cuatro especies hasta esas fechas.

En base a las observaciones de la primera temporada, el muestreo de la segunda (1997-98) se inició un mes antes que en el año anterior, el 15 de septiembre. Sin embargo, a partir de entrevistas con la población local se obtuvieron datos de emergencias de tortugas anteriores a esta fecha en las playas occidentales. En esta temporada, la primera tortuga verde fue observada el 13 de julio de 1997 en la playa *B*. Esta tortuga regresó al mar sin realizar la puesta. Durante el mes de agosto y la primera quincena de septiembre se observaron puestas esporádicas de *C. mydas* en las playas occidentales del área de estudio. Durante septiembre y octubre se observó un aumento progresivo del número de emergencias de tortugas de dicha especie (Figura 1.5). En esta segunda temporada de muestreo, la primera tortuga laúd fue observada el 28 de septiembre, la primera tortuga olivácea el 21 de septiembre y la primera carey no fue vista hasta el 13 de diciembre. La interrupción del muestreo en el mes de marzo en la segunda temporada impidió corroborar el patrón de emergencias y nidos observado en los últimos meses muestreados en la temporada anterior.

Castroviejo *et al.* (1994) proponen una temporada de puesta en Bioko que se extiende desde el mes de noviembre hasta marzo para las cuatro especies, coincidiendo con la estación seca. Según nuestros datos, la temporada de puesta es más extensa y presenta variaciones entre las distintas especies. Los valores de número de nidos muestran que el periodo máximo de la temporada de puesta abarca desde la segunda quincena de noviembre hasta la segunda de enero, para las dos especies más abundantes (*C. mydas* y *D. coriacea*) en las dos temporadas. También en ambas temporadas se observa que tanto el número de hembras nidificantes (Figura 1.5) como el número de nidos (Figura 1.6) de todas las especies decrecieron rápidamente en el mes de febrero, coincidiendo con el final de la estación seca. Las emergencias esporádicas que se siguieron produciendo hasta principios del mes de abril fueron principalmente de la especie *C. mydas*. En conclusión, la temporada completa de puesta se iniciaría a finales del mes de septiembre y se extendería hasta finales del mes de marzo y principios de abril para las especies *C. mydas*, *D. coriacea* y *L. olivacea*, siendo la cuarta especie, *E. imbricata*, la última en llegar a anidar a estas playas, en el comienzo de la breve estación seca del sur de Bioko.

Los escasos registros de *E. imbricata* hacen imposible extraer conclusiones precisas sobre su temporada de puesta en Bioko. Esta especie no muestra una fidelidad

de playa tan estricta como otras, pudiendo anidar en zonas adyacentes más o menos alejadas (Limpus *et al.*, 1983; Bjorndal *et al.*, 1985; Mortimer y Bresson, 1999; Richardson *et al.*, 1999). Esto sugiere que las tortugas carey nidificantes en el sur de Bioko puedan realizar puestas también en playas cercanas. O bien, que estas tortugas procedan de otras playas de puesta del Golfo de Guinea, como por ejemplo la isla de Príncipe a unos 200 km de distancia, donde *E. imbricata* está considerada como la especie más común (Castroviejo *et al.*, 1994). Entrevistas con pescadores han revelado la posibilidad, al menos en un pasado reciente, de que esta especie pudiera nidificar en la bahía de Luba, en estrechas playas al norte de la ciudad del mismo nombre.

Respecto a las otras tres especies, los datos de los extremos de las distribuciones de nidos y emergencias parecen indicar que se producen subidas esporádicas durante todos los meses del año. Un informe elaborado por la Asociación Amigos de Doñana (Anónimo, 2000) aporta información, recogida de observaciones entre 1998 y 2000, que confirma estas subidas esporádicas durante todo el año para la tortuga verde y para la tortuga laúd, con valores inferiores a 20 visitas por mes entre abril y julio para la primera y con menos visitas por mes y mucho más irregulares para la segunda, en ese mismo periodo. Según este informe, la tortuga olivácea no aparece en el sur de Bioko entre abril y los meses de agosto y septiembre.

Por otro lado, es muy probable que los factores ambientales y la estacionalidad en el sur de Bioko influyan de forma relevante en la ubicación temporal del máximo de la temporada de puesta; de hecho las distintas especies de tortuga marina tienden a nidificar en los meses más cálidos en sus respectivas áreas de puesta (Hirth, 1980). En diferentes localizaciones el máximo de puestas se ajusta a la estación lluviosa (Mortimer y Carr, 1987; Dobbs *et al.*, 1999; Mortimer y Bresson, 1999; Catry *et al.*, 2002). Esto parece deberse a que la lluvia puede facilitar la excavación del nido por la tortuga al compactar la arena de la playa (Mortimer y Carr, 1987; Mortimer, 1990). Sin embargo, Godley *et al.* (2001a) no encuentran fundamentos para apoyar esta hipótesis, sugiriendo que la distribución (límites y pico) de la temporada de puesta está más influenciada por las temperaturas. En el sur de Bioko, las condiciones ambientales en la época de lluvias son extremas, con temporales, lluvias torrenciales prolongadas, fuerte oleaje y ríos desbordados; en definitiva, condiciones que no parecen muy apropiadas para realizar las puestas. Conforme avanza la estación seca los múltiples ríos que desembocan en las

playas reducen paulatinamente su caudal, llegando incluso a secarse algunos de ellos. Esto, unido a que el descenso de tormentas reduce la fuerza del oleaje, hace que se produzca un mayor aporte y sedimentación de arena en las playas, cubriéndose zonas que en la época de lluvia son pedregosas; lo que deja más espacio disponible para la anidación de las tortugas. También es posible que las tortugas hayan adecuado su ciclo de reproducción para que la incubación de los nidos se vea facilitada debido a que el periodo de incubación transcurre en la época de mayor insolación y menos lluvias (mes de febrero en Bioko), concentrando el máximo de puestas en los meses anteriores (diciembre y enero). Datos posteriores confirman que estos meses concentran el máximo de emergencias y nidos en el sur de Bioko (Anónimo, 2000). Sin embargo, aunque los meses de noviembre a febrero parecen ser los que delimitan este máximo de temporada se necesitan estudios con datos de más temporadas de puesta para acotar con exactitud este periodo. Las diferencias climáticas observadas entre los dos periodos muestreados pueden haber ocasionado diferencias en la extensión de las dos temporadas de puesta y el adelantamiento de los máximos de puesta en la segunda, al ser ésta menos lluviosa.

1.3.2. Selección del sitio de puesta.

1.3.2.1. *Selección de playa.*

En el presente estudio se observó cierta fidelidad de playa en algunas tortugas verdes marcadas. Pero, aunque se encontraron algunas tortugas identificadas de esta especie anidando en varias ocasiones a pocos metros de distancia de sus anteriores nidos, también se detectaron emergencias consecutivas de otras tortugas con varios kilómetros de separación. Sin embargo, el escaso marcaje realizado, particularmente en la segunda temporada de muestreo, y las pocas recuperaciones de tortugas morfoidentificadas no han permitido analizar la fidelidad de playa como factor de selección de sitio de puesta en profundidad. Por ello, en este apartado se analizan únicamente las preferencias en el lugar de anidación en función de las características físicas de las playas.

La Tabla 1.2 muestra la distribución de las emergencias de las tres especies de tortugas marinas más abundantes en el sur de Bioko en cada una de las zonas en que se dividió el área de estudio. Las tortugas carey no se han incluido en esta tabla, ya que todas las actividades de esta especie tuvieron lugar en las zonas A y B, a excepción de dos emergencias en las pequeñas playas orientales de la zona C en la temporada 1996-97.

Tabla 1.2. Número de emergencias (exitosas o no), densidad (medida como el número de actividades / longitud de playa) y porcentaje (%) del total de emergencias de las tres especies de tortugas marinas más abundantes en cada una de las 6 zonas en que se dividió el área de estudio. La columna de zonas incluye entre paréntesis la longitud de cada playa en metros.

Zona	especie	Emergencias		densidad (act./m)		%	
		1996-97	1997-98	1996-97	1997-98	1996-97	1997-98
A (1593 m)	<i>C. mydas</i>	1170	996	0.734	0.625	34.19	38.12
	<i>D. coriacea</i>	58	173	0.036	0.109	5.23	11.96
	<i>L. olivacea</i>	10	12	0.0063	0.0075	12.05	13.18
B (2827 m)	<i>C. mydas</i>	1183	930	0.418	0.329	34.57	35.59
	<i>D. coriacea</i>	52	54	0.018	0.019	4.69	3.73
	<i>L. olivacea</i>	17	21	0.006	0.0074	20.48	23.08
C (3441 m)	<i>C. mydas</i>	95	52	0.028	0.015	2.78	1.99
	<i>D. coriacea</i>	2	8	0.0006	0.002	0.18	0.55
	<i>L. olivacea</i>	5	0	0.0015	0	6.02	0
D (3446 m)	<i>C. mydas</i>	792	432	0.23	0.125	23.14	16.53
	<i>D. coriacea</i>	209	203	0.061	0.059	18.85	14.03
	<i>L. olivacea</i>	24	27	0.007	0.0078	28.92	29.67
E (2881 m)	<i>C. mydas</i>	23	5	0.008	0.002	0.67	0.19
	<i>D. coriacea</i>	190	212	0.066	0.073	17.13	14.65
	<i>L. olivacea</i>	14	10	0.0049	0.0035	16.87	10.99
F (5158 m)	<i>C. mydas</i>	159	198	0.031	0.038	4.65	7.58
	<i>D. coriacea</i>	598	797	0.116	0.155	53.92	55.08
	<i>L. olivacea</i>	13	21	0.0025	0.0041	15.66	23.08

Como primera hipótesis nos planteamos la posibilidad de relación entre el número de emergencias y la extensión de la playa. La Figura 1.7 representa esta relación, tanto para el total de tortugas nidificantes como para cada una de las dos especies más abundantes en la isla de Bioko, en las dos temporadas de estudio.

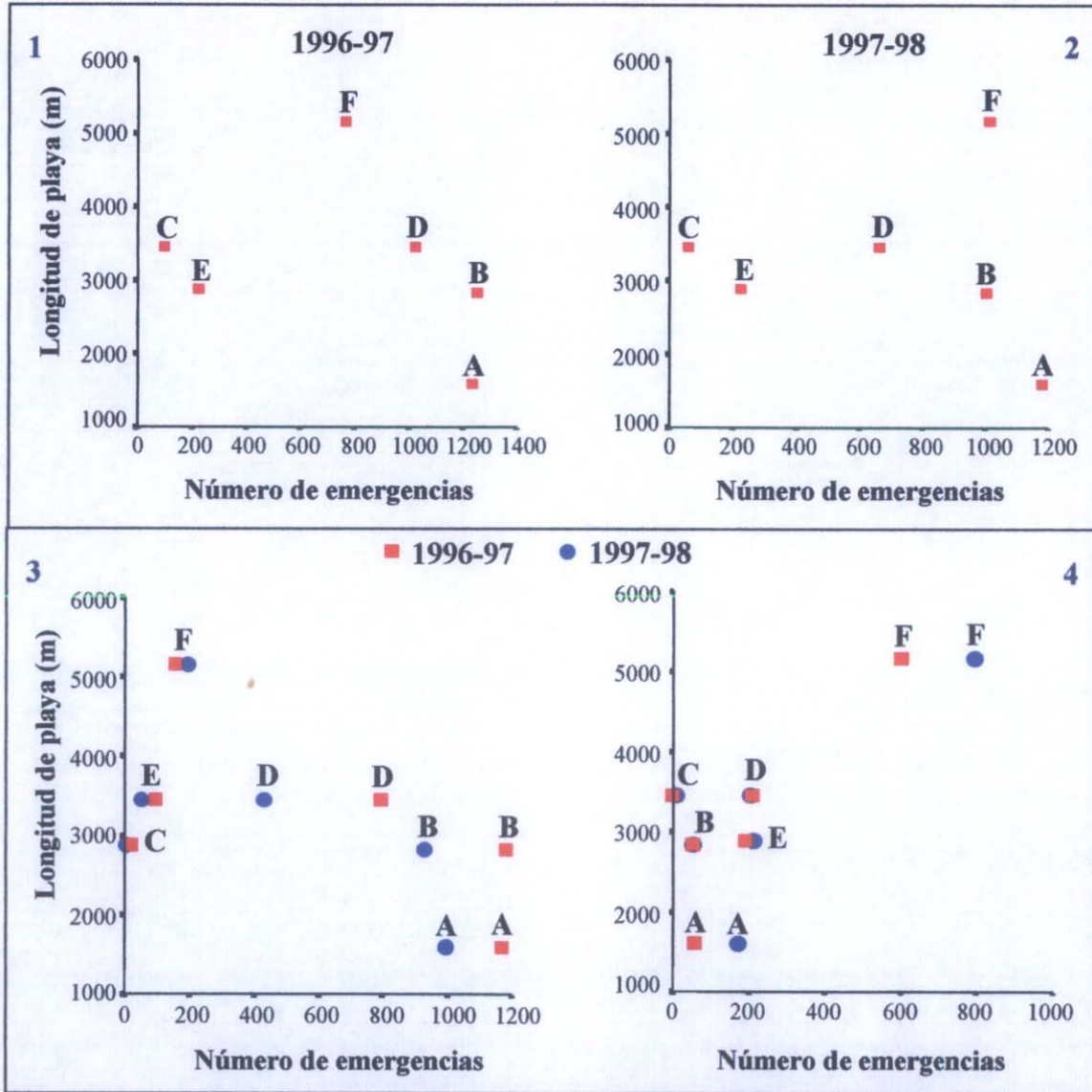


Figura 1.7. Relación entre el número de emergencias con la longitud en metros de cada una de las zonas en las que se dividió el área de estudio, indicadas con sus respectivas letras (ver Tabla I.1). Las gráficas 1 y 2 corresponden a los datos de las cuatro especies de tortugas en conjunto. La gráfica 3 corresponde a las emergencias de tortuga verde (*Chelonia mydas*) en ambas temporadas de puestas. La gráfica 4 corresponde a las emergencias de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en ambas temporadas de puesta. En estas dos últimas figuras, los cuadros rojos corresponden a los datos de la temporada 1996-97 y los círculos azules a los de la temporada 1997-98.

Aparentemente, en esta figura no se observa relación entre la extensión de la playa y el número de emergencias. De hecho se comprobó la no significatividad de estas posibles relaciones (Correlación de Spearman, temporada 1996-97: $R_s = -0.486$, $p = 0.329$, $N = 6$; temporada 1997-98: $R_s = -0.257$, $p = 0.623$, $N = 6$). Debido a las características de la playa *C* poco adecuadas para la nidificación de las tortugas, como así se ha comprobado, se realizó de nuevo este análisis excluyendo dicha playa. En este caso tampoco se encontró relación significativa (Correlación de Spearman, temporada 1996-97: $R_s = -0.600$, $p = 0.285$, $N = 5$; temporada 1997-98: $R_s = -0.300$, $p = 0.624$, $N = 5$).

En estas gráficas se aprecia una importante consistencia en el número de emergencias en cada playa en las dos temporadas de puesta estudiadas. También comprobamos gráficamente la importancia de las playas *A* y *B* para la tortuga verde, siendo también importante para esta especie la zona *D*, como también se aprecia en la Tabla 1.2. La tortuga laúd muestra una clara preferencia por la playa *F*, que aglutina más de la mitad de emergencias de esta especie en toda el área de estudio.

Esta preferencia diferencial de playas entre estas dos especies de tortugas en Bioko podría deberse a otros factores. Sin embargo, el tamaño de grano no presenta grandes diferencias en toda el área de estudio, a excepción de determinados sectores en las zonas *C* y *F* (Tabla I.1). Las condiciones de abundante lluvia y elevada humedad bastante uniformes en todo el sur de la isla de Bioko parecen no generar diferencias entre playas en este aspecto. Del mismo modo, tampoco se encuentran grandes variaciones en el color de la arena entre las diferentes playas, todas ellas de origen volcánico; por lo que este factor tampoco parece ser determinante en la selección de playa en el área de estudio. Las playas occidentales presentan una pendiente más pronunciada que las orientales, lo que implica una menor anchura de ésta en marea baja y una mayor profundidad de la zona sumergida junto a la costa. Otra diferencia entre las playas orientales y las occidentales es la mayor presencia de áreas rocosas en la zona intermareal in en la zona infralitoral en las segundas. En las playas *E* y *F* existen grandes extensiones libres de rocas en estas zonas.

Respecto a la tortuga olivácea, vemos que la zona *D* es la que recoge más emergencias, pero vemos que en términos relativos y de densidad no existen grandes diferencias con otras playas, como las zonas *A* ó *B*. Por lo que esta especie parece estar

distribuida uniformemente por toda el área de estudio, sin mostrar preferencia por ninguna zona en concreto.

Las tortugas marinas nidifican en playas con una gran variedad de características diferentes, variedad que se refleja incluso dentro de cada una de las especies (Mortimer, 1995). La presencia o ausencia de una población de tortugas marinas en una playa determinada puede explicarse en ocasiones por dichas características; aunque también pueden intervenir otros factores, como la extinción, la destrucción de la playa original próxima a la actual o la fidelidad de playa de algunas de las especies de tortugas. Las tortugas verdes parecen ser la especie de tortuga marina con mayor fidelidad de playa de puesta (Hirth, 1980; Hirth, 1997). Mortimer y Portier (1989) citan que en la isla Ascensión el 70% de las emergencias consecutivas de hembras nidificantes se producen en la misma playa.

Según la literatura consultada, las características de las playas que tienen efecto sobre la preferencia de playa por parte de las distintas especies de tortugas marinas son: la topografía de los fondos marinos frente a la playa, la energía del oleaje, la anchura, longitud y pendiente de la playa, las características de la arena (temperatura, humedad, color, blandura) o la presencia o proximidad de actividad humana, entre otros (Williams-Walls *et al.*, 1983; Mrosovky, 1983; Hays *et al.*, 1995; Mortimer, 1995; Sivasundar y Devi Prasad, 1996; Kikukawa *et al.*, 1999; McDermott *et al.*, 2000; Wood y Bjørndal, 2000). Dado que el sur de Bioko es un área de difícil acceso y prácticamente despoblada, el factor humano no puede considerarse importante. La presencia de personas en la playa se limitó casi exclusivamente a los equipos de muestreo, los cuales tomaron precauciones para interferir lo menos posible en la actividad de puesta de las tortugas. Sin embargo, la actividad de captura de hembras adultas en las playas por parte de los Urekanos y de otras gentes de Bioko a lo largo de los años previos al estudio puede haber influido en la distribución y abundancia de tortugas en cada una de las playas.

En la tortuga verde, los factores de mayor importancia para la selección de playas de puesta citados por otros autores son: la topografía submarina frente a la costa, la pendiente, la textura de la arena y la presencia de zona de vegetación accesible, aunque la importancia de estas y otras características varía en las diferentes zonas de

puesta (Mortimer, 1995 y referencias incluidas). Bjorndal y Bolten (1992) afirman que la textura y condiciones de la arena varían radicalmente con los cambios ambientales, por lo que parece ser un factor menos determinante en la selección de playa. Sin embargo, McDermott *et al.* (2000) encuentran resultados significativos de dichas características en la selección de playas de puesta en tortugas verdes de Chipre. Por otra parte, Mortimer (1995) comenta que los fondos costeros libres de rocas son favorables para esta especie; sin embargo, Hughes (1974) afirma que las tortugas pueden utilizar las formaciones rocosas en los fondos marinos para orientarse y localizar la playa de destino. Como hemos comentado, las zonas *A* y *B* presentan un área infralitoral profunda con zonas de acceso libre, pero también con grandes formaciones rocosas (especialmente en la zona *B*) que pueden cumplir esta función. Según Wang y Cheng (1999), una zona de vegetación accesible es un factor importante en la selección de playa, pues las raíces de las plantas proporcionan consistencia a la arena y facilitan su excavación. En el sur de Bioko esto no parece ser determinante, por la elevada humedad en las playas durante la temporada de estudio, tanto por lluvias como por los muchos ríos y torrentes que desembocan en ellas (ver descripción del área de estudio). Sin embargo, llama la atención que las únicas zonas de fácil acceso a la vegetación se den en las playas occidentales principalmente. La zona *E* presenta un frente de árboles casi en toda su longitud que hace imposible penetrar en la vegetación, y en la zona *D* existen lagunas formadas en las desembocaduras de los ríos que separan la playa de la vegetación en gran parte de su extensión.

Es posible que otro factor explique esta distribución de playas: un fenómeno de competencia por el espacio entre la tortuga verde y la tortuga laúd (Whitmore y Dutton, 1985), o más bien un desplazamiento de la primera por la segunda, la cual ocupa una gran superficie cuando nidifica, removiendo mucha arena. En este proceso, las tortugas laúd pueden levantar nidos puestos previamente por tortugas verdes. Por lo general, estas especies suelen separar en el espacio o en el tiempo sus puestas, como ocurre en Tortuguero (Costa Rica), donde las tortugas laúd nidifican antes (Bjorndal y Bolten, 1992). Sin embargo, en Bioko, ambas especies solapan su temporada de puesta (Figuras 1.5 y 1.6).

Generalmente, la tortuga laúd nidifica en playas continentales de alta energía, es decir, con fuerte oleaje (Sivasundar y Devi Prasad, 1996). Aunque, según la bibliografía

consultada, tampoco existe una playa de puesta “tipo” para esta especie. Las características de las diferentes playas de puesta de *D. coriacea* en todo el trópico también son muy variables (Mrosovsky, 1983). Aparentemente esta especie prefiere playas con fondos infralitorales profundos (referencias en Eckert, 1987). Quizá, debido a la mayor sensibilidad de su piel y a la ausencia de caparazón duro, esta especie prefiera playas con acceso libre de obstáculos y rocas con los que pueda herirse, siendo más importante este factor que la profundidad de la zona infralitoral (Hughes, 1974 y referencias en Eckert, 1987). Una pendiente elevada de la playa, que permita encontrar un espesor suficiente de la arena para realizar la cámara con el mínimo desplazamiento en tierra, también ha sido considerada como un factor positivo en la selección de playa por esta especie (Eckert, 1987; Mortimer, 1995). Por el contrario, como vemos en la Tabla 1.2, las playas preferidas por la tortuga laúd en el sur de Bioko fueron las orientales, con escasa pendiente y gran anchura en marea baja. Se observaron algunas emergencias de esta especie con marea baja, teniendo que recorrer las tortugas largas distancias hasta la zona útil de playa para anidar. Estudios futuros sobre esta relación determinarán si estas tortugas buscan preferentemente las mareas altas para minimizar el tiempo que pasan en tierra. En cualquier caso, estas playas orientales presentan grandes extensiones de acceso libres de obstáculos y rocas en la zona infralitoral, lo que parece ser el factor predominante para su selección de playas de puesta en el sur de Bioko. La zona *D* también parece tener importancia para la puesta de tortugas de esta especie. Dicha zona presenta una mayor pendiente que las playas orientales, con un escalón intermareal pronunciado. Pero el factor determinante parece ser de nuevo la gran extensión de playa con libre acceso y sin obstáculos. Las zonas infralitorales con grandes formaciones rocosas de las playas occidentales las hacen más peligrosas. Además, en estas playas se da una mayor energía de oleaje, por la mayor profundidad de los fondos marinos cerca de la costa. Es por ello que parecen menos adecuadas para la tortuga laúd. El notable incremento de *D. coriacea* en la zona *A* en la segunda temporada podría ser consecuencia de su incremento de puestas y actividades en toda el área de estudio. Dado que esta especie presenta menor fidelidad de playa (Chacón-Chaverri, 1999; Dutton *et al.*, 1999), puede que una mayor abundancia de tortugas laúd haya ocasionado el desplazamiento de algunos ejemplares de las playas orientales a las occidentales. También es posible que la acumulación de arena en las playas, debido a una mayor estabilidad en las condiciones climatológicas en la segunda temporada estudiada, hiciera que las playas occidentales presentaran condiciones más favorables

para la nidificación de tortuga laúd. De hecho, en esta segunda temporada se llegó a registrar una emergencia de *D. coriacea* en la playa Eadjú (Zona A, Tabla I.1), playa que presenta la mayor pendiente y la mayor energía de oleaje en toda el área de estudio.

En el sur de Bioko la población nidificante de tortuga carey es muy reducida, y su limitación a las playas occidentales puede haber sido consecuencia de la regresión de esta especie en esta área. Bjorndal y Bolten (1992) no encuentran diferencias significativas en cuanto a la selección de sitio de puesta entre la tortuga verde y la tortuga carey. Dobbs *et al.* (1999) encuentran que esta segunda especie parece especialmente sensible a la presencia humana. Quizá esto también explique su presencia en las zonas A y B, ya que éstas son el más alejado y de más difícil acceso para los habitantes de Ureka.

Esta distribución de especies por playas puede variar a largo plazo, ya que las inestables condiciones ambientales del sur de Bioko pueden ocasionar cambios en la topografía y en la pendiente de las playas.

1.3.2.2. Selección de área dentro de cada playa.

Para este estudio hemos empleado los nidos con huevos, ya que si empleamos las emergencias éstas pueden inducir a error, pues un mayor número de actividades puede ser consecuencia de fracasos en la nidificación y repeticiones del intento en lugar de preferencias por zona de playa (Kikukawa *et al.*, 1999). En el apartado anterior se ha analizado brevemente el efecto de la pendiente de la playa en la selección de sitio de puesta. En este apartado trataremos las preferencias de nidificación según las tres zonas que componen el área de puesta en cada playa: la zona de playa despejada, la zona de vegetación circundante o el borde o escalón que separa ambas zonas. Este estudio es importante, pues, como veremos en el capítulo 2, encontramos valores aparentemente contradictorios de preferencia de sitio de puesta y de porcentaje de éxito de eclosión de los nidos respecto a estas tres zonas. Algunos de los otros factores que pueden afectar a la selección del sitio de puesta, como la salinidad, la temperatura o la humedad de la arena, pueden tener un menor efecto ya que son características que varían rápidamente con los cambios meteorológicos (Wood y Bjorndal, 2000).

Las Tablas 1.3 y 1.4 muestran las emergencias de las cuatro especies en cada una de las tres áreas contempladas, en los cerca de 20 km de playas (Tabla 1.3) y en la zona A (Tabla 1.4).

Tabla 1.3. Número de nidos con posición registrada (N) puestos en toda el área de estudio por las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko. P: nidos puestos en la playa; B: nidos puestos en el escalón o borde entre la playa y la vegetación; V: nidos puestos en la vegetación. Entre paréntesis se incluyen los porcentajes para cada especie en cada temporada y en el total de emergencias para ambas temporadas.

	<i>C. mydas</i>			<i>D. coriacea</i>			<i>L. olivacea</i>			<i>E. imbricata</i>		
	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total
P	861 (52.5)	420 (35.2)	1281 (45.2)	779 (92.5)	1035 (89.9)	1814 (91)	42 (89.4)	64 (80)	106 (83.5)	14 (77.8)	2 (66.7)	16 (76.2)
B	537 (32.7)	439 (36.7)	976 (34.4)	60 (7.1)	99 (8.6)	159 (8)	4 (8.5)	11 (13.8)	15 (11.8)	4 (22.2)	1 (33.3)	5 (23.8)
V	243 (14.8)	336 (28.1)	579 (20.4)	3 (0.4)	17 (1.5)	20 (1)	1 (2.1)	5 (6.2)	6 (4.7)	0	0	0
N	1641	1195	2836	842	1151	1993	47	80	127	18	3	21

Tabla 1.4. Número de nidos con posición registrada (N) puestos en la zona A del área de estudio por las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko. P: nidos puestos en la playa; B: nidos puestos en el escalón o borde entre la playa y la vegetación; V: nidos puestos en la vegetación. Entre paréntesis se incluyen los porcentajes para cada especie en cada temporada y en el total de emergencias para ambas temporadas.

	<i>C. mydas</i>			<i>D. coriacea</i>			<i>L. olivacea</i>			<i>E. imbricata</i>		
	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total	96/97	97/98	total
P	129 (24.8)	100 (21.5)	229 (23.3)	31 (73.8)	113 (81.9)	144 (80)	7 (100)	3 (60)	10 (83.3)	6 (85.7)	1 (50)	7 (77.8)
B	174 (33.5)	96 (20.7)	270 (27.4)	8 (19)	20 (14.5)	28 (15.6)	0	0	0	1 (14.3)	1 (50)	2 (22.2)
V	217 (41.7)	268 (57.8)	485 (49.3)	3 (7.2)	5 (3.6)	8 (4.4)	0	2 (40)	2 (16.7)	0	0	0
N	520	464	984	42	138	180	7	5	12	7	2	9

En la Tabla 1.3 se muestra clara una preferencia para anidar en la zona despejada de playa para las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en Bioko, en especial para la tortuga laúd. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la zona de vegetación no es accesible en todas las playas por igual, con lo que los datos de esta tabla pueden no reflejar con exactitud las preferencias de cada especie. De hecho, la zona de vegetación solamente es accesible en la playa *A*, en determinados puntos del sector 2 de la playa *B*, en alguna de las pequeñas playas del sector 3 de la playa *C*, en una pequeña zona entre los sectores *D1* y *D2* y en puntos del sector 1 de la playa *F*. En el resto del área de estudio existen obstáculos que impiden el acceso de las tortugas a la zona de vegetación, como un escalón insalvable por las tortugas entre la vegetación y la playa (*B1*, *F1*), lagunas formadas por las desembocaduras de los ríos (playa *D*) o bien que la vegetación es muy densa e impenetrable (playa *E*). De hecho, de los 579 nidos de tortuga verde puestos en la vegetación, 485 (83.77%) fueron puestos en la zona *A*.

Si observamos los nidos de la zona *A*, vemos que la tortuga verde muestra preferencia por anidar en la vegetación (Tabla 1.4). Fijándonos en toda el área de estudio, vemos que en la segunda temporada la zona con más nidos fue el borde entre la vegetación y la playa. Juntando los nidos puestos en el borde más los puestos en la vegetación, éstos (54.8%) superan a los puestos en la playa (45.2%). En la zona *A* la diferencia es aun mayor (76.7% frente al 23.3% puestos en el área despejada de playa en ambas temporadas). Además, el 65% de los nidos puestos en la zona despejada de playa fueron ubicados en los tres metros próximos a la vegetación. Ninguno de los nidos de tortuga verde fue ubicado por debajo de la línea de marea alta.

La selección de sitio de puesta en las tortugas marinas en una playa se basa en elegir entre nidificar cerca y lejos del agua (Wood y Bjorndal, 2000). El tiempo que las tortugas permanezcan en la playa es un factor limitante. Las tortugas tenderán a minimizarlo por varios motivos: en primer lugar para reducir el tiempo de exposición a depredadores, pero también porque se trata de animales no adaptados para desplazarse por el medio terrestre, tanto por sus características morfológicas como por su volumen, especialmente la tortuga laúd. Por otra parte, la proximidad al agua supone un mayor riesgo de pérdida de la puesta por inundación o erosión de la arena por el oleaje (Mrsovsky, 1983; Eckert, 1987; Wood y Bjorndal, 2000). Nos encontramos con un conflicto entre la supervivencia de la hembra adulta y la de su puesta. No está claro qué

fuerza tiene mayor peso, aunque es posible que dependa de elementos como la edad (experiencia) de las tortugas, las condiciones climáticas o la presencia e intensidad de amenazas potenciales en las playas, entre otros. En la bibliografía consultada encontramos citados varios factores que pueden tener efecto en la selección del sitio de puesta, como la temperatura (Stoneburner y Richardson, 1981; Milton *et al.*, 1997), humedad (Wood y Bjorndal, 2000), salinidad de la arena (Johannes y Rimmer, 1984), o la topografía de la playa (Hays *et al.*, 1995), entre otros.

Bjorndal y Bolten (1992) encuentran gran variabilidad en cuanto al sitio de puesta elegido tanto en cada tortuga como entre tortugas de la misma especie, en una y entre varias temporadas de puesta. Estos autores proponen que los factores anuales, es decir, los factores ambientales que determinen las características climatológicas, físicas y morfológicas de las playas, como por ejemplo el patrón de lluvias, tendrán más peso que el factor individual en la selección del sitio de puesta. Por ejemplo, en temporadas en las que las lluvias sean mayores y más frecuentes se producirán más nidos en la zona despejada de playa, ya que la arena tendrá mayor consistencia, por mayor humedad, y será más fácil realizar la puesta sin que ésta se colapse y se hunda (Bjorndal y Bolten, 1992; Dobbs *et al.*, 1999). Diversos trabajos proponen que la vegetación realizaría la misma función, compactando la arena y haciendo más fácil la excavación de la cámara para el nido (referencias en Mortimer, 1995; Wang y Cheng, 1999). Aunque también es cierto que las raíces de las plantas pueden dificultar la excavación, siendo causa de abandono del intento de puesta, como veremos en el apartado 1.3.3.

Wang y Cheng (1999) realizan una zonificación de la playa similar a la realizada para el presente estudio y encuentran resultados parecidos para esta misma especie, con un 70% de las actividades alcanzando la zona de vegetación. Esta preferencia por nidificar cerca o en la vegetación podría explicarse a partir de tres razones: (1) la competencia por el espacio con otras tortugas de la misma o de otras especies (Whitmore y Dutton, 1985; Mortimer, 1995); (2) el asegurarse llegar a una zona no inundable (Hays *et al.*, 1995); (3) mayor facilidad para construir la cámara en la zona de vegetación por estar la arena más compacta en esta zona y se evita el colapso de la cámara al excavarla (Bustard, 1972; Chen y Cheng, 1995; Wang y Cheng, 1999). Respecto a la primera de las razones, sí es posible que se dé un fenómeno de competencia por el espacio, puesto que la zona A es una playa de densidad alta para la

tortuga verde, pero también anidan en ella tortugas de las otras tres especies de Bioko. La tortuga laúd anida removiendo gran cantidad de arena y alterando una buena superficie de playa. En este proceso pueden desenterrar nidos de otras tortugas, particularmente los nidos de tortuga verde puestos en la zona despejada de playa. Anidando en la vegetación las tortugas evitarían que otras destruyeran sus puestas, en particular la tortuga laúd, que nidifica preferentemente en la playa removiendo gran cantidad de arena. *D. coriacea* aumentó de forma considerable sus nidos en la zona A en la segunda temporada muestreada, lo cual puede contribuir a explicar el incremento de porcentaje de nidos de tortuga verde en la vegetación en ese mismo periodo. Sobre la segunda de estas razones, Hays *et al.* (1995) afirman que la tortuga verde nidifica siempre por encima de la línea de marea alta en la isla Ascensión, como también hemos observado en Bioko. Si la marea llega hasta la vegetación, lo cual puede ocurrir en Bioko durante las mareas vivas (con luna llena o luna nueva) o durante las tormentas fuertes, las tortugas avanzarán hasta la zona de vegetación para anidar. La tercera de estas razones parece tener *a priori* menos importancia en el sur de Bioko, debido a las intensas lluvias que confieren humedad y consistencia a la arena de la playa, a parte del efecto comentado de las raíces de las plantas sobre el comportamiento de puesta. Sin embargo, observamos que el porcentaje de nidos puestos en la vegetación en la playa de Tudela (zona A) aumentó en la segunda temporada de muestreo (Tabla 1.4), que fue significativamente menos lluviosa.

Wood y Bjorndal (2000) afirman que las tortugas buscan la posición idónea en la playa basándose principalmente en la distancia recorrida y en los cambios de pendiente. Los cambios bruscos de pendiente pueden ser guía para la nidificación. El escalón entre la playa y la vegetación puede actuar en este sentido. En la zona A, no hay cambios bruscos de pendiente hasta la vegetación. De cualquier manera, la selección de sitio de puesta se debe a un conjunto de variables que pueden actuar de forma conjunta. Según los resultados obtenidos en el presente estudio, las tortugas verdes del sur de Bioko parecen seleccionar el sitio de puesta basándose principalmente en los fenómenos de competencia o exclusión con la tortuga laúd y en evitar la zona de playa inundable.

Las tortugas laúd del sur de Bioko mostraron una clara preferencia por nidificar en la zona despejada de playa (Tablas 1.3 y 1.4). En el total de las dos temporadas se registraron 61 (3.07%) nidos puestos por debajo de la línea de marea alta. Tan solo un

1% de los nidos de esta especie fue puesto en la vegetación. Los únicos tres nidos puestos en la vegetación en la temporada 1996-97 se ubicaron en la zona A.

La nidificación de la tortuga laúd en la playa, lejos de la vegetación, se puede justificar por la dificultad de este animal al desplazarse por tierra, debido a su enorme volumen. Por ello, estas tortugas tenderán a minimizar la distancia recorrida sobre la arena. Sin embargo, este comportamiento supone que se puedan perder nidos con mayor probabilidad debido a las mareas o a los temporales. Aunque por otra parte, la elevada frecuencia de puesta de esta especie (ver apartado 1.3.6.2) puede compensar esta pérdida (Eckert, 1987). Chacón-Chaverri (1999) cita hasta un 68% de nidos de esta especie puestos por debajo de la línea de marea alta en playas del Caribe costarricense.

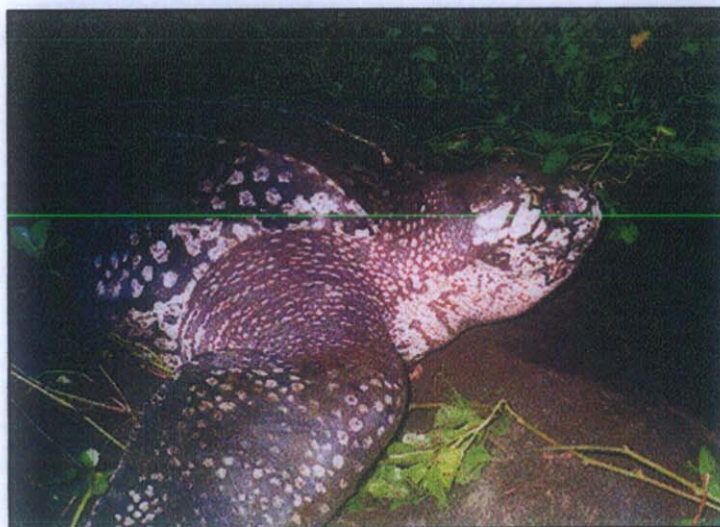


Figura 1.8. Tortuga laúd (*D. coriacea*) nidificando en la vegetación de la zona A del área de estudio en el sur de Bioko.

En el presente estudio, la tortuga olivácea mostró también una clara preferencia por nidificar en la zona de playa entre la línea de marea alta y el inicio de la vegetación (P), más que en la zona de transición (B) o en la zona de vegetación (V) (Tablas 1.3 y 1.4), aunque siempre por encima de la línea de marea alta. Beyer (2002) también propone que esta especie anida en la zona despejada de playa, pero menciona cierta preferencia por nidificar por debajo de la línea de marea alta.

En los pocos nidos registrados de *E. imbricata* no se observó puestas en la zona de vegetación, contrariamente a lo citado en otras áreas donde sí se ha citado que penetran en zonas con vegetación densa (Witzell, 1983; Limpus *et al.*, 1983; Mortimer, 1995; Dobbs *et al.*, 1999). Sin embargo, en la zona A, los nidos de esta especie se situaron muy próximos a la vegetación o en el borde, siempre en zonas con sombra. Bjorndal y Bolten (1992) no encuentran preferencia significativa en la anidación de esta especie en cuanto a si nidifican en la zona despejada de playa, en la zona de vegetación o en el borde entre ambas, pero sí mencionan la importancia de zonas con sombra.

1.3.3. Efectividad de puesta.

Para este estudio consideramos únicamente la efectividad de puesta simple, tratando cada evento como éxito si hay puesta de huevos comprobada o fracaso si no hay puesta de huevos, sin tener en cuenta si ha habido intento de excavación de la cámara o cuál ha sido la causa de abandono en cada caso. Sin embargo, algunas observaciones nos permitirán aproximarnos a identificar algunas de estas causas.

La Tabla 1.5 muestra las efectividades de puesta de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko en las dos temporadas de puesta estudiadas.

Tabla 1.5. Efectividad de puesta (número de puestas exitosas registradas dividido entre el número de emergencias registradas) de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko.

Especie	1996/1997	1997/1998	Total
<i>C. mydas</i>	2.04	2.08	2.06
<i>D. coriacea</i>	1.29	1.23	1.26
<i>L. olivacea</i>	1.46	1.29	1.38
<i>E. imbricata</i>	2.05	-	2.05

En esta tabla se aprecia una constancia en la efectividad de puesta en cada especie entre temporadas de puesta, aunque *L. olivacea* aumentó su efectividad en la segunda temporada muestreada. El valor de efectividad de puesta para *E. imbricata* en

la temporada 1997-98 no se muestra debido al reducido número de emergencias de hembras adultas.

En las playas del sur de Bioko, la tortuga verde mostró una baja efectividad de puesta, muy similar en ambas temporadas. Los valores para esta especie reflejados en la Tabla 1.5 suponen que de cada dos emergencias que realizan las tortugas de esta especie sólo una acaba en puesta de huevos. Esta efectividad de puesta de 2.06 (48.54%) es superior al 33% de efectividad registrada para la misma especie en Taiwán (Wang y Cheng, 1999); aunque en dicho trabajo se menciona una fuerte interacción con actividades humanas en esa zona de puesta. Godley *et al.* (2001a) encuentran un valor de efectividad de puesta también inferior al registrado en Bioko para las tortugas verdes de la isla Ascensión (33% de media por playas, 39% total). En esta zona las causas de fracaso en la puesta se deben a las características de tamaño de grano y sequedad de la arena que dificultan la excavación de la cámara (Mortimer, 1995; Godley *et al.*, 2001a). Como hemos comentado, la humedad de las playas de Bioko contribuye al valor ligeramente superior de éxito de puesta, por mayor compactación de la arena. Aunque la preferencia de esta especie por nidificar en la zona de vegetación ha ocasionado muchos abandonos de puesta, por encontrarse a menudo en la excavación con las raíces de la densa flora.

Las tortugas nidificantes pueden realizar cierto comportamiento exploratorio para buscar un lugar adecuado donde poner los huevos, siempre en base al compromiso entre la supervivencia de la puesta y la de ellas mismas. Se han descrito comportamientos de olfateo de la arena o de detección de cambios de humedad y temperatura en el sustrato (Wang y Cheng, 1999; referencias en Morjan y Valenzuela, 2001). Por ello, es posible que una tortuga dé la vuelta en la playa regresando al mar sin nidificar, simplemente porque no encuentre un lugar idóneo para realizar la puesta. Sin embargo, las principales causas de fracaso en la realización de la puesta citadas en la literatura son las raíces de plantas, la arena seca que produce el colapso de la cámara o la actividad humana en la playa (Limpus *et al.*, 1983; Dobbs *et al.*, 1999). La presencia de obstáculos en las playas, como árboles caídos o basuras dejadas por la marea, también puede ocasionar emergencias fallidas, haciendo que la tortuga regrese al mar sin nidificar al encontrarse con estos (Chacón-Chaverri, 1999; Dobbs *et al.*, 1999).

Por otro lado, la tortuga laúd parece ser más eficiente que las otras especies. Puesto que se trata de la especie más voluminosa y, por tanto, se desplaza con mayor dificultad y mayor esfuerzo en tierra, la tortuga laúd debe ser efectiva cada vez que emerja para anidar, minimizando el tiempo de permanencia fuera del agua; lo que también puede influir en la escasa selección de sitio de puesta que presenta (Mrsovsky, 1983). Sin embargo, en algunas tortugas laúd del sur de Bioko se ha observado un comportamiento de camuflaje de puesta bastante elaborado y en el que ha invertido un tiempo considerable. Este comportamiento consiste en desplazarse por la arena de la playa realizando varios círculos y lanzando arena hacia atrás con sus aletas delanteras. Reina *et al.* (2002) encuentran también una elevada efectividad de puesta para esta especie, con el 92.4% de emergencias resultando en puesta de huevos.

La efectividad de puesta registrada para *L. olivacea* también fue bastante alta, especialmente en la segunda temporada. Como hemos visto, esta especie ha mostrado preferencia por nidificar en la zona de playa despejada, donde es más fácil excavar la cámara.

La tortuga carey sin embargo mostró una efectividad de puesta bastante baja, equivalente a la de la tortuga verde. Esta efectividad de 2.05 (48.78%) contrasta con las citadas en otras partes del mundo, efectividades del 77% (Limpus *et al.*, 1983), 76% (Dobbs *et al.*, 1999), 65% (Hillis, 1994) ó 55.56% (Mortimer y Bresson, 1999).

Las causas de regreso al mar sin realizar la puesta en el área estudiada fueron variadas y similares a las descritas en la literatura. La causa más observada de abandono de la excavación fue la presencia de raíces de la vegetación herbácea y rastrera, principalmente de *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae). Esta especie, situada en el borde entre la vegetación y la playa, extiende sus tallos y hojas por la arena. La presencia de piedras a escasa profundidad también provocó abandonos de puestas, principalmente en las zonas próximas a las desembocaduras de los ríos. El colapso de nidos excavados por hundimiento de la cámara es muy poco frecuente en Bioko, debido a que la arena de la playa se conserva bastante húmeda de noche por las frecuentes lluvias, el spray marino (causado por el fuerte oleaje) y la alta humedad en la zona (generada por la abundante vegetación circundante). Este colapso de la cámara solamente se dio en las tortugas con problemas de lesiones en sus aletas traseras.

En muchas playas de puesta se recomienda extremar las precauciones en los trabajos de muestreo para evitar provocar el regreso de las tortugas al mar antes de que efectúen la puesta de huevos. Si bien es cierto que los equipos de observadores pudieron provocar en diversas ocasiones estos regresos, siempre en el inicio de la ascensión de las tortugas por la playa, éstas demostraron una gran tolerancia a dichos equipos, continuando con sus actividades de excavación, puesta y tapado del nido a pesar de la presencia de observadores. De cualquier manera, tales precauciones se han tomado en la mayoría de los recorridos, tratando de minimizar el contacto con las tortugas, especialmente en su camino de ascenso. Otra causa de regreso al mar sin nidificar fue la presencia de obstáculos en la playa, fundamentalmente troncos caídos de barcos madereros y dejados en la playa por la marea. Futuros estudios deberán cuantificar dichas causas para delimitar el impacto sobre la población de tortugas.

1.3.4. Morfometría, Marcaje y recuperación de las tortugas adultas.

1.3.4.1. *Biometrías I: estudio de las tallas de las tortugas verdes.*

La Tabla 1.6 muestra los descriptores de la LCC, la ACC y el ancho máximo de huella de las tortugas verdes medidas en las dos temporadas muestreadas, por separado y conjuntamente. Las medidas repetidas imposibilitan la comparación estadística entre temporadas. Sin embargo, no se aprecian diferencias importantes en la talla de las tortugas de una a otra temporada en el sur de Bioko.

En la tortuga verde del sur de Bioko, los descriptores obtenidos para los individuos marcados se aproximan bastante a los de la muestra del total de medidas tomadas. A pesar de esto, las mediciones repetidas de tortugas no marcadas y el empleo de medidas rectas en muchos estudios realizados en otras playas de puesta dificulta la comparación de las tallas de las tortugas nidificantes en Bioko con las de otras áreas. Aún así podemos ver las siguientes comparaciones especie por especie. Las tortugas verdes de Bioko presentan tallas inferiores a las de muchas otras poblaciones, especialmente a las relativamente próximas, como las de las costas brasileñas o la de la Isla Ascensión, en el océano Atlántico sur (Tabla 1.7).

Tabla 1.6. Descriptores de la longitud curva del caparazón (LCC), la anchura curva del caparazón (ACC) y del ancho de huella de las tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko en las dos temporadas muestreadas.

Variable	N	media ± DT	rango	intervalo intercuartílico
1996-97 LCC	1213	99.28 ± 7.46	70-117	95-105
ACC	989	89.87 ± 7.3	65-111	85-95
Ancho de huella	964	95.89 ± 8.37	69-124	90-101
m* LCC	196	98.33 ± 6.1	83-116	94-102
ACC	196	89.77 ± 6.26	67-104	86-94
Ancho huella	196	96.43 ± 7.74	73-120	91-102
1997-98 LCC	712	100.61 ± 6.01	79-118	97-104
ACC	706	91.7 ± 6.82	69-110	87-96
Ancho de huella	695	99.71 ± 7.81	71-128	95-105
Total LCC	1925	99.77 ± 6.99	70-118	95-105
ACC	1695	90.64 ± 7.15	65-111	86-96
Ancho de huella	1659	97.49 ± 8.35	69-128	92-103

m*: tortugas verdes marcadas en la temporada 1996-97.

Tabla 1.7. Comparación de las tallas de las hembras adultas de la especie *Chelonia mydas* (medidas a partir de la longitud curva del caparazón) en diferentes playas de puesta de todo el mundo.

Localización	Océano	LCC media ± DT (cm.)	rango	N	Referencia
Bioko	Atlántico	98.33 ± 6.1	83-116	196 ^a	presente estudio
Isla Pilão (Guinea-Bissau)	Atlántico	101.8 ± 6	78-120	311	Fortes <i>et al.</i> , 1998 ^b
Isla Ascensión Trindade (Brasil)	Atlántico	103.7 ± 5	81-121	1650	
	Atlántico	119.04 ± 7.2	109-127.75	6	Hays <i>et al.</i> , 2000
	Atlántico	116.8	101-143	465	Moreira <i>et al.</i> , 1995 en Hirth, 1997
Praia do Forte (Brasil)	Atlántico	123.3 ± 0.04	-	4	Marcovaldi y Laurent, 1996
El Cuyo (Méjico)	Atlántico	108	102-120	10	Rodríguez y Zambrano, 1991 en Hirth, 1997
Chipre	Mediterráneo	92 ± 0.74	78-105.7	69	Broderick y Godley, 1996
Isla Moheli (Comores)	Índico occidental	112.3	102.5-122	51	Frazier, 1985 en Hirth, 1997
Karan (Arabia Saudita)	Índico	98	89.5-108.5	102	Miller, 1989 en Hirth, 1997
Karan, Jana, Juraid y Kurain (Arabia Saudita)	Índico	91.5 ± 4.60	-	1216	Pilcher, 2000
Isla Wan-An (Taiwán)	Pacífico occidental	103 ± 6.2	-	13	Chen y Cheng, 1995

^a Valor obtenido de las tortugas marcadas en la primera temporada muestreada.

^b Datos de dos temporadas por separado.

Sólo las tortugas verdes medidas en el Mediterráneo y en el Golfo Árabe son inferiores a las de Bioko (Tabla 1.7). En esta tabla y en las de las otras especies (Tablas 1.9, 1.10 y 1.11) sólo se han incluido los estudios que utilizaron la medida de longitud curva del caparazón como estimador de la talla de las tortugas. Sin embargo, convirtiendo los valores de longitud recta del caparazón de otros estudios en valores de longitud curva, según diversos factores de conversión propuestos en la literatura, vemos que también en la mayoría de las zonas de puesta las tallas medias de las tortugas verdes son mayores que las de las de Bioko.

La distribución de tallas de una población de tortugas marinas puede ser reflejo de diversos fenómenos que afectan a su conservación. Por ejemplo, las capturas de tortugas verdes en zonas de alimentación en Nicaragua han reducido la edad media de las tortugas nidificantes en la zona de puesta de Tortuguero (Costa Rica) (Carr y Carr, 1970). Bjørndal *et al.* (1985) afirman que el descenso significativo en la talla de las tortugas carey nidificantes en Tortuguero (Costa Rica) a lo largo de un periodo de 22 años sugiere inestabilidad en la población. En el caso de Bioko, la presión humana puede haber estado seleccionando a las tortugas verdes de menor tamaño mediante la captura de individuos de mayor talla en las playas de puesta. En la isla Pilão (Guinea-Bissau), donde también se capturan hembras nidificantes de esta especie de forma tradicional, Fortes *et al.* (1998) citan una distribución de tallas comparable a la registrada en Bioko (Tabla 1.7). Sin embargo, la distribución de tallas en una playa de puesta puede deberse también a fenómenos de maduración temprana de las tortugas provocados por la superpoblación en zonas de alimentación, entre otras causas. Por tanto, se necesitan estudios de tasas de crecimiento en zonas de alimentación para comprobar estas hipótesis. Las zonas de crecimiento y alimentación de las tortugas nacidas y nidificantes en Bioko no están claramente definidas, aunque este estudio incluye las primeras evidencias al respecto (ver capítulo 3). Si futuros estudios que dispongan de esta información detectan esta selección de tortugas de menor talla por causa directa del hombre, y si existe una relación negativa entre la talla de las tortugas y su rendimiento reproductivo, el stock de hembras nidificantes estaría doblemente amenazado por la captura de individuos en las playas y en las zonas de alimentación. En el capítulo 2 se tratará de nuevo este tema bajo la perspectiva del tamaño de puesta.

Por otra parte, al estudiar las tallas de las tortugas en relación a su aparición en la playa de puesta, observamos que las de mayor tamaño se presentan al principio de la temporada de puesta, cuando el número de puestas empieza a aumentar considerablemente.

En la Figura 1.9 se representa la dispersión de las LCCs medidas a todas las tortugas verdes nidificantes observadas en las playas en las dos temporadas. También se representa en esta figura la talla media y el Intervalo de Confianza al 95% de la distribución de tallas observada en cada mes de la temporada de puesta. En ambas representaciones se observa una tendencia descendente, al menos al principio de la temporada. Sin embargo, debido a que el marcaje no fue completo, estas representaciones incluyen medidas repetidas de tortugas sin identificar, por lo que no es posible comprobar estas tendencias estadísticamente con estos datos.

En la Figura 1.10 se representa la talla media y el intervalo de confianza al 95% de las tallas de las tortugas verdes marcadas en cada mes a lo largo de la temporada 1996-97. Como se puede apreciar, esta figura se aproxima bastante a la gráfica de talla media realizada con todos los datos de la temporada, incluyendo medidas repetidas (Figura 1.9). Es posible que algunas de las tortugas no se marcaran en su primera emergencia para anidar; sin embargo, el esfuerzo de marcaje al principio del muestreo fue intenso y, por tanto, es muy probable que las tortugas se marcaran en una de sus primeras puestas, al menos durante los meses de octubre a diciembre. Por esto, podemos asumir una asignación adecuada de las tortugas a los meses en que llegaron a anidar al sur de Bioko. Se encontraron diferencias significativas en la talla de estas tortugas entre los diferentes meses de la temporada (test de Kruskal-Wallis, $T= 19.17$, $p<0.005$). Una comparación *post hoc* (Conover, 1999) demostró diferencias significativas entre los meses de octubre y noviembre respecto a diciembre y enero, confirmando esta tendencia descendente al principio de la temporada.

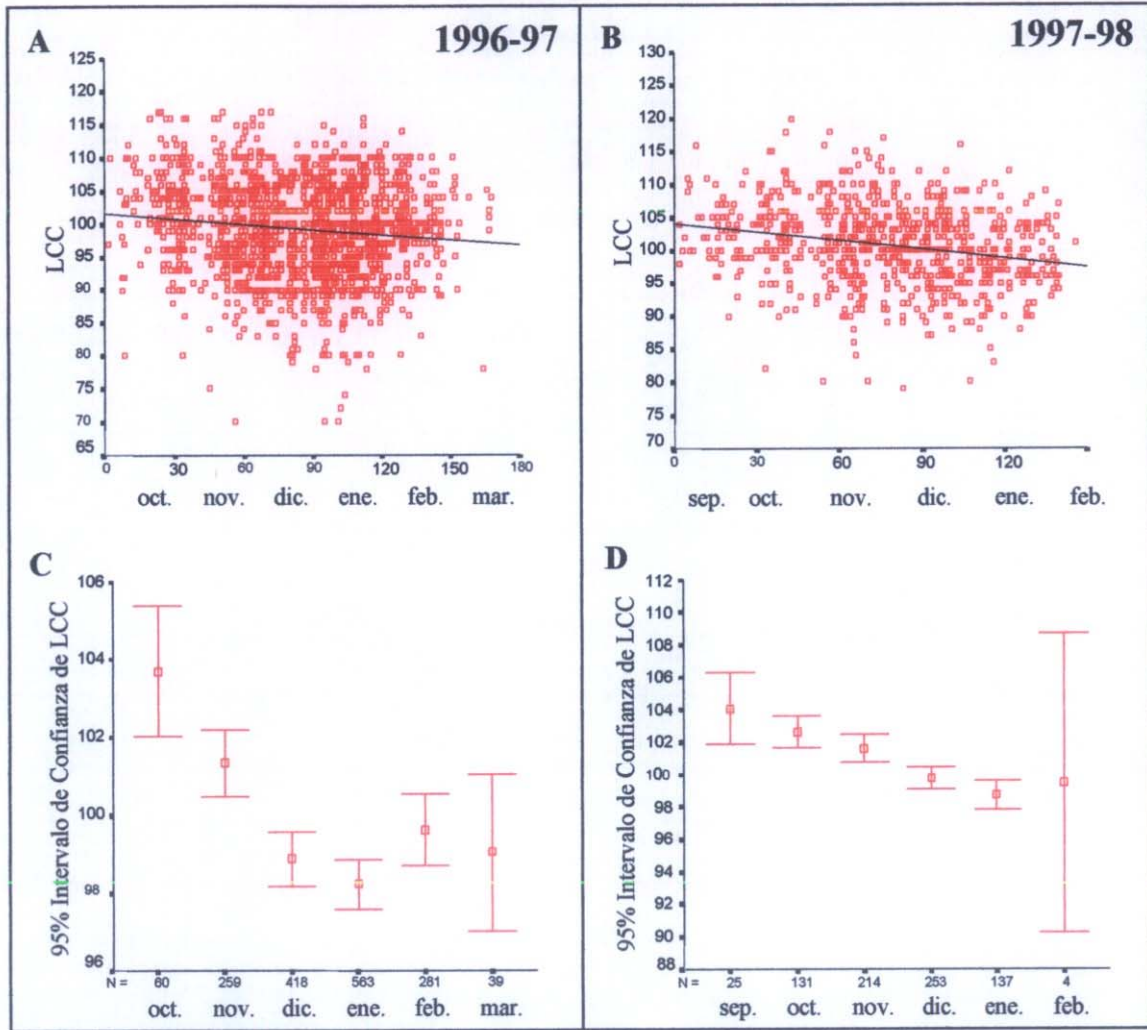


Figura 1.9. Tendencia de las tallas de las tortugas verdes que llegaron para nidificar en las playas del sur de Bioko en las dos temporadas de puesta muestreadas: 1996-97 y 1997-98. Se representa la talla de las tortugas aparecidas en cada día de muestreo para la temporada 1996-97 (A) y para la temporada 1997-98 (B) y la media y el intervalo de confianza al 95% de la talla de las tortugas por meses para la temporada 1996-97 (C) y para la temporada 1997-98 (D).

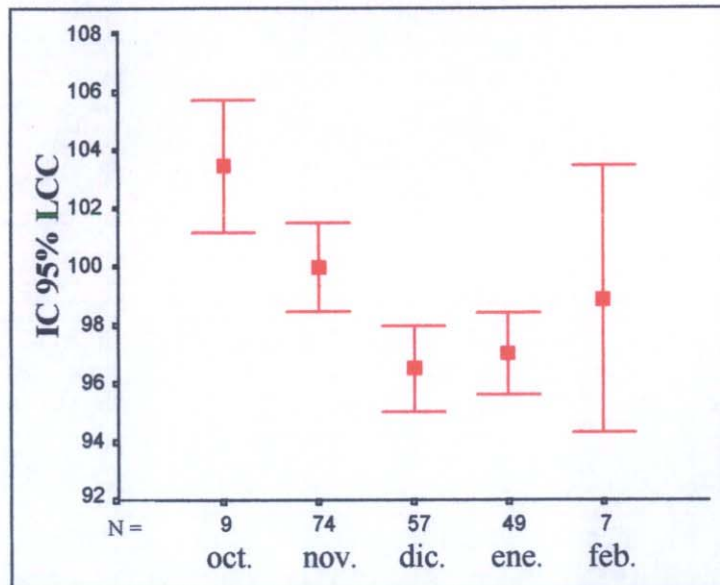


Figura 1.10. Media e intervalo de confianza al 95% de la distribución de tallas (LCC) de las tortugas verdes marcadas en la temporada 1996/1997 por meses en el sur de Bioko.

El estudio de la talla de las tortugas puede desvelar ciertas evidencias relacionadas con su conservación. Se han propuesto diferentes mecanismos (tales como improntas químicas o el uso de mapas mediante la detección de campos e intensidades magnéticas) mediante los cuales las tortugas marinas regresan a nidificar a las playas de puesta en las que nacieron (Owens *et al.*, 1982; Lohman *et al.*, 1997), especialmente las especies con elevada fidelidad de sitio de puesta como la tortuga verde (Hirth, 1997). Sin embargo, estos mecanismos pueden no ser totalmente efectivos y las tortugas pueden tener dificultades en detectar estos estímulos y no encontrar sus playas de puesta. Por otra parte, es posible que se dé un modelo de facilitación social por el cual las tortugas jóvenes encontrarían las playas de puesta siguiendo a las tortugas experimentadas, aprendiendo a reconocer los diferentes estímulos (químicos y de otros tipos) que les permitan recordar el camino en las siguientes temporadas de puesta (Owens *et al.*, 1982). Este aprendizaje debería continuarse en la zona de puesta para identificar con exactitud las playas donde deben nidificar. Si los estímulos no son suficientes, las tortugas principiantes pueden desviarse hacia otras playas o tardar más en encontrar las playas de destino, mientras que las que ya han anidado en temporadas anteriores han acumulado suficiente experiencia como para dirigirse directamente a estas playas sin error (Peare y Parker, 1996). Esto permitiría plantear la posibilidad de que las tortugas experimentadas lleguen antes a las playas de puesta. En Bioko no hubo

marcajes previos a este estudio que nos permitieran diferenciar a las tortugas experimentadas de las primerizas; aunque, esta posibilidad parece darse según los resultados del análisis realizado en este estudio sobre la tendencia de la talla de las tortugas nidificantes a lo largo de la temporada. Sin embargo, el hecho de que las tortugas de mayor talla lleguen antes a nidificar puede no significar que todas ellas sean expertas, es decir, mayores en edad. Sí se observa una diferencia de talla entre las tortugas primerizas y las expertas en otros estudios. Carr y Carr (1970) indicaron que las tortugas verdes con marca nidificantes en Tortuguero (Costa Rica) presentaron de media mayor talla que las no marcadas, explicando que las tortugas de talla grande no marcadas podían tratarse de individuos perdidos (no contabilizados) en temporadas anteriores. Pero existen diferencias entre las tortugas en cuanto a la talla en el momento de la adquisición de madurez sexual. Excesivas capturas de tortugas en áreas de forrajeo pueden provocar la adquisición temprana de la madurez sexual, al aumentar los recursos para las que quedan; por otra parte, la falta de recursos en estas áreas puede retrasarla, dando tortugas primerizas de talla grande (Carr y Carr, 1970). Si este fuera el caso, la llegada de las tortugas grandes en primer lugar podría deberse a explicaciones de tipo metabólico o locomotor (mayor velocidad y/o mayor capacidad de acumular reservas en las tortugas de mayor talla). Por esto, es conveniente repetir este análisis en temporadas en las que se cuente con marcaje previo, pudiendo distinguir con exactitud las tortugas primerizas de las expertas. En este análisis sería conveniente incluir el mes de septiembre, mes en el que las tortugas verdes nidifican en Bioko en cantidades ya importantes, como hemos comentado.

La tortuga verde ha sido y es capturada en las playas del sur de Bioko, antes y después de este estudio, sin discriminación de tamaño. Si las tortugas adultas son capturadas en las playas no podrán realizar sus puestas en temporadas futuras, pero es difícil saber cuántas veces nidificará una tortuga en el futuro, por lo que no se pueden estimar con precisión las pérdidas (incluso las económicas) que se ocasionan con cada captura (Mrosovsky, 1997). La talla de las tortugas, al menos en sus valores extremos dentro del rango observado, podría utilizarse como indicativo de la edad y de la cantidad de puestas que le quedan a una tortuga por hacer en diferentes temporadas en el resto de su vida. Los resultados del análisis de la distribución de tallas a lo largo de la temporada podrían utilizarse tanto para la evaluación del impacto de las capturas en la conservación de esta población de tortugas como, si se diera el caso, para su aplicación

a posibles planes de manejo del recurso, en cuanto a la recolección de huevos o en cuanto a la captura de ejemplares adultos.

1.3.4.2. *Biometrías II: comparación biométrica de las otras especies de tortugas marinas.*

No se apreciaron diferencias significativas en la talla de las tortugas de estas especies entre las dos temporadas, al menos entre las dos primeras, ya que solamente se midió una tortuga carey en la segunda temporada de muestreo (Tabla 1.8).

Tabla 1.8. Descriptores de la longitud curva del caparazón (LCC), la anchura curva del caparazón (ACC) y del ancho de huella de las especies *D. coriacea*, *L. olivacea* y *E. imbricata* nidificantes en el sur de Bioko en las dos temporadas muestreadas en Bioko.

Variable	N	media ± DT (cm)	rango	intervalo intercuartílico
<i>D. coriacea</i>				
1996-97 LCC	441	156.87 ± 15.39	130-200	145-166.5
ACC	339	114.43 ± 12.29	90-164	108-120
Ancho de huella	314	159.17 ± 19.68	118-221	145-170
1997-98 LCC	266	159.68 ± 14.08	130-209	150-169
ACC	266	113.53 ± 8.83	93-168	109-117
Ancho de huella	263	167.7 ± 18.74	128-220	154-180
Total LCC	707	157.93 ± 14.96	130-209	147-168
ACC	605	113.95 ± 10.92	90-168	108-118.25
Ancho de huella	577	163.06 ± 19.7	118-221	148-177
<i>L. olivacea</i>				
1996-97 LCC	21	72.17 ± 4.76	61-82 (86)	70.5-77.75
ACC	21	69.19 ± 6.1	60-78	63-74.5
Ancho de huella	21	71.32 ± 6.28	61-80	65-77
1997-98 LCC	9	71.13 ± 6.33	63-78 (88)	68-77
ACC	9	69 ± 6.93	60-78	61-76
Ancho de huella	9	76.14 ± 6.52	65-84	72-81
Total LCC	30	71.65 ± 6.42	61-82 (88)	68-78
ACC	30	69.1 ± 5.89	60-78	63.5-74.5
Ancho de huella	30	73.64 ± 6.77	61-84	65-78
<i>E. imbricata</i>				
1996-97 LCC	12	78.67 ± 5.84	71-91	72.5-82.25
ACC	12	67.17 ± 4.39	60-75	63-70
Ancho de huella	11	72.55 ± 9.04	64-90	64-80
1996-97 LCC	1	84	-	-
ACC	1	75	-	-
Ancho de huella	1	79	-	-
Total LCC	13	79.07 ± 5.78	71-91	73-83.5
ACC	13	67.77 ± 4.73	60-75	64-70.5
Ancho de huella	12	73.08 ± 8.82	64-90	64.25-79.75

La comparación de las tallas de las tortugas laúd medidas en Bioko con las de otras poblaciones es difícil, debido al uso de las medidas rectas de longitud y anchura del caparazón en la mayoría del estudio realizado sobre esta especie. Según la bibliografía consultada, no existen estudios en el Golfo de Guinea con tamaños muestrales suficientes como para comparar las tallas de tortugas laúd con las de las medidas en el sur de Bioko. Sin embargo, las tallas de tortugas medidas en países como Benin, São Tomé y Príncipe o Camerún están dentro del rango y son similares a las medias de las tallas registradas en el sur de Bioko (Fretey, 2001). Según los datos de la Tabla 1.9, las tortugas laúd del sur de Bioko son comparables en talla a las de zonas de puesta atlánticas; las cuales parecen ser mayores que las incluidas en el estudio realizado en la costa del Pacífico en Costa Rica, quizá debido a la mayor inestabilidad de las poblaciones de tortuga laúd del Pacífico.

Tabla 1.9. Comparación de las tallas de las hembras adultas de las especie *Dermochelys coriacea* (medidas a partir de la longitud curva del caparazón) en diferentes playas de puesta.

Localización	Océano	LCC media ± DT (cm)	rango	N	Referencia
Bioko	Atlántico	157.93 ± 14.96	130-209	707*	presente estudio
Gandoca (Costa Rica)	Atlántico (Caribe)	154.65 ± 2.12	105-205	1045*	Chacón-Chaverri, 1999
Tortuguero (Costa Rica)	Atlántico (Caribe)	152.8 ± 8.9	133-168	-	Campbell <i>et al.</i> , 1996, en Chacón- Chaverri, 1999
Saint Croix (Islas Virgenes)	Atlántico (Caribe)	152.8	131-177	-	McDonald <i>et al.</i> , 1993
Las Baulas (Costa Rica)	Pacífico oriental	147.57 ± 6.4	125-171	441	Steyermark <i>et al.</i> , 1996

*Datos de varias temporadas.

En la Tabla 1.10 se registra la talla media de 30 de las tortugas oliváceas medidas en Bioko. Además de éstas, se midieron otras dos tortugas de tallas superiores al máximo valor del rango dado (valores entre paréntesis en la Tabla 1.9). Debemos poner en duda la exactitud de las medidas de estas dos tortugas, observadas en la zona D, ya que en esta playa se descartaron las medidas de algunas tortugas por la imprecisión de algunos trabajadores urekanos. Sin embargo, aunque se decidió no incluirlas en los cálculos, estas medidas no son aberrantes, pues tortugas de tallas

similares a estos máximos se han encontrado en otras zonas del Golfo de Guinea (Fretey *et al* 2001). No obstante, y teniendo en cuenta el tamaño muestral empleado, se obtuvo un valor de media de la LCC superior a los de otras poblaciones de *L. olivacea* en otras partes del mundo. Las tallas de las tortugas oliváceas medidas en Bioko son comparables a las de otras poblaciones del golfo de Guinea (Camerún y São Tomé), y a las de las poblaciones de Surinam; sin embargo, parecen ser de mayor talla que las de las poblaciones del Pacífico (Tomás *et al.*, 2001b). Respecto a la tortuga carey, los escasos individuos observados, especialmente en la segunda temporada, limitan las comparaciones posibles de las medidas biométricas con las de las tortugas de otras poblaciones. Las tortugas medidas en Bioko se engloban dentro del rango de tallas registrado en diversas poblaciones del Atlántico, Pacífico e Índico (Tabla 1.11).

Tabla 1.10. Comparación de las tallas de las hembras adultas de las especie *Lepidochelys olivacea* (medidas a partir de la longitud curva del caparazón) en diferentes playas de puesta.

Localización	Océano	LCC media ± DT (cm)	rango	N	Referencia
Bioko	Atlántico	71.65 ± 6.42	61-82 (86, 88)	30	presente estudio
Camerún	Atlántico	70,86	64,5-82	29	Fretey, 1999a
São Tomé	Atlántico	68.93	62-86	277	Fretey <i>et al.</i> , 2001
Surinam	Atlántico	68,5	63-75	500	Reichart, 1993
Playa Naranjo (Costa Rica)	Pacífico oriental	65,2	57-72,5	53	Cornelius, 1976

Tabla 1.11. Comparación de las tallas de las hembras adultas de las especie *Eretmochelys imbricata* (medidas a partir de la longitud curva del caparazón) en diferentes playas de puesta.

Localización	Océano	LCC media ± DT (cm)	rango	N	Referencia
Bioko	Atlántico	79.07 ± 5.78	71-91	13	presente estudio
Bahia (Brasil)	Atlántico	97.4	86-110	34	Marcovaldi <i>et al.</i> , 1999
Golfo Árabe	Índico	71.2 ± 4.1	59-93	240	Pilcher, 1999
Sabah (Malasia)	Pacífico oriental	76 ± 6.01	59.7-98	431	Pilcher y Ali, 1999
Noreste de Australia	Pacífico oriental	81.6 ± 3.67	63.5-91.9	22	Limpus <i>et al.</i> , 1983

1.3.4.3. *Marcaje y recaptura.*

Se colocaron un total de 418 marcas en 240 tortugas pertenecientes a las cuatro especies nidificantes, incluyendo las cuatro marcas colocadas en la temporada previa al estudio y las utilizadas en las dos temporadas muestreadas. Se aplicó doble marcaje a 178 de estas tortugas, mientras que 62 fueron identificadas con una sola marca. Además, se registraron por “morfoidentificación” 25 tortugas de las especies *C. mydas* y *D. coriacea*. La Tabla 1.12 muestra el número de tortugas marcadas o identificadas y el número de recuperaciones de cada especie en cada una de las temporadas muestreadas.

Tabla 1.12. Número de tortugas marcadas e identificadas por heridas, marcas o epibiontes (morfoidentificación) y recuperaciones por temporada en las dos temporadas muestreadas en el sur de Bioko. Rec.: número de tortugas con al menos una recuperación después de su marcaje. % marcadas: porcentaje de tortugas marcadas de cada especie (morfoidentificadas no incluidas) respecto del total de tortugas marcadas (N= 241).

Especie	1996-97		1997-98				% marcadas
	marcadas	Rec.	marcadas	Rec.	morfoid.	Rec.	
<i>Chelonia mydas</i>	196	137	15	7	18	4	87.55
<i>Dermochelys coriacea</i>	17	13	5	2	7	1	9.13
<i>Lepidochelys olivacea</i>	4	0	1	0	0	0	2.07
<i>Eretmochelys imbricaria</i>	2	1	0	0	0	0	1.24

En las 131 tortugas verdes identificadas con doble marcaje y recuperadas en la primera temporada únicamente se observaron 6 pérdidas de una de las marcas puestas. La probabilidad de pérdida de una marca en esta temporada fue de 0.0224 (Intervalo de confianza 95%: ± 0.0183). La probabilidad de pérdida de las dos fue 0.00046. Esta baja probabilidad se comprobó por el hecho de que no se observó pérdida total del doble marcaje en ninguna tortuga verde en esta temporada. Tampoco se observaron pérdidas de marcas en la segunda temporada ni en las otras especies en la primera temporada. Las marcas de plástico presentan diversas ventajas frente a las metálicas, aunque, por otra parte, se enganchan más fácilmente en las redes de pesca (Gerosa, 1996). Una de estas ventajas es que se sujetan más firmemente; pero debido a las características de las empleadas en este estudio, el lugar de marcaje elegido para las tortugas verdes (entre escamas) parece más propenso a la pérdida que el lugar de marcaje recomendado para

las marcas metálicas, sobre las mismas escamas del borde posterior de la aleta (Gerosa, 1996). Sin embargo, la probabilidad de pérdida obtenida fue inferior a la de tortugas marcadas con marcas metálicas en otros estudios (ver Bjorndal *et al.* 1996). A pesar de los inconvenientes, las marcas utilizadas han demostrado ser suficientemente resistentes y eficaces para los objetivos de los estudios sobre la tortuga verde dentro de una temporada. Es más, la escasa pérdida de estas marcas ha quedado patente en las recuperaciones de estas tortugas en las playas de puesta y en otras zonas varios años después del marcaje (ver capítulo 3).

El éxito en la retención de las marcas depende de diversos factores, entre los que se encuentra la propia especie (Balazs, 1999). Mientras que las marcas plásticas se muestran efectivas para algunas especies (Van Dam y Diez, 1997; este estudio), no lo son tanto para la tortuga laúd, que las pierde con gran facilidad, como han citado otros autores (Eckert y Eckert, 1989; Girondot y Fretey, 1996). Sin embargo, es difícil evaluar si los agujeros que frecuentemente aparecen en las aletas de las hembras nidificantes de *D. coriacea* se deben a pérdidas de marcas (Eckert y Eckert, 1989). Por esto, y por la escasez de recuperaciones de las otras dos especies nidificantes en Bioko (*L. olivacea* y *E. imbricata*), solo podemos hacer una evaluación de la eficacia de las marcas utilizadas para la especie *C. mydas*. Este es el primer marcaje de tortugas marinas nidificantes realizado en la isla de Bioko. Posteriormente (noviembre de 1999) se marcaron siete tortugas verdes con otro tipo de marcas en las playas occidentales del área de estudio (A. Formia, com. pers.).

1.3.5. Intervalo entre puestas.

1.3.5.1. *Intervalo entre puestas: resultados.*

Las recuperaciones obtenidas de las tortugas verdes marcadas en la primera temporada nos dan la distribución de intervalos entre puestas, representada en la Figura 1.11. Esta distribución podría aproximarse a una bimodal, con dos rangos de intervalos más frecuentes: 10-14 y 22-26.

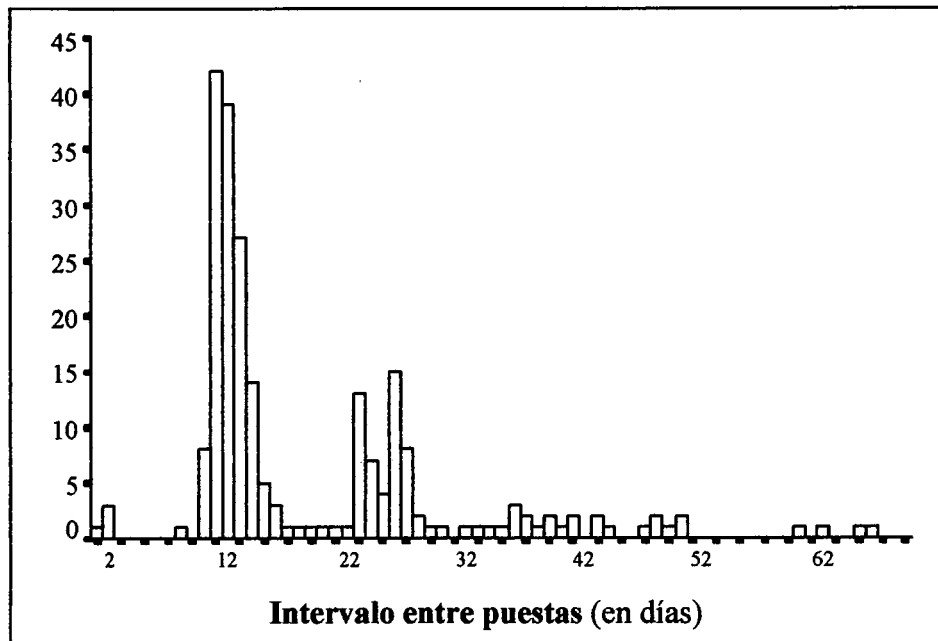


Figura 1.11. Distribución de frecuencias de los intervalos entre puestas de las tortugas verdes marcadas en la temporada 1996-97 registrados en esa misma temporada en las playas del sur de Bioko.

El valor de la media de esta distribución fue de 19 ± 11.5 días ($N= 228$). Sin embargo, no todos los intervalos se corresponden a intervalos entre dos puestas consecutivas. Los cuatro intervalos de uno y dos días se deben probablemente a tortugas que, por diversos motivos, interrumpieron la puesta de huevos, emergiendo en los días siguientes para finalizarla en la misma o en otra zona, como se ha citado en otras regiones (Mortimer y Carr, 1987; Mortimer y Portier, 1989; Pilcher y Al-Merghani, 2000). En Tortuguero (Costa Rica) el intervalo más corto entre puestas consecutivas observado es de 6 días (Bjorndal y Carr, 1989), valor que parece ser el mínimo registrado en la bibliografía (Hirth, 1997 y referencias incluidas). Miller (1997) afirma que intervalos inferiores a 6 días son fisiológicamente imposibles. Alvarado y Murphy (1999) proponen que en los estudios de *Chelonia mydas* deben desecharse los intervalos que excedan de 25 días para este cálculo, aduciendo que intervalos superiores a este número deben corresponder a más de dos puestas, no habiéndose registrado las intercaladas. La frecuencia de intervalos de 23 días puede señalar la separación entre lo que serían intervalos entre puestas consecutivas y los intervalos en los que ha habido una puesta intermedia no observada. Bjorndal y Carr (1989) afirman que el intervalo entre puestas normal para la tortuga verde en Tortuguero variaba entre seis y 19 días. En la mayoría de playas de puesta los intervalos máximos reportados no superan los 21 días

(Hirth, 1997). Le Gall *et al.* (1986) utilizan los intervalos de entre ocho y 19 días para calcular el intervalo medio entre puestas, basándose en su distribución de intervalos obtenida por recaptura de los individuos marcados. En general, este intervalo medio para la tortuga verde se estima entre 12 y 14 días (Hirth, 1997; referencias en Miller, 1997). Según esta información, y puesto que en nuestra zona de estudio muchos intervalos han sido de 10 y 11 días (dando opción a segundos intervalos de 20, 21 y 22 días), escogimos los intervalos de entre 8 y 19 días (inclusive) para calcular el intervalo medio, que fue de 12.3 ± 1.61 días (N= 142). Este valor es inferior a la media de los registrados en muchas poblaciones por todo el mundo (entorno a 13 días, referencias en Hirth, 1997). Este valor de 12.3 días fue el utilizado para estimar el número medio de nidos puestos por tortuga en la primera temporada del muestreo.

Respecto a las otras especies de tortugas marinas del sur de Bioko, en la temporada 1996/1997 se registraron 19 intervalos entre recuperaciones de tortugas laúd marcadas (media 23.3 ± 14.71 días, rango: 1-56). Alvarado y Murphy (1999) afirman que para calcular el intervalo medio entre puestas consecutivas para esta *D. coriacea* deben desecharse valores de intervalos entre puestas superiores a 18 días. Solo registramos cinco valores de intervalos inferiores a 18 días (descontando el único intervalo de 1 día registrado, cuya explicación es similar a la dada en los intervalos de uno y dos días en la especie *C. mydas*). El intervalo medio calculado a partir de estos cinco intervalos fue de 10.2 ± 1.1 días (rango: 9-12). En la siguiente temporada sólo se registraron 3 recuperaciones de tortugas laúd identificadas (Tabla 1.12), todas superiores a 18 días de intervalo. A pesar de los escasos datos de recuperaciones que obtuvimos de tortuga laúd, el valor de intervalo medio entre puestas es muy similar a los registrados en otras zonas: 9-10 (Chua y Furtado, 1988); 6-15, moda 9-10 (Girondot y Fretey, 1996); 9.3-9.4 (Steyermark *et al.*, 1996); 10.33 (Pritchard, 1971). El único intervalo entre dos puestas consecutivas registrado para tortugas carey marcadas en este estudio fue de 16 días. No hubieron recuperaciones de las pocas tortugas de *Lepidochelys olivacea* marcadas.

1.3.5.2. *Variación del intervalo entre puestas de la tortuga verde.*

Puesto que el marcaje se realizó de forma intensiva únicamente para la tortuga verde en la temporada 1996-97, los estudios realizados en este tema se han restringido a esta especie. En el presente apartado, analizamos si existe alguna variación del intervalo de puesta con la talla de las tortugas o con la evolución de los factores ambientales y la climatología a lo largo de la temporada de puesta.

Variación en función de la talla

Se observaron tres o más puestas consecutivas en 13 tortugas verdes (Tabla 1.13). En esta tabla se registra el valor promedio de las medias de los intervalos de cada tortuga.

Tabla 1.13. Número de días entre puestas consecutivas de las tortugas verdes marcadas en la temporada 1996-97 en el sur de Bioko para las que se registraron tres ó más intervalos reales entre puestas. Se muestra también el intervalo medio entre puestas consecutivas y la desviación típica (DT).

nº marca	LCC (cm.)	1 ^{er} interv.	2 ^o interv.	3 ^{er} interv.	4 ^o interv.	media ± DT	zonas visitadas
109-110	105	14	11	11	-	12± 1.73	A
150-151	106	-	11	11	12	11.33± 0.58	A
158-159	96	13	12	12	-	12.33± 0.58	A
184-185	95	13	11	14	-	12.67± 1.53	A
236-237	97.5	12	14	-	12*	12.67± 1.15	A, B
					(6 ^o int.)		
292-293	95	13	19	11	11	13.5± 3.79	A, B, D
296-297	90	12	11	12	-	11.67± 0.58	A
321-322	90	10	11	11	-	10.67± 0.58	A
315-316	92	13	13	-	15	13.68± 1.15	A, B
318-319	101	12	12	12	-	12± 0	A
324-325	97	12	11	11	11	11.25± 0.5	A
428	102	10	11	11	-	10.68± 0.58	A
432	98	10	12	13	-	11.67± 1.15	A, B
Media	97.26	12	12.23	11.73	12.25	12.01	-
± DT	± 5.15	± 1.35	± 2.24	± 1.01	± 1.89	± 0.95	-

* Este valor representa el intervalo entre la 6ª y la 7ª puestas realizadas por esta tortuga en esta temporada de puesta.

Solamente una de estas 13 tortugas presentó una desviación típica superior a 2 días. Esta tortuga fue la única que visitó una playa alejada para realizar una de sus puestas. El resto visitó o realizó sus puestas siempre en la misma playa o en la playa contigua. El intervalo medio extraído de los intervalos medios de estas 13 tortugas (Tabla 1.13) es bastante similar al estimado para toda la población (con los intervalos de entre ocho y 19 días). Si bien el número de tortugas analizadas es reducido para extraer conclusiones precisas, no se ha observado relación entre la talla de las tortugas y la duración media de sus intervalos entre puestas ($r = -0.240$; $p = 0.240$). De cualquier manera, se podría calcular el intervalo medio entre puestas utilizando solamente las primeras recuperaciones de las tortugas marcadas (que estén entre ocho y 19 días) para evitar cualquier influencia de un posible componente individual. Este intervalo es de 12.6 ± 1.53 días ($N = 71$). Puesto que la variación sigue siendo reducida, y ya que se recomienda utilizar un tamaño muestral superior a 100 para el cálculo del intervalo medio entre puestas (Alvarado y Murphy, 1999), mantendremos el valor de 12.3 días como intervalo medio para la estimación del número de hembras nidificantes.

Variación en función de la temperatura

En la temporada 1996-97, observamos una ligera tendencia a la disminución del intervalo entre puestas a lo largo de la temporada, desde noviembre hasta enero, siendo dicho descenso más acusado en el mes de febrero (Figura 1.12), este descenso acusado coinciden con la disminución en las lluvias y el consiguiente aumento de temperatura del agua en este mes (Figura 1.13). Realizando el análisis estadístico con todas las tortugas de las que se han registrado intervalos de entre ocho y 19 días dicha tendencia no resulta significativa (test de Meddis $Z = 1.19$, $p > 0.05$). Sin embargo, muchas de estas tortugas han presentado intervalos registrados en uno solo de los meses. Puesto que dicho test estadístico compara los intervalos de unos meses con los de otros se ha repetido el análisis con las 20 tortugas con intervalos de puesta consecutivos registrados en diferentes meses, encontrándose en este caso una tendencia descendente significativa (test de Meddis $Z = -3.61$, $p < 0.001$).

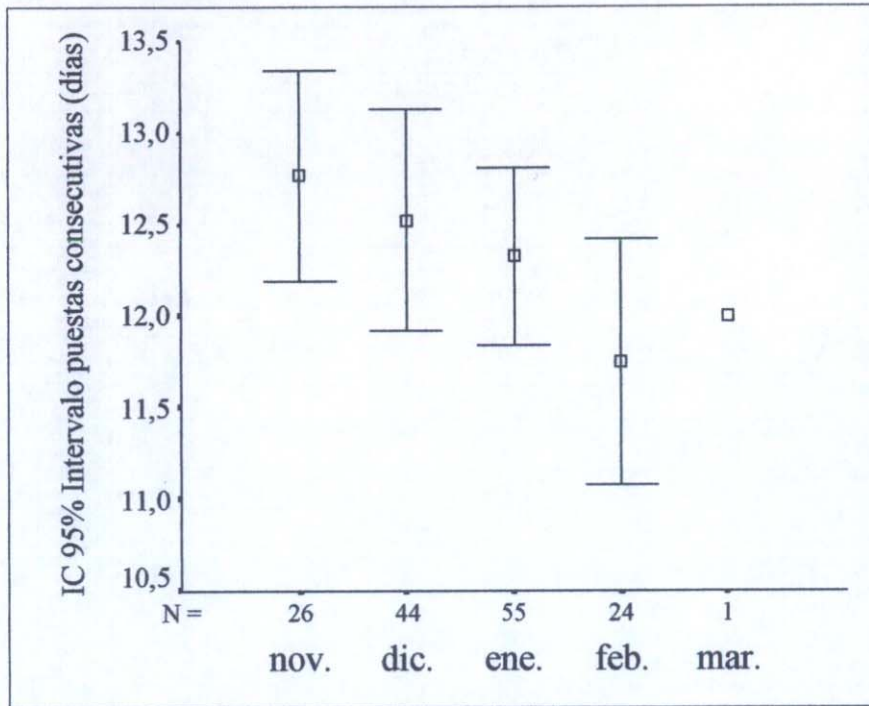


Figura 1.12. Media e intervalo de confianza al 95% de los intervalos entre puestas consecutivas realizadas por las tortugas verdes marcadas y recuperadas por meses para la temporada de puesta de 1996-97.

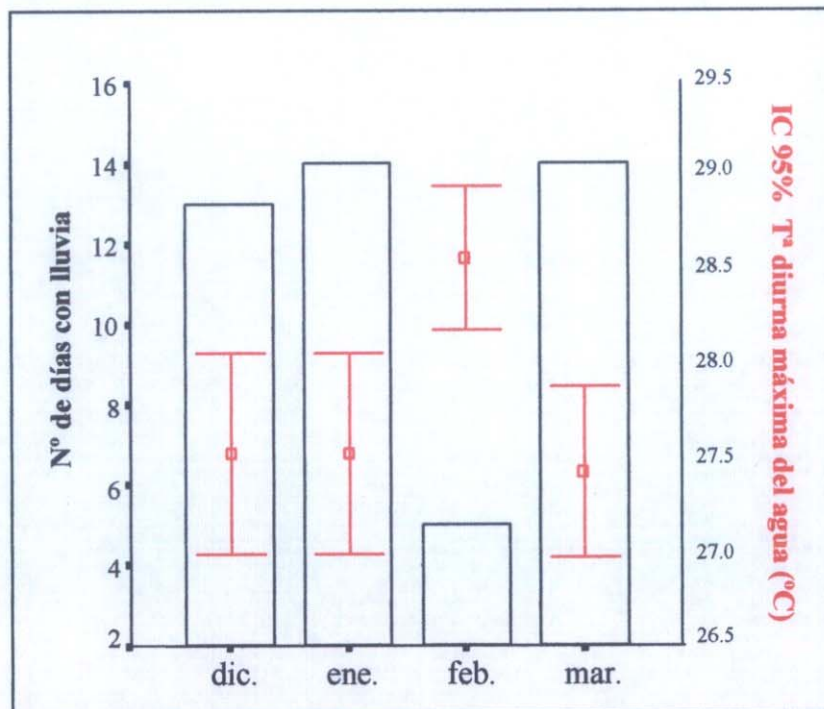


Figura 1.13. Número de días con lluvia por mes y media e intervalo de confianza al 95% de la temperatura media diurna del agua de mar medida en la zona A.

Además, se encontraron correlaciones negativas significativas entre la duración de cada intervalo y la media y la mediana de la temperatura diurna del agua durante los días del intervalo (intervalo vs. media de temperatura: $R_s = -0.212$, $p = 0.02$; intervalo vs. mediana de temperatura: $R_s = -0.194$, $p = 0.04$). Los bajos índices de correlación y el hecho de utilizar las temperaturas medidas en la orilla de una de las playas invitan a realizar nuevos estudios para obtener resultados más precisos. De cualquier manera, con nuestros datos, sí observamos cierta tendencia a la disminución del intervalo entre puestas con la temperatura del agua (Figura 1.14). Esta tendencia es similar a la tendencia observada por meses (Figura 1.12). Como se ha comentado, la estación seca se retrasa en el sur de la isla debido a la gran cantidad de lluvia en la zona. Aunque en esta primera temporada no se recogieron datos de cantidad de lluvia, sí se observó una paulatina disminución de lluvias desde octubre hasta enero. En febrero, el número de días de lluvia y el tiempo diario de lluvia se redujo drásticamente, incluyendo un periodo de 15 días consecutivos sin llover en este mes. Este descenso de lluvias, junto al aumento de la temperatura del agua (Figura 1.13), pudo influir significativamente en la tendencia descendente del intervalo entre puestas en dicho mes.

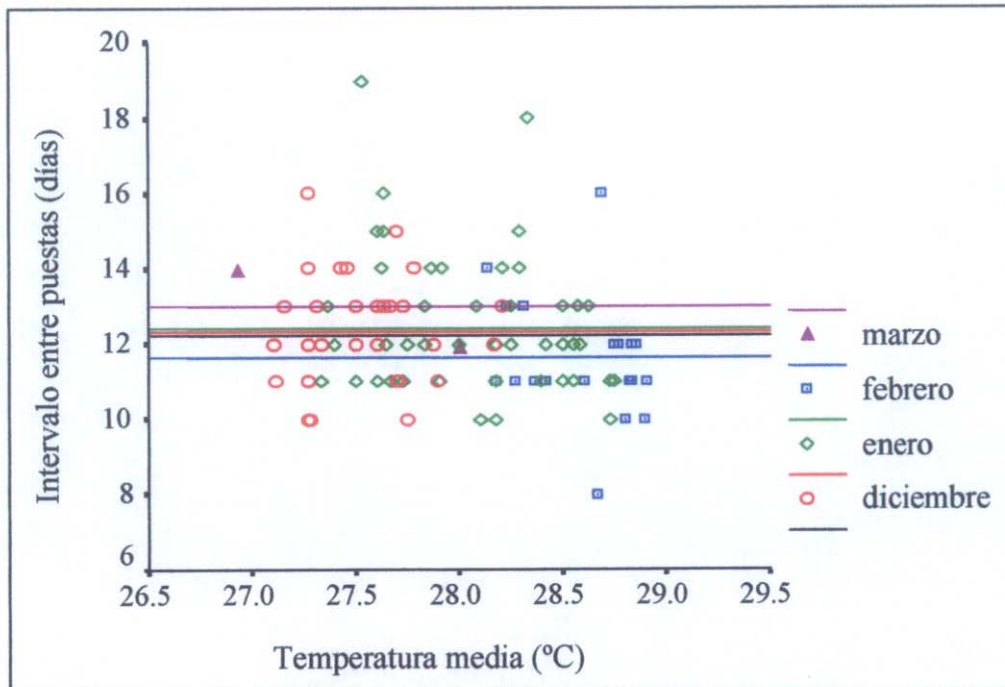


Figura 1.14. Relación entre el intervalo entre puestas consecutivas de tortuga verde y la temperatura media del agua registrada en cada intervalo en la zona A del área de estudio. Los iconos representan los valores de cada intervalo diferenciados por meses (ver leyenda) y las líneas, con sus correspondientes colores, las medias también por meses de estos intervalos.

En playas de Japón, Sato *et al.* (1998) encuentran una disminución en el intervalo entre puestas con el incremento de la temperatura corporal, el cual está regulado en parte por el incremento de la temperatura del agua. Las altas temperaturas pueden incrementar el metabolismo y, por tanto, acelerar la maduración de los huevos (Broderick y Godley, 1996). Sato *et al.* (1998) proponen que el intervalo entre puestas en *C. caretta* y *C. mydas* puede exceder de 21 días cuando experimentan temperaturas del agua de 22 °C, o cuando su temperatura corporal alcanza los 23°C. En la playa de Moraca-Tudela (zona A) el mínimo de temperatura nocturna del agua del mar registrado fue de 24°C. Este hecho apoyó la utilización de los intervalos inferiores a 20 días para el cálculo del intervalo medio entre puestas, y también para explorar estas tendencias.

Pilcher (2000) sugiere una reducción gradual del intervalo entre puestas regulada por mecanismos fisiológicos más que por procesos térmicos en poblaciones nidificantes de tortuga verde del Golfo Árabe. También se ha citado en otras zonas que el primer intervalo entre puestas es significativamente más largo que los siguientes (Pilcher y Al-Merghani, 2000). En las tortugas analizadas en la Tabla 1.13 no parece observarse ninguna de estas posibilidades.

Otro factor puede afectar a la duración del intervalo entre puestas: Girondot y Fretey (1996) proponen cierto ajuste de los intervalos entre puestas a las fases lunares, en concreto a las de luna llena y nueva, lo cual puede afectar a la duración de los intervalos, modificando la acción o el efecto de los factores previamente analizado en este apartado.

En resumen, parece que las variaciones de temperatura y la estacionalidad (es decir, el mes en el que tengan lugar las puestas) afectan a la duración del intervalo entre puestas para las tortugas verdes del sur de Bioko de forma significativa. Sin embargo, debido a la escasa variación registrada en los intervalos de cada una de las 13 tortugas reflejadas en la Tabla 1.13, y a lo señalado por Pilcher (2000) y Pilcher y Al-Merghani (2000), no podemos descartar que exista cierto componente individual o específico, regulado fisiológicamente, que contribuya a explicar la variación en el intervalo entre puestas para esta especie. Futuros estudios en este tema deberían contemplar éste y otros factores, como las fases lunares.

1.3.6. Estimaciones del número de hembras nidificantes de las cuatro especies de tortugas marinas en el sur de Bioko.

En la Tabla 1.14 vemos los resultados de las visitas de hembras adultas para nidificar y de nidos registrados en las dos temporadas de muestreo para cada especie. Los muestreos realizados confirmaron que la especie más abundante en el sur de Bioko fue *C. mydas*. La importancia de estas playas como zonas de puesta de dicha especie ha sido infravalorada en el pasado (ver Hirth, 1997) y es, en gran medida, desconocida. En esta área también es abundante la especie: *D. coriacea*. Las poblaciones de hembras de las otras dos especies nidificantes en el sur de Bioko (*L. olivacea* y *E. imbricata*) son muy reducidas, según los números de emergencias y nidos registrados (Tabla 1.14). Los resultados obtenidos parecen confirmar que las playas del sur de la isla de Bioko constituyen una de las zonas de puesta más importante de todo el Golfo de Guinea según el número de especies nidificantes y el número de nidos.

Tabla 1.14. Número de visitas totales (exitosas y no exitosas) y número de nidos de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko y sus porcentajes (%) respecto a los totales en las dos temporadas muestreadas.

Especie	1996-97				1997-98			
	visitas	%	nidos	%	visitas	%	nidos	%
<i>C. mydas</i>	3422	73.51	1681	64.26	2613	62.63	1255	49.92
<i>D. coriacea</i>	1109	23.83	858	32.8	1447	34.68	1172	46.62
<i>L. olivacea</i>	83	1.78	57	2.18	108	2.59	84	3.34
<i>E. imbricata</i>	41	0.88	20	0.76	4	0.1	3	0.12

1.3.6.1. Tortuga verde.

El número medio de nidos por tortuga (n_t) para *C. mydas* en la temporada 1996/1997 fue de 3.03 ± 1.82 ($N=196$). En la primera temporada muestreada, el mayor tiempo de permanencia registrado fue de 85 días (tortuga 327-328), lo que supondría la puesta de ocho nidos por esta tortuga hembra. El tiempo medio de permanencia calculado para las tortugas con tres ó más puestas fue de 42 días (41.85 ± 15.45 , $N=108$, rango: 21-85). Las tortugas verdes pueden realizar entre dos y 10 puestas por

temporada (Erhart, 1982). Puede que algunas tortugas verdes realicen menos de dos o tres puestas en una temporada (referencias en Hirth, 1997). Sin embargo, en la mayoría de los casos esto se puede explicar por varias causas: (1) por que la tortuga fue marcada en una de sus últimas puestas en la temporada, (2) por una cobertura de las playas no adecuada que hizo disminuir el número de recuperaciones, (3) por una posible muerte de la tortuga durante el periodo de muestreo. El promedio de n_t obtenido es bastante próximo al promedio calculado por Hirth (1997) para un total de 21 colonias de tortugas verdes nidificantes en diferentes partes del mundo. Nuestro valor medio es aproximadamente el mismo que el estimado en la isla Ascensión (una de las zonas de puesta más importantes para esta especie en el Atlántico Sur) (Mortimer y Carr, 1987). También Broderick *et al.* (2003) citan un valor promedio de número de puestas por tortuga y por temporada similar en tortugas verdes nidificantes de Chipre (n° de puestas = 3 ± 1.4 , $N=97$).

El número de nidos puestos por tortuga en una temporada también puede calcularse contando las veces que se ha observado a cada tortuga marcada poniendo huevos y añadiendo los nidos no observados, es decir, rellenando los "huecos" de los intervalos de anidación cuyo número de días es múltiplo del intervalo medio (24-25, 36-37, etc.) (Alvarado y Murphy, 1999). Estos huecos se pueden rellenar utilizando el intervalo medio calculado por las recapturas o también teniendo en cuenta las variaciones del intervalo entre puestas, en nuestro caso variaciones debidas a la propia tortuga o variaciones por cambios en la temperatura del agua. Realizando esta operación obtenemos la distribución de nidos por tortuga para las tortugas verdes marcadas que se refleja en la Figura 1.15. Esta distribución nos da una media de 2.99 ± 1.82 (rango: 1-8).

El porcentaje de días muestreados a lo largo de la temporada, alrededor del 95% en todas las playas, y el hecho de contar los nidos puestos en los días no muestreados hacen que el número de nidos registrados (1681) en esta temporada sea muy próximo al total real. Es probable que algunas de las tortugas verdes hayan realizado puestas en la pequeña playa inaccesible para el hombre al oeste de la punta oscura (ver Figura I.3), ya que en dos ocasiones se han observado desde el mar rastros de emergencias de tortugas en dicha playa. Sin embargo, debido a sus reducidas dimensiones y a los pocos rastros observados en ella, estos nidos constituyen probablemente una mínima proporción del total de nidos puestos en el sur de Bioko.

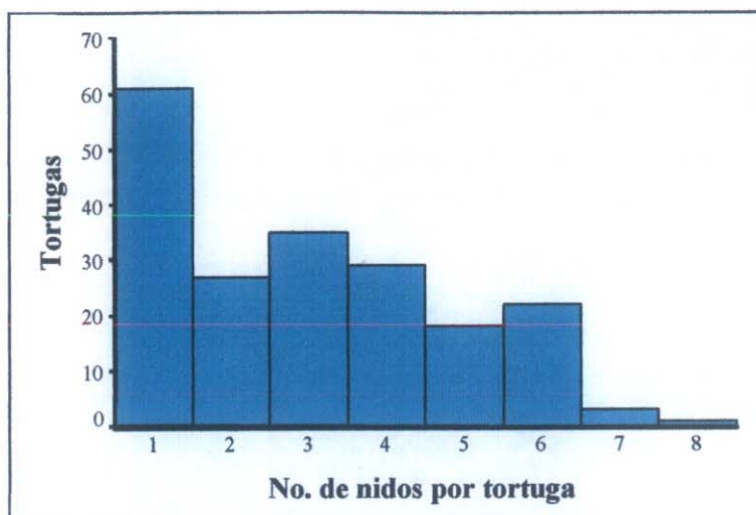


Figura 1.15. Frecuencias de los números de nidos asignados a las tortugas verdes marcadas según sus avistamientos, tiempo de permanencia, intervalo medio entre puestas consecutivas y las posibles variaciones de dichos intervalos.

Utilizando el primer valor calculado de número medio de nidos por tortuga obtenemos una estimación de $T = 555$ tortugas verdes nidificando en la temporada 1996-97. Puesto que la varianza de la estimación de T es la suma de las varianzas de los factores implicados (asumiendo independencia entre ellos) (Gerrodette y Taylor, 1999), y puesto que asumimos el número de nidos contabilizados como el total, utilizamos la desviación típica del promedio de n_i para dar un rango estimado de entre 256 y menos de 1681 tortugas verdes en la temporada 1996-97. Utilizando el segundo cálculo del número medio de nidos por tortuga obtenemos una estimación de 562 tortugas. Vemos que ambos métodos aportan valores de estimación de número de hembras nidificantes muy similares, por lo que la utilización del intervalo medio entre puestas para dicha estimación parece adecuada. Estas estimaciones suponen la primera evaluación precisa de las hembras nidificantes de tortuga verde en esta área de puesta. A pesar del rango estimado, estos resultados reflejan la importancia del sur de Bioko como área de puesta para la especie *C. mydas*. De hecho, el número de nidos contabilizados triplica al citado con anterioridad (Hirth, 1997). El número de hembras nidificantes estimado en la temporada 1996-97 sitúa a la isla de Bioko como la zona de puesta de tortuga verde más importante en el Golfo de Guinea, y la segunda más importante en la costa atlántica africana después de la existente en el archipiélago de Bijagós, Guinea Bissau (Fortes *et al.*, 1998; Catry *et al.*, 2002). El número de nidos y la población estimada de tortugas

verdes nidificantes en el sur de Bioko es equivalente al número estimado de nidos y de hembras nidificantes de todo el Mediterráneo (Groombridge, 1990; Kasparek *et al.*, 2001; Broderick *et al.*, 2002).

Utilizando el primer valor calculado de promedio de nidos por tortuga y su desviación típica obtenidos en la temporada 1996-97, estimamos que en la temporada 1997-98 anidaron 414 tortugas verdes en Bioko. Sin embargo, hay que tomar con precaución esta estimación. Diferencias en la capacidad reproductiva de las tortugas, debidas a la variabilidad en la acumulación de energía (especialmente en las áreas de alimentación), pueden traducirse en cambios en el número de huevos por nido o en el número de nidos por temporada (Chua y Furtado, 1988; Steyermark, *et al.*, 1996); por lo que la estimación puede ser menos precisa al utilizar un valor estimado en la primera temporada. Con todo, la diferencia en el número de hembras nidificantes estimadas y en el número de nidos registrados entre ambas temporadas puede ser reflejo de la fluctuación debida a la irregularidad en el intervalo entre temporadas de puesta de cada tortuga, ya que en la mayoría de los casos las tortugas verdes regresan a nidificar en periodos de dos o más años (Hirth, 1997). Sólo en algunos casos se han registrado periodos de puesta inferiores (Pilcher, 2000; Pilcher y Basintal, 2000). Esta periodicidad depende, en general, de la acumulación de reservas en las áreas de alimentación (Miller, 1997).

1.3.6.2. *Tortuga laúd.*

De las recuperaciones de las tortugas laúd marcadas se obtuvo un promedio de nidos por tortuga de 3.76 ± 2.02 (rango: 1-7, N= 17). Este valor está muy alejado de los observados en otras partes del mundo: 7.52 en Fretey y Girondot (1989); de 5.8 a 7.5 (según temporadas) en Tucker y Frazer (1991); 5.1 (rango: 1-12) en Steyermark *et al.*, (1996) y de 6.4 a 7.9 (según temporadas) en Reina *et al.* (2002). Este último trabajo cita una frecuencia observada máxima de 13 puestas y una frecuencia estimada máxima de 14 en una misma temporada de puesta. El número de tortugas que empleamos para este cálculo no es suficiente para realizar una adecuada estimación (Alvarado y Murphy, 1999) y el uso de este promedio supondría una sobreestimación de la población. *D. coriacea* parece presentar menor fidelidad de playa que otras especies de tortugas marinas, como hemos comentado, pudiendo realizar sus puestas en diferentes áreas

(Chacón-Chaverri, 1999; Dutton *et al.*, 1999); en nuestro caso, la isla de Príncipe, la costa continental de Guinea Ecuatorial, Camerún o incluso el norte de Gabón. Por lo tanto, no parece adecuado utilizar el marcaje para evaluar las poblaciones de tortugas laúd nidificantes en el sur de Bioko, salvo que se realice de forma intensiva y sistemática a lo largo de toda la temporada, y se coordine con programas de marcaje en las otras playas de puesta de la misma zona geográfica. De cualquier manera, aplicando el mismo método de estimación que para la tortuga verde, utilizando los valores máximo y mínimo de promedio de nidos por tortuga extraídos de la bibliografía citada, obtenemos un rango de entre 114 y 168 tortugas laúd para la primera temporada y de entre 156 y 230 para la segunda.

Al igual que en la anterior especie, la diferencia reflejada en las estimaciones realizadas en las dos temporadas puede deberse a la variabilidad en la periodicidad entre temporadas de puesta. Esta especie posee un índice de retorno para nidificar inferior al de la tortuga verde (Miller, 1997) y la nidificación en temporadas consecutivas es más común, siempre que se hayan dado buenas condiciones de alimentación en el periodo entre temporadas de puesta (Girondot y Fretey, 1996; Chevalier y Girondot, 1998; Chacón-Chiverri, 1999).

Los muestreos más recientes (entre noviembre 2000 y abril 2001) mostraron un incremento considerable en el número de nidos de esta especie (alrededor de 5000 en toda el área de estudio, Masá Ntóngono *et al.*, 2003), por lo que quizá el sur de Bioko sea un área de puesta más importante para *D. coriacea* de lo que reflejan los datos del presente estudio.

1.3.6.3. *Tortuga olivácea*.

Esta especie realiza concentraciones masivas (*arribadas*) de miles de hembras nidificantes en un mismo momento en playas de puesta de determinadas localizaciones geográficas, aunque también nidifica de forma solitaria y en menor número en muchas playas por todo el mundo (Gates *et al.*, 1996). Este último parece ser el caso de las *L. olivacea* nidificantes en Bioko. Se encontraron diferencias en los parámetros de reproducción (número de nidos por temporada) entre las tortugas que realizan sus puestas en solitario y las que forman parte de estas concentraciones. Para las de puestas

solitarias se han registrado dos nidos por temporada (en ocasiones tres) (Kalb, 1999), mientras que en las arribadas se registra un único nido por tortuga (Valverde *et al.*, 1998). Utilizando los valores de dos y tres nidos por tortuga, podemos estimar que en Bioko nidificaron entre 19 y 29 *L. olivacea* en la temporada 1996/1997 y entre 28 y 43 la temporada 1997-98. No existen datos previos de estimación de tortugas nidificantes y hay poca información sobre esta especie en la isla de Bioko (Castroviejo *et al.*, 1994), por lo que no sabemos si el número actual de tortugas se debe a una regresión de esta especie en la zona o a una colonización más o menos reciente desde otra área de puesta.

1.3.6.4. *Tortuga carey*.

Debido al escaso número de tortugas marcadas, con nuestros datos fue imposible realizar cualquier tipo de estimación del número de nidos puestos por tortuga. En muestreos a largo plazo en otras zonas, otros autores aportan diversos valores de número de nidos por tortuga por temporada. Richardson *et al.* (1999) en Antigua (Caribe), Mortimer y Bresson (1999) en las islas Seychelles y Dobbs *et al.* (1999) en el norte de Australia aportan valores de hasta seis puestas por temporada. Aunque las medias dadas por unos y por otros difieren bastante (4.5, 3.6 y 2.5 respectivamente), dando los dos primeros como moda cinco puestas. Limpus *et al.* (1983), también en Australia, dan un valor medio de tres nidos por tortuga. Valores menores aportados en otras localizaciones han sido: 2.7 en Malasia (Pilcher y Ali, 1999), aunque este trabajo da el máximo valor de nidos por tortuga (8), 2.2 (1-3) en el Golfo Pérsico (Pilcher, 1999), 2-4 en Tortuguero (Bjorndal *et al.*, 1985) y el mínimo 1.78 (1-4) en Yucatán (Zambrano y Rodríguez, 1995). Estimamos que entre 4 y 10 tortugas carey visitaron las playas del área de estudio durante la primera temporada basándonos en un rango de dos a cinco nidos por tortuga, establecido éste según los artículos de Richardson *et al.* (1999) y Mortimer y Bresson (1999) y los demás artículos que dan valores medios próximos a 2.

En la segunda temporada sólo se registraron cuatro visitas y tres nidos de esta especie. Dos de estos nidos fueron puestos probablemente por la misma tortuga, ya que, a pesar de no estar marcada coincidían sus medidas de LCC y ACC. Además, los dos nidos se pusieron con un intervalo de 16 días y muy próximos uno de otro en la zona A. De las otras dos emergencias sólo se registraron los rastros en la arena. Puesto que estas

dos se produjeron en la zona *B* y entre la segunda subida de la tortuga observada en la zona *A* y la primera visita de éstas transcurrieron seis días, es probable que las visitas en la zona *B* se deban, al menos, a otra tortuga distinta.

Nuestros datos apoyan la afirmación de Dobbs *et al.* (1999) de que esta especie, contrariamente a las otras, anida con baja densidad, es decir, pocos individuos por isla (o playa de puesta). La tortuga carey realiza sus puestas geográficamente de forma más dispersa que otras especies de tortugas marinas (Dobbs *et al.*, 1999), y su estacionalidad (intervalos entre temporadas de puesta) es más irregular. Por tanto, la información sobre estimaciones poblacionales obtenida, y aplicable, de estudios intensivos en determinadas áreas de puesta es bastante reducida (Bjorndal *et al.*, 1985).

1.3.7. Evaluación y aplicabilidad de los resultados de las estimaciones poblacionales.

Antes de estimar una población de tortugas marinas en una zona de puesta es necesario saber si constituyen ellas mismas una población o si forman parte de otra mayor (Gerrodette y Taylor, 1999). El sur de Bioko parece ser una zona de puesta para una única población de tortuga verde. Esta especie es la que presenta mayor fidelidad de playa de puesta entre las tortugas marinas (Hirth, 1997), por lo es más probable que sus poblaciones se mantengan aisladas unas de otras. Sin embargo, en cada población hay un número de individuos que presentan menor fidelidad de playa, y que serían los responsables de las colonizaciones de otras áreas de puesta (Owens *et al.*, 1982). Se necesita de un marcaje masivo en el área de puesta y un seguimiento de posibles recuperaciones en otros países del golfo de Guinea para corroborar que las tortugas verdes del sur de Bioko no anidan en otras playas de puesta. Actualmente, se están desarrollando análisis genéticos de dicha especie en el golfo de Guinea con marcadores moleculares que parecen confirmar la independencia de esta zona de puesta respecto de otras cercanas (Formia, 2002). Respecto a las otras especies de esta isla, debido al escaso marcaje realizado sobre ellas y a su menor fidelidad de playa (especialmente de la tortuga laúd), no podemos afirmar en qué medida constituyen o no stocks independientes de otras poblaciones nidificantes.

Debido al complejo ciclo de vida que presentan estas especies, es difícil llegar a calcular con precisión la abundancia absoluta de una población de tortugas marinas. Para ello se necesita información que no siempre es fácil o posible obtener, como la proporción de sexos (Gerrodette y Taylor, 1999). Puesto que este estudio se ha realizado sobre una zona no muestreada previamente, se desconoce la proporción de hembras adultas respecto del total. Por ello, la estimación se ha realizado exclusivamente sobre la población de hembras nidificantes. La estimación de éstas puede ser un buen índice de abundancia relativa, útil para detectar tendencias de las poblaciones a lo largo del tiempo (Gerrodette y Taylor, 1999). La precisión de dicha estimación y la metodología empleada en ella deben de evaluarse para analizar la aplicabilidad de los resultados obtenidos a planes de manejo y conservación. Barata (1998) establece una relación entre el tamaño de la población estimado (T) y la probabilidad (p) de observar una puesta que está siendo realizada por cualquier tortuga identificada en una temporada de puesta (Figura 1.16). El valor de p se estima a partir de la siguiente fórmula:

$$\hat{p} = \frac{N_0}{N}$$

Donde N_0 es el número de puestas realizadas por las tortugas marcadas y que han sido observadas *in situ* por los equipos de muestreo (357 en el presente estudio); y N es el número total de nidos puestos a lo largo de la temporada (1681). Substituyendo estos valores en la fórmula obtenemos una estimación de $p= 0.21$. En la segunda temporada el número de tortugas marcadas ha sido muy reducido, lo que ha resultado en un número de recuperaciones también reducido y en el valor estimado de $p= 0.031$, a pesar de incluir las recuperaciones de tortugas identificadas por morfoidentificación. Debido a este valor, se decidió utilizar el promedio de nidos por tortuga obtenido en la temporada anterior para la estimación del número de hembras nidificantes en la segunda.

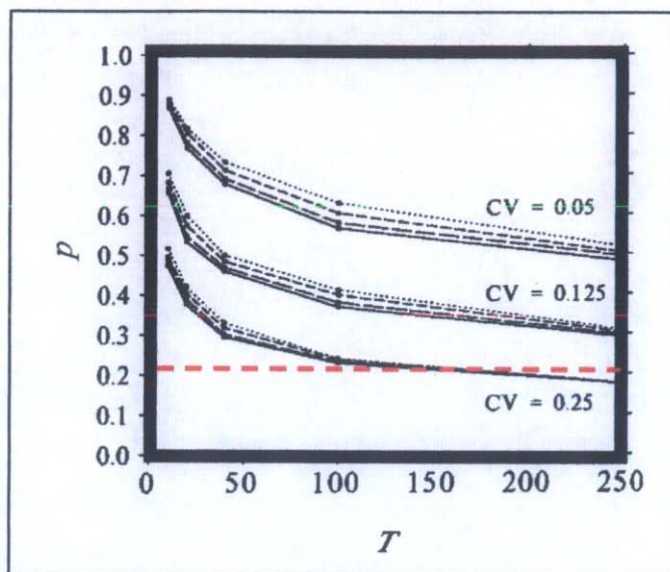


Figura 1.16. Esfuerzo de muestreo (medido por la probabilidad p) necesario para alcanzar un nivel determinado de precisión en la estimación del número de tortugas nidificantes (T) (precisión medida por CV , coeficiente de variación de la estimación de T) en función del propio T , para $CV=0.05$, 0.125 y 0.25 . Las distintas funciones se obtienen de simulaciones por ordenador realizadas con diferentes valores de número máximo de nidos por tortuga. La línea roja discontinua representa el valor estimado de p a partir de los datos obtenidos en el sur de Bioko en la temporada 1996-97. Figura modificada de Barata (1998).

Según el esfuerzo de muestreo aplicado, los resultados de tamaño poblacional obtenidos parecen ser válidos para un muestreo preliminar ($CV=0.25$), pero con elevado coeficiente de variación como para extraer conclusiones de manejo ($CV=0.125$) (ver Barata, 1998). Si el esfuerzo de muestreo es bajo se produce una sobreestimación del número de hembras nidificantes, ya que, en la mayoría de los casos, una cobertura insuficiente por los equipos muestreadores produce un número medio de nidos por tortuga inferior al real (Barata, 1998). Otros factores pueden contribuir a la subestimación del promedio de nidos por tortuga. En primer lugar, la pérdida de marcas puede reducir el número de recuperaciones. Como hemos visto, la pérdida de marcas fue prácticamente inexistente dentro de la misma temporada muestreada, en parte debido al empleo del doble marcaje. Independientemente del esfuerzo de muestreo, el marcaje de tortugas cuando están realizando sus últimas puestas también reduce el

promedio de nidos por tortuga, al no contabilizarse las primeras puestas. En nuestro caso, es posible que algunas de las tortugas marcadas en noviembre realizaran puestas previas que no han sido contadas en este estudio; lo que también podría ser causa del elevado número de tortugas con una única puesta contabilizada. Por último, es posible que algunas de las tortugas verdes realizaran alguna de sus puestas en otras playas, como la playa situada al oeste de Punta Oscura (Figura I.2), puestas que tampoco fueron registradas. Además, hay que tener en cuenta la probable muerte de algunos ejemplares marcados a manos de pescadores (ver apartado 3.3.7).

Esta sobreestimación, en cambio, puede verse compensada en el presente estudio por el uso de un número de nidos también inferior al real. Los muestreos diarios, o con pocos días de ausencia de patrullaje, son necesarios en el sur de Bioko, pues la gran cantidad y frecuencia de lluvias hacen que las huellas dejadas por las tortugas y los rastros de los nidos se borren en pocos días. En este estudio no ha habido más de tres días consecutivos sin muestreo de las playas, siendo muy elevado el porcentaje de días muestreados (apartado 1.2.2). Además, se contaron los nidos y las emergencias de los días no muestreados, por lo que los datos de número de emergencias y número de nidos totales fueron bastante próximos a los reales. Sin embargo, el número real de puestas exitosas en el sur de Bioko en la temporada 1996-97 debió ser superior a este valor, debido al inicio del muestreo en el mes de octubre, cuando se llevaba al menos un mes con números importantes de puestas de tortugas verdes (Figuras 1.5 y 1.6). Además, es posible que se perdiera algún nido en el muestreo, por ejemplo algún nido puesto en la vegetación en zonas donde la marea alta cubre totalmente la playa y borra los rastros.

La varianza obtenida para el promedio de nidos por tortuga (D.T.= 1.82) también es indicativa de la amplia variación de nuestra estimación. Si la estimación de abundancia tiene una varianza alta, las decisiones de manejo de la población deben ser más conservativas (Gerrodette y Taylor, 1999). También es importante para la estimación que el esfuerzo de muestreo se mantenga constante durante toda la temporada (Barata, 1998). Analizamos la homogeneidad del muestreo mediante un test de comparación de proporciones (Fleiss, 1981), comprobando si las p_i para cada mes difieren de la p para toda la temporada. El muestreo resultó ser no homogéneo ($\chi^2= 15.42$, $gl= 5$, $p<0.01$). Una comparación posterior (Fleiss, 1981) ha demostrado que el esfuerzo de muestreo es homogéneo en todos los meses excepto en noviembre, en el que

es significativamente mayor ($p_{nov.} = 0.288$). Esto puede explicarse porque este mes centró una parte importante del marcaje de tortugas verdes en esta temporada (37.76% (74 tortugas), frente al 29.08% (57) de tortugas marcadas en el segundo mes con más marcaje: diciembre), y muchas de las observaciones de tortugas marcadas nidificando en noviembre correspondieron a los propios marcajes, lo que incrementa el N_0 de este mes respecto a los de los otros.

Por todo lo expuesto, nuestros resultados deben interpretarse con precaución. Es necesario obtener una estimación más precisa, a partir de un marcaje intensivo y un aumento en el esfuerzo de muestreo, no tanto en el número de días muestreados como en el número de horas de muestreo por noche, para aumentar el número de encuentros con tortugas marcadas. Recientemente, se han desarrollado diferentes métodos de estimación de hembras de tortugas marinas en playas de puesta mediante simulaciones por ordenador creadas a partir de muestreos en playas de puesta y recuperaciones de tortugas marcadas (Barata, 1998; Kerr *et al.*, 1999). Futuros análisis deben compaginar estas metodologías con muestreos más efectivos en las playas, además de contemplar el estudio de otros factores como la mortalidad de tortugas nidificantes y el número de reclutamientos de individuos juveniles que alcanzan la madurez sexual. A pesar de esto, urge una primera estimación de las poblaciones de hembras nidificantes para hacer una evaluación preliminar del estado de conservación de las especies de tortugas marinas en Bioko. Para ello, es necesario contrastar los valores obtenidos con el índice de capturas anuales que se está dando en la actualidad en esta isla, principalmente de hembras capturadas en las playas de puesta de Ureka (ver Anónimo, 2000).

El escaso marcaje realizado sobre las otras especies resulta en unos valores de p muy reducidos, por lo que la estimación de éstas por el método empleado para la tortuga verde no es adecuada para extraer ningún tipo de conclusiones. Sin embargo, este estudio representa la primera evaluación de las poblaciones de dichas especies a partir del número de nidos puestos durante varios meses, principalmente los que incluyen el máximo de puestas de la temporada. Las estimaciones de número de tortugas nidificantes, obtenidas a partir de número de nidos por tortuga y temporada extraídos de la bibliografía, aportan rangos que reflejan el estado aproximado de las poblaciones de dichas especies; rangos que podrán servir para comparaciones futuras y análisis de tendencias de dichas poblaciones. El rango obtenido para la tortuga laúd refleja la

importancia del sur de Bioko como playa de puesta para esta especie (menos amenazada que la tortuga verde en esta zona). Además, hay que tener en cuenta que los datos aportados pueden verse incrementados por el hecho de que tanto la tortuga laúd como la verde nidifican durante todo el año en las playas del sur de Bioko (Anónimo, 2000).

El número de hembras nidificantes de una población de tortugas marinas puede variar de forma importante de una temporada de puesta a otra. Esta variabilidad resulta de la irregularidad en el intervalo entre temporadas de puesta para cada tortuga (ver capítulo 3). Se necesitan estudios a largo plazo para evaluar las poblaciones y explorar posibles tendencias de incremento o descenso de las mismas (Hays, 2000; Godley *et al.*, 2001a). Sin embargo, estas variaciones entre temporadas pueden ser detectadas por muestreos esporádicos durante largos periodos de tiempo: Hall *et al.* (1999) realizan una evaluación del descenso de una población de la especie *Terrapene carolina* mediante la comparación de muestreos realizados con 10 años de separación entre ellos durante 50 años. Nuestros resultados, a pesar de las limitaciones impuestas por el muestreo, suponen una estimación útil de las poblaciones de tortugas marinas del sur de Bioko, y pueden servir de base a comparaciones surgidas de futuros muestreos en la zona.

CAPÍTULO 2

Estudio del rendimiento de la población de hembras nidificantes de *Chelonia mydas*. Comentarios sobre las otras especies de tortugas marinas. Depredación y amenazas de origen humano.

2.1. Introducción y objetivos

2.1.1. Introducción.

La estrategia reproductiva de cada especie se basa en un compromiso entre el coste que supone producir la descendencia y la supervivencia de ésta a lo largo de todas las fases de su desarrollo hasta adulto (Begon *et al.*, 1996 y referencias incluidas). Las tortugas marinas resuelven dicho compromiso mediante una elevada producción de descendencia, tanto por la realización de varias puestas por temporada, como hemos visto en el capítulo 1, como por un elevado tamaño de puesta, de alrededor de 100 huevos (referencias en Miller, 1997). Por el contrario, el cuidado parental en estas especies se limita exclusivamente a la selección de un sitio de puesta adecuado, a la construcción estereotipada de una cámara de incubación de los huevos y a un mínimo camuflaje del lugar de puesta (Davenport, 1997).

En las tortugas marinas, esta estrategia de reproducción es necesaria debido a la elevada mortandad en todos los estados de desarrollo de su ciclo de vida, tanto en el mar como en las playas de puesta, especialmente en las fases de huevo y neonato (Hirth, 1997; Mrosovsky, 1997), y debido también a las múltiples amenazas de origen humano que sufren las tortugas marinas a lo largo de su ciclo vital. Como veremos en este capítulo, las tortugas de Bioko están sometidas a una fuerte presión y amenaza por parte del hombre. Por ello, el mantenimiento de una elevada producción de neonatos es esencial para la conservación de estas especies. Es necesario entonces evaluar el rendimiento de las poblaciones nidificantes, en primer lugar estudiando la producción de huevos, el porcentaje de éstos que maduran hasta neonatos (éxito de eclosión) y los factores bióticos y abióticos que les afectan, y, en segundo lugar, detectando si esta producción es suficiente para mantener la población estable.

Para cuantificar el éxito reproductivo de las tortugas marinas hay que determinar, entre otros parámetros, el número de huevos por nido, o tamaño de puesta (Miller, 1999). El número de huevos por nido es el resultado de la interacción entre el tamaño óptimo de los huevos para la supervivencia y dispersión de los neonatos, la ventaja selectiva en el número de neonatos producidos y las limitaciones fisiológicas y ecológicas de la tortuga hembra adulta (Miller, 1997). Este parámetro está sujeto a

variación por diversos factores, con efecto diferente en cada zona de puesta. Dichos factores deben determinarse en cada área para ver cuáles de ellos, y en qué medida, influyen en el rendimiento reproductivo de las tortugas (Bjorndal y Carr, 1989). Además, la identificación de los factores que puedan afectar al tamaño de puesta ayuda a determinar la magnitud real de ciertas amenazas, aportando información aplicable a la conservación de estas especies. Por ejemplo, se ha encontrado una correlación positiva entre la talla de las tortugas verdes y sus tamaños de puesta (referencias en Frazer y Richardson, 1986). Si esta relación se cumple, capturar tortugas de mayor talla implica una doble presión sobre la población.

El periodo de incubación es otra variable de interés para la conservación de las tortugas marinas en las playas de puesta. Esta variable depende en gran medida de los factores ambientales que afecten al nido, particularmente de la temperatura de incubación (Godfrey y Mrosovsky, 2001). Los efectos de la temperatura sobre la incubación de huevos son dos: primero, la incubación sólo es posible dentro de un rango de temperaturas; segundo, los huevos se incuban más rápido a mayores temperaturas (Davenport, 1997). Por ello, parece lógico pensar que todos los factores que afecten a la temperatura de incubación, tales como la ubicación y profundidad del nido o la época en que transcurre la incubación dentro de la temporada de puesta, tengan algún efecto sobre el periodo de incubación. El conocimiento de este parámetro y de su variación a lo largo de la temporada es útil para la planificación y el desarrollo de muestreos más adecuados y efectivos.

Tanto el éxito de eclosión (porcentaje de neonatos que salen del huevo en cada nido) como el éxito de emergencia (porcentaje de neonatos que consiguen llegar a la superficie tras la eclosión respecto del total de huevos de cada nido), así como el estudio y valoración de los valores bióticos y abióticos que los afectan, son de obligado conocimiento para la elaboración de planes de conservación de las playas de puesta de tortugas marinas. Se ha comprobado la correlación de algunos de estos factores con los porcentajes de éxito de eclosión y de emergencia en diferentes playas en otras áreas de puesta. Por ejemplo, Hewavisenthi (1994) encuentra una correlación negativa entre el éxito de eclosión y el tamaño de puesta en “viveros”, o zonas de cría protegidas. También, Mortimer (1990) encuentra que la mortalidad de neonatos en determinadas zonas de puesta de tortuga verde está positivamente relacionada con la baja

conductividad y humedad y con el tamaño de grano de la arena. La temperatura de incubación es un factor importante a considerar en la supervivencia de los huevos y el éxito de eclosión. La maduración de los huevos sólo es exitosa dentro de un rango de temperaturas determinado (Davenport, 1997). Bustard (1972, en Davenport, 1997) cita en tortugas verdes de Australia que la incubación sólo se produce a temperaturas constantes de entre 25-27 °C y 35-37 °C. Ackerman (1997) cita un rango de tolerancia de temperaturas también de entre 25 y 35 °C para esta especie. En definitiva, cada playa de puesta tiene sus peculiaridades, y es necesario saber qué factores y en qué medida afectan al éxito de eclosión y de emergencia en cada una de ellas.

Otro parámetro importante para la conservación y elaboración de planes de manejo de playas de puesta de tortugas marinas es la *sex-ratio*, o proporción de neonatos macho y la de neonatos hembra que se producen de forma natural en una zona de puesta (Godfrey y Mrosovsky, 1999; Broderick *et al.*, 2001a). Una producción desviada de la proporción natural de sexos, tanto por exceso como por defecto de uno de los dos sexos, puede afectar negativamente a la población correspondiente. Aunque morfológicamente se pueden diferenciar los sexos en los individuos adultos, los neonatos y juveniles machos y hembras son difícilmente diferenciables. El único modo de determinar el sexo es mediante el sacrificio de individuos para, mediante disección, examinar sus gónadas (Merchant Larios, 1999), aunque recientemente se están desarrollando métodos de sexado no invasivos. No siempre es posible analizar los neonatos en la misma playa. Además, tampoco parece adecuado sacrificar un número elevado de neonatos cuando lo que se trata es de trabajar para la conservación de éstos. Los estudios realizados sobre este tema toman muestras de un número determinado de neonatos (el menor posible) elegidos de forma aleatoria de cada nido (Ej. Godley *et al.*, 2002). Para solventar estos problemas, se han empleado métodos indirectos para predecir la sex ratio, la mayoría de ellos basados en la temperatura de incubación (referencias en Broderick *et al.*, 2001a). En las tortugas marinas, como en muchas especies de reptiles, la proporción de sexos de la puesta está determinada por la temperatura de incubación. Dicha proporción se establece básicamente por la temperatura del sustrato, junto con el efecto de otros factores ambientales, en el segundo tercio del periodo de incubación (Hirth, 1997; Merchant Larios, 1999; Godley *et al.*, 2002 y referencias incluidas). En las tortugas marinas, existe una “temperatura pivote” de incubación que establece la igualdad de producción de hembras y machos en una

puesta (referencias en Godley *et al.*, 2002). Esta temperatura pivote se sitúa de forma bastante conservativa entorno a los 29 °C, aunque pueden existir ligeras variaciones de cómo mucho un grado centígrado entre poblaciones (Merchant Larios, 1999; Godley *et al.*, 2002). En el sur de Bioko, las condiciones climáticas (lluvia persistente, alta humedad y la cercanía de bosque húmedo que arroja sombra sobre muchas de las puestas) pueden ser la causa de que la arena de la playa tenga una temperatura media inferior a la de otras zonas de puesta. Por lo que quizá en esta zona de puesta dicha temperatura pivote se haya desplazado con el tiempo hacia niveles inferiores para compensar la proporción de sexos en la producción de neonatos. Además, hay que tener en cuenta las variaciones espaciales (ubicación del nido en vegetación, proximidad al mar, morfología de la playa donde se sitúe el nido, etc.) y temporales (variación climática a lo largo de la temporada de puesta) que pueden afectar a la temperatura de incubación y, con ello a la proporción de sexos (Godfrey y Mrosovsky, 1999). Por otra parte, se puede estimar esta proporción con cierta precisión a partir de otros parámetros, como el periodo de incubación de la puesta (Mrosovsky *et al.*, 1999; Godley *et al.*, 2001b). Un mayor periodo de incubación indica una menor temperatura de incubación y por tanto una mayor producción de machos (Mrosovsky *et al.*, 1999). Además, cambios bruscos de la climatología en el segundo tercio del periodo de incubación pueden tener mayor efecto en la proporción de sexos que la temperatura experimentada a lo largo de dicho periodo. A pesar de esto, la aplicación del periodo de incubación como estimador, al menos en sus valores extremos, puede ser más válida que asumir una proporción de sexos de 1:1 para evaluar las poblaciones (Mrosovsky *et al.*, 1999).

Otra información útil para la conservación de las tortugas marinas es el estudio de la depredación natural, el cual ocurre en todas las playas de puesta de tortugas marinas. En algunos casos, los efectos de los depredadores sobre tales poblaciones son importantes, y es conveniente adoptar medidas de conservación como el traslado (Ej.: Baran *et al.*, 2001) o protección de los nidos para paliar los daños causados por éstos (Ej.: Margaritoulis *et al.*, 1996; referencias en Kasperek *et al.*, 2001). Sin embargo, tales medidas sólo deben aplicarse en playas de puesta seriamente amenazadas, para no afectar la dinámica de los respectivos ecosistemas (Mrosovsky, 1997).

El éxito de eclosión y la maduración de los huevos también pueden verse afectados por una construcción defectuosa de las cámaras de incubación. Es un

fenómeno frecuente que las tortugas marinas emerjan para realizar sus puestas con signos evidentes de ataques producidos por depredadores en el mar. Las partes del cuerpo más afectadas por estos ataques suelen ser las aletas traseras, que son las responsables de realizar la cámara de incubación de los huevos. Es por ello que los ataques producidos por depredadores pueden tener consecuencias importantes en lo referente a la construcción del nido. Mutilaciones, dislocaciones o amputaciones de estas extremidades darán como resultado cámaras defectuosas o la imposibilidad de construirlas (Fretey, 1982).

Por último, en este capítulo también hablaremos de las amenazas de origen humano en las playas de puesta de la isla de Bioko. En éstas, se ha venido produciendo captura de hembras adultas y recolección de huevos por parte de las gentes de Ureka y por pescadores de otras zonas desde hace mucho tiempo. Dicha presión puede estar teniendo un efecto significativo en las poblaciones de hembras nidificantes de esta área. Teniendo en cuenta que la depredación y a las amenazas naturales por sí solas establecen que se necesiten más de mil huevos para producir una hembra nidificante (Mrosovsky, 1997), las amenazas de origen humano agravan esta situación. De hecho, la acción directa o indirecta del hombre tiene un efecto mucho mayor que las amenazas naturales, y es lo que ha llevado a estos animales al grado de amenaza o de peligro de extinción que poseen a nivel mundial. En lo que respecta a Bioko, un informe elaborado por la Asociación Amigos de Doñana (Anónimo, 2000) menciona la existencia de ciertos permisos para capturar tortugas verdes en el sur de la isla, a pesar de la protección internacional que existe sobre esta especie. Pero además, se dan capturas furtivas en el mar difíciles de cuantificar (Anónimo, 2000). Por todo ello, urge analizar la producción y el rendimiento de la descendencia dejada por las tortugas y comparar estos resultados con las capturas permitidas y con las reales.

Los estudios realizados en este capítulo se han centrado fundamentalmente en la especie más abundante en el área de estudio: la tortuga verde, *Chelonia mydas*, aportando también los datos recogidos de las otras especies. *C. mydas* es la especie de tortuga marina más amenazada en Bioko, ya que el consumo de su carne y sus huevos es bastante apreciado en la isla. En este capítulo tratamos de estimar el rendimiento de la población de tortugas verdes nidificantes y los factores que afectan a este rendimiento, analizando también el grado de amenaza al que esta especie está sometida

en esta isla. Aunque hasta la fecha no se ha evaluado el impacto de la explotación humana sobre las poblaciones de tortugas marinas del sur de Bioko, la Asociación Amigos de Doñana ha recopilado abundantes evidencias de este hecho (Anónimo, 2000). Dicha evaluación requiere conocer el rendimiento de las poblaciones nidificantes, es decir, estimar cuántas de las tortugas producidas en una temporada llegarán a adquirir la madurez sexual y, por tanto, la capacidad de regresar a las playas para anidar. Esta aproximación servirá para determinar los niveles de capturas de hembras nidificantes que son insostenibles para la conservación de esta población de tortugas.

2.1.2. Objetivos:

1. Descripción de los datos relacionados con la producción de neonatos de la especie *C. mydas*: tiempo de maduración de los huevos, número de huevos por nido, éxito de eclosión y éxito de emergencia.
2. Análisis de los factores bióticos y abióticos que afectan al éxito de eclosión y, en general, a la producción de neonatos de *C. mydas* en esta área de reproducción.
3. Presentación de la información obtenida relativa a los objetivos 1 y 2 para las otras tres especies nidificantes en el área de estudio.
4. Estudio de la depredación natural y las amenazas de origen humano sobre la población de hembras nidificantes y sobre su descendencia en el sur de Bioko.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Muestreo.

Este estudio se realizó básicamente en la zona *A* del área de estudio (Figura I.3), aunque se excavaron nidos puestos en las otras zonas estudiadas. Todos los nidos detectados fueron señalizados con estacas e identificados con un código formado por la letra de la zona correspondiente y un número correlativo. Se registró la localización de cada nido, indicando si había sido ubicado en la playa, en el escalón existente entre la playa y la vegetación (borde) o dentro de la vegetación. Los nidos se revisaron en muestreos a primera hora de la mañana para detectar las posibles eclosiones. Éstas se detectaron por los rastros dejados por los neonatos o por el hundimiento de unos 20 cm de diámetro que se produce en la superficie de la arena en el lugar de la emergencia de éstos (Miller, 1999). Definimos el periodo de incubación de cada nido como el número de días entre la puesta y la primera emergencia de neonatos del mismo, como se describe en Miller (1999) y Broderick *et al.* (2001a), aunque la emergencia de neonatos fuera del nido se produce entre uno y siete días después de la eclosión (Lohmann *et al.*, 1997). Ya que no pudimos estimar este número de días entre eclosión y emergencia para cada nido, asumimos que esta diferencia sea constante para todos los nidos incluidos en el análisis.

En total excavamos 212 nidos: 131 en la temporada 1996-97 y 89 en 1997-98. Todos los nidos excavados pertenecieron a la zona *A*, a excepción de 4 nidos de la temporada 1997-98, que fueron excavados en la zona *B*. Estos dos sectores están separados únicamente por la desembocadura del río Ole (Tabla I.1 y Figura I.3) y presentan características similares de playa. Debido a esto, y al número de observaciones de tortugas verdes marcadas transitando entre los dos sectores para anidar, es probable que ambos sectores formen una misma unidad de playa de puesta para las mismas tortugas, lo que deberá contemplarse en futuros estudios.

Los nidos se excavaron 16 días después de la primera eclosión en cada uno de ellos, dejando tiempo para no interferir en la emergencia natural de los neonatos. Algunos autores recomiendan distinto periodo de días para este procedimiento (Ej.: tres días después de la primera emergencia para *Caretta caretta*, Demetropoulos y

Hadjichristophorou, 1995). Broderick *et al.* (2000) excavan los nidos después de que pasen 48 horas sin emergencias de neonatos. Sin embargo, observamos que en algunos de los nidos de las playas de Bioko se produjeron emergencias de neonatos separadas por más de dos días unas de otras. El periodo que aplicamos es suficiente para asegurar que en la mayoría de los nidos excavados todas las emergencias se hayan producido de forma natural. Aún así, es recomendable realizar la excavación del nido con precaución, por si se encontraran neonatos en ascenso hacia la superficie o algún huevo aún por eclosionar. Cuando se dio este último caso, los nidos se volvieron a tapar para ser estudiados varios días después. Los nidos se excavaron a mano para no fragmentar los huevos y las cáscaras vacías (Pritchard *et al.*, 1983; Demetropoulos y Hadjichristophorou, 1995). En cada nido se contó el número total de huevos, el número de cáscaras vacías, el número de huevos no embrionados, el número de huevos muertos (no viables) diferenciando entre los muertos en estado temprano y los muertos en estado tardío por el grado de calcificación de la cáscara (Miller, 1999), los neonatos muertos dentro de huevos y los neonatos muertos dentro del nido pero fuera de los huevos. También se anotó si el nido había sido depredado, cuantificando cuando fue posible el daño causado por los depredadores en la puesta. En la temporada 1997-98, tras el estudio de cada nido, se midió la profundidad de la cámara con cintas métricas en los casos en los que ésta se mantuvo intacta, sin producirse derrumbes por la sequedad de la arena o por la acción de los cangrejos. Esta profundidad se midió desde la base de la cámara hasta la superficie de la arena. Los huevos de todos los nidos excavados se contaron dos ó tres veces para minimizar errores en el conteo.

Se tomaron datos de las variables bióticas y abióticas que pudieran afectar a la incubación y desarrollo de los huevos. Entre las primeras se encuentran las relacionadas con la puesta del nido, es decir, dependientes directamente de la fisiología y del comportamiento de puesta de la hembra adulta, como son: el número de huevos, la distancia del nido a la línea de marea alta en el momento de la puesta, la distancia del nido a la vegetación, la zona donde se ubicó (arena de playa, borde entre vegetación y playa, y vegetación) y la profundidad del nido (solamente en la segunda temporada). Tanto la profundidad del nido (± 0.01 m) como las distancias del mismo al mar y a la vegetación (± 0.1 m) se midieron con cintas métricas metálicas.

Los factores abióticos (ambientales y físicos) controlados fueron: la temperatura de la arena en superficie, la cantidad de lluvia durante el periodo de incubación (solo en la temporada 1997-98) y la presencia o ausencia de sombra producida por la vegetación sobre el nido. Las medidas se realizaron con un termómetro de sustrato (± 0.5 °C). Se realizaron dos medidas diarias: una al mediodía (entre las 12 p.m. y las 13 p.m.) y otra a medianoche (entre las 12 a.m. y la 1 a.m.). Hay que tener en cuenta que, debido a su posición geográfica, en la isla de Bioko el ritmo circadiano es de 12 horas de sol y 12 horas sin él, situándose el amanecer sobre las 6:30-7:00 a.m. y el anochecer entre las 6:30-7:00 p.m.. En la primera temporada muestreada no se cuantificó la cantidad de lluvia recogida, así que en ésta utilizamos los días con lluvia durante el periodo de incubación para relacionar este factor con el éxito de eclosión. Esta medida se completó en la segunda temporada con la medición de la cantidad de lluvia mediante la ubicación de un pluviómetro (Figura 2.1) en la misma playa de Moraca-Tudela, en una zona despejada de árboles. Se anotó la cantidad de lluvia por día (± 1 l/m²) desde el 11 de noviembre de 1997 hasta el 3 de febrero de 1998.



Figura 2.1. Pluviómetro utilizado en la medida de la cantidad de lluvia por día en la zona A durante la segunda temporada de muestreo.

Se midió la temperatura de incubación de cuatro nidos en la temporada 1996-97 y de otros tantos en la temporada 1997-98. Para ello, se introdujo un tubo recto de goma en el nido durante la puesta. El tubo comunicaba la superficie con la parte superior de la puesta, cerrándose en la superficie con un tapón de corto que era retirado sólo en el momento de la medición de la temperatura. Ésta se realizó con los mismos termómetros de sustrato utilizados para medir la temperatura de la arena. Se tomaron dos medidas diarias de cada nido, una en el momento de máxima insolación, al mediodía, y otra por la noche. Existe variación en la temperatura dentro de una misma puesta (Davenport, 1997). Además, la temperatura medida entre los huevos, en el centro de la puesta, es más representativa de la temperatura real de incubación que la medida en la parte superior de la puesta, ya que en esta parte los huevos están más expuestos a los cambios ambientales. Por otro lado, no se tomaron medidas control de temperatura de la arena en profundidad fuera de los nidos para comparar con la temperatura de incubación, como se recomienda en la literatura (Miller, 1999; Broderick *et al.*, 2001a; Godley *et al.* 2001c). Sin embargo, por medio de estas temperaturas se pretendió comparar el efecto de cambios bruscos en el clima y en la temperatura en superficie sobre la temperatura de incubación, a fin de ver su efecto sobre el desarrollo de los huevos y la supervivencia de los neonatos. Por otra parte, las variaciones en la temperatura de incubación no son excesivamente elevadas entre nidos de una misma playa de puesta (referencias en Godfrey y Mrosovsky, 1997). Con estas medidas tratamos de buscar diferencias en la temperatura de incubación y viabilidad de la puesta dependiendo de su ubicación, eligiendo para ello nidos de diferentes ubicaciones con diferentes condiciones.

2.2.2. Cálculos y análisis estadísticos.

Analizamos la relación entre el número medio de huevos por nido, el éxito de eclosión medio y el periodo de incubación medio entre las dos temporadas muestreadas mediante pruebas paramétricas y no paramétricas de comparación de medias (test-*t* y test de Mann-Whitney, respectivamente), según condiciones de normalidad en la distribución de cada variable y según la homogeneidad de las varianzas de las variables comparadas (Zar, 1996).

Algunos autores encuentran una relación significativa entre la longitud del caparazón, como estimador de la talla de las tortugas marinas, y el tamaño de puesta, mientras que otros no (Bjorndal y Carr, 1989; Hays y Speakman, 1991; Chen y Cheng, 1995). A priori, es esperable que tortugas más grandes depositen más huevos por nido. Hirth (1997) relaciona la longitud del caparazón media con el tamaño de puesta medio de 41 localizaciones diferentes de zonas de puesta de tortuga verde, encontrando una tendencia positiva clara entre ambas variables; aunque otros factores pueden tener efecto sobre el tamaño de puesta. Broderick (1998) emplea Análisis de Componentes Principales, combinando la longitud y la anchura del caparazón en una única variable, para conseguir una medida más representativa de la talla de las tortugas. En este estudio, exploramos la relación entre el número de huevos por nido y la talla de las tortugas, estimada por la longitud curva del caparazón ($LCC_{(n-t)}$), la anchura curva máxima del caparazón ($ACC_{máx.}$) y la variable obtenida de la combinación de ambas por análisis de componentes principales (CP_{talla}) mediante análisis de regresión lineal (SPSS 11.0). Debido al aplanamiento del caparazón, como adaptación para favorecer el hidrodinamismo en la natación, podemos despreciar la tercera dimensión (curvatura del caparazón) para ver la relación del tamaño de las tortugas con el número de huevos que pueden albergar. Para este análisis se contaron los huevos de los nidos puestos por 64 tortugas verdes en la primera temporada de muestreo, empleando sólo el primer nido observado de cada tortuga. El marcaje y la identificación de tortugas, fue escaso en la segunda temporada, por lo que no se registró qué tortugas pusieron la mayoría de los nidos estudiados. En este análisis no se emplearon los nidos con un número de huevos inferior a 60 para eliminar dos fuentes de variación, las cuales hacen que se deposite un número de huevos considerablemente inferior al normal en los nidos: En primer lugar, se ha citado que, en algunas poblaciones y especies, en una misma temporada las tortugas realizan su última puesta poniendo un número de huevos bastante inferior al de sus puestas precedentes, las cuales suelen presentar tamaños de puesta no significativamente diferentes (Frazer y Richardson, 1985; Broderick *et al.*, 2003). En segundo lugar, se observaron tortugas que han realizado puestas en días consecutivos en diferentes sitios. Estas puestas se corresponden a una única nidada realizada en dos sitios diferentes por diferentes causas, como por ejemplo por la interrupción de la puesta debido a cambios en las condiciones climatológicas.

La variación en el tamaño de puesta no se explica únicamente por la talla de las hembras nidificantes (Bjorndal y Carr, 1989). En este estudio analizamos las diferencias en el tamaño de puesta en nidos puestos a lo largo de la temporada, tanto de cada tortuga como a nivel poblacional. Para este segundo análisis se agruparon los nidos según su fecha de puesta en periodos de 12 días, puesto que el intervalo medio estimado entre puestas fue de 12.3 días (capítulo 1). De este modo se persigue que en cada agrupación no se incluyan dos nidos de la misma tortuga en un mismo periodo (Marcovaldi *et al.*, 1999). Estos grupos de nidos se compararon mediante análisis de la varianza, ANOVA (Frazer y Richardson, 1985; Marcovaldi *et al.*, 1999).

Las relaciones entre el periodo de incubación y los posibles factores que puedan influir en éste se analizaron mediante correlaciones paramétricas y no paramétricas. En concreto, para ver la evolución del periodo de puesta a lo largo de la temporada se realizaron correlaciones de Spearman entre dicho periodo y las fechas de puesta de cada nido. La relación del periodo de incubación con la ubicación del nido se analizó mediante análisis de comparación de medias (ANOVA y test-*t*). Los análisis se realizaron para cada una de las temporadas y para las dos en conjunto. Se efectuaron tres análisis (*a*, *b* y *c*) con las siguientes ubicaciones: *a*) tres categorías: (1) playa, (2) borde entre vegetación y playa y (3) vegetación; *b*) dos categorías: (1) nido sin sombra y (2) nido puesto bajo sombra producida por la vegetación; *c*) seis categorías: (1) playa sin sombra, (2) borde sin sombra, (3) vegetación sin sombra, (4) playa con sombra, (5) borde con sombra y (6) vegetación con sombra. Todas las categorías presentaron distribuciones significativamente no diferentes de la Normal y homogeneidad en las varianzas de estas distribuciones. Para completar este estudio sobre la relación entre el periodo de incubación y la ubicación del nido, se correlacionó el primero con la distancia recta desde el nido hasta la línea de marea alta (± 0.1 m). Este análisis se llevó a cabo para los nidos de las dos temporadas en conjunto y para cada temporada por separado. Para evitar interacciones con otros factores, se emplearon sólo los nidos de *C. mydas* puestos en la arena y en terreno despejado, sin sombra.

El éxito de eclosión se calculó dividiendo el número de cáscaras de huevos eclosionados (cáscaras vacías) por el total de huevos fecundados puestos en el nido, incluyendo los huevos muertos sin desarrollo aparente del embrión, los huevos no eclosionados, los huevos con neonatos formados muertos en su interior (sin eclosionar)

y los huevos depredados (Miller, 1999). Para este cálculo no se contaron los huevos no embrionados, ya que, aunque es posible de que contribuyan al éxito de la puesta de diferentes maneras, no se han encontrado evidencias de esto (Dutton y McDonald, 1995) (ver discusión). El éxito de emergencia se calculó como el número de cáscaras vacías menos el número de neonatos, vivos o muertos, encontrados dentro del nido fuera de los huevos, todo ello dividido por el número total de huevos fértiles en el nido (Miller, 1999).

Las relaciones del éxito de eclosión con diferentes factores bióticos y abióticos se analizaron mediante correlaciones, regresiones lineales y tests paramétricos (test-t, ANOVA) y no paramétricos (test de Mann-Whitney, test de Kruskal-Wallis) de comparación de medias; dependiendo del tipo de variable con que se cuantificó cada uno de estos factores (numérica-nominal-ordinal), del tipo de distribución que muestran estas variables (condición de Normalidad) y de la homogeneidad de las varianzas de las variables a comparar. Los análisis del éxito de eclosión en relación con la ubicación del nido se realizaron de forma equivalente al análisis del periodo de incubación, empleando las mismas categorías. Respecto a la cantidad de lluvia, se correlacionó el éxito de eclosión con la cantidad media diaria de lluvia y con la cantidad total de lluvia recogida a lo largo del periodo de incubación de 29 nidos de tortuga verde. Para analizar el periodo de incubación y el éxito de eclosión a lo largo de la temporada de puesta se emplearon correlaciones no paramétricas entre estas variables y otra creada asignando un valor numérico a cada nido según su fecha de puesta, asignado el valor 1 a la primera fecha de puesta de nidos estudiados. Los nidos puestos el mismo día recibieron el mismo valor numérico.

Debido al reducido marcaje ha sido imposible asegurar la influencia de la no independencia de algunos de los datos, como por ejemplo el caso de nidos puestos por la misma tortuga. Aun así, asumimos que esta influencia es pequeña, y las inferencias estadísticas que aportamos son orientativas.

El valor crítico de significatividad empleado en todos los análisis fue $\alpha = 0,05$.

2.2.3. Cálculo del rendimiento reproductivo de las tortugas verdes nidificantes del sur de Bioko.

Estimamos el rendimiento o producción de hembras adultas de *C. mydas* a partir de los datos de nidos puestos en la temporada 1996-97. La comparación de esta estimación con las capturas que se están produciendo en los últimos años podrá servir como evaluación preliminar del problema. La estima de dicho rendimiento se efectuó utilizando el valor de 1681 como el número total de nidos puestos en esa temporada en el área de estudio (aunque el número real sea ligeramente superior, ver capítulo 1). Multiplicamos este valor por el promedio de huevos por nido en esta temporada para obtener el número total de huevos puestos. Los valores inferior y superior determinados por la desviación típica de este promedio nos dan un rango de número de huevos. Del producto entre el número de huevos medio y el éxito de eclosión calculado para esa temporada estimamos el número de neonatos producidos. El rango de neonatos lo obtenemos a partir de los valores superiores e inferiores del rango de número de huevos y de la desviación típica del éxito de eclosión. Puesto que no podemos determinar el número de neonatos producidos en Bioko que llegarán a estado adulto buscamos una tasa de supervivencia en la literatura. Existen diversos estudios que recogen modelos de estimación de la proporción de neonatos que alcanzan la madurez sexual (referencias en Frazer, 1986). Hirth y Schaferr (1974, en Frazer, 1986) proponen tasas de supervivencia de 0.0011-0.007 (es decir, entre 1.1 y 7 neonatos de cada 1000). Sin embargo, éste y muchos otros modelos de estimación asumen poblaciones estables. Frazer (1986) propone varios modelos de estima de estas proporciones para una población de tortugas bobas (*Caretta caretta*) en declive. Dichas proporciones oscilan entre 0.9 y 1.8 neonatos de cada 1000. Aunque, por ser este el primer estudio que se realiza en la zona, desconocemos la tendencia de la población de hembras nidificantes en Bioko, las entrevistas con los urekanos nos permiten afirmar con bastante seguridad que dicha población de tortugas se halla en declive. Por ello, tomamos el valor de 1/1000 como tasa de supervivencia aceptable. El último paso entonces es dividir el número estimado de neonatos por 1000 para estimar la producción de hembras adultas en Bioko en la temporada 1996-97.

2.3. Resultados y discusión

2.3.1. Tamaño de puesta y periodo de incubación en las tortugas verdes del sur de Bioko.

La Tabla 2.1 presenta los descriptores del número de huevos por nido para la tortuga verde (*C. mydas*) en las dos temporadas de puesta estudiadas. No se encontraron diferencias significativas en el número de huevos totales ($t = -1.839$, $p = 0.067$, $N_{total} = 201$) y en el número de huevos fértiles ($t = -1.891$, $p = 0.06$, $N_{total} = 201$) por nido entre las dos temporadas. El número medio de huevos fértiles por nido, juntando los datos de ambas temporadas, fue de 107.6 (D. T. = 31.1, N = 216).

Tabla 2.1. Tamaño de puesta y periodo de incubación de los nidos de tortuga verde (*C. mydas*) estudiados en las playas del sur de Bioko en las dos temporadas de muestreo. N = nidos excavados y estudiados.

	Temporada	media \pm D. T.	rango	N
Tamaño de puesta	1996-97	104.66 \pm 30.95	18 - 192	119
		104.32 \pm 30.86*	18 - 192*	
	1997-98	112.85 \pm 31.5	25 - 188	83
		112.73 \pm 31.47*	25 - 188*	
Periodo de incubación (en días)	1996-97	66.15 \pm 11.15	50 - 107	72
	1997-98	61.81 \pm 6.85	47 - 86	73

* Estos valores representan los tamaños de puesta medios contando exclusivamente los huevos fértiles o embrionados.

2.3.1.1. *Tamaño de puesta.*

En los nidos de tortuga verde, el tamaño de puesta medio, tanto el de cada una de las temporadas como el conjunto, se encuentra dentro del rango de los citados en otras poblaciones de esta especie en el resto del mundo. Hirth (1997) incluye datos de tamaño de puesta medio de varias zonas de puesta diferentes de tortuga verde distribuidas por todas las costas tropicales y subtropicales. Si excluimos las zonas de puesta del Océano Pacífico oriental, correspondientes a la subespecie *C. mydas agassizii*

que es que presenta menor tamaño y con menor número de huevos por nido, los valores obtenidos en el sur de Bioko se encuentran por debajo de la media: 115.15 ± 13.86 (N= 35 poblaciones, Hirth, 1997). Estudios más recientes en otras poblaciones de tortugas verdes han mostrado valores de tamaño de puesta medio similares a los de Bioko (Ej.: 114.6 en Tortuguero, Costa Rica, Troëng *et al.*, 2000). A continuación analizamos el efecto de algunos factores sobre el tamaño de puesta:

Tamaño de puesta y talla de las tortugas

En una zona de puesta amenazada por capturas de hembras adultas, como la estudiada, es necesario analizar la relación entre el tamaño de puesta y la talla de las tortugas para determinar el nivel de daño producido dependiendo de las tallas de los animales capturados. Para ello, creamos la variable CP_{talla} a partir de las variables $LCC_{(n-t)}$ y $ACC_{máx}$ mediante análisis de componentes principales. La Tabla 2.2 muestra los resultados de las regresiones lineales de las tres variables con el número de huevos y la Figura. 2.2 las tendencias observadas en estas relaciones. La varianza explicada por este análisis es del 93.37%.

Tabla 2.2. Resultados de las regresiones lineales entre las tres medidas de talla de 64 tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko en la temporada 1996-97 y el tamaño de puesta de sus nidos. $LCC_{(n-t)}$, longitud curva del caparazón (*notch to tip*); $ACC_{máx}$, anchura curva máxima del caparazón (ver apartado 1.2.3. para descripción de estas medidas); CP_{talla} , variable de talla de las tortugas obtenida por análisis de componentes principales a partir de $LCC_{(n-t)}$ y $ACC_{máx}$.

Medida	R²	F	p
$LCC_{(n-t)}$	0.05	3.115	0.083
$ACC_{máx}$	0.12	8.818	0.004*
CP_{talla}	0.09	5.943	0.018*

* Regresiones significativas.

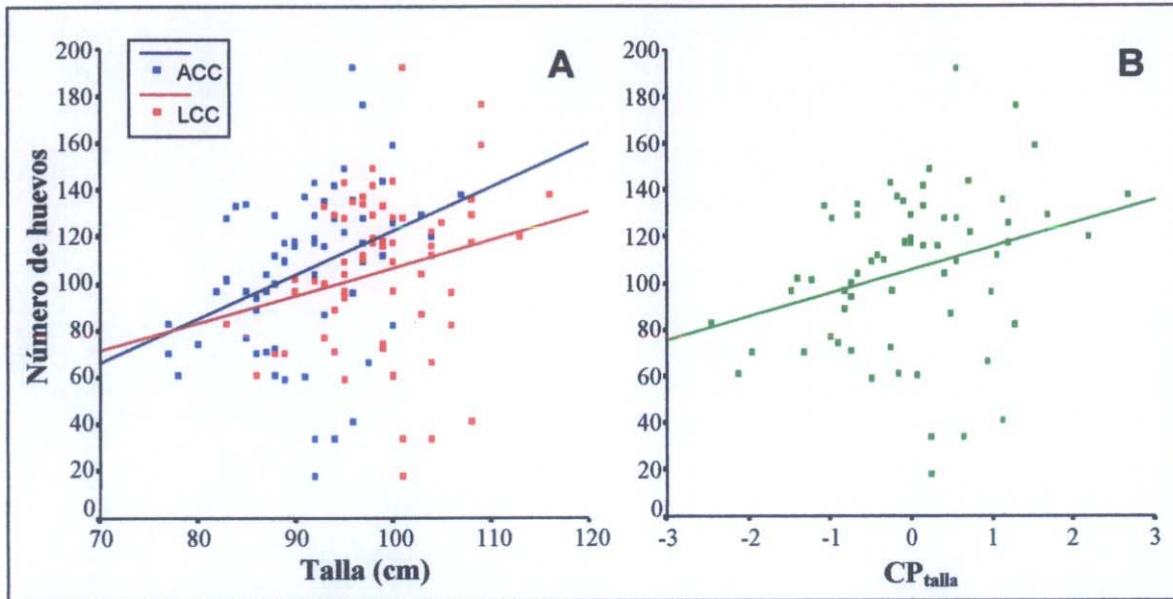


Figura 2.2. A. Diagrama de dispersión entre las variables longitud curva del caparazón (LCC) y anchura curva del caparazón (ACC) de 64 tortugas verdes del sur de Bioko y el tamaño de sus puestas. B. Diagrama de dispersión entre el componente principal (CP_{talla}) y el tamaño de puesta.

En el presente análisis, encontramos que la anchura del caparazón de las tortugas verdes estudiadas es la que presenta mayor relación con el tamaño de puesta, más incluso que la variable obtenida por el análisis de Componentes Principales. De hecho, la longitud no mostró relación significativa con el número de huevos (Tabla 2.2). Aún así, las varianzas de las tres variables no son muy elevadas. Broderick (1998) encuentra que para *C. mydas* del Mediterráneo la variable de talla obtenida por análisis de componentes principales tiene relación más significativa con el tamaño de puesta que la longitud o con la anchura del caparazón solas. Sin embargo, en ese mismo estudio, para *Caretta caretta* encuentra que es la anchura del caparazón la que tiene una relación más significativa. Broderick *et al.* (2003) encuentran que la talla (LCC) de las tortugas verdes nidificantes en Chipre explica el 25% de la variación en el tamaño de puesta. Sin embargo, estos autores afirman que este porcentaje de varianza explicada aumenta hasta el 51% si se relaciona la talla con el tamaño medio de puesta por tortuga y hasta el 58% si se relaciona con el tamaño de puesta máximo de cada tortuga. En el sur de Bioko fueron muy pocas las tortugas en las que se estudió más de un nido como para conseguir aumentar la varianza explicada por estos métodos.

A pesar de que el análisis de componentes principales ha sido adecuado en otros estudios (Ej.: Broderick, 1998), según nuestros datos, la anchura del caparazón parece la medida más adecuada a la hora de predecir el tamaño de puesta de las tortugas verdes de Bioko, más incluso que la superficie del caparazón: Mediante un test-*t* (Zar, 1996) comprobamos que la pendiente de la regresión entre la ACC y el tamaño de puesta ($b=1.872$) es significativamente inferior a 2 ($t_{0.05(2,62)}=2.904$, $p<0.01$); por lo que el tamaño de puesta no aumenta con el cuadrado de la ACC, aunque tampoco este aumento con la ACC es proporcional ($b>1$, $t_{0.05(2,62)}=19.785$, $p\ll 0.001$).

Para esta relación se han empleado medidas curvas, es decir, medidas sobre la superficie del caparazón. Estas medidas tienen en cuenta la forma y el volumen de las tortugas. Por ello, parecen ser más adecuadas que las medidas rectas para estudiar la relación de la talla de las tortugas con el tamaño de puesta. Sin embargo, hay que tener en cuenta que también pueden influir en el número de huevos por nido otras características morfológicas y fisiológicas y/o estrategias adaptativas de las tortugas.

En muchas poblaciones de tortugas verdes se han encontrado relaciones significativas entre la talla de las tortugas, muchas veces estimada a partir de LCC, y el tamaño de puesta (referencias en Bjorndal y Carr, 1989; Hays *et al.*, 1993; Pilcher y Basintal, 2000, Broderick *et al.*, 2003), aunque en otras poblaciones no se ha encontrado dicha relación (Ej.: Pilcher, 2000). Sin embargo, la varianza explicada por dicha variable es diferente en cada caso y, en la mayoría de éstos, reducida (Bjorndal y Carr, 1989 y referencias incluidas; Hays *et al.*, 1993; Broderick *et al.*, 2003), excepto la citada por Hirth (1988) del 40%. Estos autores discuten sobre otros factores que pueden influir sobre el tamaño de las puestas, como la fecha de puesta en la temporada, la temporada de puesta, la edad de las tortugas o el intervalo entre puestas. En reptiles, la talla puede establecer el límite superior de número de huevos por nido, pero este límite puede no alcanzarse si las condiciones no son las óptimas (Shine, 1992 en Broderick *et al.*, 2003). Es posible que el grado diferencial de alimentación y acumulación de reservas por parte de las hembras nidificantes y la temperatura experimentada por éstas en el mar afecten al tamaño de puesta (Broderick *et al.*, 2001b). Aunque no realizamos análisis al respecto, sí observamos que unas tortugas llegaban más gruesas que otras a las playas, con aspecto de haber acumulado más reservas.

Otros factores, como la presión por depredación sobre huevos, neonatos o incluso adultos durante periodos de tiempo largos, la fisiología de buceo y otras limitaciones fisiológicas, pueden haber tenido efecto en la evolución de la estrategia de tamaño de puesta adoptada por las tortugas (Broderick, 1998). Aun así, en general se observa una clara relación positiva entre la talla de las tortugas y el tamaño de sus puestas si comparamos diversas poblaciones en todo el mundo (Figura 2.3). A pesar de no encontrarse relación significativa entre la LCC y el tamaño de puesta en las tortugas verdes del sur de Bioko, los valores medios de estas variables se ajustan bastante bien a la tendencia global (Figura 2.3).

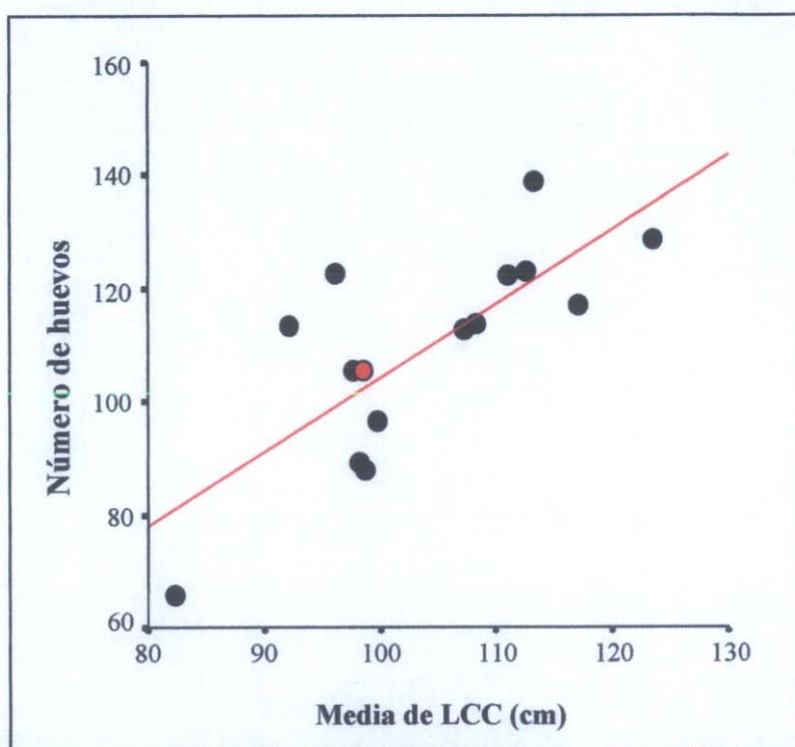


Figura 2.3. Media de la longitud curva del caparazón y tamaño de puesta medio de diferentes poblaciones de tortuga verde de todo el mundo. Valores tomados de Hirth (1997), Pilcher (2000) y Pilcher y Basintal (2000). Se representa la línea de regresión ajustada (Hirth, 1997). El punto rojo corresponde a la talla media de las 196 tortugas verdes marcadas en la temporada 1996-97 y al tamaño de puesta medio en esa temporada en el sur de Bioko.

Por otra parte, se ha comprobado que las tortugas verdes primerizas ponen menos huevos que las tortugas con varias temporadas de puesta de experiencia (Bjorndal, 1980). En cualquier caso, y según nuestros resultados, en Bioko debería emplearse la ACC como mejor predictor del tamaño de puesta para la conservación de esta especie, en el sentido de que tortugas más grandes (con mayor ACC) pondrán más

huevos y por tanto su conservación es doblemente interesante. Aunque esta afirmación debe contrastarse con la relación entre el tamaño de puesta y el éxito de eclosión que veremos más adelante.

Tamaño de puesta y patrón individual de puesta

A pesar de los pocos datos registrados al respecto en el sur de Bioko (Tabla 2.3), debido a las condiciones y al esfuerzo de muestreo (ver capítulo 1), observamos algunos casos que podrían asemejarse a la tendencia citada para *C. caretta* (Broderick *et al.*, 2003).

Tabla 2.3. Número de puestas y tamaño de puesta de los nidos de algunas de las tortugas verdes marcadas registrados en el sur de la isla de Bioko. Se incluyen las tortugas con más de tres nidos registrados y alguno de ellos estudiado. (*) Puestas observadas pero no estudiadas; (-) puestas no observadas estimadas según el intervalo entre puestas (ver capítulo 1).

marcas	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	6 ^a	7 ^a	8 ^a
150-151	*	-	*	*	*	102		
178-179	109	-	-	117	88			
222-223	87	*	-	*	*			
228-229	*	145	-	*				
236-237	*	*	-	*	-	-	*	76
238-239	*	*	41					
250-251	84	77	*					
321-322	101	119	73	*				
479-480	*	-	83	*				

Vemos que en la tortuga 178-179 el último nido observado y estimado es un 19% y un 24% inferior que los nidos precedentes. El único nido estudiado de la tortuga 236-237 es bastante probable que se trate del último nido puesto por esta tortuga en esta temporada, pues se trata de la octava puesta estimada (la quinta observada), y el número máximo de puestas por temporada encontrado en la literatura para esta especie es de 9 (Hirth, 1997). Este nido tiene un tamaño de puesta un 27% inferior a la media de la población en esa temporada. La tortuga 238-239 presenta un último nido observado de

tamaño de puesta muy reducido. Según los datos recogidos en la Tabla 2.3, no podemos descartar que algunas de estas tortugas realizaran puestas posteriores a la última observada. Además, las tortugas 321-322 y 479-480 presentan nidos con tamaño de puesta pequeño, similar al último de la tortuga 236-237, que no son los últimos observados.

Es muy difícil determinar cuál es la última puesta de una tortuga si no se realiza un esfuerzo de muestreo total con marcaje intensivo en la temporada; más en Bioko, donde se ha descrito actividad de puesta de *C. mydas* a lo largo de todo el año en esta área (Anónimo, 2000). Según la bibliografía consultada, la última puesta de las tortugas bobas (*C. caretta*) tiene un menor número de huevos que las precedentes, hasta un 38% inferior, aunque en las tortugas verdes no se ha encontrado este resultado (Frazer y Richardson, 1985; Broderick *et al.*, 2003). De hecho, en diferentes poblaciones parecen darse situaciones diferentes. Por ejemplo, Bjørndal y Carr (1989) no encuentran ninguna tendencia significativa en tortugas verdes de Costa Rica, mientras que Broderick *et al.* (2003) encuentran una tendencia ascendente en tortugas verdes de Chipre, con un primer nido inferior y un aumento progresivo hasta el cuarto nido, siendo el quinto no significativamente diferente del cuarto (no encuentran ninguna tortuga con más de cinco nidos por temporada). Ninguna de las tortugas marcadas en el presente estudio se ajusta a la tendencia ascendente propuesta por Broderick *et al.* (2003).

La tortuga 250-251 presenta los dos primeros nidos observados con pocos números de huevos. Esta tortuga presentó unas medidas de $LCC = 93$ cm y $ACC_{máx} = 85$ cm, lo cual parece apoyar la relación existente entre tamaño de puesta y ACC. Un mayor esfuerzo de muestreo y un estudio específico de las puestas de las tortugas marcadas son necesarios para obtener la relación entre el tamaño de puesta y el patrón individual de cada tortuga verde en el sur de Bioko.

Tamaño de puesta a lo largo de la temporada.

La Figura 2.4 muestra la media y el intervalo de confianza al 95% del tamaño de puesta de los nidos de tortuga verde del sur de Bioko puestos en periodos de 12 días desde el inicio hasta el fin del muestreo en las dos temporadas estudiadas.

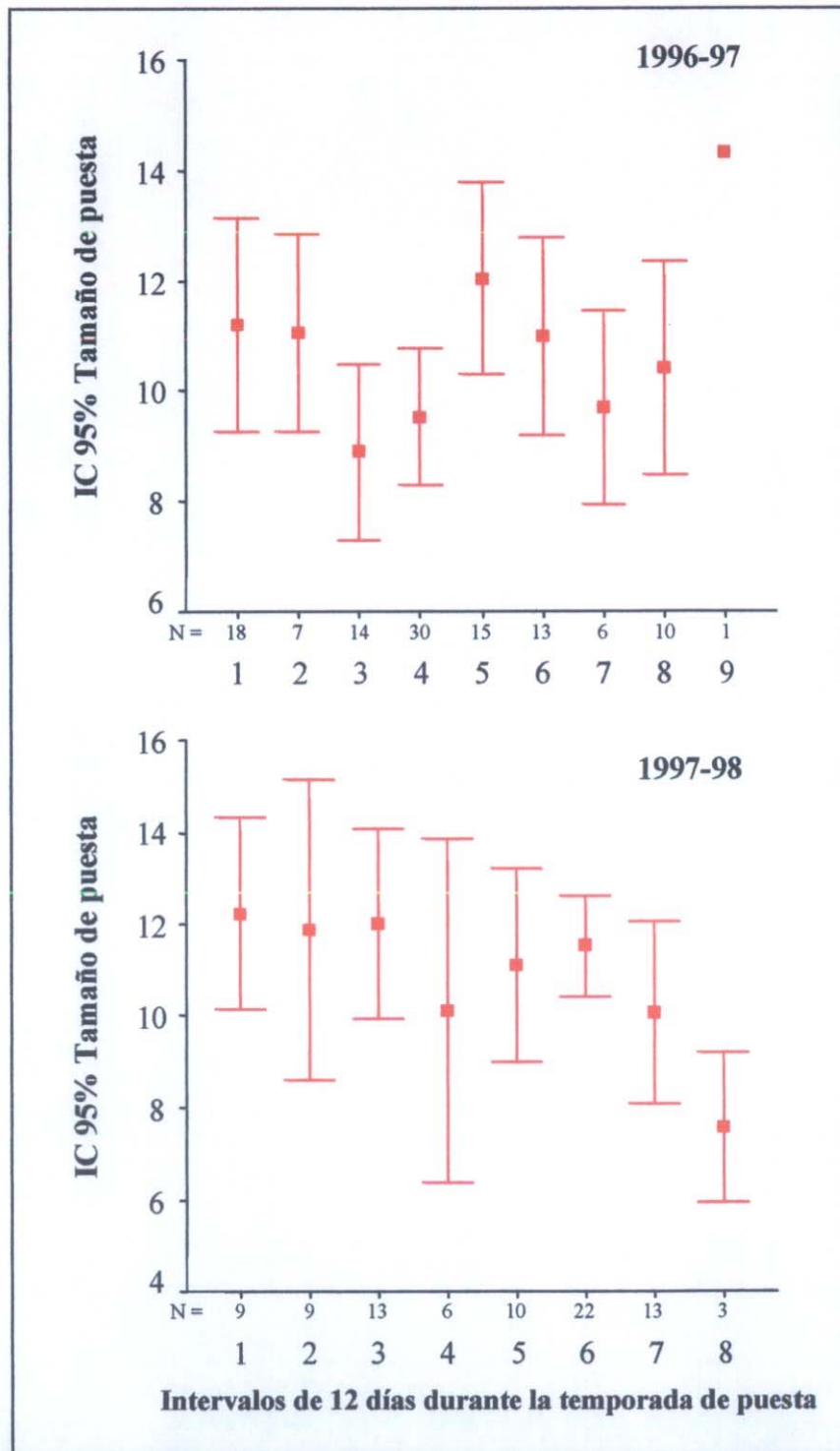


Figura 2.4. Media e intervalo de confianza (IC) del 95% del tamaño de puesta de los nidos de *Chelonia mydas* estudiados en la zona A del área estudiada en el sur de Bioko agrupados según su fecha de puesta. Las agrupaciones se han realizado en periodos de 12 días desde el 29-10-1996 en la primera temporada y desde el 16-09-1997 en la segunda. N: número de nidos estudiado en cada agrupación.

No se ha encontrado relación significativa entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta a lo largo cada una de las dos temporadas estudiadas (ANOVA, 1996-97: g.l.= 7, F= 1.724, p= 0.111; 1997-98: g.l.= 7, F= 1.3, p= 0.262). Sin embargo, los tamaños muestrales empleados no son elevados, y sería conveniente repetir estos estudios con un número mayor de nidos estudiados. Por otra parte, ambas temporadas no son comparables debido al diferente periodo de muestreo (de octubre a abril en 1996-97 y de septiembre a febrero en 1997-98) y a la interrupción del estudio de los nidos en la segunda temporada muestreada. Nuestros resultados coinciden con los de Frazer y Richardson (1985). Sin embargo, Bjorndal y Carr (1989) encuentran que puestas de tortuga verde realizadas al final de temporada presentan significativamente más huevos que las realizadas a principio de la temporada; aunque estos autores afirman que en otras poblaciones el patrón es completamente distinto, pasando a ser las de menor número de huevos las de final de temporada. Se han detectado tendencias estadísticamente significativas de aumento (Marcovaldi *et al.*, 1999) o disminución (Tucker y Frazer, 1994) del tamaño de puesta a lo largo de la temporada de puesta en otras especies en otras poblaciones.

Aparentemente, el tamaño de puesta dependerá de las reservas energéticas de que disponga la hembra adulta para producir huevos en una temporada y de cómo los distribuya a lo largo de esta, es decir, muchos nidos de pocos huevos o pocos de muchos huevos. Futuros muestreos más completos en el sur de Bioko deberán tratar este tema.

2.3.1.2. Huevos infértiles.

Los huevos no embrionados son huevos de tamaño muy inferior a los normales y contienen principalmente albúmina y vitelo; al no poseer disco embrionario, el desarrollo no puede ocurrir (Miller, 1999). Las dos especies de tortuga marina más abundantes en el sur de Bioko presentan diferencias en la presencia y abundancia de estos huevos: En el sur de Bioko, el número de huevos infértiles por nido fue menor en los nidos de tortuga verde que en los de laúd (*D. coriacea*). Sólo el 13% (30) de los nidos de *C. mydas* excavados en este estudio presentaron huevos infértiles. En éstos, el número medio de huevos infértiles fue 1.83 ± 1.51 (rango 1-7).

Dutton y McDonald (1995) enumeran una serie de posibles ventajas que los huevos no embrionados pueden aportar al éxito de la puesta, ventajas referentes a mitigar la depredación o a su contribución al mantenimiento de buenas condiciones de incubación: temperatura, O₂. Estos autores argumentan que la presencia de estos huevos puede deberse simplemente a procesos fisiológicos asociados con la alta producción de huevos de estas especies. Los huevos infértiles observados en los nidos de tortuga verde, además de su reducido número, presentaron en su mayoría tamaños muy pequeños, entre la tercera y la quinta parte que un huevo fértil; por lo que es poco probable que afecten de alguna manera al éxito de la puesta (Peter Dutton, com. pers.). Es por esto que dichos huevos no se han incluido al calcular el tamaño de puesta para relacionar ésta con otras variables.

2.3.1.3. *Periodo de incubación*

Las condiciones meteorológicas en el área de estudio impidieron determinar con precisión el periodo de incubación de muchos de los nidos. La lluvia, más frecuente y abundante durante la primera temporada de muestreo (Figura 1.9), en muchos casos borró tanto las huellas dejadas por los neonatos como el hundimiento característico que se produce en la superficie sobre el nido durante la eclosión. A pesar de este inconveniente, se pudieron registrar un total de 145 eclosiones, 72 en 1996-97 y 73 en 1997-98 (Tabla 2.1). Con estos datos, comprobamos que las dos temporadas mostraron diferencias significativas en los periodos de incubación de los nidos de tortugas verdes ($U_s = 2057.0$, $p = 0.024$, $N_{total} = 145$).

El periodo de incubación medio registrado en la primera temporada de estudio fue superior a los registrados en la mayoría de estudios de tortuga verde recopilados en la literatura (referencias en Hirth, 1997; Broderick *et al.*, 2000 y referencias incluidas). Bustard (1972, en Mrosovsky e Yntema, 1995) cita que en la isla Heron (Australia) el periodo de incubación para *C. mydas* varía entre 42 y 77 días, con una media de 56 días, pudiendo alcanzarse periodos de incubación de hasta 91 días en temporadas muy lluviosas. Servan (1976) cita periodos de incubación de 99 días en invierno en la Isla Europa (Índico occidental). El máximo periodo registrado en Bioko, de 107 días (Tabla 2.1), supera a los máximos de todos estos estudios; lo cual puede ser consecuencia de la gran cantidad y frecuencia de lluvias en el sur de Bioko y contribuye a explicar la

diferencia registrada en esta variable en las dos temporadas muestreadas, con un periodo de incubación inferior en la segunda temporada. El periodo medio de incubación registrado en esta segunda temporada (61.81 ± 6.85 días) sigue siendo bastante superior a los de otras zonas (Ej.: 49.3 días en Chen y Cheng, 1995; 50.2 días en Broderick *et al.*, 2000; 53.1 días en Pilcher y Basintal, 2000). Exploramos a continuación la relación del periodo de incubación con diversos factores abióticos controlados en el presente estudio.

Periodo de incubación y cantidad de lluvia

Como hemos comentado, el volumen de lluvia (l/m^2) sólo se midió en la segunda temporada de muestreo. No encontramos relación significativa entre el periodo de incubación y la cantidad media de lluvia por día (Correlación de Pearson: $R= 0.122$, $p= 0.493$). Sin embargo, sí se encontró una relación lineal con la cantidad total de lluvia recogida durante todo el periodo de incubación (Regresión lineal: $r^2= 0.296$, pendiente= 0.041 , $F= 14.894$, $p= 0.001$) (Figura 2.5). Este efecto lo discutiremos en los siguientes subapartados correspondientes a otros factores.

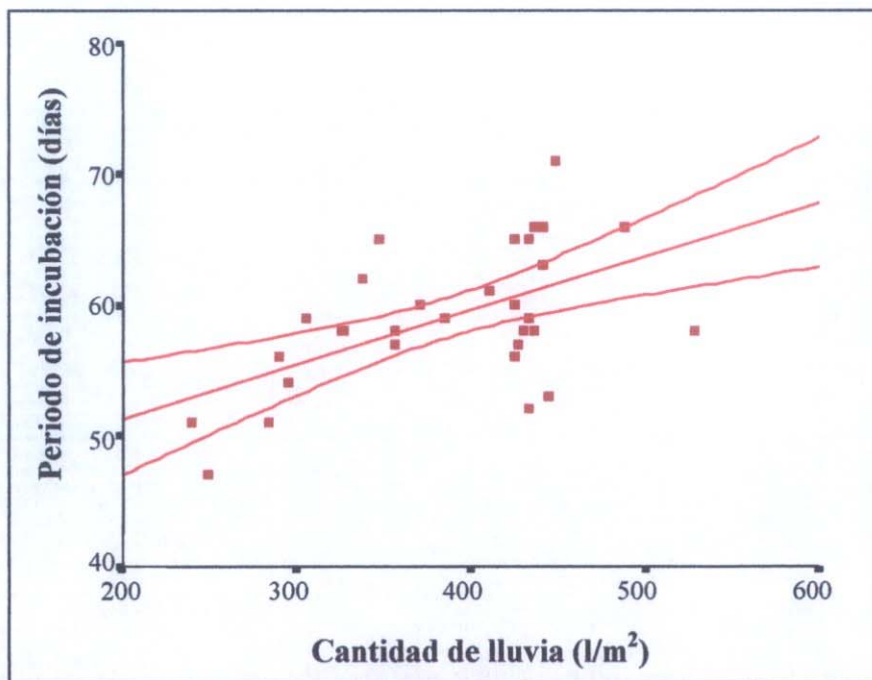


Figura 2.5. Relación entre el periodo de incubación y la cantidad de lluvia acumulada durante el mismo para nidos de *C. mydas* puestos en la temporada 1997-98 en el sur de Bioko. Las líneas curvas representan el intervalo de confianza al 95% de la regresión.

Periodo de incubación a lo largo de la temporada de puesta

En ambas temporadas observamos un descenso en el periodo de incubación en relación a la fecha de puesta de cada nido, conforme avanza la temporada y se acerca la estación seca (Figura 2.6). Este descenso parece más evidente en la segunda temporada (Correlación de Spearman, $R_s = -0.544$, $p < 0.001$) que en la primera ($R_s = -0.306$, $p = 0.008$), probablemente debido a las diferencias climatológicas de ambas temporadas y a la mayor extensión de la estación seca en 1998. Sin embargo, la interrupción del muestreo en febrero-marzo de aquel año (ver apartado 1.2.2.) impidió determinar con precisión esta tendencia a lo largo de toda la temporada de puesta.

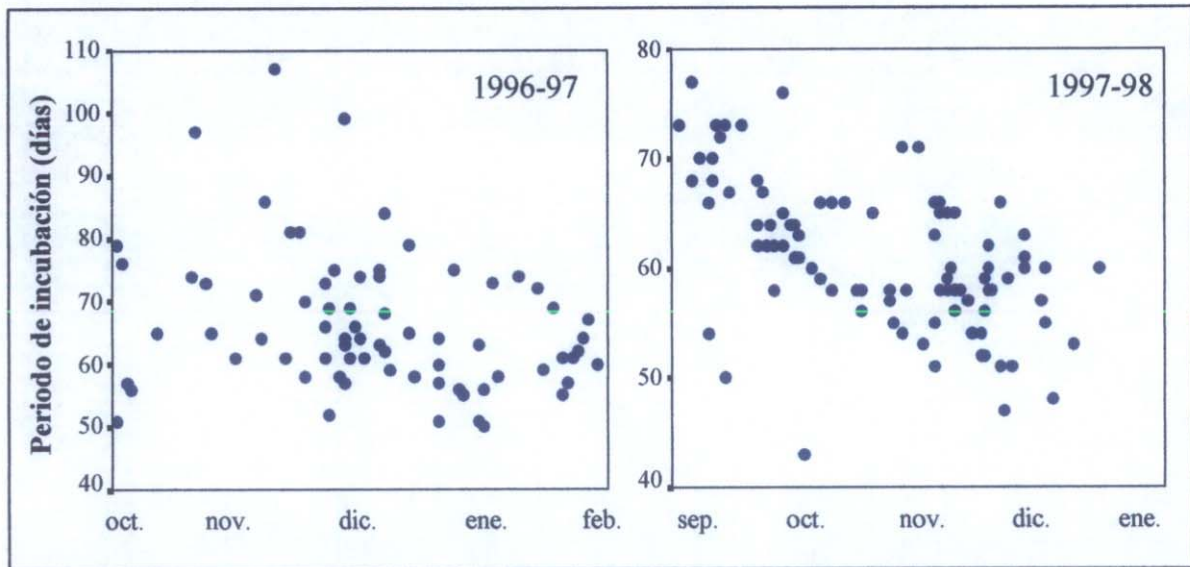


Figura 2.6. Evolución del periodo de incubación de los nidos de *C. mydas* a lo largo de la temporada de puesta en las dos temporadas muestreadas en el sur de Bioko.

En la gráfica correspondiente a la temporada 1996-97 de la Figura 2.6 parece apreciarse una disminución de la variabilidad más que una tendencia descendente. Esta disminución de la variabilidad podría explicarse por la estabilización de las condiciones ambientales en los meses de enero y febrero de 1997; y la variabilidad mayor a principio de temporada podría ser el resultado de la inestabilidad de estas condiciones más el efecto de la ubicación del nido, como veremos más adelante. Parece lógico pensar que la tendencia descendente se estabilice en un periodo de incubación mínimo en plena estación seca (enero-febrero) y que éste periodo vuelva a incrementarse al final de la temporada de puesta (marzo-abril), con el regreso de las lluvias y la aparición de tormentas en estos meses. Aunque, como hemos visto en el capítulo 1, el número de

puestas es bastante reducido a partir de la segunda quincena de febrero. Esta reducción del periodo de incubación conforme avanza la temporada también ha sido citada en otras playas de puesta de tortuga verde (Broderick *et al.*, 2000).

Periodo de incubación y profundidad del nido

Las mediciones de la profundidad del nido en la segunda temporada de muestreo dieron los siguientes resultados: media= 60.68 ± 9.85 cm, rango 35-80, N= 77. Nuestros datos no revelan relación significativa entre el periodo de incubación y la profundidad del nido en las puestas analizadas en esta segunda temporada (Correlación de Pearson, $R= 0.24$, $p= 0.859$, N= 73). Mortimer (1990) encuentra profundidades medias de nidos de tortuga verde bastante mayores en una población de tortuga verde bastante próxima, en la isla Ascensión: media= 85 ± 18.8 cm (rango: 21-155, N= 78). Sin embargo, el periodo de incubación medio en la isla Ascensión no es muy distinto al registrado en el área de estudio del sur de Bioko, al menos el registrado en la segunda temporada. Aunque la profundidad de los nidos sea menor en el sur de Bioko, la mayor humedad del sustrato puede compensar y contribuir a la similitud de los periodos de incubación en ambas localizaciones.

Periodo de incubación y ubicación del nido

Cabe pensar que los nidos puestos en la vegetación y bajo sombra presenten un periodo de incubación más largo que los nidos ubicados en la playa y al descubierto, ya que en éstos últimos la mayor insolación podría acelerar la maduración de los huevos. Bustard (1972, en Mrosovsky e Yntema, 1995) encuentra que el periodo de incubación de nidos puestos bajo sombra y expuestos al viento es el doble que el de los nidos incubados simultáneamente pero en zonas protegidas y al sol. Nuestros resultados no nos permiten encontrar diferencias significativas en el periodo de incubación entre los nidos de tortuga verde puestos en la playa, borde o vegetación (Tabla 2.4), o entre los nidos puestos bajo sombra o sin ella (Tabla 2.5). A pesar de estos resultados, encontramos que el periodo de incubación medio es mayor en los nidos puestos en la vegetación y en los nidos puestos bajo sombra. La diferencia entre el número de nidos bajo sombra (35) y sin sombra (119) estudiados puede haber afectado a la significatividad del test.

Tabla 2.4. Resultados de los análisis para determinar las diferencias en el periodo medio de incubación entre los nidos de tortuga verde, puestos en el sur de Bioko, situados en la playa (P), los situados en el borde entre la playa y la vegetación (B) y los situados en la vegetación (V). ANOVA: N= tamaño muestral, F= estadístico, gl= grados de libertad, p = probabilidad de significatividad.

	N	F	Gl	p	Periodo de incubación medio (en días)
1996-97	73	1.442	2	0.243	P: 63.9 B: 70 V: 67.38
1997-98	77	0.853	2	0.430	P: 62.44 B: 60.54 V: 62.86
Ambas temporadas	150	0.527	2	0.591	P: 63.4 B: 63.32 V: 64.1

Tabla 2.5. Resultados de los análisis para determinar las diferencias en el periodo medio de incubación entre los nidos de tortuga verde, estudiados en el sur de Bioko, situados en zona sin sombra (SS) y los situados bajo sombra (CS). Test-t: N= tamaño muestral, t = estadístico, gl= grados de libertad, p = probabilidad de significatividad.

	N	t	Gl	p	Periodo de incubación medio (en días)
1996-97	72	-0.743	2	0.460	SS: 65.57 CS: 67.79
1997-98	77	-0.818	2	0.416	SS: 61.71 CS: 63.5
Ambas temporadas	142	-1.341	2	0.182	SS: 63.55 CS: 66.13

El análisis conjunto de ambos factores relativos a la ubicación del nido tampoco ofreció diferencias significativas entre las diferentes categorías (ANOVA, $F= 0.783$; $p= 0.564$; $N= 142$). Sin embargo, se analizaron pocos nidos de algunas de las categorías, como playa-sombra (categoría 4: 3 nidos) o borde-sombra (categoría 5: 8 nidos). El periodo de incubación medio de los nidos de la categoría 6 “vegetación-sombra” (65.75 días) es mayor que el periodo de incubación medio de todos los nidos puestos en la vegetación, con o sin sombra, (64.96 días). Aunque los resultados no sean significativos, sí podemos observar que los valores mayores se registran en los nidos

ubicados en la vegetación y bajo sombra. Este análisis debe repetirse con más nidos y con tamaños muestrales similares para todas las categorías estudiadas.

Además de la presencia de vegetación o de sombra, la proximidad del nido al mar es uno de los factores que pueden influir en el periodo de incubación en relación con su ubicación. Cabe pensar que una mayor proximidad del nido al mar puede extender su periodo de incubación. Aunque no se han tomado medidas de temperatura ni humedad a lo ancho de la playa, es esperable que a medida que nos aproximamos a la zona intermareal la temperatura sea menor y la humedad mayor, por aumentar el tamaño de grano y disminuir el espesor de la capa de arena desde la superficie hasta la capa freática. Sin embargo, sólo encontramos relación significativa entre estas dos variables en la segunda temporada (Correlación de Pearson, $R = -0.695$, $p = 0.038$). No encontramos relación significativa por tanto en la primera temporada muestreada ($p = 0.815$) ni en el conjunto de ambas ($p = 0.185$). Como vemos en la Figura 2.7, a pesar de no existir relación significativa en la primera temporada, sí se aprecia una disminución de la variabilidad y cierta tendencia a disminuir dicho periodo de incubación en los nidos más alejados de la línea de marea alta.

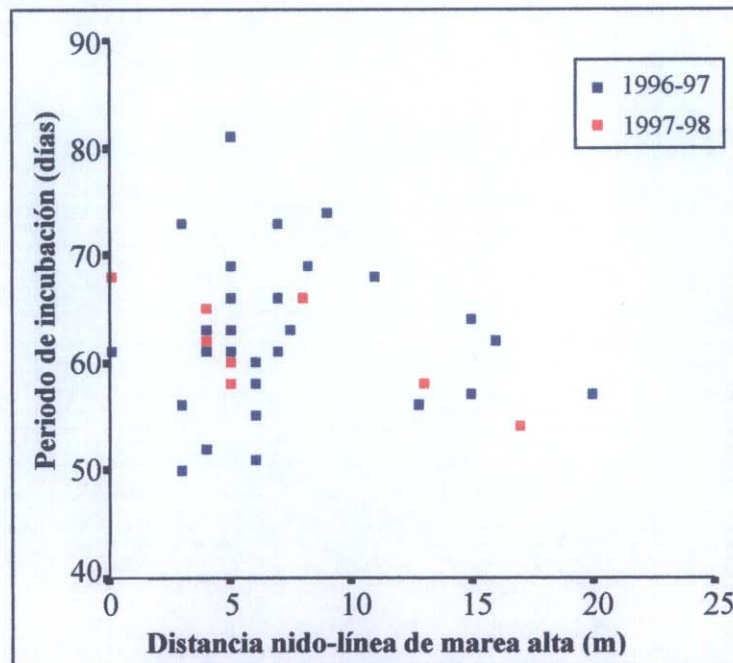


Figura 2.7. Relación entre el periodo de incubación y la distancia desde el nido hasta la línea de marea alta en el momento de la puesta para los nidos de tortuga verde estudiados en el sur de Bioko.

En resumen, los nidos más alejados de la línea de marea alta parecen tener periodos de incubación más cortos. Sin embargo, en la primera temporada vemos algunos nidos puestos próximos al mar con periodos de incubación cortos. Esto puede explicarse porque la distancia desde el nido a la línea de marea alta fue medida en el momento de la puesta del nido, pero tal distancia puede variar a lo largo de la temporada de puesta, incrementándose por el aporte de arena a la playa a lo largo de la estación seca. Observamos que en los meses de enero y febrero las playas del sur de Bioko tenían una mayor anchura, y que zonas que en los meses de octubre y noviembre eran pedregosas pasaban a estar totalmente cubiertas de arena, con espesor suficiente para permitir puesta de tortugas. Este fenómeno se debe a la reducción del oleaje a causa de la estabilización del clima y a la menor fuerza con que descargan los ríos (que pasan a ser considerablemente menos caudalosos) en las playas, lo que supone una menor erosión y un mayor aporte de sedimento a las mismas. Es por esto que algunos nidos puestos a poca distancia de la línea de marea alta pueden haber visto incrementada dicha distancia a lo largo de sus periodos de incubación, pasando a experimentar condiciones ambientales más estables. Lo que sí parece evidente es el menor periodo de incubación en los nidos más alejados de la línea de marea alta en ambas temporadas. Luego los nidos con periodos de incubación más cortos parecen ser los nidos puestos en la arena, cerca de la vegetación pero sin contacto directo con ella y sin sombra sobre ellos.

Periodo de incubación y temperatura

El periodo de incubación es altamente dependiente de la temperatura, como se ha visto en otras poblaciones de tortugas marinas (referencias en Marcovaldi *et al.*, 1997). En este estudio se midieron las temperaturas de incubación de ocho nidos (cuatro por temporada). Ya que este número es reducido para obtener resultados precisos, y debido a que el método de medición tampoco ha sido exacto, tratamos de buscar alternativas para analizar el efecto de la temperatura con el periodo de incubación de las tortugas verdes del sur de Bioko.

La temperatura de la arena en superficie puede utilizarse para estimar este efecto. Aunque la temperatura en superficie varía en mayor medida que la temperatura a

la profundidad del nido, variaciones importantes en la primera se verán reflejadas en la segunda y, por tanto, en el periodo de incubación (Broderick *et al.*, 2000). Como hemos comprobado en los ocho nidos con medición de temperatura de incubación, descensos importantes en la temperatura de la arena en superficie debidos a temporales y lluvia fuerte se reflejaron en descensos en la temperatura medida a la profundidad del nido. Analizamos la variación de temperatura de la arena en superficie para ver su efecto sobre el periodo de incubación.

Mientras que en la temporada 1996-97 encontramos que la temperatura diurna media de la arena durante el periodo de incubación estaba inversamente relacionada con éste ($R = -0.349$, $p = 0.008$, $N = 57$), en la siguiente temporada no observamos relación significativa ($R = 0.60$, $p = 0.726$, $N = 37$). Quizá esto se deba a las condiciones climatológicas más estables de la segunda temporada. Bustard (1972, en Davenport, 1997) cita para tortugas verdes de Australia variaciones del periodo de incubación de entre seis y 13 semanas dependiendo de las temperaturas ambientales que se den. Matsuzawa *et al.* (2002) también encuentran relación negativa significativa entre la temperatura media durante el periodo de incubación y este mismo periodo en nidos de *Caretta caretta*.

Periodo de incubación y tamaño de puesta

El periodo de incubación también puede estar afectado por factores de tipo biótico, como el tamaño de puesta. Es posible que un mayor número de huevos pueda reducir el periodo de incubación, debido a una mayor tasa metabólica en el nido que haga que la temperatura aumente en éste. En el presente estudio no se encontró relación significativa entre el periodo de incubación y el número de huevos de cada nido ($R_s = 0.005$, $p = 0.949$, $N = 144$). Broderick *et al.* (2001a) encuentran relación significativa entre el número de huevos y el incremento de temperatura del nido debido al metabolismo de los huevos; aunque admiten que algunos factores abióticos, como la conductividad y otras de las propiedades físicas de la arena, pueden ser igual o más importantes en la determinación de la temperatura de incubación, y por tanto del periodo de incubación.

Periodo de incubación: Conclusión

Según nuestros datos, el periodo de incubación depende principalmente de la variación del clima a lo largo de la temporada de puesta y aparentemente de la ubicación del nido, factores ambos que determinan la temperatura de incubación (Davenport, 1997). Broderick *et al.* (2000) detectaron relación negativa entre la temperatura de incubación y el periodo de incubación. Además, estos autores comprobaron en su estudio que el efecto de la temperatura se produce a lo largo de todo el periodo de incubación, y que viene determinado por la ubicación del nido y por la climatología. Sin embargo, existen otros factores que pueden afectar al periodo de incubación y que no han sido contemplados en el presente estudio, como por ejemplo la humedad de la arena. Hewavisenthi y Parmenter (2001) encuentran que la temperatura de incubación afecta significativamente al periodo de incubación, mientras que la humedad no. Sin embargo, Steyermark (1999) comenta que la humedad del sustrato también es un factor determinante del periodo de incubación. De todos modos, Godfrey y Mrosovsky (2001) comentan que la temperatura tiene más importancia que la humedad en cuanto a su efecto sobre el periodo de incubación.

En resumen, variaciones en los factores que supongan una disminución en la temperatura de incubación, tales como una mayor cantidad de lluvias o la ubicación del nido en una zona más húmeda, supondrán un alargamiento del periodo de incubación.

2.3.2. Éxito de eclosión en nidos de tortuga verde del sur de Bioko.

En la Tabla 2.6, se muestran los valores de porcentaje de éxito de eclosión de los nidos de tortuga verde estudiados en las dos temporadas muestreadas en Bioko. Observamos valores significativamente diferentes entre las dos temporadas ($U_s=3587.5$, $p=0.001$), siendo mayor el éxito de eclosión en la segunda. Más adelante veremos qué factores pueden haber influido en estos valores.

Hirth (1997) muestra los porcentajes medios de éxito de emergencia de neonatos de los nidos de 24 poblaciones de tortugas verdes, porcentajes que van desde el 1.9% en la isla Espumilla (Galápagos) hasta varias poblaciones con más del 80%, como las de la

Isla Heron (Australia) o Chipre (referencias en Hirth, 1997). El porcentaje de éxito de emergencia medio para 21 de estas poblaciones es del $71.19\% \pm 19.96$. En las poblaciones en que el porcentaje es muy bajo, la razón parece ser un elevado nivel de depredación. Teniendo en cuenta que Hirth (1997) refleja el porcentaje de éxito de emergencia, el cual es igual o inferior al porcentaje de éxito de eclosión, podemos decir que el éxito de eclosión registrado en el sur de Bioko en ambas temporadas (media global= 69.72) quedaría en la mitad inferior de la distribución formada por estas poblaciones. En la Tabla 2.6 se pueden comparar los valores del sur de Bioko con los de otras poblaciones similares de tortuga verde, no incluidas en Hirth (1997), las cuales presentan tamaños muestrales comparables al del presente estudio.

Tabla 2.6. Descriptores y tamaño muestral (N) del porcentaje de éxito de eclosión de los nidos de tortuga verde excavados en las dos temporadas de puesta muestreadas en la playa de Moraca (Bioko Sur) y su comparación con los registrados en otros estudios en otras áreas de puesta.

Localización		Media \pm D.T. (rango)	N	Referencia
Sur de Bioko:	1996-97	64.27 ± 25.35	119	presente estudio
	1997-98	75.16 ± 20.67	83	
Isla Poilão (Guinea-Bissau)		93.6 (69-100)	58	Catry <i>et al.</i> , 2002
Chipre (Mediterráneo)		84.2 (9-100)	341	Broderick y Godley, 1996
Tortuguero (Costa Rica)		57.6%	176	Troëng <i>et al.</i> , 2000
Islas Karan y Jana (Golfo Árabe, Arabia Saudita)		84.7 (53.7-96.8)	21	Pilcher, 2000
Sabah (Malasia)		71.1 ± 22.2	1256	Pilcher y Basintal, 2000

En la Tabla 2.6 vemos que, con la excepción clara de las playas de Tortuguero, los valores de los nidos de tortuga verde en Bioko son similares o inferiores a los de las otras poblaciones. Tortuguero es una zona de puesta situada en continente en la costa este de Costa Rica, no en isla como las otras, y por tanto sujeta a mayor depredación potencial y amenazas de origen humano. Sin embargo, otras zonas de puesta situadas en islas del Océano Atlántico, como Poilão, presentan porcentajes de éxito de eclosión muy superiores a los de Bioko. Como veremos más adelante, la depredación de nidos en

el área de estudio fue moderada. Es probable que las condiciones meteorológicas inestables de esta área contribuyan a explicar los bajos valores registrados de porcentaje de éxito de eclosión, particularmente en la primera temporada. A continuación analizamos cómo algunos factores bióticos y abióticos pueden haber afectado al éxito de eclosión en el periodo de muestreo.

2.3.3. Efecto de factores bióticos y abióticos sobre el porcentaje de éxito de eclosión en las puestas de tortuga verde.

2.3.3.1. Efecto del tamaño de puesta.

No se ha encontrado relación significativa entre el tamaño de puesta y el éxito de eclosión, ni para las dos temporadas en conjunto (Correlación de Spearman: $R_s = 0.034$, $p = 0.632$, $N = 202$) ni en cada temporada por separado (temporada 1996-97: Correlación de Pearson: $R = 0.024$, $p = 0.798$, $N = 119$; temporada 1997-98: Correlación de Spearman: $R_s = 0.049$, $p = 0.660$, $N = 83$). Como hemos mencionado en el apartado 2.3.1, el número de huevos infértiles registrados y su efecto son despreciables, por lo que no se han contabilizado en el tamaño de puesta ni para calcular el porcentaje de éxito de eclosión.

Hewavisenthi (1994) encuentra relación negativa entre el éxito de eclosión y el tamaño de puesta en nidos recolocados, es decir, mayor mortandad en los nidos con más huevos. Esta mortandad se produce principalmente en los últimos estados de desarrollo. Sin embargo, otros estudios en otras poblaciones de tortuga verde no encuentran relación entre el número de huevos y el porcentaje de éxito de eclosión (Pilcher, 2000; Pilcher y Basintal, 2000).

Hall (1990) indica para nidos de tortuga laúd que el porcentaje de éxito de eclosión es mayor en nidos con menos huevos fértiles, argumentando que un mayor número de huevos puede hacer que las condiciones de temperatura y humedad en el centro de la puesta no sean adecuadas y se disminuya el éxito de eclosión en esta parte de la puesta. El menor tamaño de los huevos de tortuga verde se traduce en cámaras de puesta más pequeñas, por lo que las condiciones de temperatura y humedad se

mantendrán con menos variaciones dentro de sus puestas, siendo menos probable encontrar diferente éxito de eclosión en diferentes partes de la puesta. Una alta variabilidad en el número de huevos puestos por estas tortugas da plasticidad para adaptar el tamaño de la puesta a las condiciones y cambios ambientales (Hall, 1990), que parecen tener mayor efecto en el éxito de eclosión. Este autor encuentra un tamaño de puesta óptimo para el éxito de eclosión. En el presente estudio no se han encontrado relaciones que indiquen un tamaño de puesta óptimo para un éxito de eclosión máximo en tortuga verde. Las regresiones curvilíneas (cuadráticas y cúbicas) realizadas, tanto para las dos temporadas juntas como para cada una por separado, han sido altamente no significativas (significatividad de F: $p > 0.5$ en todos los casos).

2.3.3.2. *Relación del éxito de eclosión con el periodo de incubación.*

Hemos visto factores bióticos y abióticos que pueden afectar al periodo de incubación. Algunos de estos factores también pueden afectar al éxito de eclosión. En este apartado analizamos si existe relación entre ambas variables. La relación entre el porcentaje de éxito de eclosión y el periodo de incubación para los nidos de ambas temporadas no fue significativa (Correlación de Spearman: $R_s = -0.41$, $p = 0.639$, $N = 136$ nidos).

Un periodo de incubación más largo se traduce un mayor tiempo de exposición a los depredadores, o a infecciones bacterianas y fúngicas (Davenport, 1997), y también a variaciones bruscas del clima (en forma de temporales) que puedan afectar al desarrollo de los embriones. Existe una relación negativa entre la temperatura y el periodo de incubación (Broderick *et al.*, 2000), relación que se da dentro de un rango de temperaturas. Fuera de este rango de temperaturas los huevos no se desarrollan con éxito. Por tanto, dicho rango determina unos periodos de incubación efectivos. Como hemos comentado, en el sur de Bioko registramos un periodo de incubación extremo (según la bibliografía consultada) para un nido de *C. mydas* (107 días), tras el cual emergieron neonatos. Según Broderick *et al.* (2000), este periodo de incubación se correspondería con temperaturas de incubación inferiores a las tolerables para que se dé el desarrollo de embriones. Sin embargo, hay que tener en cuenta las diferentes características de cada playa (ver apartado 2.3.3.4).

Pilcher y Basintal (2000) tampoco encuentran relación entre éxito de eclosión y periodo de incubación en nidos de tortuga verde. El periodo de incubación por sí mismo parece no afectar al éxito de eclosión. Periodos de incubación más largos vendrán determinados por temperaturas de incubación menores, pero siempre que dichas temperaturas estén dentro del rango adecuado la maduración de los huevos se producirá correctamente, y el único efecto que tendrá será en la determinación de la proporción de sexos producidos (Broderick *et al.*, 2000), como se discutirá más adelante.

2.3.3.3. *Efecto del sitio de puesta.*

Del mismo modo que hemos hecho con el periodo de incubación, podemos analizar la variación del porcentaje de éxito de eclosión en función del sitio de puesta en relación a tres variables diferentes: dos categóricas y una numérica. La primera variable analizada en este apartado es la zona en la que se ubica el nido. Comparamos entre tres ubicaciones: (1) nidos puestos en la playa, (2) en el borde o escalón entre la arena y la vegetación y (3) dentro de la zona de vegetación. La segunda variable es la presencia de sombra sobre el sitio en que se ha ubicado la puesta. La tercera variable es la distancia desde el nido a la línea de marea alta.

Respecto a la primera variable, realizamos un análisis de la varianza (ANOVA) para evaluar las diferencias en el éxito de eclosión según la zona de ubicación de la puesta (playa, borde playa y vegetación) en cada una de las temporadas de puesta. Puesto que al juntar los datos de ambas temporadas una de las variables (nidos ubicados en el borde) no se ajusta a una distribución normal, para estudiar las diferencias en el éxito de eclosión medio en todos los nidos analizados realizamos un test de Kruskal-Wallis. Los resultados de estos análisis se muestran en la Tabla 2.7.

Tabla 2.7. Resultados de los análisis para determinar las diferencias en el éxito de eclosión medio entre los nidos de tortuga verde del sur de Bioko situados en la playa (P), los situados en el borde entre la playa y la vegetación (B) y los situados en la vegetación (V). ANOVA: N= tamaño muestral, F= estadístico, gl= grados de libertad, p = probabilidad de significatividad.

	N	Estadístico	g.l.	p	% éxito de eclosión
1996-97	119	F= 3.350	2	0.039	P: 72.4; N= 41 B: 60.17; N= 20 V: 59.93; N= 58
1997-98	81	F= 0.030	2	0.970	P: 75.26; N= 17 B: 73.96; N= 21 V: 75.29; N= 43
Ambas temporadas	200	$\chi^2= 3.849^*$	2	0.146	P: 73.24; N= 58 B: 67.23; N= 41 V: 66.47; N= 101

* Test de Kruskal-Wallis.

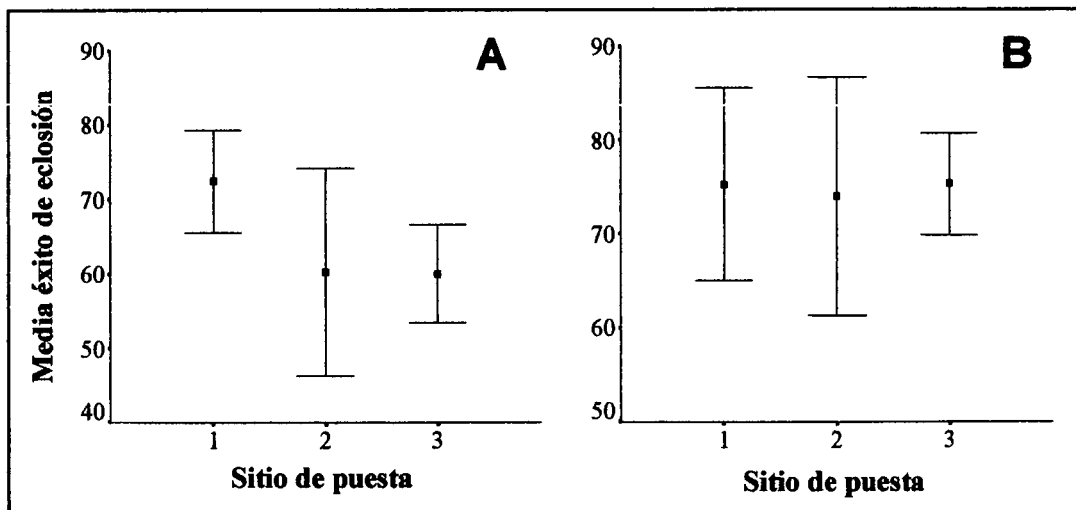


Figura 2.8. Media e intervalo del 95% del éxito de eclosión de los nidos excavados en la zona A (Moraca-Tudela) según el sitio de puesta: **A**, temporada 1996-97 (1= playa, N= 41; 2= borde, N= 20; 3= vegetación, N= 58). **B**, temporada 1997-98 (1= playa, N= 17; 2= borde, N= 21; 3= vegetación, N= 43).

Como vemos en la Figura 2.8, el éxito de eclosión parece ser mayor en los nidos puestos en la playa que en los puestos en el borde o en la vegetación. Sin embargo, sólo en la primera temporada hemos encontrado diferencias entre las tres ubicaciones, aunque con un valor de significatividad no muy alto. Una comparación *post hoc* (HSD de Tukey) con los nidos estudiados en esta temporada demostró diferencias

significativas entre los nidos de la playa y los de la vegetación ($p= 0.041$), pero no entre los de la playa y los del borde ni entre éstos y los de la vegetación. Esto parece indicar que en la ubicación 2 (borde) se dan condiciones intermedias, es decir, mayor insolación y menor humedad que en la zona de vegetación (ubicación 3), pero con algún efecto negativo de la vegetación próxima a estos nidos. La ausencia de diferencias significativas en cuanto a la ubicación del nido en la segunda temporada pueden haberse debido a la menor cantidad de lluvias, y, por tanto, a la menor retención de humedad en la vegetación. Sin embargo, en esta temporada, el número de nidos excavados en la playa fue bastante inferior al de nidos en la vegetación, por lo que el tamaño muestral pudo afectar al resultado del análisis.

Juntando los datos de las dos temporadas tampoco observamos diferencias significativas entre las tres ubicaciones; aunque el éxito de eclosión medio en los nidos de la playa es más de un 6% superior al de los nidos de las otras dos ubicaciones. Sin embargo, a pesar de estos resultados, hemos observado que la tortuga verde nidifica más frecuentemente en la vegetación que en las otras zonas, cuando la zona de vegetación es accesible (ver apartado 1.3.2.2). En dicho apartado se exponen las razones más probables que justificarían esta aparente contradicción. En cualquier caso, es conveniente repetir este análisis con tamaños muestrales mayores y similares entre las distintas categorías (ubicaciones) estudiadas.

La segunda de las variables categóricas que analizamos fue la presencia o ausencia de sombra sobre el lugar de ubicación del nido. Encontramos que el porcentaje de éxito de eclosión fue significativamente superior en los nidos puestos en zonas despejadas que en los nidos puestos bajo la sombra de árboles, tanto en cada una de las temporadas analizadas por separado como en ambas temporadas (Tabla 2.8). Sin embargo, hay que ser precavidos con este resultado pues, como vemos en la Tabla 2.8, el número de nidos analizados bajo sombra fue inferior al de los analizados en zona despejada sin sombra.

Tabla 2.8. Resultados de los análisis para determinar las diferencias en el porcentaje de éxito de eclosión medio entre los nidos de tortuga verde en el sur de Bioko situados en zona despejada sin sombra (SS) y los situados bajo sombra de vegetación (CS). Test de Mann-Whitney: N= tamaño muestral, p = probabilidad de significatividad.

	N	Estadístico	p	% éxito de eclosión
1996-97	119	U= 1137	0.022	SS: 67.3; N= 81 CS: 57.8; N= 38
1997-98	81	U= 301	0.018	SS: 78.74; N= 66 CS: 58.24; N= 15
Ambas temporadas	200	U= 2528.5	< 0.001	SS: 72.44; N= 147 CS: 57.93; N= 53

Al igual que con el periodo de incubación, podemos estudiar el efecto de estos dos últimos factores sobre el éxito de eclosión de forma conjunta. Para ello mantenemos las mismas seis categorías descritas en el apartado 2.2.2. Un test de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre dichas categorías ($\chi^2 = 15.649$, $p = 0.008$). La Tabla 2.9 muestra el número de nidos estudiados en éste análisis, el porcentaje de éxito de eclosión medio y el rango promedio de los valores de porcentaje de éxito de eclosión de cada categoría en el test estadístico. Una comparación múltiple entre las diferentes categorías (Conover, 1999) mostró diferencias significativas únicamente entre los nidos puestos en la vegetación y bajo sombra (categoría 6) y los nidos puestos en cualquiera de las tres ubicaciones pero fuera de la sombra (categorías 1, 2 y 3). Las comparaciones entre los nidos puestos en el borde bajo sombra con los nidos puestos en la playa y en el borde sin sombra (comparaciones 1-5 y 2-5) mostraron valores muy próximos a la significatividad. Se estudiaron muy pocos nidos ubicados en la playa y bajo sombra (categoría 4), ya que los pocos que se encontraron fueron los puestos bajo árboles caídos o inclinados en dos puntos de la zona A.

Tabla 2.9. Tamaños muestrales (N), porcentaje de éxito de eclosión medio y rango promedio en el test de comparación de cada una de las 6 categorías generadas para el estudio de la relación entre el éxito de eclosión y el sitio de puesta de los nidos de tortuga verde estudiados en el sur de Bioko en las dos temporadas muestreadas. Las categorías son las siguientes: (1) playa sin sombra, (2) borde sin sombra, (3) vegetación sin sombra, (4) playa con sombra, (5) borde con sombra y (6) vegetación con sombra.

Categoría	N	% éxito eclosión	Rango promedio
1	52	74.4	113.88
2	30	71.74	112.53
3	65	70.54	105.27
4	6	63.2	86.25
5	11	58.21	82.09
6	36	56.96	70.53

Para analizar el efecto de la tercera variable relativa al sitio de puesta, la distancia del nido al mar, sobre el porcentaje de éxito de eclosión empleamos únicamente los nidos de tortuga verde ubicados en la zona despejada de playa (categoría 1 de la primera variable analizada en este subapartado). Analizamos estos nidos para controlar el efecto de la proximidad del nido al mar sobre el éxito de eclosión de forma aislada, evitando cualquier interacción con los posibles efectos originados por los otros factores: la vegetación y/o la presencia de sombra. Los descriptores de la distancia del nido al mar fueron para la temporada 1996-97: distancia media= 10.72 ± 6.29 m, rango: 1.5-45, N= 113; y para la temporada 1997-98: distancia media= 7.65 ± 3.88 m, rango: 0-21, N= 82. Ninguno de los nidos de tortuga verde estudiados fue puesto por debajo de la línea de marea alta (apartado 1.3.2.2), aunque unos pocos fueron cubiertos en alguna ocasión por el oleaje durante los temporales o en mareas vivas.

Nuestros resultados reflejan una tendencia negativa entre la distancia del nido al mar y el porcentaje de éxito de eclosión (Figura 2.9). Esta relación ha estado próximo a la significatividad en el análisis para los nidos de ambas temporadas (Correlación de Pearson: $R = -0.260$, $p = 0.053$, $N = 56$). En cada temporada por separado los resultados han sido significativos: temporada 1996-97, Correlación de Spearman; $R_s = -0.367$, $p = 0.020$, $N = 40$; temporada 1997-98, Correlación de Pearson: $R = -0.509$, $p = 0.044$, $N = 16$. Según estos resultados, los nidos más alejados del mar parecen tener menor éxito de

eclosión, al menos en la segunda temporada. En la primera lo que parece registrarse es un aumento de la variabilidad en el porcentaje de éxito de eclosión con la distancia del nido a la línea de marea alta.

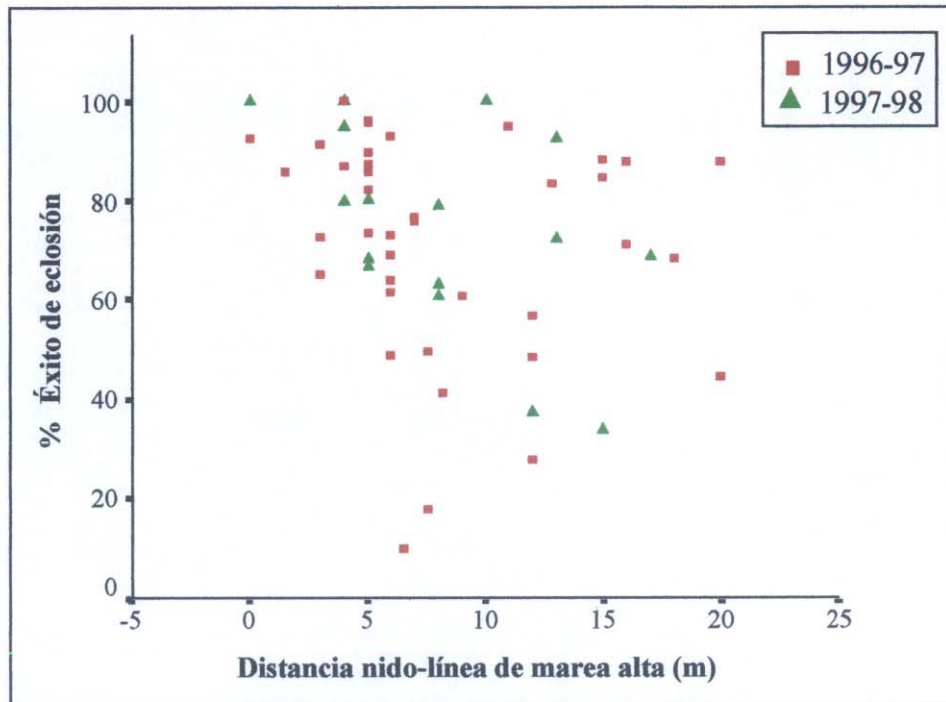


Figura 2.9. Relación entre el éxito de eclosión y la distancia del nido a la línea de marea alta de los nidos de tortuga verde excavados en la playa de Moraca (sur de Bioko) en las dos temporadas muestreadas.

A priori, podríamos pensar que el éxito de eclosión sería inferior a menor distancia de la línea de marea alta, debido a una mayor proximidad a la capa freática (menor espesor de la capa de arena de la playa). Las playas de puesta de tortugas marinas, en general, presentan una capa freática a entre 1 y 5 metros de profundidad (Ackerman, 1997). Dicha capa freática queda más alejada de la superficie conforme aumenta la pendiente de la playa. Las tortugas verdes excavan profundo a la hora de realizar sus puestas para evitar las fluctuaciones de las condiciones ambientales, ya que los huevos de esta especie parecen ser especialmente sensibles a la desecación (Mortimer, 1990; Booth y Astill; 2001). Es esperable que los nidos más próximos a la línea de marea alta estén sujetos a humedad excesiva, por el doble efecto de la proximidad al mar y a la capa freática. Un sustrato excesivamente húmedo dificulta la difusión de gases y por tanto afecta al intercambio de éstos en los huevos (Ackerman,

1997), lo que afectará negativamente al éxito de eclosión. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran lo contrario.

Estos resultados podrían explicarse si el área de influencia de la vegetación fuera mayor, generando condiciones de mayor humedad y menor temperatura sobre los nidos más próximos a la línea entre la playa y el inicio de la vegetación. Sin embargo, hemos observado una relación negativa entre el periodo de incubación y la distancia al mar para los nidos puestos en la playa, es decir, un mayor periodo de incubación en los nidos más próximos a la línea de marea alta. Luego la temperatura de incubación no debe ser menor en la zona próxima a la vegetación y, por tanto, las condiciones para la incubación de los huevos no deben empeorar con la distancia del nido al mar. El escenario puede ser el contrario: Tratándose de playas de arena negra, una excesiva insolación en los nidos más alejados del mar puede ejercer mayor efecto de desecación, incrementando en exceso la temperatura de incubación hasta valores en los que el desarrollo del embrión no es viable (Mortimer, 1990). Aparentemente, los nidos más próximos a la vegetación y más alejados del mar están sujetos a condiciones de temperatura y humedad más cambiantes que los próximos a la línea de marea alta, debido a las alternancias entre temporales de fuertes lluvias y periodos de insolación. Esto podría explicar el mencionado aumento en la variabilidad con la distancia en la primera temporada de muestreo.

Por otra parte, hemos de tener en cuenta que la variable utilizada en este análisis es la distancia del nido a la línea de marea alta en el momento de la puesta. Mucho de los nidos puestos próximos al mar vieron mejorar sus condiciones a lo largo del periodo de incubación, como ya hemos explicado. También es posible que otros factores puedan afectar a esta relación, como la depredación, mayor en la zona próxima a la vegetación, de donde proceden la mayoría de los depredadores, o la contaminación por hongos y bacterias.

Se necesitan estudios que controlen variables como la temperatura y la humedad en diferentes puntos a lo ancho de la playa para definir las causas de esta relación negativa entre el éxito de eclosión y la distancia del nido hasta la línea de marea alta. Además, la distancia media del nido al mar a lo largo de todo el periodo de incubación podría ser una variable más adecuada que la distancia en el momento de la puesta para

estudiar esta relación. La temperatura, la humedad y la disponibilidad de aire son los factores ambientales con mayor importancia en la supervivencia de los embriones en reptiles (Packard y Packard, 1988, en Mortimer, 1990). Según la ubicación del nido, las condiciones de incubación (temperatura, humedad e intercambio gaseoso) serán distintas. La cercanía del nido al mar o su ubicación en la vegetación, zona más húmeda particularmente en una zona tan lluviosa como el sur de Bioko, o bajo sombra, con menor insolación, supondrán mayores condiciones de humedad y menor temperatura de la arena, en algunos casos con valores extremos; lo cual ocasionará un menor éxito de eclosión en estas zonas. Además, la ubicación de nidos en la vegetación está sujeta a la amenaza que supone el crecimiento de las raíces de algunas plantas. Las raíces de *Ipomoea pes-caprae* (Convulvulaceae) han ocasionado perforaciones en huevos de nidos de tortuga verde ubicados en la vegetación y en algunos del borde de la playa. Este fenómeno ha sido observado en otras poblaciones de tortugas marinas y con la misma especie vegetal (Leslie *et al.*, 1996).

En resumen, según los resultados de los estudios realizados en la zona A, el éxito de eclosión parece ser inferior en los nidos puestos en la vegetación y bajo sombra. De hecho, se observaron 4 nidos perdidos totalmente (porcentaje de éxito de eclosión= 0%), tres de ellos en la vegetación y uno en el borde entre la vegetación y la playa pero bajo sombra de árboles. Estas pérdidas se debieron a la perforación de los huevos por las raíces y a la excesiva humedad. Parece que las condiciones de temperatura y humedad en las áreas densamente tapada por los árboles son extremas e incompatibles con el desarrollo embrionario de los huevos.

Si el éxito de eclosión aparentemente es menor en la vegetación, ¿por qué se da esta preferencia en la tortuga verde?. Como se ha comentado, la competencia por el espacio con otras tortugas de la misma o de otras especies, o las características de la playa y la climatología pueden justificar la preferencia por anidar en la zona de vegetación. Mortimer (1995) encuentra una correlación negativa entre el número de puestas y el éxito de eclosión en cada playa para tortugas verdes nidificantes en las diferentes playas de la isla Ascensión. Luego la densidad de puestas sería un factor a tener en cuenta. Bjorndal y Bolten (1992) comentan que las tortugas parecen buscar más su supervivencia que la de los neonatos a la hora de anidar. Hay que considerar que el medio terrestre no es su medio, son animales adaptados a desplazarse en el mar, y esto

les hace especialmente vulnerables frente a la depredación. Sin embargo, algunas de las razones que justifican la selección de sitio, como el evitar la zona de playa inundable por la marea (apartado 1.3.2.2), parecen indicar que sí siguen ciertos instintos en la ubicación del nido en una zona favorable para el desarrollo de los embriones. Como comentamos en aquel apartado, la anidación de las tortugas es un compromiso entre nidificar lo suficientemente cerca del agua como para regresar cuanto antes, y evitar la desorientación de los neonatos tras la eclosión y emergencia del nido, y lo suficientemente lejos como para evitar la pérdida del nido por inundación (Mrosovsky, 1983; Wood y Bjorndal, 2000).

2.3.3.4. *Efecto de la temperatura de la arena y la lluvia.*

De los cuatro nidos en los que se midió la temperatura de incubación en la temporada 1996-97, uno no registró eclosiones de neonatos. Tampoco registró eclosiones uno de los cuatro de la temporada 1997-98. En esta segunda temporada tampoco se pudo hacer un seguimiento diario de la temperatura de incubación de dos de los nidos estudiados debido a los problemas políticos ocurridos en enero de 1998 que interrumpieron el muestreo (ver apartado 1.2.2). A pesar de que el método de medición de las temperaturas empleado no fue muy preciso, podemos señalar varios aspectos a partir de los datos obtenidos de estos ocho nidos: En primer lugar, al realizar dos medidas diarias (cada 12 horas aproximadamente), observamos que la temperatura de incubación permanece constante durante el día (con variaciones diarias menores o iguales a 1 °C). Por el mismo motivo, es de esperar que pequeñas variaciones climáticas no afecten significativamente a la temperatura de incubación. En segundo lugar, la temperatura de incubación inicial (medida en los primeros días) registró valores muy bajos (25-28 °C), cercanos al límite tolerado para el desarrollo de embriones en esta especie (Ackerman, 1997). De hecho, en uno de los nidos controlados, ubicado en una zona de bosque, sin iluminación solar directa y rodeado de vegetación, llegaron a registrarse temperaturas de 22 °C; lo que podría explicar porqué la puesta no fue viable y que ningún embrión de este nido se llegara a desarrollar. En tercer lugar, en estos nidos se comprobó el incremento de la temperatura a lo largo del periodo de incubación debido al calor producido por el metabolismo de los huevos (ver Booth y Astill, 2001 y Broderick *et al.*, 2001a). Aunque en ninguno de los nidos medidos se registró una temperatura superior a 29 °C. Por último, en un día de fuertes lluvias que ocasionaron

un descenso de 5 °C en la temperatura diurna de la arena de la playa en superficie, se registró un descenso de 2 °C en la temperatura de incubación de uno de los nidos controlados en la segunda temporada. Este nido tampoco registró eclosiones, posiblemente por esta causa; aunque también hay que tener en cuenta que la ubicación de dicho nido en el borde de la playa y bajo sombra, en una zona de playa estrecha y próximo al mar, también pudo influir en el desarrollo fallido de los embriones.

En los otros nidos, las grandes variaciones en la temperatura de superficie parecieron no afectar a la temperatura de incubación. Sin embargo, en el muestreo hubo días en los que no se midió la temperatura de la arena en superficie (Figura 2.10), por lo que es posible que no se controlaran los efectos producidos por algunos de los cambios climatológicos bruscos ocasionados por temporales. Es conveniente repetir estos estudios controlando más nidos y con sistemas de medición más precisos.

Cuando la temperatura y humedad en la cámara presentan oscilaciones mínimas durante el periodo de incubación y se mantienen estables entorno a las medias, la supervivencia de la puesta, es decir, el porcentaje de éxito de eclosión tiende a aumentar (Carrasco-Águila *et al.*, 1998). La temperatura en superficie varía en mayor medida que la temperatura en la cámara del nido (Broderick *et al.*, 2000). Por ello, la primera de estas variables podría no ser adecuada como predictor de la variación en el éxito de eclosión. Sin embargo, como ya vimos, grandes variaciones y tendencias importantes de la temperatura registradas en superficie afectarán, aunque de forma atenuada, significativamente a la temperatura de incubación y, por tanto, a la maduración de los huevos (Broderick *et al.*, 2000), como se constató en el nido mencionado arriba.

La Figura 2.10 representa la variación de las temperaturas diurna y nocturna de la arena en superficie medidas en la zona A del área de estudio en las dos temporadas muestreadas. En esta figura vemos como la temperatura diurna de la arena es mucho más variable que la nocturna. Las escasas variaciones bruscas en la temperatura nocturna contrastan con las variaciones bruscas ocurridas a lo largo del día, debidas a las alternancias de sol y lluvias intensas. La temperatura diurna media de la arena registrada a lo largo de la primera temporada fue de 29.5 °C, mientras que en la segunda fue de 31.1 °C. Además, en la temporada 1996-97 se llegaron a registrar temperaturas máximas de 36 °C y en la siguiente de hasta 39 °C. Debido a esta mayor variación,

hemos utilizado únicamente las temperaturas diurnas para explorar la relación de este factor con el éxito de eclosión de los nidos de *C. mydas* en esta playa. En la Figura 2.10 también observamos las diferencias causadas por las distintas condiciones climáticas en ambas temporadas (menos lluvias en la temporada 1997-98); diferencias como el máximo de temperatura diurna 4 °C superior en 1997-98 o las altas temperaturas alcanzadas en febrero de 1998.

Al relacionar el éxito de eclosión con la temperatura diurna media registrada en el periodo de incubación de cada nido, del mismo modo que con la ubicación del nidos, encontramos resultados significativos en la temporada 1996-97 (Correlación de Spearman: $R_s = -0.417$, $p = 0.002$). En la segunda no se encontró relación (Correlación de Spearman: $R_s = 0.030$, $p = 0.872$). En la Figura 2.11 vemos esta relación en la primera temporada y la comparación de la misma en ambas temporadas. Temperaturas elevadas de la arena pueden causar una mayor mortalidad de neonatos por desecación (Blamires y Guinea, 2000). Sin embargo, a pesar de encontrar relación negativa significativa entre estas variables en la primera temporada de puesta, tanto en ésta como en la segunda temporada se observaron nidos con elevado porcentaje de éxito de eclosión incubados en periodos con temperaturas medias de arena elevadas. Por tanto, de nuevo nos encontramos con un aumento de la variabilidad en el porcentaje de éxito de eclosión, en este caso con la temperatura de arena en superficie. Aparentemente, la temperatura de arena en superficie no tiene efecto significativo sobre el éxito de eclosión. La situación de los nidos con temperaturas elevadas pero con éxito de eclosión reducido se explicaría por otros factores, como por el sitio de ubicación de la puesta.

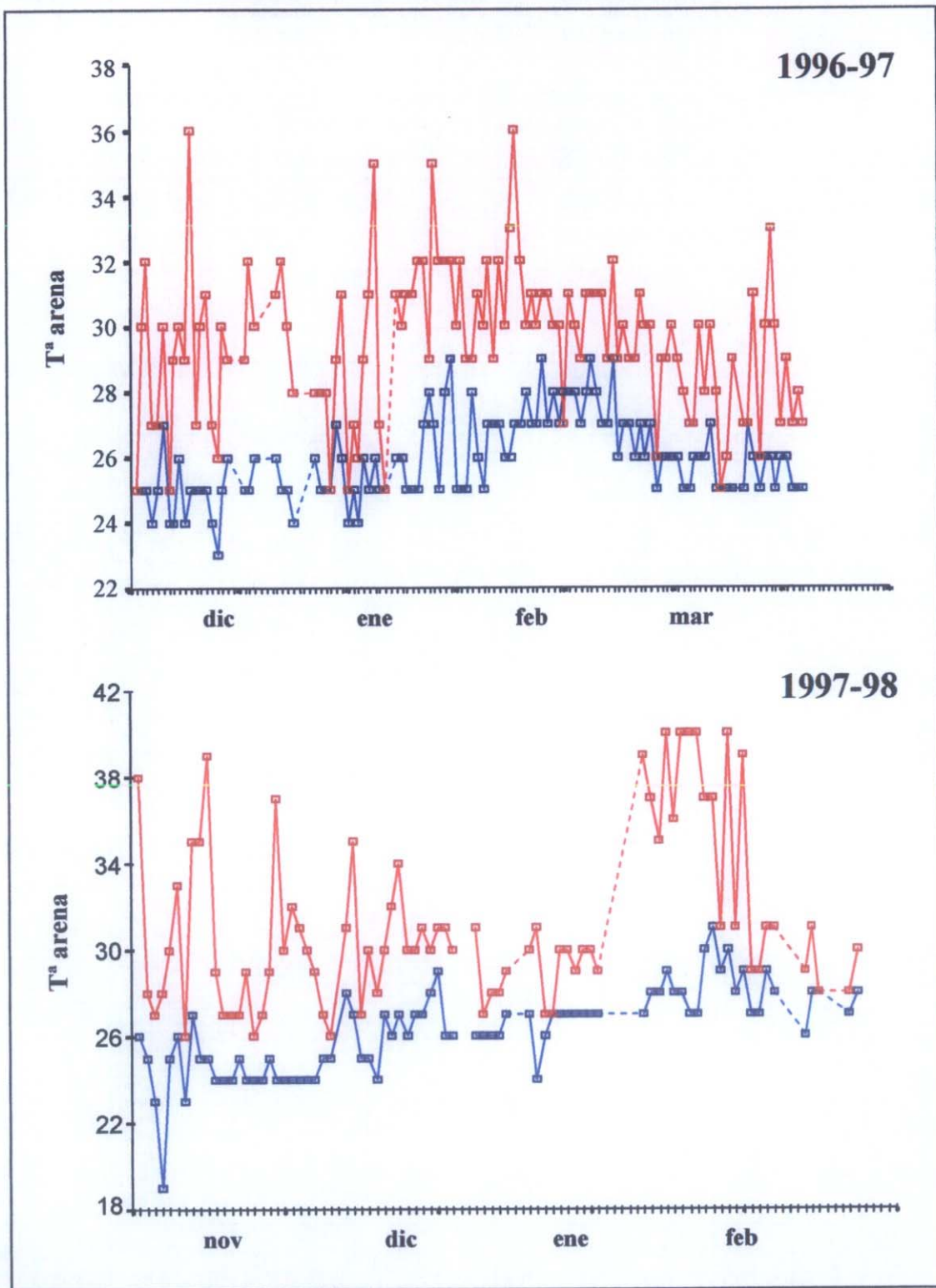


Figura 2.10. Temperaturas de la arena en superficie de la playa de Moraca-Tudela (sur de Bioko) medidas en las dos temporadas muestreadas. En rojo se muestran las temperaturas diurnas y en azul las nocturnas. Las líneas discontinuas representan días en los que la temperatura no se midió.

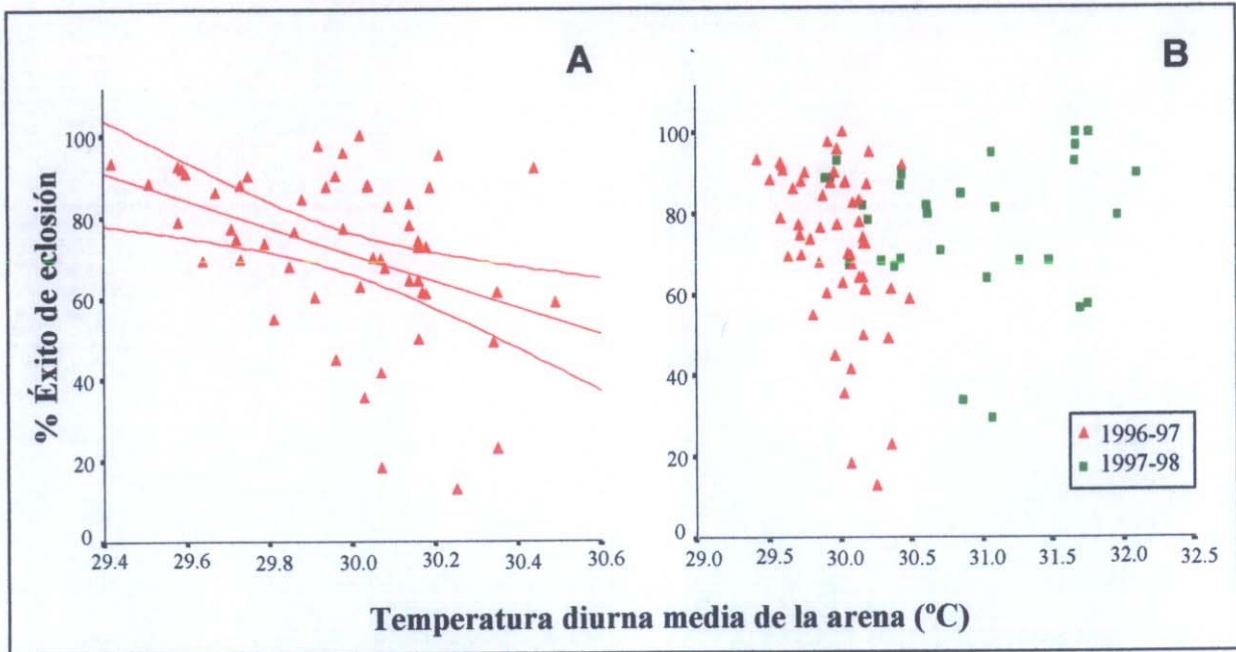


Figura 2.11. Relación entre el porcentaje de éxito de eclosión y la media de las temperaturas diurnas de la arena en superficie registradas a lo largo del periodo de incubación de cada nido de tortuga verde estudiado en el sur de Bioko. A: temporada 1996-97, la línea recta representa la regresión lineal entre ambas variables, y las curvas el intervalo de confianza al 95% de dicha regresión. B: datos de ambas temporadas (ver leyenda en figura).

Cuando relacionamos el porcentaje de éxito de eclosión con la fecha de puesta de cada nido, de nuevo encontramos relación significativa únicamente en la primera temporada, pero en este caso una relación positiva (Correlación de Spearman: temporada 1996-97, $R_s = 0.239$, $p = 0.011$, $N = 113$; temporada 1997-98, $R_s = -0.046$, $p = 0.680$, $N = 82$). Dobbs *et al.* (1999) también encuentran relación entre el éxito de eclosión y la época de puesta dentro de la temporada para tortugas carey en Australia. En el caso de Bioko se puede explicar esta relación por una mayor estabilidad de los factores ambientales en los meses finales de la temporada de puesta. No se observó relación significativa entre la fecha de puesta de cada nido y la temperatura diaria media registrada en sus periodos de incubación (Correlación de Spearman: $R_s = -0.068$, $p = 0.616$, $N = 57$) pero si hubo relación positiva con la temperatura nocturna de la arena ($R_s = 0.869$, $p < 0.001$, $N = 57$) en la primera temporada. En la Figura 2.10 vemos que la temperatura diaria media de la arena en superficie presenta una mayor variación. Ésta se debe a la diferente climatología registrada día a día, por lo que la variación estacional se aprecia mejor en la temperatura nocturna, que se mantiene más constante.

En la primera temporada observamos periodos con cambios bruscos en la climatología debidos a la alternancia de sol y lluvias, especialmente en los meses de diciembre y enero, mientras que en la segunda temporada este periodo se mostró más estable (Figura 2.10). También en la primera temporada observamos que los nidos estudiados con valores próximos a la temperatura media de la arena en la temporada presentan éxitos de eclosión elevados, mientras que muchos nidos que en su periodo de incubación registraron temperaturas medias más altas, por ver incluidos incrementos bruscos de temperatura, presentan valores inferiores de éxito de eclosión (Figura 2.11.A). Los resultados observados pueden explicarse por la mayor estabilidad en la climatología de la segunda temporada de muestreo. Luego, es mayor el efecto de variaciones bruscas en la climatología para la viabilidad de los huevos que el de las condiciones generales a lo largo del periodo de incubación.

Aunque la temperatura en superficie a lo largo del periodo de incubación parece no tener efecto significativo sobre el porcentaje de éxito de eclosión, es conveniente controlar esta variable para detectar posibles causas de mortandad de huevos debida a los cambios bruscos en la climatología.

No encontramos tendencia significativa del porcentaje de éxito de eclosión ni con la cantidad diaria media ni con la cantidad total de lluvia recogida a lo largo del periodo de incubación de 29 nidos puestos en la temporada 1997-98 (Correlación de Pearson: $R= 0.191$, $p= 0.322$ y $R= 0.134$, $p= 0.488$, respectivamente). Una mayor cantidad de lluvias puede contribuir a alargar el periodo de incubación, como hemos visto, pero parece no tener efecto directo sobre el éxito de eclosión. Sin embargo, las fuertes lluvias y los temporales intensos en determinados momentos del periodo de incubación sí pueden provocar la muerte de algunos o de todos los huevos del nido (Ej.: Tomás *et al.*, 2002), tanto por exceso de humedad como por cambios bruscos en la temperatura de incubación.

2.3.3.5. *Relación del éxito de eclosión con la profundidad del nido.*

Como apuntamos en el apartado 2.3.1.3, la profundidad media de los nidos de tortuga verde en el sur de Bioko es claramente menor que los de tortugas de la misma especie de una población nidificante relativamente cercana, como es la de la isla

Ascensión (Mortimer, 1990). Aunque como también se dijo en aquel apartado, no se observan diferencias en el periodo de incubación entre ambas poblaciones. Esta diferencia de profundidad podría estar relacionada con el tamaño de las tortugas, mayores en la isla Ascensión (ver Tabla 1.7); aunque también hay que considerar las condiciones de la playa y el tipo, características y consistencia de la arena. En la isla Ascensión, los nidos están sujetos a una elevada tasa de pérdida debida a la erosión por oleaje. Pero también parece existir un riesgo de desecación de los huevos debido a la sequedad de la arena (Mortimer, 1990). Es probable que la profundidad de los nidos en esta población sea mayor debido a una estrategia para contrarrestar estos factores, especialmente el segundo, dada la delgadez de las cáscaras de los huevos de tortuga verde para facilitar el intercambio gaseoso. En la zona A del área del presente estudio no se encontró relación entre la distancia del nido a la línea de marea alta y la profundidad del nido (Correlación de Pearson, $R= 0.017$, $p= 0.888$). Además, en esta zona el riesgo por inundación de los nidos de tortuga verde fue muy reducido, debido a su ubicación preferente fuera de la zona inundable y en la vegetación. Por otra parte, las fuertes y constantes lluvias de la zona de Moraca (playas A y B) parecen asegurar la humedad de la arena. Por todo esto, no parecen ser necesarios nidos más profundos en las playas del sur de Bioko.

Para explorar una posible relación entre la profundidad de los nidos y el porcentaje de éxito de eclosión medimos la profundidad de 77 nidos de *C. mydas* excavados y estudiados en la segunda temporada de muestreo. No encontramos relación significativa, ni lineal ni curvilínea, entre el éxito de eclosión y la profundidad de estos nidos. Sin embargo, como vemos en la Figura 2.12, la distribución de los puntos en la dispersión entre ambas variables se aproxima más a una relación polinómica que a una lineal, dándose los mayores éxitos de eclosión entorno a 60-70 cm de profundidad de la cámara de puesta; aunque también encontramos algunos nidos a estas profundidades con éxitos de eclosión bajos.

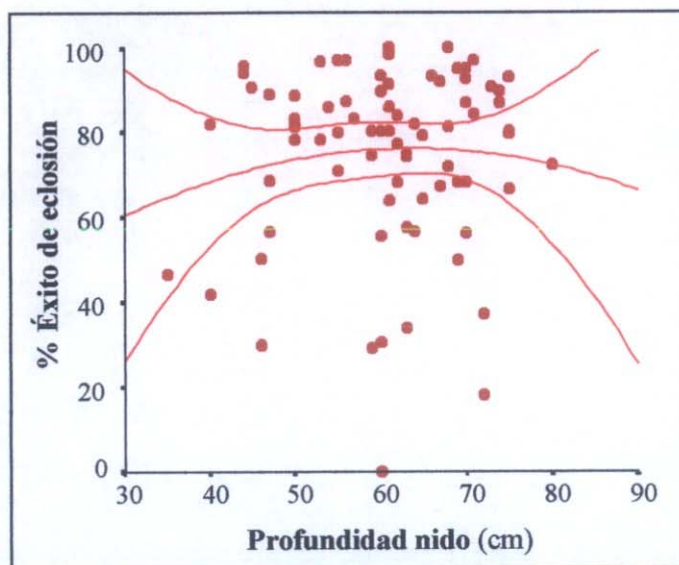


Figura 2.12. Relación entre el éxito de eclosión y la profundidad de 77 nidos de tortuga verde en la temporada 1997-98 en el sur de Bioko. Las líneas representan la aproximación a la regresión curvilínea entre ambas variables y su intervalo de confianza al 95%.

La profundidad del nido puede ser un factor importante en el éxito de una puesta (Booth y Astill, 2001). Podríamos pensar que un nido puesto a poca distancia de la superficie puede ser más susceptible a cambios ambientales fuertes que uno ubicado a mayor profundidad. De hecho, vemos que Chen y Cheng (1995) encuentran relación positiva significativa entre el éxito de eclosión y la profundidad de nidos de tortuga verde. Pero también, un nido demasiado profundo puede ser menos exitoso, ya que a mayor profundidad las condiciones de la arena (tamaño de grano mayor, proximidad de la capa freática, etc...) pueden ser menos adecuadas para la maduración de los huevos. Hall (1990) encuentra relación negativa entre el éxito de eclosión y la profundidad del nido en tortugas laúd, explicándola por una humedad excesiva en los nidos más profundos. Por otro lado, el intercambio gaseoso es vital para el éxito de la puesta. Si se limita éste el porcentaje de éxito de eclosión se reduce (Ackerman, 1981). Existe mayor difusión de gas cerca de la superficie, mientras que la mayor humedad de la arena a mayor profundidad dificulta esta difusión (Ackerman, 1997).

Ambas explicaciones (relación negativa o relación positiva) parecen posibles, sin embargo, nuestros resultados parecen reflejar una tercera opción: la existencia de una profundidad óptima, o rango óptimo de profundidades, para un mayor éxito de

eclosión del nido. Mortimer (1990) encuentra una relación positiva entre la profundidad del nido y el éxito de eclosión, significativa con $\alpha = 0,05$, pero no con $\alpha = 0,01$ ($p = 0.0278$, $N = 78$). Quizá esta significatividad no tan clara se deba a lo comentado sobre la profundidad óptima del nido distinta para cada área. Factores, como la talla de las tortugas o la profundidad a la que se sitúa la capa freática en cada zona contribuirán a determinar la profundidad óptima de los nidos en cada playa de puesta.

2.3.3.6. Factores que afectan al éxito de eclosión: resumen.

Estudiar los mecanismos que afectan al éxito de eclosión puede ayudar a mejorar las acciones destinadas al manejo y conservación de las puestas (Dutton y McDonald, 1995). Como hemos visto, en diferentes estudios diferentes factores parecen tener mayor peso que otros sobre el porcentaje de éxito de eclosión de los nidos. Aunque muchos de los resultados pueden estar relacionados con los tamaños muestrales empleados, y muy pocos de estos estudios muestran resultados de muestreos a largo plazo. Nuestro estudio recoge los resultados de dos temporadas de muestreo consecutivas que han mostrado condiciones climatológicas diferentes, por lo que sería conveniente repetir los análisis en más de dos temporadas de puesta consecutivas para confirmar los resultados. También deben analizarse otros factores no incluidos aquí, como la conductividad o la humedad de la arena, por limitaciones del muestreo.

Con todo, se han registrado los siguientes resultados: El porcentaje de éxito de eclosión varía dependiendo de dónde se sitúe el nido. Aparentemente, los nidos ubicados en la vegetación y bajo sombra presentan un menor éxito de eclosión. El menor éxito de eclosión en la zona de vegetación se debería al crecimiento de las raíces de las plantas herbáceas y rastreras, que pueden perforar las cubiertas de los huevos, pero también al exceso de humedad del sustrato en esta zona. En la segunda temporada, el éxito de eclosión en la zona de vegetación fue mayor que en la primera (Figura 2.6), probablemente debido a la disminución de las lluvias en 1997-98. En la bibliografía consultada existen bastantes trabajos que hablan de la disminución en el éxito de eclosión y de una mayor mortandad de embriones debido a las elevadas temperaturas y a la desecación (Ej.: Mortimer, 1990; Blamires y Guinea, 2000). Sin embargo, muy poco ha sido publicado acerca de la mortandad de embriones por temperaturas excesivamente bajas, como ha ocurrido en este estudio. Este factor demuestra la

peculiaridad y contribuye al interés del área de puesta del sur de Bioko, probablemente una de las áreas con menor temperatura de incubación para los nidos de tortuga verde.

En el presente estudio no se ha visto efecto significativo ni de la temperatura de la arena en superficie, ni de la cantidad de lluvia a lo largo de todo el periodo de incubación, ni de la profundidad del nido sobre el porcentaje de éxito de eclosión; aunque sí comprobamos la importancia de controlar el primero de estos tres factores, pues refleja los cambios bruscos en la climatología, los cuales sí parecen tener efecto sobre las puestas.

Eckert (1987) sugiere para la tortuga laúd que, cuando no se encuentra relación claramente significativa entre la supervivencia de las puestas y la información medioambiental disponible, lo que puede estar ocurriendo es que se dé una dispersión de las puestas, tanto a lo largo como a lo ancho de la playa. En el caso de las tortugas verdes marcadas en el sur de Bioko, se ha encontrado diversidad en el comportamiento de puesta, viendo tortugas que realizaron varias puestas a menos de 10 metros de distancia unas de otras y tortugas que separaron algunas de sus puestas en más de 12 km de distancia. Es posible que esta dispersión en las puestas de algunas tortugas pueda estar relacionada con la pérdida de sitios de puesta adecuados debida a los temporales y a las consecuentes crecidas e inundaciones de los ríos que desembocan en las playas. Por otro lado, en los muestreos no se tomaron datos de salinidad, humedad o conductividad, tamaño y forma de grano del sustrato o de la pendiente de la playa. Este último factor será analizado en próximos estudios. En otras playas de puesta se ha comprobado que estos factores pueden tener efecto significativo en el éxito de eclosión y en la supervivencia de los neonatos (Ackerman, 1981; Mortimer, 1990; Wood y Bjorndal, 2000). Igualmente parte de la variación en el éxito de eclosión puede deberse a factores genéticos o maternos (Hewavisenthi y Parmenter, 2001). Además, la mortandad de huevos en los estados tempranos de maduración, frecuentemente atribuida a la influencia de factores ambientales, a problemas en el desarrollo o a infertilidad, puede deberse también a contaminaciones por hongos microscópicos u otros microorganismos (Phillot *et al.*, 2001), por lo que también se deberán contemplar análisis de estos tipos en esta área de puesta. Pero además, es posible que algunos de estos factores tengan un efecto conjunto sobre el porcentaje de éxito de eclosión, lo cual también deberá ser analizado.

2.3.4. Éxito de emergencia en la tortuga verde del sur de Bioko.

El porcentaje de éxito de emergencia se refiere al número de neonatos que alcanzan la superficie de la arena en la playa del total de la puesta (Miller, 1999). Este porcentaje es igual o menor al porcentaje de éxito de eclosión, siendo a menudo un 1% o más inferior. Ambos porcentajes deben presentarse para definir el éxito de incubación en un área de puesta (Miller, 1999).

El porcentaje de éxito de emergencia medio para todos los nidos de tortuga verdes estudiados en ambas temporadas fue del 66.93% (D.T.= 24.37). En la primera temporada fue del 62.35% (D.T.= 25.61) y en la segunda del 73.52 (D.T.= 21.94).

El éxito de emergencia no difirió significativamente del éxito de eclosión (Test-*t* para muestras relacionadas: $t = -4.425$, $p < 0.001$, $N = 202$). La diferencia media entre ambas variables fue tan solo del 1.44%. También se observó la relación significativa en cada una de las dos temporadas por separado ($p < 0.001$ en ambos casos). En los nidos en que la diferencia fue importante, la causa principal fue la depredación de neonatos dentro de la cámara, como veremos con más detalle en el apartado 2.3.7.1. Debido a esta ausencia de diferencias, el éxito de emergencia estaría afectado por los mismos factores que afectan al éxito de eclosión. Sin embargo, es posible que el éxito de emergencia varíe según factores que pueden tener menor efecto sobre el éxito de eclosión, como la depredación, el tamaño de la puesta o la profundidad del nido. La entrada de depredadores (principalmente cangrejos de la especie *Ocypode cursor*) en algunos nidos se produjo fundamentalmente en los días posteriores a la primera emergencia de neonatos (observación personal). De hecho, algunos nidos en los que se registró la fecha de emergencia no pudieron incluirse en el estudio del éxito de eclosión, ya que fueron invadidos en el periodo de 16 días previo a su estudio por estos cangrejos, los cuales posiblemente fueron atraídos por el olor de los huevos de tortuga eclosionados. Al entrar en el nido no sólo produjeron la muerte de algunos neonatos sino que también destrozaron las puestas imposibilitando el conteo de cáscaras vacías y huevos muertos.

Se ha propuesto que la emergencia de los neonatos del nido se produce en parte por la ayuda que se ejercen entre ellos, apoyándose unos en otros en su ascensión a la

superficie (Carr y Hirth, 1961). Por tanto, cabe pensar que el éxito de eclosión se vería favorecido por un mayor tamaño de puesta. Sin embargo, no encontramos relación significativa entre el éxito de emergencia y el número de huevos de los nidos de tortugas verdes en la playa A, tanto en el conjunto de los datos de los nidos estudiados en las dos temporadas muestreadas (Correlación de Spearman: $R_s = 0.052$, $p = 0.460$, $N = 202$), como en cada una de éstas por separado (1996-97: $R_s = 0.022$, $p = 0.808$, $N = 119$; 1997-98: $R_s = 0.017$, $p = 0.880$, $N = 83$).

La profundidad del nido podría afectar también al éxito de emergencia. Un nido demasiado profundo podría reducir al éxito de emergencia, haciendo más difícil el ascenso de los neonatos a la superficie, especialmente el de los últimos en eclosionar. Sin embargo, al igual que con el éxito de eclosión, tampoco encontramos relación según nuestros datos (Correlación de Spearman, $R_s = -0.009$, $p = 0.938$, $N = 77$).



Figura 2.13. Emergencia de neonatos de un nido de tortuga verde en la zona A del área de estudio en la temporada 1996-97.

2.3.5. Porcentaje de sexos en los neonatos de tortuga verde.

Consideraciones previas

Como en muchas especies de reptiles, la proporción de sexos en una puesta de tortuga marina viene determinada en gran parte por la temperatura de incubación (Marcovaldi *et al.*, 1997; Merchant Larios, 2001), en el caso de las tortugas marinas principalmente por la temperatura registrada en el segundo tercio del periodo de incubación (Broderick *et al.*, 2000 y referencias incluidas). Existe una temperatura pivote de incubación a la cual se produce un 50% de machos y un 50% de hembras, es decir, una proporción de sexos de 1:1. Temperaturas inferiores producirán mayor proporción de machos y temperaturas superiores mayor proporción de hembras (Merchant Larios, 1999).

La temperatura pivote para las tortugas marinas es bastante conservativa y está en torno a los 29 °C (Godley *et al.*, 2002); aunque dicha temperatura presenta variaciones intraespecíficas debidas al tamaño de puesta, a factores genéticos y a las características de cada playa en diferentes poblaciones (Mrosovsky, 1988; Chevalier *et al.*, 1999; Godley *et al.*, 2002). Para las tortugas verdes de la isla Ascensión se ha registrado una temperatura pivote de 28.8 °C (Godley *et al.*, 2002). En el apartado 2.3.3.4 vimos que en los nidos en los que se midieron las temperaturas junto a los huevos se registraron valores de entre 25 y 29 °C. Sin embargo, debido al método de medición y a la ubicación del termómetro en la parte superior de la puesta, es probable que las temperaturas de incubación reales hayan sido sensiblemente superiores. Se ha demostrado que el aumento de temperatura de incubación debido al metabolismo de los propios embriones, aunque ligero, debe ser tenido en cuenta porque afecta significativamente a la determinación del sexo de los neonatos (Broderick *et al.*, 2001). Por ello, hay que medir la temperatura lo más próximo posible a los huevos. Aunque otros autores afirman que los valores de temperatura de arena pueden utilizarse como aproximación (Merchant Larios, 1999; Godfrey y Mrosovsky, 1999). En cualquier caso los valores registrados en los nidos estudiados en el presente estudio y las temperaturas de la arena en superficie registradas quedan por debajo o entorno a las temperaturas pivote mencionadas.

Broderick *et al.* (2001a) calculan la proporción de sexos en neonatos de tortuga verde empleando, como temperatura media de incubación, la temperatura media de la arena más el incremento de la temperatura en el nido debido a la tasa metabólica de los huevos durante el segundo tercio del periodo de incubación. Para determinar estas proporciones se basan en estudios previos en la zona en los que se determinaron las temperaturas de incubación y la proporción de sexos por examen directo de neonatos. Dado que no existen estudios previos en el sur de Bioko sobre estos aspectos, y que en este estudio no se determinó el sexo de neonatos de tortuga verde, las temperaturas de incubación registradas en los ocho nidos estudiados y las de la arena en superficie no resultan útiles para estimar la temperatura pivote ni la proporción de sexos en las tortugas verdes del sur de Bioko.

Aproximación a la proporción de sexos estimada a partir del periodo de incubación

Existen bastantes estudios que validan la estimación de la proporción de sexos en los neonatos a partir de los periodos de incubación de los nidos (Marcovaldi *et al.*, 1997; Mrosovsky *et al.*, 1999; Broderick *et al.*, 2000; Godley *et al.*, 2001b; Godley *et al.*, 2002). De éstos y de otros estudios de este tipo, el más próximo a la isla de Bioko en el realizado por Godley *et al.* (2002) en la isla Ascensión, situada en el centro del océano Atlántico Sur. Estos autores encuentran una clara relación entre el periodo de incubación y la temperatura del nido en dicho periodo y entre aquel y la temperatura del nido en el segundo tercio del mismo. Esto les permite relacionar el periodo de incubación con la proporción de hembras producidas por nido. El periodo de incubación pivote obtenido en ese estudio fue de 61.4 días. Estos autores encuentran en la isla Ascensión una desviación hacia la producción de hembras; en concreto, estiman que el 75% de los neonatos producidos serían de este sexo. En otros estudios también se han encontrado estas desviaciones de la proporción de sexos hacia las hembras (referencias en Godley *et al.*, 2002).

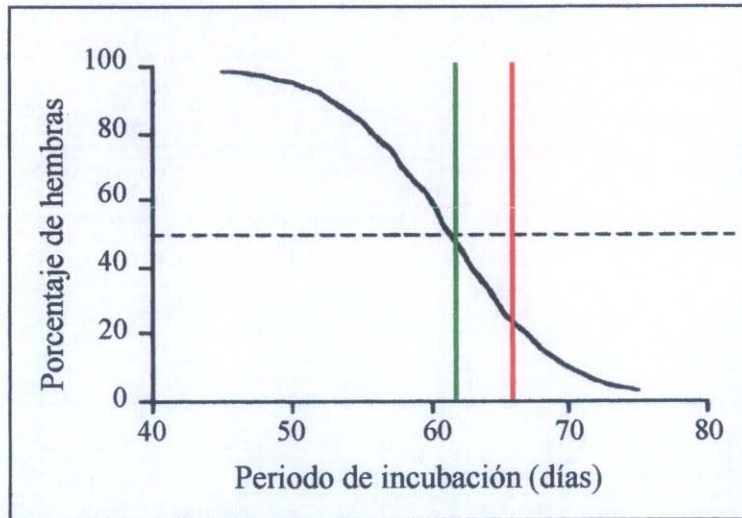


Figura 2.14. Relación entre el periodo de incubación y el porcentaje de neonatos hembra estimada para los nidos de tortuga verde en la isla Ascensión (modificada de Godley *et al.*, 2002). La línea verde representa la media del periodo de incubación de los nidos de tortuga verde estudiados en la temporada 1996-97 y la línea roja la de los nidos de tortuga verde estudiados en la temporada 1997-98 en el sur de Bioko.

Las características de las playas y las condiciones ambientales no son las mismas en la isla Ascensión y en el sur de Bioko, pero ya hemos comentado que la temperatura pivote no suele presentar variaciones importantes en diferentes playas ni para las diferentes especies de tortugas marinas. Por ello, aunque los resultados no sean concluyentes, podemos hacer una aproximación a la proporción de hembras producidas en el sur de Bioko aplicando los valores de periodo de incubación obtenidos en nuestra área de estudio en la relación encontrada por estos autores.

Los periodos de incubación medios en ambas temporadas estudiadas fueron superiores a este valor de 61.4 (ver Tabla 2.1), aunque el valor correspondiente a la temporada 1997-98 ha sido bastante próximo. Estos valores supondrían unas proporciones de hembras del 22.8% en la temporada 1996-97 y del 47.4% en la segunda (Figura 2.14). Los valores de las medianas en ambas distribuciones de periodo de incubación recogidos en la Tabla 2.1 ofrecen unas proporciones de hembras del 33.9% en la temporada 1996-97 y del 58.9% en la segunda. Según esta relación, el periodo máximo registrado en la primera temporada de estudio, de 107 días, supondría la

producción de prácticamente el 100% de machos. Mrosovsky *et al.* (1999) afirman que la predicción de la sex-ratio es válida para periodos de incubación alejados del periodo pivote. En los periodos próximos a éste, el error en la estimación puede estar entorno al 10%. Con todo esto, proponemos que la sex-ratio de la temporada 1997-98 estuvo próxima a 1:1, mientras que en la temporada anterior habría habido una mayor producción de machos; al contrario que lo encontrado en otros estudios en otras zonas, donde la proporción de sexos aparece desviada a favor de las hembras (Godley *et al.*, 2002 y referencias incluidas).

En otras playas de puesta, se han citado cambios interanuales en la proporción de sexos, con periodos más fríos produciendo mayor porcentaje de machos y periodos cálidos produciendo mayor porcentaje de hembras (referencias en Davenport, 1997). Con todo, la carencia de estudios de determinación de temperatura pivote en el sur de Bioko nos impide descartar la posibilidad de que en esta área de puesta dicha temperatura sea inferior a la de otras zonas y, por tanto, que la sex-ratio se regule por un rango de temperaturas distinto. En el sur de Bioko, la gran cantidad de lluvia puede haber supuesto que las tortugas se adapten a valores de temperatura de incubación inferiores a los de otras poblaciones. Sin embargo, también es posible que cambios bruscos en la temperatura, debidos por ejemplo a tormentas de varios días de duración, ocurridos en el periodo termo-sensible de determinación del sexo tengan más peso en la determinación de la proporción de sexos definitiva que la temperatura en todo el periodo de incubación (Mrosovsky *et al.*, 1999).

Como hemos visto en el apartado 2.3.1., el periodo de incubación tiende a disminuir conforme avanza la temporada de puesta, de acuerdo con el inicio y avance de la época seca en enero y febrero. Por esto, es probable que al principio de la temporada la producción de neonatos esté desviada a favor de los machos, mientras que en los meses de menor lluvia la producción esté igualada o desviada a favor de las hembras. Tendencias similares se han descrito en otros trabajos (referencias en Mrosovsky, 2000).

Se necesita información sobre los porcentajes de hembras y machos producidos para aclarar estas hipótesis en el sur de Bioko. Esta información es importante para elaborar planes de manejo de las poblaciones y aplicar un uso sostenible sobre los nidos

en una playa donde los huevos de las puestas son explotados por la población local. Si se da la explotación de este recurso, es recomendable no concentrarla en un momento de la temporada, para no alterar la proporción de sexos de los neonatos producidos.

2.3.6. Datos de puesta y éxito de eclosión de las otras tres especies nidificantes del sur de Bioko.

En este estudio sólo se excavaron 13 nidos de tortuga laúd, ocho en la temporada 1996-97 y cinco en la temporada 1997-98. Además, no se pudo determinar el éxito de eclosión de uno de los nidos de la primera temporada, pues tras la primera emergencia de neonatos algunos cangrejos del género *Ocypode* entraron en la cámara destrozando las cáscaras de los huevos eclosionados, haciéndolas incontables.

También en este segundo muestreo se registró el periodo de incubación de dos nidos de *L. olivacea* (55 y 63 días respectivamente) y uno de *E. imbricata* (56 días). La Tabla 2.11 muestra los datos de número de huevos (fértils y totales), porcentaje de éxito de eclosión, porcentaje de éxito de emergencia y periodo de incubación de los nidos excavados de las otras tres especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko: la tortuga laúd, la tortuga olivácea y la tortuga carey. En esta tabla se incluyen también los valores medios de estas variables para todos los nidos de tortuga laúd excavados.

El número de huevos fértiles en los nidos de tortuga laúd excavados es similar al de otras poblaciones de la misma especie en otras zonas (ver Hall, 1990; Tucker y Frazer, 1991; Leslie *et al.*, 1996; Chacón-Chaverri, 1999). Como hemos comentado (apartado 2.3.1), el número de huevos no fertilizados por nidos es mayor en los nidos de tortuga laúd que en los nidos de verde.

Tabla 2.11. Datos del estudio de los nidos excavados de las tres especies restantes en el área de estudio del sur de Bioko durante las dos temporadas muestreadas. Entre paréntesis se muestran los valores de número de huevos totales por nido, incluyendo los no embrionados.

Especie	Nido	temporada	Nº huevos fértiles (totales)	Éxito de eclosión (%)	Éxito de emergencia (%)	Periodo de incubación en días
<i>D. coriacea</i>	1	1996-97	60 (65)	68.3	63.3	- ^a
	2	1996-97	49 (52)	34.7	34.7	64
	3	1996-97	- ^b	-	-	81
	4	1996-97	64 (81)	34.4	34.4	- ^a
	5	1996-97	51(58)	82.4	82.4	69
	6	1996-97	100 (108)	10	10	- ^c
	7	1996-97	68 (98)	23.5	23.5	- ^c
	8	1996-97	66 (76)	65.2	65.2	- ^c
	9	1997-98	107 (110)	80.4	80.4	59
	10	1997-98	88 (106)	76.1	70.5	67
	11	1997-98	117 (149)	82.9	72.6	64
	12	1997-98	61 (64)	80.3	80.3	63
	13	1997-98	89 (98)	80.9	71.9	55
	media ± D.T.	-	76.67±22.7 (88.75±28)	57.85±25.06	57.43±24.91	65.25±7.72
<i>L. olivacea</i>	1	1997-98	101	46.5	43.6	- ^a
<i>E. imbricata</i>	1	1997-98	139	10.8	8.6	56

^a Fecha de puesta desconocida.

^b Puesta destrozada por cangrejos, cáscaras incontables.

^c Fecha de eclosión no determinada.

Todos los nidos excavados de tortuga laúd presentaron huevos infértiles (media= 12.1 ± 10.1 ; rango 3-32, N= 12). Estos huevos presentaron formas variadas (tamaños inferiores a los fértiles, formas ovaladas, huevos dobles, etc.). En otros estudios sobre esta misma especie en otras zonas se reflejan formas similares de huevos infértiles (Fretey, 1980; Whitmore y Dutton, 1985). Sin embargo, los valores medios de huevos infértiles por nido encontrados en otros estudios con tamaños muestrales mayores son superiores. Por ejemplo, Fretey (1980) encuentra una media de 30.22 ± 15.14 (rango: 0-61) huevos infértiles en 27 nidos de tortuga laúd en la Guayana Francesa. También para

esta especie, Hall (1990) encuentra un 30% de huevos infértiles de media por nido en Puerto Rico. Dutton y McDonald (1995) encuentran un mayor número de huevos infértiles por nido en otra población de tortuga laúd en las Islas Vírgenes (Mar Caribe): media= 41, rango: 7-101, N= 77 nidos. En este último trabajo no se encontraron diferencias significativas en el éxito de eclosión entre estos nidos y otros similares en los que se habían eliminado los huevos infértiles.

Al igual que con los nidos de tortuga verde, es posible que existan diferencias en el periodo de incubación de los nidos de tortuga laúd entre las dos temporadas; siendo éste menor en la segunda (Tabla 2.11), por darse en ella menos lluvias y condiciones climatológicas más estables. Sin embargo, el número de nidos de *D. coriacea* estudiados es reducido para poder analizar esta diferencia con precisión.

A parte de los datos de los nidos excavados, en la temporada 1997-98 se registraron las emergencias de otros 29 nidos de tortuga laúd en diferentes playas del sur de Bioko. El periodo de incubación medio registrado para todos estos nidos en dicha temporada fue de 63.4 días (D.T.= 5.8, rango: 52-72; N= 34). Este periodo de incubación es bastante similar al registrado en otras poblaciones de tortuga laúd (64 ± 3.23 en Eckert y Eckert, 1990; 61 ± 8.5 en Chacón-Chaverri, 1999). Parece que las excesivas lluvias de Bioko no afectan tanto a ésta como a la otra especie mayoritaria del área, la tortuga verde, probablemente debido a que los nidos de tortuga laúd estudiados estaban ubicados en la zona despejada de playa. Al ser playas de arena negra, el calor acumulado por ésta en los ratos de insolación puede compensar el exceso de humedad y la disminución de las temperaturas por efecto de las lluvias.

Según la bibliografía consultada, el porcentaje de éxito de eclosión en *D. coriacea* es reducido en general, variando entre 46.14% (Chacón-Chaverri, 1999) y 76.2% (Hughes, 1974). El valor medio de porcentaje de éxito de eclosión obtenido en nuestro estudio, 57.85%, no es muy preciso (Tabla 2.11), debido al reducido tamaño muestral, pero está dentro del rango de valores registrados en la literatura. El número de nidos excavados de tortuga laúd es reducido para comparar diferencias en éxito de eclosión entre ambas temporadas muestreadas. Los resultados obtenidos parecen indicar que esta especie tiene menor éxito de eclosión que *C. mydas*. Así lo comprueban Whitmore y Dutton (1985) entre ambas especies en playas de puesta de Surinam. Estos

autores afirman que la localización de los nidos cerca de la línea de marea alta y la mayor probabilidad de inundación de éstos explican el menor éxito de eclosión en la tortuga laúd.

2.3.7. Depredación.

La Tabla 2.12 Resume todas las especies de depredadores de nidos y neonatos de tortugas marinas detectadas en las playas de puesta del sur de Bioko.

Tabla 2.12. Relación de depredadores de nidos y neonatos de tortugas marinas en cada una de las zonas del área de estudio del sur de Bioko.

Depredador	Nidos	Neonatos	Zonas	Temporada
Invertebrados				
<i>Ocypode</i> spp.	SI	SI	A/B/C/D/E/F	96/97, 97/98
Otros cangrejos		SI	A/D	96/97, 97/98
Insectos*	SI	SI	A/B	96/97, 97/98
Peces				
<i>Lutjanus agennes</i>	-	SI	F	97/98
Reptiles				
<i>Varanus niloticus</i>	SI	SI	A	96/97
Aves				
<i>Corvus albus</i>	-	SI	A/B/D/E/F	96/97, 97/98
<i>Gypohierax angolensis</i>	SI	SI	A/B/D/F	96/97, 97/98
<i>Egretta gularis</i>	-	?	A/B/C/D/E/F	96/97, 97/98
<i>Ardea cinerea</i>	-	?	A/B/C/D/E/F	96/97, 97/98
Mamíferos				
<i>Atherurus africanus</i>	?	-	A	96/97
<i>Mandrillus leucophaeus</i>	SI	-	A?/F	96/97
Mamíferos no identificados	SI	-	A	96/97
<i>Canis familiaris</i>	SI	?	D/E/F	96/97, 97/98

(*) Hormigas (varias especies) y larvas de insectos encontradas dentro de los huevos en algunos nidos.

2.3.7.1. Depredación de nidos y neonatos en la playa.

De 131 nidos estudiados en la temporada 1996-97 en la zona A del área de muestreo, 43 (32.82%) fueron depredados, de los cuales 4 puestas fueron totalmente destruidas por los depredadores. Dos especies de cangrejos del género *Ocypode*

(cangrejos fantasmas), *O. cursor* y *O. africana*, fueron identificadas como los depredadores más frecuentes de nidos de tortugas. Estas dos especies se hayan incluidas en la guía de los recursos marinos comerciales del Golfo de Guinea (Schneider, 1990). Dichas especies actuaron en 21 nidos, incluyendo los cuatro destruidos completamente, en esta temporada. En la segunda temporada muestreada detectamos 38 nidos depredados en la zona A, de los cuales 31 lo fueron por cangrejos fantasma.

Los cangrejos disgregaron y dividieron las cáscaras vacías impidiendo el conteo de huevos. La entrada de cangrejos de estas especies en los nidos de tortugas se vio facilitada en varias ocasiones por la acción del mar. Las mareas vivas y el oleaje producido en los temporales ocasionaron la pérdida de arena en la zona intermareal, por lo que algunos nidos puestos en esta zona quedaron a menor profundidad, siendo más fácilmente detectables por los cangrejos. Por esto, la depredación de estos cangrejos sobre nidos de tortuga laúd es más frecuente. La mayoría de los nidos eclosionados de esta especie de tortuga encontrados en los muestreos diurnos de playas estaban invadidos por cangrejos del género *Ocypode*.

Encontramos varias especies de hormigas en los nidos excavados, siendo éstas en algunos casos responsables de la muerte de neonatos dentro de los mismos. En la temporada 1996-97, observamos que el 16.8% de los nidos estudiados presentaron a estos depredadores en su interior. No pudieron recolectarse ejemplares de estas especies de hormigas para su identificación en el laboratorio, aunque por sus características probablemente algunas de ellas pertenezcan al género *Dorylus*.

Larvas de dípteros y coleópteros fueron encontradas en huevos de ocho nidos. La presencia de larvas de insectos infestando nidos de tortugas marinas ha sido documentada previamente (referencias en McGowan *et al.*, 2000). Es probable que estos últimos depredadores estén asociados a otros, como los cangrejos, ya que los insectos adultos aprovechan las galerías excavadas por éstos para llegar hasta la cámara del nido y depositar los huevos sobre los de las tortugas. La infestación de nidos de tortugas por larvas de insectos no parece afectar de forma significativa al éxito reproductivo de éstos (McGowan *et al.*, 2000). Sin embargo, estos autores afirman que el número de neonatos muertos dentro de los huevos es mayor en los nidos infestados por estas larvas. En nuestro caso no hemos podido comprobar esto, ya que muchas veces fue imposible

determinar cuál de los varios depredadores presentes fue el responsable de la muerte de los neonatos. Aun así, cabe destacar dos casos correspondientes a dos nidos excavados en la temporada 1996-97: En uno de ellos se encontraron cinco neonatos muertos fuera de los huevos cubiertos de hormigas. En el otro nido se encontraron 89 huevos muertos de un total de 128. De estos 89, al menos 41 fueron dañados por hormigas y larvas de dípteros.

Otro depredador de nidos de tortugas marinas detectado en la zona A fue el varano del Nilo (*Varanus niloticus*), única especie de varano presente en la isla de Bioko (Moreno Medina, 1990). El 25 de marzo de 1997, un varano de esta especie fue espantado accidentalmente de un nido en el que los neonatos estaban emergiendo. En el nido, con 117 huevos (de los cuales 86 llegaron a madurar) se encontraron 29 neonatos muertos, algunos de ellos despedazados, a los que habría que sumar los que ya hubiera ingerido el varano antes de nuestra llegada. Limpus *et al.* (1983) citan una especie de varano, *Varanus indicus*, depredando sobre huevos y neonatos eclosionados aun dentro del nido de tortuga carey. Otra especie de este género, *V. salvator*, ha sido citada depredando sobre nidos de tortuga carey y verde (Pilcher y Ali, 1999).

También se encontraron rastros de pequeños mamíferos terrestres en nidos expoliados, no pudiéndose identificar la especie a la que pertenecieron. En el territorio continental de Guinea Ecuatorial se ha citado al puerco espín de cola blanca (*Atherurus africanus*) depredando sobre nidos de tortugas marinas (Mba Mba *et al.*, 1998). Esta misma especie es bastante abundante en todo el sur de Bioko, y ha sido avistada frecuentemente en las playas occidentales del área de estudio, cerca de las puestas, por lo que debe considerarse como un depredador potencial de los nidos de tortugas. Por otra parte, en la temporada 1996-97, el equipo de la zona F informó de que un nido había sido excavado por driles (*M. leucophaeus*).

La acción de los depredadores tuvo lugar mayoritariamente después de que se produjera la primera eclosión en los nidos. Las primeras eclosiones hacen que, al romperse los huevos, se libere un olor fuerte que puede ser la causa de la detección del nido por los depredadores.

Respecto a la depredación de neonatos en su camino hasta el mar en el área de estudio, de nuevo los cangrejos del género *Ocypode* adquieren especial protagonismo. En los muestreos diurnos y nocturnos fue bastante frecuente encontrar neonatos heridos o muertos por los cangrejos, o incluso ver alejarse a estos crustáceos llevando neonatos entre sus pinzas. Por su reducido tamaño, *O. africana* tiene escaso éxito a la hora de capturar neonatos, aunque se les observó en varias ocasiones intentándolo. En el área de estudio se observaron restos de neonatos tanto de *C. mydas* como de *D. coriacea* depredados por cangrejos fantasma.

Detectamos dos especies de aves, el buitre palmero (*Gypohierax angolensis*) y el cuervo blanco (*Corvus albus*) capturando neonatos de nidos eclosionados de día o al amanecer. Aunque este fenómeno no se observó con otras dos especies de aves presentes en la zona, es probable que la garza real (*Ardea cinerea*) y la garceta dimorfa (*Egretta gularis*) sean depredadoras de neonatos en el área de estudio. La depredación de neonatos de tortugas marinas por garzas ha sido citada anteriormente (Sage, 1995).

Todos estos depredadores pueden verse ayudados de forma circunstancial por otros sucesos que facilitan su acceso a los nidos: las propias tortugas, al realizar la cámara para depositar sus huevos, pueden elegir el sitio en un lugar donde previamente estaba ubicada una puesta. Al retirar la arena pueden dejar al descubierto dicha puesta e incluso arrojar los huevos de ésta sobre la arena de la playa, siendo rápidamente depredados por los cangrejos, este fenómeno ha sido frecuente en las zonas: *A2*, *B1*, *B2* y *F2*, donde la densidad de puestas fue mayor. La facilitación de la entrada de depredadores en los nidos por la retirada de la arena durante los temporales se dio preferentemente en las zonas *A2*, *B1* y *B2*.

2.3.7.2. Depredación de neonatos en el mar.

El 17 de diciembre de 1997, un pez de la especie *Lutjanus agennes* (Lutjanidae) (Figura 2.15), de unos 45 cm de longitud, fue pescado por un urekano en la playa de Moaba (zona *F*). En el estómago de este pez se encontró un neonato de *D. coriacea*. Este es el único dato del que disponemos sobre depredación de neonatos en el mar, sin embargo la lista de depredadores potenciales (tiburones, delfines, aves marinas) presentes en la zona es bastante extensa.

Los neonatos de tortugas marinas tienen que hacer frente a un gran número de depredadores una vez que llegan al mar, puesto que constituyen una fuente de alimento importante para muchas especies marinas. Los depredadores de neonatos citados en la literatura van desde cefalópodos (Pilcher, 2000) hasta las propias tortugas marinas (Dodd, 1988), pasando por diversas especies de peces óseos y tiburones (Dodd, 1988; Hirth, 1997). Pilcher y Ali (1999) estiman que más del 30% de los neonatos nacidos en una zona de cría en Sabah, Malasia, son capturados por depredadores muy cerca de la costa. Estos autores citan como depredadores especies de peces de las familias Serranidae y Lutjanidae. Wyneken *et al.* (1994) citan varias especies de peces, entre ellas *Lutjanus griseus*, como depredadores de neonatos de tortugas marinas.

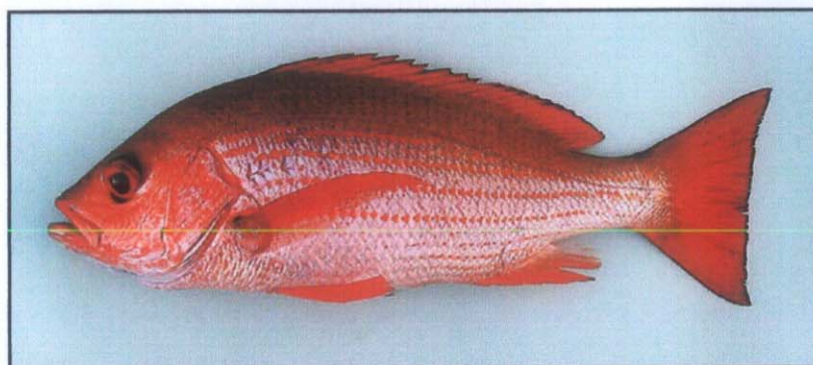


Figura 2.15. Pargo colorado africano (*Lutjanus agennes*).
Foto: Pedro Niny Duarte (c) ImagDOP

2.3.7.3. Depredación de hembras adultas.

La ausencia de grandes vertebrados carnívoros en la isla de Bioko se traduce en la ausencia de depredadores naturales para las hembras adultas en las playas. La gran talla de estos animales hace que, en el mar, solo grandes depredadores, como orcas (*Orcinus orca*) o tiburones puedan acceder a ellas como recurso alimenticio (Cornelius, 1986 en Ortiz *et al.* 1997). La tortuga verde y otras especies de tortuga marina han sido citadas como presa del tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) (Witzell, 1987; Lowe *et al.*, 1996). De hecho, esta especie de tiburón es considerada como el principal depredador de tortugas marinas adultas (Fretey, 1982). La presencia de esta especie de tiburón en las aguas del sur de Bioko parece manifiesta, según descripciones de la población local. Grupos de orcas han sido vistos también en la costa del territorio continental de Guinea

Ecuatorial (L. Arranz, com. pers.). Se ha comprobado que especies de cocodrilos presentes en aguas costeras salobres puedan depredar sobre las tortugas marinas (Ortiz *et al.*, 1997). Tres especies de cocodrilos han sido citadas en Guinea Ecuatorial (Waitkuwait, 1989; Ross, 1998), dos de las cuales (*Crocodylus niloticus* y *C. cataphractus*) debido a su tolerancia a la salinidad parecen capaces de viajar desde el continente africano hacia islas costeras (Ross, 1998). *C. cataphractus* ha sido citada en Bioko como ocasional (Waitkuwait, 1989). Sin embargo, las gentes de Ureka afirman no haber visto cocodrilos en el sur de la isla desde hace al menos dos décadas. Sin embargo, estos depredadores pueden actuar en las zonas de alimentación de las tortugas, afectando a la población nidificante.

Aunque muchos de estos depredadores no tengan capacidad de matar a las tortugas adultas, sí pueden afectar significativamente a su éxito reproductivo. Los depredadores marinos producen lesiones por mordiscos en las aletas posteriores, llegando incluso a amputarlas. Esto dificulta o, en ocasiones, imposibilita la construcción de la cámara para albergar los huevos (Fretey, 1982). Lesiones de este tipo se han observado en 24 de un total de 79 tortugas verdes estudiadas para morfoidentificación en las dos temporadas muestreadas. En ocho de estas tortugas las lesiones fueron amputaciones totales o casi totales de alguna de las aletas traseras. Estas marcas provocadas por depredadores se observaron también en las aletas de las tortugas laúd nidificantes en esta zona. En esta especie se encontraron marcas producidas por depredadores en las cuatro aletas e incluso en la cabeza. La Figura 2.16 muestra algunos ejemplos de estas lesiones.

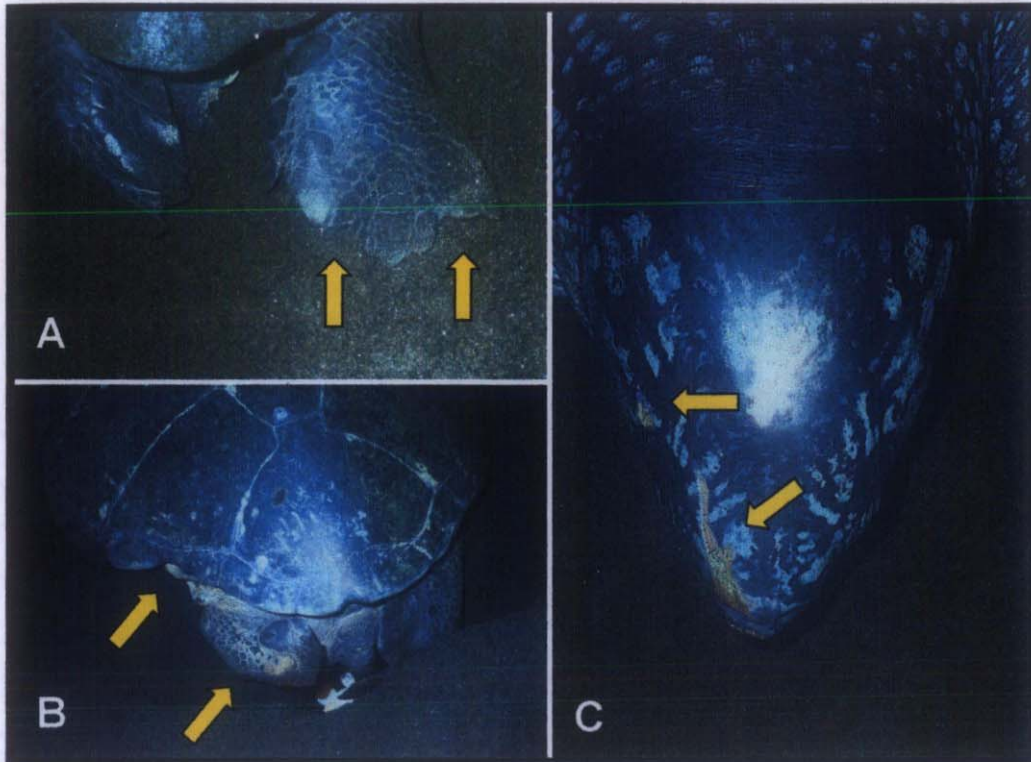


Figura 2.16. Lesiones causadas por depredadores sobre las tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko. A: mordiscos en aletas traseras de tortuga verde; B: amputación en la aleta trasera y lesiones en caparazón de tortuga verde; C: marcas de mordedura en cabeza de tortuga laúd.

2.3.7.4. Depredación y conservación.

Aparentemente no son necesarias medidas de conservación especiales para hacer frente a la depredación natural. Únicamente los cangrejos del género *Ocypode* parecen tener un efecto apreciable sobre los nidos de tortugas marinas en el sur de Bioko; aunque se necesitan estudios más precisos para cuantificar su impacto sobre estas poblaciones de tortugas. De forma experimental, se protegieron cuatro nidos de cada una de las temporadas estudiadas con una malla metálica enterrada a unos 40 cm de profundidad y con una altura superior a 50 cm sobre la superficie de la arena. Esta protección resultó efectiva en todos los casos excepto en uno, en el que se encontró un ejemplar de *O. africana* en el interior de la misma. Sin embargo, el coste económico de la protección de un número elevado de nidos de esta manera sería excesivo en relación al beneficio obtenido en cuanto a conservación. En ocasiones, la población de Ureka explota como recurso alimenticio la especie *O. cursor*; sin embargo esta especie no es

tan apreciada como otras especies de cangrejo menos dafinas para las puestas y neonatos. Potenciar el uso de este recurso por los habitantes del sur de Bioko, tanto como alimento como para cebo de pesca, podría ser una medida de conservación indirecta de las tortugas marinas.

Del mismo modo, se precisan estudios más detallados para determinar el impacto de las larvas de insectos y las hormigas sobre las puestas. Baran *et al.* (2001) sugieren la reubicación de nidos como posible solución frente a la depredación por insectos. El resto de los depredadores tienen menor efecto sobre las puestas de tortugas marinas. A pesar de que cuando alguno de los depredadores citados encuentra un nido su efecto puede ser significativo, la proporción de nidos perdidos por la acción de depredadores naturales en muchos casos es mínima en relación a la causada por el hombre o por animales domésticos (Ej.: Drake, 1996: 2% de nidos depredados por coatíes frente al 49% por perros domésticos y al 42% por el hombre). Por esto es preferible centrar los esfuerzos de conservación en las amenazas causadas directa o indirectamente por el hombre.

2.3.8. Interacción con el hombre: explotación versus productividad en la población nidificante de tortuga verde.

2.3.8.1. Efecto sobre los nidos.

La depredación por parte de animales domésticos en el área de estudio únicamente está representada por los perros utilizados para la caza por los habitantes de Ureka. La acción de estos perros, entre tres y cinco ejemplares, a lo largo de todo el muestreo se restringió a las playas próximas a Ureka. A pesar del control ejercido por sus dueños durante el periodo de estudio, el 15 de noviembre de 1997 uno de estos animales expolió un nido de *L. olivacea* en la zona D. Éste es el único dato de que tenemos constancia, pero es probable que durante el periodo de muestreo los perros domésticos hayan excavado algún nido más en las zonas D ó E, aunque sin efecto significativo para las poblaciones de tortugas.

La recolección de huevos de los nidos de las tortugas marinas ha sido y es práctica habitual de los habitantes de los poblados de Ureka y Moka desde hace mucho tiempo. La recolección de huevos afecta a los nidos de las cuatro especies nidificantes en Bioko. En la temporada 1996-97 el número de nidos expoliados fue prácticamente nulo. En la de 1997-98 desde el inicio del muestreo hasta el 4 de febrero de 1998 solamente se expoliaron cinco nidos, tres de ellos en la zona *D* (de los que se extrajeron alrededor de 400 huevos), uno en la *E*, y uno en la *F*. A partir de esta fecha, la explotación de nidos fue mayor debido al menor control y a la escasez de recursos alternativos en la zona, a raíz de los problemas políticos acontecidos en enero de ese mismo año. En total, durante el periodo de muestreo se produjo la explotación de 17 nidos. Después de éste, esta práctica ha vuelto a realizarse de forma habitual, tanto para consumo humano como para su transporte y venta en la ciudad de Luba, aunque el impacto de dicha actividad no ha sido evaluado con precisión (Anónimo, 2000).

Eventualmente, pescadores procedentes de Malabo y Luba atracan sus embarcaciones en las playas del sur de Bioko con la intención de recoger cangrejos para utilizarlos como cebo, y también para recolectar huevos de algún nido de tortuga. Si bien, esta práctica se redujo de forma importante durante el muestreo debido a la vigilancia de las playas por el personal muestreador.

2.3.8.2. *Efectos sobre las hembras adultas.*

La captura de hembras adultas en las playas del área de estudio también ha sido práctica habitual desde hace mucho tiempo, tanto por las gentes de Ureka como, de forma esporádica, por parte de pescadores annoboneses. Estos pescadores llegan a la zona en embarcaciones pesqueras (cayucos), de unos 10 metros de eslora, provistas de motores fuera-borda de baja cilindrada. Estas embarcaciones proceden de los puertos de Luba, Riaba y Malabo (Figura I.2.B). Tradicionalmente se han capturado las especies *C. mydas* y *E. imbricata*, la primera para consumo y la segunda para la producción de artesanía tradicional. Sin embargo las otras dos especies han podido ser explotadas también para su consumo en el pasado. Los urekanos afirman que gentes del poblado de Moka descienden hasta la playa de Moaba (Zona *F*) para matar y descuartizar tortugas laúd, cargando la carne de éstas de vuelta a su poblado.

No existen datos precisos de número de capturas de tortugas adultas antes del inicio de los trabajos de la Asociación Amigos de Doñana en las playas del sur de Bioko. Sin embargo, ya hemos comentado que la población local habla de un descenso importante en el número de tortugas nidificantes en las últimas décadas. Antes y durante el periodo de muestreo se eliminaron las capturas de tortugas en las playas con la contratación, por parte de la Asociación Amigos de Doñana y de acuerdo con las autoridades ecuatoguineanas, de los propios miembros urekanos de las cofradías para realizar los trabajos de toma de datos y protección de las playas de puesta de las tortugas. En el periodo comprendido entre 1995 y 1998 fue notoria la casi total ausencia de tortugas marinas en los mercados de Luba y Malabo. Las únicas tortugas encontradas en muestreos realizados por personal de esta asociación entre 1996 y 1998 en los mercados de Bioko procedieron de capturas en el mar; por lo que se comprueba que las capturas de tortugas en el mar suponen una mínima proporción en relación a las capturas realizadas en las playas. Sin embargo, estos estudio de mercado no reflejan exactamente el índice de capturas de tortugas marinas, pues muchos de los ejemplares capturados no llegan a los mercados, y se destinan directamente a particulares (Anónimo, 2000). En cualquier caso, sí se comprobó el éxito de la acción conjunta entre la Asociación Amigos de Doñana y las autoridades de Guinea Ecuatorial en la conservación de esta especie por la drástica reducción de las capturas de tortugas marinas.

En el informe elaborado por la Asociación Amigos de Doñana (Anónimo, 2000) se desarrollan todos los aspectos de la explotación de tortugas marinas adultas desde el fin del segundo periodo de muestreo hasta 2000. En este informe se detallan los embarques de tortugas desde las playas de Ureka hasta las ciudades de Malabo y Luba, así como el transporte de carne de tortuga por tierra hasta estas mismas ciudades. A pesar de existir leyes guineo ecuatorianas que prohíben la captura de estas especies, en este informe se estima que el número de tortugas capturadas por temporada (entre los meses de agosto a marzo) es de 250 tortugas verdes, 50 tortugas laúd, 6 oliváceas y 6 carey. De hecho existen permisos oficiales que autorizan la captura de un número determinado de ejemplares (Anónimo, 2000). Se han llegado a autorizar capturas de hasta 250 tortugas en una temporada (Ramón Castelo, com. pers.).

Los datos de la primera temporada de muestreo nos permitieron estimar el rendimiento de las tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko: Si tomamos 1681 como el número total de nidos de tortuga verde puestos en esta temporada y lo multiplicamos por 104.59 (± 31.93) (promedio estimado de huevos por nido) obtenemos 175815.79 huevos (122141.46 - 229490.12). El 65.25% (éxito de eclosión medio estimado) de estos equivale a la producción de 114719.8 (48819.94 - 207757.41) neonatos. Utilizando la proporción de 1/1000 como la tasa de supervivencia hasta estado adulto (ver justificación del empleo de esta proporción en el apartado 2.2.3) estimamos que 115 neonatos nacidos esta temporada podrían llegar a adultos, con una variación de entre 49 y 208. Utilizando los valores de estima de hembras nidificantes de la misma temporada obtenidos en el capítulo 1, estimamos que cada hembra produjo en ese año unos 207 neonatos de media (entre 83 y 331). Pilcher y Basintal (2000) estiman una producción de 109 neonatos por hembra de tortuga verde nidificante en otra zona de puesta.

Si tenemos en cuenta la posible desviación a la producción de machos en esta temporada (ver apartado 2.3.5) el problema se agrava, ya que el número de hembras producidas en esa temporada que lleguen a estado adulto será como mucho la mitad de 115 ejemplares. Como vemos, el número estimado de neonatos que podrán alcanzar la madurez sexual es inferior a las capturas permitidas por año. Además, hemos de añadir las capturas realizadas en el mar por pescadores, las capturas “ilegales” realizadas sin estos permisos y las capturas realizadas por los urekanos para consumo propio. Por otra parte, también hay que tener en cuenta el efecto de la explotación de nidos existente, que reduce la producción de neonatos. En el Apartado 1.3.2 hemos visto que la sobreexplotación de hembras adultas puede modificar la distribución de tallas de las tortugas nidificantes, afectando doblemente a su conservación. En definitiva, la situación actual de la población de tortugas verdes en el sur de Bioko está siendo explotada por encima de su rendimiento y, por tanto, seriamente amenazada. Pero esta sobreexplotación no tiene lugar únicamente en el área de puesta. Debido a su carácter migrador, las especies de tortugas marinas están amenazadas tanto en sus áreas de puesta como en las de alimentación (Eckert, 1999; Meylan y Meylan, 1999). Por ello, la identificación de las zonas de alimentación de las tortugas nidificantes en Bioko es esencial para avanzar en su conservación. Trataremos de identificar algunas de ellas en el capítulo siguiente.

2.3.9. Resumen del capítulo.

El presente capítulo analiza el rendimiento reproductivo de la especie de tortuga marina más abundante en el área de estudio, la tortuga verde. Si bien, existen observaciones recientes de un incremento espectacular en el número de hembras nidificantes de otra de las especies de tortuga marina presentes en la zona, la tortuga laúd (Masá Ntongo *et al.*, 2003). La tortuga verde es la especie más apreciada para su consumo en la isla de Bioko, consumo que se viene practicando desde épocas ancestrales. Es por ello que resulta imprescindible un estudio del rendimiento y capacidad reproductiva de esta especie en la zona.

En el presente estudio se han obtenido las primeras estimaciones de los valores medios de los diferentes parámetros que describen este rendimiento: el tamaño de puesta, el periodo de incubación y los porcentajes de éxito de eclosión y éxito de emergencia. Estos parámetros han mostrado diferencias en ambas temporadas estudiadas, debido básicamente a la distinta climatología registrada en ellas, con una mayor estabilidad en la segunda. Siguiendo los objetivos de este estudio, se han explorado posibles relaciones de estas variables con otras, tanto bióticas como abióticas, para aportar una base de conocimiento sobre la que apoyarse para aplicar posibles medidas de conservación y, en el caso en que se vaya a realizar, de manejo del recurso.

El tamaño de puesta estimado se encuentra dentro del rango de los citados en otras poblaciones de tortuga verde, y parece estar directamente relacionado con el ancho curvo del caparazón de las tortugas. El periodo de incubación estimado para la tortuga verde en la primera temporada se encuentra entre los más altos citados para esta especie, obteniéndose en uno de los nidos el periodo máximo de un nido exitoso citado hasta la fecha, según la bibliografía consultada. El periodo de incubación medio registrado en la segunda temporada, aunque inferior al de la primera, también es elevado en comparación con los de otras poblaciones. Encontramos un descenso del periodo de incubación a lo largo de la temporada en ambas temporadas de puesta estudiadas. Este parámetro también se vio afectado por la ubicación de las puestas.

El porcentaje de éxito de eclosión estimado fue similar al registrado en estudios de poblaciones de la misma especie con tamaños muestrales comparables y

características de playa de puesta similares en otras partes del mundo. Al igual que con el periodo de incubación, también registramos diferencias en este parámetro entre ambas temporadas de puesta. La mayor inestabilidad climatológica de la primera temporada se tradujo en un menor éxito de eclosión. Tras analizar la relación de este parámetro con diferentes factores bióticos y abióticos hemos encontrado cierto efecto de la ubicación del nido y de los cambios bruscos en la climatología; aunque se precisan más análisis que controlen otros factores no contemplados en este estudio. El porcentaje de éxito de emergencia estimado no difirió significativamente del porcentaje de éxito de eclosión, por lo que la mortandad de neonatos de tortuga verde dentro de los nidos parece no ser importante en esta área de puesta.

La aproximación realizada sobre la determinación del sexo de los neonatos de *C. mydas* en las playas de puesta de Bioko detectó una posible desviación hacia la producción de machos, cuando en muchas otras poblaciones se ha detectado una mayor producción en porcentaje de hembras. Aunque es posible que en esta área exista una temperatura pivote excepcionalmente baja para esta especie. Estudios más detallados deben confirmarlo, este resultado desvela la peculiaridad y el interés de esta área de puesta para esta especie.

También en este capítulo aportamos los datos de los nidos estudiados de las otras tres especies de tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko: *D. coriacea*, *L. olivacea* y *E. imbricata*, incluyéndose algunas consideraciones sobre la biología de reproducción de la primera de éstas en el área de estudio.

Por último analizamos todos los datos recogidos sobre depredación e impacto de origen humano sobre estas tortugas y sus nidos en la zona, proponiendo que el nivel de explotación actual de hembras nidificantes es incompatible con el mantenimiento de la población nidificante de tortuga verde. Urge pues una regulación, o incluso la prohibición, de las capturas de hembras nidificantes tanto en las playas como en el mar. Del mismo modo debe restringirse la explotación y el consumo de huevos, delimitando zonas de protección integral o permitiendo sólo la recolección de huevos en nidos ubicados en zonas en las que el éxito potencial sea reducido, como los nidos ubicados en la zona de vegetación y bajo sombra, o en zonas donde se dé una depredación natural mayor.

CAPÍTULO 3
Movimientos migratorios e intervalo entre
temporadas de puesta.

3.1. Introducción y objetivos.

3.1.1. Introducción.

Las zonas de alimentación de las tortugas marinas, sus playas de puesta y las rutas migratorias entre ambos hábitats deben estudiarse evaluando las amenazas que existen en cada uno de ellos. Eckert (1999) afirma que el conocimiento integrado de estos hábitats es esencial para elaborar planes efectivos de conservación de las distintas poblaciones de tortugas marinas. El Golfo de Guinea precisa de estos estudios integrados, ya que las tortugas marinas sufren graves amenazas de origen humano por toda el área. Las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en Bioko son pescadas en el mar o capturadas en las playas de puesta para consumo humano (Fretey, 1999b; Formia, 1999; Formia *et al.*, 2000; Tomás *et al.*, 2001a) o con fines artesanales (Fretey *et al.*, 2000). Además, las poblaciones de estas especies pueden verse amenazadas de varias maneras por la explotación petrolífera ya consolidada en la zona: por las prospecciones sísmicas, por los vertidos de petróleo y sus derivados, por el incremento del tráfico marítimo y por el consecuente incremento de residuos sólidos y basuras (Formia *et al.*, 2000). Aunque estas amenazas están aun por cuantificar, sus primeros efectos, tales como la presencia de basuras en las playas o de manchas de aceite en el agua, empiezan a verse en el sur de Bioko y en otras zonas del Golfo de Guinea.

El intervalo entre temporadas de puesta es otro elemento esencial para la estimación y el análisis de la tendencia de las poblaciones de tortugas marinas nidificantes en un área, y, consecuentemente, para la elaboración de planes de conservación adecuados. Este intervalo se define como el número de años entre temporadas de nidificación efectiva para una tortuga determinada, y se cuantifica a partir de las recuperaciones de los individuos marcados (Alvarado y Murphy, 1999; Hays, 2000), y varía según las especies, las poblaciones o según la disponibilidad de alimento en las áreas de alimentación (Frazer, 1989; Hays, 2000). El análisis de la tasa de tortugas que regresan a nidificar en un área de puesta durante largos periodos de tiempo puede reflejar la supervivencia de las hembras adultas año tras año (Bjorndal, 1980). Este análisis puede desvelar los efectos de la presión en las áreas de alimentación, bien por disponibilidad de recursos bien por capturas directas, sobre la

población nidificante en dicha área; lo que refuerza la idea del estudio integrado de los diferentes hábitats utilizados por las tortugas.

Desde 1997 hasta la fecha se ha recibido información de recapturas de tortugas marcadas en los muestreos de 1996-97 y 1997-98. Estas recuperaciones se han producido en las playas del sur de Bioko y en distintas zonas del Golfo de Guinea. Aunque esta información es escasa, y en muchos casos imprecisa, nos permite elaborar ciertas hipótesis que pueden servir para sentar las bases de futuros estudios en estos aspectos.

3.1.2. Objetivos.

1. Elaborar hipótesis sobre la identificación de los hábitats de alimentación y las rutas migratorias utilizados por las tortugas marinas nidificantes en el sur de Bioko a partir de recapturas de tortugas marcadas.
2. Aportar información preliminar sobre el intervalo entre temporadas de puesta efectivas para estas tortugas.

3.2. Obtención de datos de recaptura

En el apartado 1.2.3, se describe el tipo de marcas utilizadas y se indica el número de tortugas marcadas por especie durante las dos temporadas muestreadas (Tabla 1.1). A excepción de una recuperación de una tortuga laúd, las recuperaciones obtenidas fueron todas de tortuga verde (Tablas 3.1 y 3.2). Debido a la disponibilidad de marcas, no se pudo aplicar doble marcaje a todas las tortugas (ver apartado 1.3.2.). Se aplicó doble marcaje sobre 168 de las 211 tortugas verdes marcadas en las dos temporadas muestreadas, 43 recibieron una sola marca. Las recuperaciones obtenidas fueron comunicadas por diferentes investigadores en Bioko y en otros países de la zona, por miembros de organizaciones dedicadas a la conservación o directamente por los pescadores que capturaron a las tortugas marcadas. Respecto a las recuperaciones fuera de Bioko, las distancias mínimas hasta el lugar de recaptura se midieron directamente sobre el mapa, con un error de ± 10 km.

3.3. Resultados y discusión.

3.3.1. Movimientos de la tortuga verde hacia sus zonas de alimentación.

Al menos 12 tortugas marcadas han sido recuperadas en cuatro países del Golfo de Guinea, incluido el territorio continental de Guinea Ecuatorial, en este periodo. Todos los datos referentes a lugar de recaptura, talla de la tortuga, distancia de navegación, modo de captura y destino de estas tortugas se recogen en la Tabla 3.1.

Se observaron 4 recuperaciones hacia el oeste (costa de Ghana) y 6 hacia el sur (Bahía de Corisco y Gabón) y una recuperación próxima a Bioko (costa de Camerún). En las dos últimas recuperaciones reflejadas en la Tabla 3.1 no se comunicó el número de tortugas marcadas capturadas ni la numeración de las marcas, por lo que incluimos el mínimo estimado de una recaptura en Cap Estérias y una en Camerún. Además, se obtuvo información de cuatro marcas correspondientes a entre dos y cuatro tortugas de Bioko capturadas en aguas de la isla de Corisco para ser vendidas en Bata (G. E.) o Libreville (Gabón); sin embargo, no se pudo determinar el número exacto de tortugas ni el tiempo desde el marcaje hasta la recaptura al no poseer la numeración de dichas marcas. Por último, se supo que en la región de Río Muni (territorio continental de Guinea Ecuatorial) también fueron vistas o capturadas un número indeterminado de tortugas marcadas en Bioko (Figura 3.1).

Tabla 3.1. Datos de las 12 recapturas de tortugas marcadas en el sur de Bioko. Incluye: longitud curva del caparazón (LCCn-t) en el momento del marcaje, distancia mínima entre el lugar de marcaje y el de recaptura, periodo de tiempo aproximado entre el marcaje y la recuperación, localidad, método de captura y destino de la tortuga (n.c.: no comunicado).

Número de marca	LCCn-t (cm)	fecha de marcaje	distancia mínima viajada (error= ± 10 km)	tiempo aproximado hasta la recaptura (en días)	localidad de recaptura	posición geográfica aproximada de recaptura (error= ± 5')	método de captura	destino de la tortuga
392-393*	98	13-I-1997	1250	n.c.	Kengen (Ghama)	5° 0' N - 2° 38' W	pescada	n.c.
451-452	103	3-XII-1996	920	250	Mares de Ada (Ghama)	5° 40' N - 0° 42' W	pescada	liberada
107-108	101	30-X-1996	890	265	Playa Lekpongounor (Ghama)	6° 2' N - 1° 3' E	capturada junto a la playa	n.c.
329-330*	103	17-XII-1996	900	45	costa este (Ghama)	n.c.	n.c.	n.c.
337*-338	100	22-XII-1996	760	80	Nyanga (Gabón)	2° 59' S - 10° 17' E	pescada	liberada
201*-202	97	8-XI-1996	350	140-170	Libreville (Gabón)	0° 20' N - 9° 28' E	varada muerta	-
503-504	92	12-XII-1996	280	270-280	Isla Mbanye (Gabón, Bahía de Corisco)	0° 35' N - 9° 30' E	pescada	vendida para consumo
475-476*	99	28-XII-1996	280	520-550	Isla Mbanye (Gabón, Bahía de Corisco)	0° 35' N - 9° 30' E	pescada	vendida para consumo
248-249	84	21-XI-1996	270	n.c.	Isla de Corisco (Guinea Ecuatorial)	0° 55' N - 9° 19' E	pescada	n.c.
473*-474	92	28-XII-1996	270	n.c.	Isla de Corisco (Guinea Ecuatorial)	0° 55' N - 9° 19' E	pescada	n.c.
n.c.	-	-	280	n.c.	Cabo Estérias (Gabón)	0° 35' N - 9° 20' E	pescada	vendida para consumo
n.c.	-	-	130	n.c.	Costa sur de Camerún	n.c.	pescada	vendida para consumo

* marcas perdidas o no comunicadas
n.c. dato no comunicado

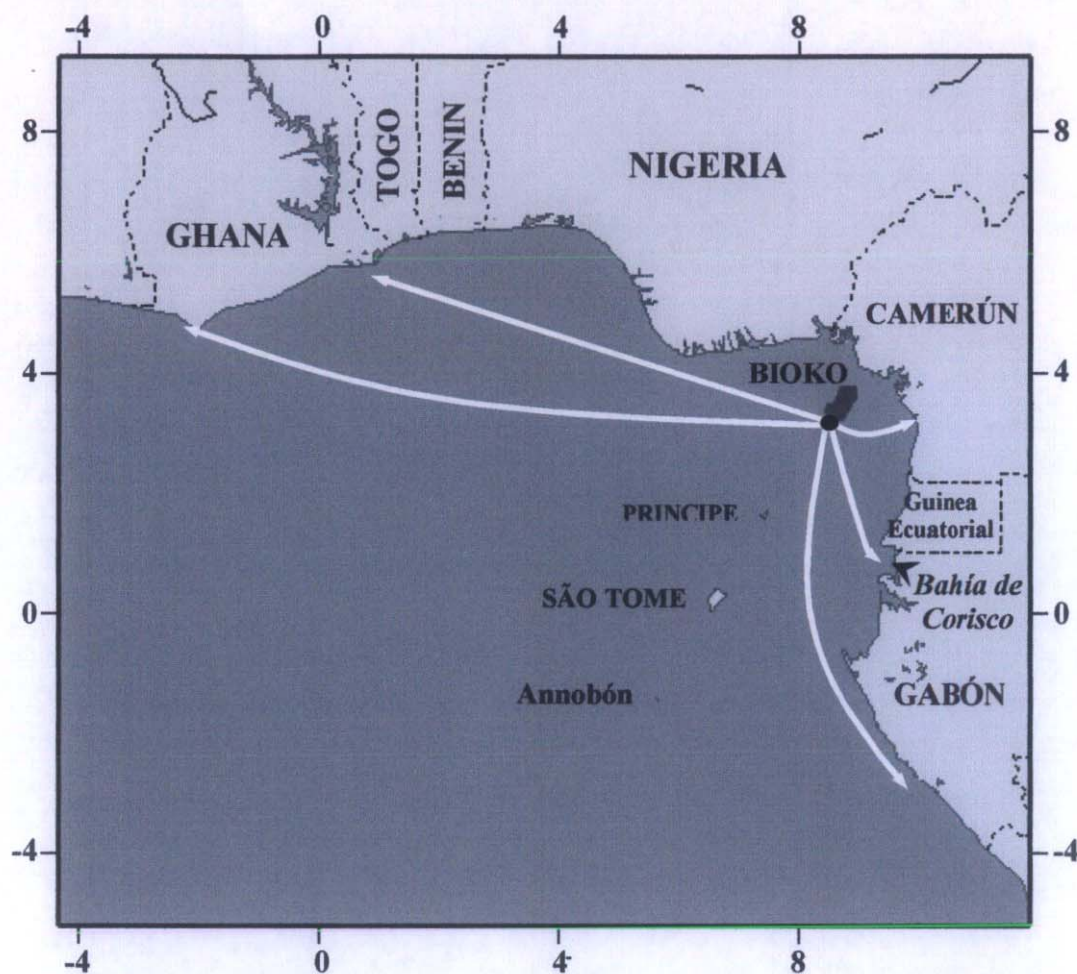


Figura 3.1. Mapa del Golfo de Guinea con las trayectorias hipotéticas seguidas por las tortugas marcadas y recuperadas desde la isla de Bioko hasta los lugares de recaptura.

Las distancias mínimas recorridas por las tortugas variaron desde 130 a 1250 km. La talla (LCC) de las tortugas se correlacionó positivamente con estas distancias mínimas ($N= 10$, $r= 0.749$, $p= 0.013$, $\alpha= 0.05$). Sin embargo, los tiempos registrados entre el último avistamiento de estas tortugas en Bioko y la recuperación son demasiado largos para asumir que se corresponden con el tiempo empleado en la migración, incluido el de la recuperación de la tortuga 329-330 (Tabla 3.1). Este periodo de 45 días supondría una media de 20 km/día, ó 0.83 km/h asumiendo una trayectoria recta, tasa de migración inferior a las citada en otros lugares para *C. mydas* (Balazs *et al.*, 1994; Cheng y Balazs, 1998; Luschi *et al.*, 1998). Los otros tiempos registrados pueden indicar que, o bien las tortugas permanecieron un tiempo en el área antes de su captura, o bien que las trayectorias de migración no fueron directas, o que las recuperaciones no fueron remitidas inmediatamente. En cualquier caso, se precisan un mayor número de

recapturas, con un mayor rango de tallas, o preferentemente estudios con telemetría por satélite que permitan rastrear las trayectorias exactas de migración para confirmar si las tortugas de mayor talla viajan más lejos.

El hecho de que al menos uno de los individuos marcados fuera capturado en la costa de Camerún parece indicar que algunas de las tortugas pueden permanecer en la zona de plataforma, entre Bioko y el continente. Sin embargo, las recapturas y evidencias de recapturas en la zona de la Bahía de Corisco sugieren que esta bahía es un destino frecuente para las tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko, probablemente el área de alimentación más importante. Esta área contiene extensos lechos de algas y fanerógamas marinas que conforman un hábitat de alimentación idóneo para esta especie (Formia, 1999). Por otra parte, las recapturas en la República de Ghana y en el sur de Gabón sugieren una dispersión de las tortugas nidificantes en Bioko hacia diferentes áreas de alimentación en la plataforma continental de la costa atlántica de África. Esta dispersión de un área de puesta hacia diferentes zonas de forrajeo distantes entre sí ha sido documentada en la bibliografía para esta especie en diferentes partes del mundo (Balazs, 1980; Carr, 1984; Alvarado y Figueroa, 1992; Solé, 1994).

Parte de la información obtenida de los pescadores es imprecisa, probablemente por su falta de medios materiales y económicos para comunicar los datos de la marca. También es posible que los pescadores fueran reticentes a admitir la captura de una tortuga marcada, reteniendo las marcas durante meses hasta que vieran la posibilidad de obtener algún beneficio, o hasta que vieran que la comunicación de la recaptura no les fuera a suponer un perjuicio. Con todo, los datos que se aportan en este estudio relacionan un hábitat de puesta (Bioko) con un hábitat de alimentación (Bahía de Corisco) para la tortuga verde en África Central. Los movimientos migratorios registrados también evidencian que la conservación de las tortugas marinas residentes en el Golfo de Guinea no puede contemplarse si no es de una forma conjunta entre los distintos países de la zona. Es recomendable el establecimiento de programas de educación y concienciación eficientes, así como la creación de recursos alternativos y fondos de compensación, para obtener la colaboración de la población local, especialmente de los pescadores, en la conservación de las tortugas marinas en todas las costas que éstas utilizan dentro del Golfo de Guinea.

3.3.2. Intervalo entre temporadas de puesta.

La Tabla 3.2 refleja los datos de tortugas marcadas en las dos temporadas 1996-97 y 1997-98 que fueron vistas nidificando de nuevo en Bioko entre los meses de noviembre a febrero de la temporada de puesta 2000/01. Los números de temporadas entre el marcaje y la recuperación que aparecen en la tabla no pueden considerarse intervalos entre temporadas de puesta, puesto que no se realizaron muestreos en las temporadas intermedias. De hecho, en enero de 2000 (temporada 1999/2000), en la playa de Moraca se observaron tortugas verdes capturadas para consumo con las aletas delanteras cortadas (Dr. Gail W. Hearn, Beaver College, PA, com. pers.) posiblemente para ocultar el hecho de que estuvieran marcadas. Si estas tortugas mutiladas estaban marcadas, esta información supondría intervalos entre temporadas de puesta de dos o tres temporadas.

Tabla 3.2. Relación de las tortugas marcadas recuperadas en los meses de noviembre y diciembre de la temporada de puesta 2000/2001 (Nicole Arms, com. pers.), y número de temporadas entre el marcaje y las recuperaciones.

Nº de marca	Especie	Fecha de marcaje (temporada)	Zonas visitadas	Fecha de recuperación	Zona	Nº de temporadas
392-393 ^a	<i>C. mydas</i>	13/01/97 (1996-97)	A y B	26/11/00 ^a	B	4
142*-143	<i>C. mydas</i>	3/11/96 (1996-97)	A y D	9/12/00	A	4
557 ^a	<i>C. mydas</i>	19/12/97 (1997-98)	A	11/12/00	A	3
303*-304	<i>C. mydas</i>	14/12/96 (1996-97)	A y B	12/12/00	A	4
324-325*	<i>C. mydas</i>	16/12/96 (1996-97)	A	12/12/00	A	4
435	<i>C. mydas</i>	3/02/97 (1996-97)	A y D	15/12/00	A	4
331*-332	<i>C. mydas</i>	18/12/96 (1996-97)	A	4/12/00	B	4
230*-231	<i>C. mydas</i>	14/11/96 (1996-97)	A	7/01/01	B	4
334	<i>D. coriacea</i>	2/01/97 (1996-97)	A y B	3/12/00	A	4

* marcas perdidas o no comunicadas

^a tortugas con 2 recuperaciones (ver texto), en la tabla se indica la primera recuperación.

Todas las tortugas que aparecen en la Tabla 3.2 fueron observadas poniendo huevos, a excepción de la tortuga con marca número 435. Dos tortugas fueron vistas en dos ocasiones en la temporada 2000-01: La tortuga con marcas 392-393 fue vista por primera vez el 26/11/2000, sin poner de huevos, y por segunda vez el 19/12/2000, realizando una puesta; lo que supone un intervalo de 23 días entre ambas visitas. Este

intervalo indica la puesta de al menos dos o tres nidos por esta tortuga en esta temporada (dependiendo del día en que realizara la primera puesta). La recuperación de esta tortuga de nuevo en Bioko nos permite comprobar que fue liberada tras su recaptura en la República de Ghana (Tabla 3.1). La tortuga con marca 557 fue vista realizando dos puestas en la temporada 2000/2001, la primera el 11/12/2000 y la segunda el 16/01/2001, lo que supone un intervalo de 36 días e indica la posibilidad de puesta de hasta 4 nidos por esta tortuga en esta temporada (asumiendo un intervalo de 12 días entre puestas).

El estudio de dos temporadas de puesta consecutivas y los datos de recuperaciones esporádicas de algunas tortugas marcadas no pueden aportar información precisa sobre el intervalo entre temporadas de puesta para las tortugas recuperadas de nuevo en Bioko, ni sobre el porcentaje de pérdida de marcas entre diferentes temporadas de puesta. La tortuga verde raramente nidifica en dos temporadas consecutivas, la anidación se produce con un intervalo de entre dos a siete años, principalmente 2-3 años (Hirth, 1997; Broderick *et al.*, 2001b). Las puestas en temporadas consecutivas o con intervalos inferiores a 12 meses se han observado en contadas ocasiones, y siempre en porcentajes pequeños del total de la población nidificante (Carr *et al.*, 1978 y Balazs, 1983, ambas en Hirth, 1997; Pilcher, 2000; Pilcher y Basintal, 2000). Este fenómeno de puestas en temporadas consecutivas es más habitual en las especies del género *Lepidochelys* (Alvarado y Murphy, 1999; Kalb, 1999) o en la tortuga laúd (Girondot y Fretey, 1996), y este suceso se produce cuando se dan condiciones de alimentación óptimas y también dependiendo de la proximidad de las áreas de alimentación (Broderick *et al.*, 2001b). Ya que la zona de alimentación principal para las tortugas verdes de Bioko parece ser la Bahía de Corisco, a no más de 300 km de distancia, es posible que se puedan dar puestas de tortuga verde en temporadas consecutivas si las condiciones de alimentación son óptimas. Aunque como hemos comentado, en esta especie es poco probable.

Broderick *et al.* (2001b) demuestran que el intervalo entre temporadas de puesta es más variable en la tortuga verde que en otras especies de tortugas marinas. La tortuga verde es la única especie de tortuga marina de alimentación mayoritariamente herbívora y esta fuente de alimentación es más sensible a cambios ambientales a corto plazo. Los

cambios en la disponibilidad de recursos en las zonas de alimentación generarán variación en el intervalo entre temporadas de puesta. Dicha variación ocasiona cambios en el número de nidos por temporada (Hays, 2000; Broderick *et al.*, 2001b). Una temporada con un elevado número de nidos implicará a gran parte de la población nidificante y, según lo expuesto, será muy difícil que la siguiente temporada sea similar, más bien presentará menor número de puestas (Broderick *et al.*, 2001b). Como hemos visto en el capítulo 1, el número de nidos de tortuga verde decreció en la temporada 1997-98 respecto de la anterior. Un muestreo posterior en la temporada 2000-2001 (Masá Ntóngono *et al.*, 2003) ha reflejado un número de nidos de tortuga verde intermedio entre las dos temporadas de este estudio, por lo que este descenso de número de nidos en 1997-98 parece reflejar esta variación en el intervalo entre temporadas de puesta.

Estudios de marcaje y recaptura durante periodos largos de tiempo son necesarios para determinar estos intervalos entre temporadas de puesta y para obtener las tendencias reales en las poblaciones de tortugas marinas (Bjorndal *et al.*, 1999). Marcajes intensivos y muestreos con esfuerzos óptimos son necesarios en Bioko para saber si sus poblaciones de tortugas marinas están decreciendo y, de ser así, a qué ritmo lo están haciendo.

CONCLUSIONES

El presente trabajo supone el primer estudio de la biología de reproducción y el primer censo de las poblaciones de las cuatro especies de tortugas marinas nidificantes en la isla de Bioko (Guinea Ecuatorial), la tortuga verde (*Chelonia mydas*), la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), la tortuga olivácea (*Lepidochelys olivacea*) y la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*). Este trabajo también muestra el nivel de conservación y las posibles amenazas a las que estas poblaciones de tortugas se ven sometidas. Para ello, se muestrearon cerca de 20 kilómetros de playas durante dos temporadas de puesta, entre octubre de 1996 y abril de 1997 y entre septiembre de 1997 y marzo de 1998, en el sur de la isla. Aunque para determinar el estado de conservación de poblaciones de tortugas marinas en playas de puesta se necesitan muchos años de muestreo, el presente estudio ofrece los primeros valores y las primeras estimaciones de diferentes parámetros biométricos y de la biología de reproducción de las tortugas nidificantes en la isla y sienta las bases para futuros estudios en la zona. De este estudio se desprenden las siguientes conclusiones:

1. Las playas del sur de Bioko constituyen una de las áreas de puesta de tortugas marinas más importantes del litoral atlántico africano, tanto por la diversidad de especies, cuatro, como por la abundancia de algunas de ellas. En concreto, el sur de Bioko parece ser la segunda área de puesta más importante para la tortuga verde y una de las más importantes para la tortuga laúd en toda la costa atlántica africana.

2. La especie de tortuga marina más abundante en las playas del sur de Bioko es la tortuga verde, con más de 550 tortugas estimadas en la temporada 1996-97 y unas 414 en la siguiente temporada. La tortuga laúd es la segunda especie más abundante, con estimaciones que van desde 114 a 168 hembras adultas en la temporada 1996-97 y desde 156 a 230 en la temporada 1997-98, aunque muestreos recientes parecen indicar un crecimiento considerable del número de puestas de esta especie. El número estimado de tortugas oliváceas oscilaría entre 20 y 40 ejemplares por temporada, mientras que el número de ejemplares de tortuga carey, sería inferior a 10 por temporada.

3. Según los registros de las dos temporadas muestreadas, la temporada de puesta abarca desde octubre hasta marzo, registrándose los valores máximos de número de puestas en diciembre y enero, coincidiendo con el inicio de la época seca en el sur de Bioko. Sin embargo, se pueden dar puestas esporádicas de tortuga verde y tortuga laúd durante todo

el año. Como excepción, las tortugas carey no aparecen en las playas de puesta hasta el mes de diciembre.

4. En las playas del sur de Bioko parece observarse una selección del sitio de puesta segregada para las dos especies más abundantes. Mientras que las tortugas laúd muestran preferencia por anidar en las playas orientales, de menor inclinación y con la zona infralitoral despejada de rocas, las tortugas verdes anidan mayoritariamente en las playas occidentales, con mayor inclinación y con zona infralitoral rocosa. Dentro de cada playa, las tortugas laúd anidan casi exclusivamente en la zona despejada de playa, anidando incluso por debajo de la línea de marea alta, mientras que las tortugas verdes muestran preferencia por adentrarse en la zona de vegetación colindante, cuando ésta es accesible.

5. Las tortugas verdes nidificantes del sur de Bioko están ubicadas en la parte inferior del rango de tallas registrado para esta especie en diferentes poblaciones de todo el mundo, quizá debido a la presión a la que han sido sometidas en esta isla y su entorno geográfico desde tiempos ancestrales. Las tortugas laúd de Bioko presentan tallas similares a las de otras poblaciones, mientras que las tortugas oliváceas parecen situarse en el extremo superior del rango de tallas registrado en la literatura para hembras adultas de esta especie. Los escasos individuos medidos de tortuga carey no nos permiten su comparación con los de otras poblaciones en el resto del mundo.

6. El intervalo medio entre puestas consecutivas para la tortuga verde del sur de Bioko en la temporada 1996-97 fue de 12.3 ± 1.61 días, valor inferior a la media de los registrados en diferentes poblaciones de todo el mundo. Este intervalo parece decrecer conforme avanza la temporada de puesta y comienza la estación seca. A pesar de obtenerse pocas recuperaciones de tortugas laúd marcadas, debido al reducido marcaje de ejemplares de esta especie, el intervalo medio entre puestas consecutivas obtenido (10.2 ± 1.1 días) es bastante similar al de otras poblaciones de otras partes del mundo.

7. El valor medio del tamaño de puesta, o número de huevos, de los nidos de tortuga verde estudiados en el sur de Bioko fue de 104.66 ± 30.95 en la primera temporada de muestreo y de 112.85 ± 31.5 en la segunda. No se encontraron diferencias significativas entre los tamaños de puesta de ambas temporadas. Estos tamaños de puesta son

ligeramente inferiores a la media registrada en otros estudios en todo el mundo. En los nidos de *C. mydas* estudiados en el sur de Bioko, el tamaño de puesta está relacionado con la talla de las tortugas, en concreto con la anchura del caparazón.

8. El valor medio del periodo de incubación de los nidos de tortuga verde estudiados en el sur de Bioko fue de 66.15 ± 11.15 en la primera temporada de muestreo y de 61.81 ± 6.85 en la segunda. En este caso sí se encontraron diferencias significativas entre ambos valores, debidas probablemente a las diferencias climatológicas en las dos temporadas. El periodo de incubación registrado en la temporada 1996-97 fue superior al registrado en la mayoría de estudios para esta especie en otras partes del mundo, debido al clima extremadamente lluvioso del sur de Bioko. De hecho, el presente estudio ha marcado un periodo de incubación máximo de 107 días. Según los nidos estudiados, la duración del periodo de incubación depende principalmente de la variación del clima a lo largo de la temporada y de la ubicación del nido; aunque hay diversos factores bióticos y abióticos que no se han contemplado en este estudio y que también pueden tener efecto sobre el éxito de eclosión de las puestas.

9. El porcentaje de éxito de eclosión de la primera temporada de muestreo ($64.27\% \pm 25.35$) fue significativamente inferior al de la segunda ($75.16\% \pm 20.67$), debido probablemente a que en ésta las condiciones ambientales fueron más estables en esta última. Tales valores de porcentaje de éxito de eclosión son similares a los de otros estudios realizados en otras partes del mundo.

10. Según los estudios sobre nidos de tortuga verde del sur de Bioko, el éxito de eclosión parece estar más afectado por los cambios bruscos en la climatología que por la temperatura de incubación o por la cantidad de lluvia acumulada a lo largo de todo el periodo de incubación. Por otro lado, los nidos ubicados en la zona de vegetación o en sus proximidades aparentemente presentan un menor éxito de eclosión que los ubicados en la zona despejada de playa.

11. Aunque no se sexaron neonatos de tortuga verde en las playas del sur de Bioko, los elevados periodos de incubación registrados podrían indicar que la producción de

neonatos en esta zona esté desviada hacia los machos, al menos al principio de la temporada de puesta, particularmente en la primera temporada estudiada.

12. La depredación natural parece no tener efecto significativo sobre los nidos de tortuga verde en el sur de Bioko. Los depredadores más importantes que afectan a las puestas y a los neonatos son los cangrejos del género *Ocypode* (*O. cursor* y *O. africana*). A excepción del hombre, las hembras nidificantes no poseen enemigos naturales en las playas del sur de la isla de Bioko, aunque se han visto tortugas anidando con señales de haber sido atacadas por depredadores (presumiblemente por especies de tiburones) en el mar.

13. Los resultados obtenidos y las entrevistas con la población local parecen indicar que la acción directa del hombre ha causado un descenso importante en las poblaciones de tortugas marinas, particularmente de tortugas verdes y carey, en las playas del sur de Bioko en las últimas décadas. La recolección de huevos por los urekanos y por pescadores de otras zonas ha sido una práctica frecuente, al igual que la captura de tortugas verdes adultas, en las playas y en el mar, para su consumo y venta. Según los datos obtenidos en los muestreos de la temporada 1996-97, estimamos que el número de neonatos que podrán llegar a la madurez sexual, del total de los producidos en esa temporada, es inferior a la mitad de las capturas de hembras adultas toleradas por las autoridades ecuatoguineanas.

14. Detectamos que las tortugas verdes nidificantes en el sur de Bioko se dispersan hacia diferentes zonas de alimentación, hacia el este y el oeste de la isla, tras realizar sus puestas. La Bahía de Corisco, situada entre el territorio continental de Guinea Ecuatorial y Gabón, parece ser un área de alimentación importante para estas tortugas.

15. Según los datos obtenidos, y dado el nivel de amenaza en el que parecen encontrarse las tortugas marinas del sur de Bioko, se proponen las siguientes medidas de conservación:

- Mayor control y aplicación firme de la legislación internacional vigente que prohíbe la captura y comercio de las diferentes especies de tortugas marinas.

- Control en la recolección de huevos. Ya que suponen un recurso importante para los habitantes de Ureka durante una época del año, se necesitan estudios que racionalicen la explotación de dicho recurso sin afectar a las poblaciones de tortugas.
- Colaboración entre los diferentes países del Golfo de Guinea para adoptar medidas de conservación conjuntas.
- Creación de alguna figura de protección para las zonas *A* (playa de Moraca-Tudela) y *F* (playa de Moaba) del área de estudio como Reservas Integrales para la conservación de la tortuga verde y la tortuga laúd respectivamente.

REFERENCIAS

- Ackerman, R. A.** (1981). Growth and gas exchange of embryonic sea turtles (*Chelonia*, *Caretta*). *Copeia* 1981(4): 757-765.
- Ackerman, R. A.** (1997). The nest environment and the embryonic development of sea turtles. En: *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.), CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 83-106.
- Alvarado, J. y Figueroa, A.** (1992). Recapturas post-anidatorias de hembras de tortuga marina negra (*Chelonia agassizi*) marcadas en Michoacán, México. *Biotropica* 24(4): 560-566.
- Alvarado, J. y Murphy, T. M.** (1999). Nesting periodicity and interesting behaviour. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.) IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 115-118.
- Anónimo** (2000). *Informe sobre algunos aspectos de la biología reproductiva de las tortugas marinas y su explotación en la isla de Bioko*. Informe Técnico. Proyecto de Conservación y Ecodesarrollo en el Sur de la isla de Bioko (Guinea Ecuatorial). Eoco y zona oriental. Asociación Amigos de Doñana. Malabo. 15 pp.
- Balazs, H. G.** (1980). Synopsis of the biological data on the green turtle in Hawaiian Islands. NOAA Tech. Memo. NMFS, Honolulu, Hawaii, 141 pp.
- Balazs, H. G.** (1983). Recovery records of adult green turtles observed or originally tagged at French Frigate Shoals, Northwestern Hawaiian Islands. NOAA Tech. Memo. NMFS-SWFC-36, 42 pp.
- Balazs, H. G.** (1999). Factors to consider in the tagging of sea turtles. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.) IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 101-109.
- Balazs, G. H.; Craig, P.; Winton, B. R. y Miya, R. K.** (1994). Satellite telemetry of green turtles nesting at French frigate shoals, Hawaii, and Rose Atoll, America Samoa. En: *Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology*. K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, D. A. Jonson y P. J. Eliazar (Eds.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-351, pp. 184-186.

- Baran, I.; Özdemir, A.; Ligas, Ç. y Türkozan O.** (2001). Impact of some invertebrates on eggs and hatchlings of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, in Turkey. *Zoology in the Middle East* 24: 9-17.
- Barata, P. C. R.** (1998). *Estimation of the number of sea turtles nesting on a beach in a season*. Informe Técnico. Fundação Oswaldo Cruz, Río de Janeiro, Brasil. 82 pp.
- Begon, M.; Harper, J. L. y Townsend, C. R.** (1996). *Ecology. 3rd Edition*. Blackwell Science, Oxford. 1068 pp.
- Beyer, K.** (2002). *Investigations into the reproductive biology and ecology of olive ridley turtles (*Lepidochelys olivacea*) Escholtz, 1829 at Old Ningo Beach, Ghana, West Africa*. Doctoral Thesis. Universidad de Bremen. 119 pp.
- Bjorndal, K. A.** (1980). Demography of the breeding population of the green turtle, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Copeia* 1980(3): 525-530.
- 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. y Bolten, A. B.** (1992). Spatial distribution of green sea turtle (*Chelonia mydas*) nests at Tortuguero, Costa Rica. *Copeia* 1985(1): 45-53.
- Bjorndal, K. A.; Carr, A.; Meylan, A. B. y Mortimer, J. A.** (1985). Reproductive biology of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* at Tortuguero, Costa Rica, with notes on the ecology of the species in the Caribbean. *Biological Conservation* 34: 353-368.
- Bjorndal, K. A.; Bolten, A. B.; Lagueux, C. J. y Chaves A.** (1996). Probability of tag loss in green turtles nesting at Tortuguero, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 30(4): 567-571.
- Bjorndal, K. A.; Wetherall, J. A.; Bolten, A. B. y Mortimer, J. A.** (1999). Twenty-six years of green turtle nesting at Tortuguero, Costa Rica: an encouraging trend. *Conservation biology* 13(1): 126-134.
- Blamires, S. J. y Guinea, M. L.** (2000). The influence of temperature on egg mortality, emergence success and hatchling sex ratio for flatback sea turtles (*Natator depressus*) at Fog Bay, Northern Territory, Australia. En: *Sea Turtles of the Indo-Pacific: Research, Management and Conservation*. N. J. Pilcher y G. Ismail (Eds.), Universiti Malaysia Sarawak. Published by ASEAN Academic Press, Ltd., London. pp. 198-203.

- Bolten, A. B.** (1999). Techniques for measuring sea turtles. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 110-114.
- Booth, D. T. y Astill, K.** (2001). Temperature variation within and between nests of the green sea turtle, *Chelonia mydas* (Chelonia: Cheloniidae) on Heron Island, Great Barrier Reef. *Australian Journal of Zoology* 49: 71-84.
- Bouchard, S. S. y Bjorndal, K. A.** (2000). Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81(8): 2305-2313.
- Broderick, A. C.** (1998). Female size, not length, as a correlate of reproductive output. En: *Proceedings of the 17th Annual Sea turtle Symposium*. S. P. Epperly y J. Braun (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-415. pp. 147-149.
- Broderick, A. C. y Godley, B. J.** (1996). Population and nesting ecology of the green turtle, *Chelonia mydas*, and the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, in northern Cyprus. *Zoology in the Middle East* 13: 27-46.
- Broderick, A. C.; Godley, B. J.; Reece, S. y Downie, J. R.** (2000). Incubation periods and sex ratios of green turtles: highly female biased hatchling production in the eastern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 202: 273-281.
- Broderick, A. C.; Godley, B. J. y Hays, G. C.** (2001a). Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74(2): 161-170.
- Broderick, A. C.; Godley, B. J. y Hays, G. C.** (2001b). Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268:1481-1487.
- Broderick, A. C.; Glen, F.; Godley, B. J. y Hays, G. C.** (2002). Estimating the number of green and loggerhead turtles nesting annually in the Mediterranean. *Oryx* 36(3): 227-235.
- 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* 4097: 1-15.

- Brongersma, L. D.** (1995). Marine Turtles of the Eastern Atlantic Ocean. En: *Biology and Conservation of the Sea Turtles*, Revised Edition. Karen A. Bjorndal. (Ed.), Smithsonian Institution Press, Washintong and London. 615 pp.
- Bustard, H. R.** (1972). *Sea turtles, their natural history and conservation*. Ed. Collins. Glagow.
- Butynski, T. M.** (1996). Marine Turtles on Bioko island, Equatorial Guinea. *Oryx* 30(2): 143-149.
- Butynski, T. M. y Koster, S. H.** (1989). *Marine turtles on Bioko Island (Fernando Poo), Equatorial Guinea: A Call for Research and Conservation*. Washington DC: WWF Unpublished Report.
- Campbell, C.; Lagueux, C. y Mortimer, J. A.** (1996). Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting at Tortuguero, Costa Rica, in 1995. *Chelonian Conservatio and Biology* 2(2): 168-172.
- Carr, A.** (1984). *So excellent a fishe: a natural history of sea turtles*. Revised Edition. Charles Scribner's Sons, NY, 280 pp.
- Carr, A. y Hirth. H.** (1961). Social facilitation in green turtle sibling. *Animal Behaviour* 9:68-70.
- Carr, A. y Carr, M. H.** (1970). Modulated reproductive periodicity in *Chelonia*. *Ecology* 51(2): 335-337.
- Carr, A.; Carr, M. H. y Meylan, 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): 1-46.
- Carrasco-Águila, M. A.; Márquez-M., R. y Jiménez-Q., M. C.** (1998). Analysis of survival affected by temperature and humidity in Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) nests. En: *Proceedings of the 17th Annual Sea turtle Symposium*. S. P. Epperly y J. Braun (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-415, p 154.
- Castroviejo, J.; Juste, J.; Pérez del Val, J.; Castelo, R. y Gil R.** (1994). Diversity and status of sea turtle species in the Gulf of Guinea islands. *Biodiversity and Conservation* 3, 828-836.
- Catry, P.; Barbosa, C.; Indjai, B.; Almeida, A.; Godley, B. J. y Vié, J. C.** (2002). First census of the green turtle at Poilão, Bijagós Archipelago, Guinea-Bissau:

- the most important nesting colony on the Atlantic coast of Africa. *Oryx* 36(4): 400-403.
- Chacón-Chaverri, D.** (1999). Anidación de la tortuga *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) en la playa Gandoca, Costa Rica (1990-1997). *Revista de Biología Tropical* 47(1-2): 225-236.
- Chaloupka, M. Y. y Musick, J. A.** (1997). Age, growth, and population dynamics. En: *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.). CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 233-276.
- Chen, T. H. y Cheng, I. J.** (1995). Breeding biology of the green turtle, *Chelonia mydas*, (Reptilia: Cheloniidae) on Wan-An Island, Peng-Hu Archipelago, Taiwan. I. Nesting ecology. *Marine Biology* 124: 9-15.
- Cheng, I.-J. y Balazs, G. H.** (1998). The post-nesting long range migration of the green turtles that nest at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan. En: *Proceedings of the 17th Annual Sea turtle Symposium*. S. P. Epperly y J. Braun (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-415, 29-32.
- Chevalier, J. y Girondot, M.** (1998). Dynamique de ponte des tortues marines en Guyane française pendant la saison 1997. *Bulletin de la Société Herpetologique Française* 85-86: 5-19.
- Chevalier, J.; Godfrey, M. H. y Girondot, M.** (1999). Significant difference of temperature-dependent sex determination between French Guiana (Atlantic) and Playa Grande (Costa Rica, Pacific) leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale* 20:147-152.
- Chua, T. H. y Furtado, J. L.** (1988). Nesting frequency and clutch size in *Dermochelys coriacea* in Malaysia. *Journal of Herpetology* 22(2): 208-218.
- Conover, W. J.** (1999). *Practical nonparametric statistics*, 3rd edition, Jhon Wiley and sons, New York. 584 pp.
- Cornelius, S. E.** (1976). Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*, 8: 1-27.
- Cornelius, S.E.** (1986). *The sea turtles of Santa Rosa National Park*. Hermanos Ramos (Eds.), Madrid.
- Crespo, C.** (1949). *Notas para un estudio antropológico y Etnológico de Bubi de Fernando Poo*. Instituto de estudios Africanos. (CSIC), Madrid.

- Crouse, D. T.; Crowder, L. B. y Caswell, H. (1987).** A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implication for conservation. *Ecology* 68(5): 1412-1423.
- Davenport, J. (1997).** Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22(6): 479-488.
- Demetropoulos, A. y Hadjichristophorou, M. (1995).** *Manual on marine turtle conservation in the Mediterranean*. UNEP (MAP)SPA/IUCN/CWS/Fisheries Department, MANRE (Chipre). 90 pp.
- Dobbs, K. A.; Miller, J. D.; Limpus, C. J. y Landry, M., Jr. (1999).** Hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, nesting at Milman Island, Northern Great Barrier Reef, Australia. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 344-361.
- Dodd, C. K. (1988).** Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). *U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report* 88 (14): 110 pp.
- Dontaine, J. F. y Neves, O. (1999).** La projet TATO à São Tomé. *Canopée* 13: i-iv.
- Drake, D. L. (1996).** Marine turtle nesting, nest predation, hatch frequency, and nesting seasonality on the Osa Peninsula, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 2(1): 89-92.
- Dutton, P. y McDonald, D. (1995).** Hatch rates of leatherback (*Dermochelys coriacea*) clutches reburied with and without yolkless eggs. En: *Proceedings of the 12th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. J. I. Richardson y T. H. Richardson (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-361. pp. 177-178.
- Dutton, P. H.; Bowen, B. W.; Owens, D. W.; Barragan, A. y Davis, S. K. (1999).** Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Zoology (London)* 248: 397-409.
- Eckert, K. L. (1987).** Environmental unpredictability and leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) nest loss. *Herpetologica* 43(3): 315-323.
- Eckert, K. L. (1999).** Designing a conservation program. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 6-8.

- Eckert, K. L. y Eckert, S. A. (1989).** The application of plastic tags to leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*. *Herpetological Review* 20(4): 90-91.
- Eckert, K. L. y Eckert, S. A. (1990).** Embryo mortality and hatch success in *In Situ* and translocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. *Biological Conservation* 53: 37-46.
- Eckert, K. L.; Bjorndal, K. A.; Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (1999)** *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. 235 pp.
- Eisentraut, M. (1964).** Meeresschilkröten an der küste von Fernando Poo. *Natur und Museum*, 94:471-475.
- Erhart, L. M. (1982).** A review of sea turtle reproduction. En: *Biology and Conservation of sea turtles*. K. A. Bjorndal (Ed.), Washington D.C. pp: 29-38.
- Esteban, J. (1950).** *Guinea Colonial. Esto es España*. Argos S.A., Madrid.
- Fleiss, J. L. (1981).** *Statistical methods for rates and proportions*. 2nd Edition. Jhon Wiley y Sons (Eds.), New York. 321 + xviii pp.
- Formia, A. (1999).** Les tortues marines de la Baie de Corisco. *Canopée* 14: i-ii.
- Formia, A. (2002).** *Population and genetic structure of the green turtle (Chelonia mydas) in West and Central Africa; Implications for management and conservation*. PhD dissertation, Cardiff University, UK.
- Formia, A.; Tomás, J. y Castelo, R. (2000).** Nidification des tortues marines au sud de Bioko. *Canopée* 18: i-iv.
- Fortes, O.; Pires, A. J. y Bellini, C. (1998).** Green turtle, *Chelonia mydas*, in the Island of Poilão, Bolama-Bigajós Archipelago, Guinea-Bissau, West Africa. *Marine Turtle Newsletter* 80: 8-10.
- Frazer, N. B. (1986).** Survival from egg to adulthood in a declining population of loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Herpetologica* 42(1): 47-55.
- Frazer, N. B. (1989).** Nesting cycles in sea turtles: typical, but not cycles. En: *Ninth Annual workshop on Sea Turtle Conservation and Biology*. S. A. Eckert, K. L. Eckert y T. H. Richardson (Eds.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-232, pp. 61-64.
- Frazer, N. B. y Richardson, J. I. (1985).** Seasonal variation in clutch size for loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, nesting on Little Cumberland Island, Georgia, USA. *Copeia* 1985: 1083-1085.

- 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.
- Frazier, J. G.** (1985). Marine turtles in the Comoro Archipelago. *Vehand. Kon. Ned. Ak. Wetenschap Afd. Natuurk Tweede Reeks* 84: 1-177.
- Frazier, J. G.** (1994). La tortuga marina: ¿dios, seducción, excusa, o recurso?. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6(1): 9-14.
- Frazier, J. G.** (1999). Community-Based Conservation. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 15-18.
- Fretey, J.** (1980). Les pontes de la tortue luth *Dermochelys coriacea* en Guyane Française. *Revue d'Ecologie (Terre Vié)* 34(4): 649-654.
- Fretey, J.** (1982). Note sur les traumas observés chez des tortues luths adultes *Dermochelys coriacea* (Vandelli) (Testudines, Dermochelyidae). *Revue Française Aquariologique* 8(4): 119-128.
- Fretey, J.** (1999a). La tortue olivâtre: une espèce très menacée au Cameroun. *Canopée* 14: iii-iv.
- Fretey, J.** (1999b). Suivi et conservation des tortues marines dans le site prioritaire de Campo-Ma'an (Sud Cameroun). Première phase: 1998-1999. Rapport TROPENBOS/UICN mimeorg.
- 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 pp.
- Fretey, J. y Girardin, N.** (1989). Données préliminaires sur les tortues marines au Gabon. *Comptes Rendus de la Société Biogéographique* 65(1):39-57.
- Fretey, J. y Girondot, M.** (1989). L'activité de ponte de la tortue luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), pendant la saison 1988 en Guyane Française. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 44(3): 261-274.
- Fretey, J.; Dontaine, J. F. y Neves, O.** (1999). São Tomé et Príncipe: zone de croissance pour les tortues-luths. *Canopée* 15: i-ii.
- Fretey, J.; Dontaine, J. F. y Billes, A.** (2000). Artisans de l'écaillé à São Tomé et Príncipe: tentative de reconversion. *Canopée* 16: iii-iv.

- Fretey, J.; Dontaine, J. F. y Billes, A.** (2001). Tortues marines de la façade atlantique de l'Afrique. Genre *Lepidochelys*. 2. Suivi et conservation de *L. olivacea* (Escholtz, 1829) (Chelonia, Cheloniidae) à Saint-Thomas et Principe. *Bulletin de la Société Herpetologique Française* 98: 43-56.
- Gaston, K. J.** (1998). Biodiversity. En: *Conservation science and action*, W. J. Sutherland (ed.). Blackwell, Oxford.
- Gates, C. E.; Valverde, R. A.; Mo, C. L.; Chaves, A. C.; Ballesteros, J. y Peskin, J.** (1996). Estimating arribada size using a modified instantaneous count procedure. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 1(3): 275-287.
- Gerosa, G.** (1996). *Manual on marine turtle tagging in the Mediterranean*. RAC/SPA (UNEP-MAP), Túnez. 48 pp.
- Gerrodette, T. y Taylor, B. L.** (1999). Estimating population size. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 67-71.
- Girondot, M. y Fretey, J.** (1996). Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelonian Conservation and Biology* 2(2): 205-208.
- Godfrey M. H. y Mrosovsky, N.** (1997). Estimating the time between hatching of sea turtles and their emergence from the nest. *Chelonian Conservation and Biology* 2(4): 581-585.
- Godfrey M. H. y Mrosovsky, N.** (1999). Estimating hatchling sex ratio. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 136-138.
- Godfrey M. H. y Mrosovsky, N.** (2001). Relative importance of thermal and nonthermal factors on the incubation period of sea turtle eggs. *Chelonian Conservation and Biology* 4(1): 217-218.
- 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.; Broderick, A. C.; Glen, F. y Hays, G. C.** (2002). Temperature-dependent sex determination of Ascension Island green turtles. *Marine Ecology Progress Series* 226: 115-124.
- González Kirchner, J. P.** (1994). *Ecología y conservación de los primates de Guinea Ecuatorial*. CEIBA Ediciones, San Vicente de la Barquera (Cantabria), 155 pp.
- Graff, D.** (1995). *Nesting and hunting survey of the marine turtles of the island of São Tomé*. ECOFAC, Composante de São Tomé e Príncipe, 1ª Edição, 33 pp.
- Groombridge, B.** (1990). Marine turtles in the Mediterranean: distribution, population status, conservation. *Nature and Environmental Series* 48: 1-98, Strasbourg.
- Guinea, E.** (1949). *En el país de los Bubis. Relato ilustrado de mi primer viaje a Fernando Poo*. Instituto de estudios Africanos. (CSIC), Madrid.
- Hall, K. V.** (1990). Hatching success of leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) clutches in relation to biotic and abiotic factors. En: *Proceedings of the 10th Annual Workshop on Sea turtle Biology and Conservation*. T. H. Richardson, J. I. Richardson y M. Donnelly (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-278, pp. 197-200.
- Hall, R. J.; Henry, P. F. P. y Bunck, C. M.** (1999). Fifty-year trends in a box turtle population in Maryland. *Biological Conservation* 88: 165-172.
- Hays, G. C.** (2000). The implications of variable remigration intervals for the assessment of population size in marine turtles. *Journal of Theoretical Biology* 206: 221-227.
- 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.; Adams, C. R. y Speakman, J. R. (1993).** Reproductive investment by green turtles nesting on Ascension Island. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1098-1103.
- 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.; Adams, C. R.; Broderick, A. C.; Godley, B. J.; Lucas, D. J.; Metcalfe, J. D. y Prior, A. A. (2000).** The diving behaviour of green turtles at Ascensión Island. *Animal Behaviour* 59: 577-586.
- Hewavisenthi, S. (1994).** The embryo and hatching mortality of the green turtle (*Chelonia mydas*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) in relation to clutch size. *Herpetological Journal* 4: 73-76.
- Hewavisenthi, S. y Parmenter, C. J. (2001).** Influence of incubation environment on the development of the flatback turtle (*Natator depressus*). *Copeia* 2001(3): 668-682.
- Hillis, Z. (1994).** The hawksbill turtles of Buck Island Reef National Monument: a shared resource of the Caribbean. En: *Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology*. K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, D. A. Jonson y P. J. Eliazar (Eds.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-351, pp. 59-61.
- Hirayama, R. (1998).** Oldest known sea turtles. *Nature* 392: 705-708.
- Hirth, H. F. (1980).** Some aspects of the nesting behaviour and reproductive biology of the sea turtles. *American Zoologist* 20:507-523.
- Hirth, H. F. (1988).** Intrapopulation reproductive traits of green turtles (*Chelonia mydas*) at Tortuguero, Costa Rica. *Biotropica* 20(4): 322-325.
- Hirth, H. F. (1997).** *Synopsis of Biological Data on the Green Turtle Chelonia mydas (Linnaeus, 1758)*. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior. Biological Report 97(1): 120+V pp.
- Hirth, H. F. y Schaffer, W. (1974).** Survival rates of the green turtle, *Chelonia mydas*, necessary to maintain stable populations. *Copeia* 1974: 544-546.
- Hughes, G. R. (1974).** The sea turtles of southeast Africa. 1. Status, morphology and distributions. *Oceanographic Research Institute Investigational Report, Durban* 35: 1-144.

- 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.
- Kalb, H. J.** (1999). *Behaviour and physiology of solitary and arribada nesting olive ridley sea turtles during the interesting period*. Texas A&M Ph Dissertation. College Station, Texas, USA.
- Kasperek, M.; Godley, B. J. y Broderick, A. C.** (2001). Nesting of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Mediterranean: a review of stats and conservation needs. *Zoology in the Middle East* 24: 45-74.
- Kerr, R.; Richardson, J. I. y Richardson, T. H.** (1999). Estimating the annual size of hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) nesting populations from mark-recapture studies: the use of long-term data to provide statistics for optimising survey effort. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 251-256.
- Kikukawa, A.; Kamezaki, N. y Ota, H.** (1999). Factors affecting nesting beach selection by loggerhead turtles (*Caretta caretta*): a multiple regression approach. *Journal of Zoology (London)* 249: 44-454.
- Le Gall, J-Y.; Bosc, P.; Chateau, D. y Taquet, M.** (1986). Estimation du nombre de tortues vertes femelles adultes *Chelonia mydas* par saison de ponte à Tromelin et Europa (Océan Indien) (1973-1985). *Océanographie tropicale* 21(1): 3-22.
- 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, in 1990-1991. *Chelonian Conservation and Biology* 2(2): 159-168.
- Limpus, C. J.** (1985). *A study of the loggerhead sea turtle, Caretta caretta, in eastern Australia*. Ph.D. thesis, University of Queensland, St. Lucia, Australia.
- Limpus, C. J.; Miller, J. D.; Baker, V. y McLachlan, E.** (1983). The hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata* (L.), in the North-Eastern Australia: the Campbell Island Rookery. *Australian Wildlife Research* 10: 185-197.
- Lohman, K. J.; Witherington, B. E.; Lohman, C. M. F. y Salmon, M.** (1997). Orientation, navigation and natal beach homing in sea turtles. En : *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.). CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 107-135.

- Lowe, C. G.; Wetherbee, B. M.; Crow, G. L. y Tester, A. L.** (1996). Ontogenetic dietary shifts and feeding behaviour of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaii waters. *Environmental Biology of Fishes* 47: 203-211.
- Luschi, P.; Hays, G. C.; Del Seppia, C.; Marsh, R. y Papi, F.** (1998). The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascensión Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 2279-2284.
- Lutcavage, M. C.; Plotkin, P.; Witherington, B. y Lutz, P.L.** (1997). Human impacts on sea turtle survival. En: *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.). CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 387-409.
- Marcovaldi, M. A. y Laurent, A.** (1996). A six season study of marine turtle nesting at Praia do Forte, Bahia, Brazil, with implications for conservation and management. *Chelonian Conservation and Biology* 2(1): 55-59.
- Marcovaldi, M. A.; Godfrey, M. H. y Mrosovsky, N.** (1997). Estimating sex ratios of loggerhead turtles in Brazil from pivotal incubation duration. *Canadian Journal of Zoology* 75: 755-770.
- Marcovaldi, M. A.; Vieitas, C. F. y Godfrey, M. H.** (1999). Nesting and conservation management of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in Northern Bahia, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 301-307.
- Margaritoulis, D.** (1983). The Inter-nesting interval of Zakynthos loggerheads. En: *Adaptations to terrestrial environments*. N. S. Margaris, M. Arianoutsou-Faraggitaki, R. J. Reiter (Eds.), Plenum Press, New York, pp. 135-144.
- Margaritoulis, D.; Hiras, G.; Pappa, C. y Voutsinas, S.** (1996). Protecting loggerhead nests from foxes at the bay of Kiparissa, Western Greece. En: *Proceedings of the 15th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. J. A. Keinath, D. E. Barnard, J. A. Musick y B. A. Bell (Eds.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-387. pp. 188-192.
- Masá Ntóngono, V. O.; Arms, N.; Engonga, S. F.; Ela Mba, M. A.; Tomás, J.; Rennie, M.; Hoffman, J. R. y Eran, G. W.** (2003). Status of marine turtle conservation on the southern beaches of Bioko Island, Equatorial Guinea. En: *Proceedings of the 22nd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and*

- Conservation*. J. Seminoff (Ed.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-503. p. 141.
- Matsuzawa, Y.; Sato, K.; Sakamoto, W. y Bjorndal, K. A.** (2002). Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology* 140: 639-646.
- Mba Mba, J. ; Nguema, J. y García, J.E.** (1998). Estudio y Conservación de las tortugas marinas en el litoral de la región continental de Guinea Ecuatorial (1ª fase). Documento Técnico N°11-SUC. Proyecto Conservación y Utilización Racional de los Ecosistemas Forestales de Guinea Ecuatorial (C.U.R.E.F.). Bata, Guinea Ecuatorial. 15 pp.
- McAllister, H. J.; Bass, A. J. y Van Schoor, H. J.** (1965). The marine turtles in Tongaland. *Lammergeyer* 3(2): 10-40.
- McDermott, M. J.; Godley, B. J.; Broderick, A. C.; Ediger, V. y Furness, R. W.** (2000). An investigation into the possible effects of physical features of nesting beaches on the nest site selection of *C. mydas* and *C. caretta* in Northern Cyprus, Eastern Mediterranean. En: *Proceedings of the 18th International Sea Turtle Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. F. A. Abreu-Grobois, R. Briseno-Duenas, R. Marquez y L. Sarti (Eds.), U.S. Department of Commerce, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-436. pp. 202-203.
- McDonnald, D.; Dutton P. y Boulon, R.** (1993). Tagging and nesting research on leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) on Sandy Point, St. Croix, U.S. Virgin Islands. U.S. Fish and Wildlife Service, Department of Planning and Natural Resources. 26 pp.
- McGowan, A; Broderick, A. C.; Godley, B. J.; Hancock, E. G. y Houston, D. C.** (2000). Infestation of marine turtle nests by dipteran larvae in Northern Cyprus, Eastern Mediterranean, 1997. En: *Proceedings of the 18th International Sea Turtle Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. F. A. Abreu-Grobois, R. Briseno-Duenas, R. Marquez y L. Sarti (Eds.), U.S. Department of Commerce, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-436. pp. 204-206.
- Meddis, R.** (1984). *Statistics using ranks*. Basil Blackwell Publisher Ltd., Oxford. 449+vi pp.

- Merchant Larios, H.** (1999). Determining Hatchling sex. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 130-135.
- Merchant Larios, H.** (2001). Temperature sex determination in reptiles: the third strategy. *Journal of Reproduction and Development* 47(5): 245-252.
- Meylan, A. B. y Meylan, P. A.** (1999). Introduction to the evolution, life history, and biology of sea turtles. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 3-5.
- Miller, J. D.** (1989). *Marine Turtles Volume 1: An assessment of the conservation status of marine turtles in the Kingdom of Saudi Arabia*. Technical Report, MEPA Coastal and Marine Management Series, Report No.9, Meteorology and Environmental Protection Administration, Ministry of Defense and Aviation, Jeddah, Saudi Arabia. 208 pp.
- Miller, J. D.** (1997). Reproduction in sea turtles. En: *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.). CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 51-81.
- Miller, J. D.** (1999). Determining clutch size and hatching success. En: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 124-129.
- Milton, S. L.; Schulman, A. A. y Lutz, P. L.** (1997). The effect of beach nourishment with aragonite versus silicate sand on beach temperature and loggerhead sea turtle nesting success. *Journal of Coastal Research* 13(3): 904-915.
- Moreira, L. C.; Baptistotti, C.; Scalfone, J.; Thomé, J. C. y De Almeida, A. P. L. S.** (1995). Occurrence of *Chelonia mydas* on the Island of Trinidad, Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 70: 2.
- Moreno Medina, M. D.** (1990). *El Bosque de Guinea Ecuatorial*. Ediciones Centro Cultural Hispano-Guineano, Malabo, R. Guinea Ecuatorial. 213 pp.

- Morjan, C. L. y Valenzuela, N.** (2001). Is ground-nuzzling by female turtles associated with soil surface temperatures?. *Journal of Herpetology* 35(4): 668-672.
- Mortimer, J. A.** (1990). The influence of beach sand characteristics on the nesting behaviour 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: *Biology and Conservation of the Sea Turtles, Revised Edition*. (Ed.) Karen A. Bjorndal. Smithsonian Institution Press, Washintong and London. pp. 45-50.
- Mortimer, J. A. y Carr, A.** (1987). Reproduction and migrations of the Ascensión Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1987, 103-113.
- Mortimer, J. A. y Portier, K. M.** (1989). Reproductive homing and internesting behaviour of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Copeia* 1989(4): 962-977.
- Mortimer, J. A. y Bresson, R.** (1999). Temporal distribution and periodicity in hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) nesting at Cousin Island, Republic of Seychelles, 1971-1997. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 318-325.
- Mrosovsky, N.** (1983). Ecology and nest-site selection of leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Biological Conservation* 26: 47-56.
- 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.** (1997). A general strategy for Conservation through use of sea turtles. *Journal of Sustainable Use*, 1(1): 42-46.
- Mrosovsky, N.** (2000). A simple method of estimating sex ratios of populations of sea turtle hatchlings. En: *Proceedings of the 19th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. Kalb, H. J. y T. Wibbels (Eds.), U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443. pp. 19-20.
- Mrosovsky, N. e Yntema, C. L.** (1995). Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: Implications for conservation practices. En: *Biology and Conservation of the Sea Turtles, Revised Edition*. Karen A. Bjorndal (Ed.), Smithsonian Institution Press, Washintong and London. pp. 59-65.

- Mrosovsky, N.; Baptistotte, C. y 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.
- Ortiz, R. M.; Plotkin, P. T. y Owens, D. W.** (1997). Predation upon olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) by the american crocodile (*Crocodylus acutus*) at Playa Nancite, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 2(4): 585-587.
- Owens, D. W.; Grossmann, M. A. y Hendrickson, J. R.** (1982). The imprinting hypothesis and sea turtle reproduction. *Herpetologica* 38(1): 124-135.
- Packard, G. C. y Packard, M. J.** (1988). The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. En: *Biology of the reptilia. Vol.16, Ecology B. Defense and life history*. C. Gans y R. B. Huey (Eds.). Alan R. Liss, In., New York. pp: 523-605.
- Peare, T. y Parker, P. G.** (1996). Local genetic structure within two rookeries of *Chelonia mydas* (the green turtle). *Heredity* 77: 619-628.
- Pendoley, K.** (1997). Sea turtles and management of marine seismic programs in Western Australia. *PESA Journal* 25: 8-16.
- Pérez del Val, J.** (1996). *Las aves de Bioko, Guinea Ecuatorial. Guía de campo*. EDILESA, León, España. 239 pp.
- Phillot, A. D.; Parmenter, C. J. y Limpus, C. J.** (2001). Mycoflora identified from failed green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtle eggs at Heron Island, Australia. *Chelonian Conservation and Biology* 4(1): 170-172.
- Pilcher, N. J.** (1999). The hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in the Arabian Gulf. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 312-317.
- Pilcher, N. J.** (2000). The green turtle, *Chelonia mydas*, in the Saudi Arabian Gulf. *Chelonian Conservation and Biology* 3(4): 730-734.
- Pilcher, N. J. y Ali, L.** (1999). Reproductive biology of the hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in Sabah, Malaysia. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 330-336.
- Pilcher, N. J. y Al-Merghani, M.** (2000). Reproductive biology of green turtles at Ras Baridi, Saudi Arabia. *Herpetological Review* 3(3): 142-147
- Pilcher, N. J. y Basintal, P.** (2000). Reproductive biology of the green turtle (*Chelonia mydas*) in Sabah, Malaysia. *Asian Journal of Tropical Biology* 4(1): 59-66.
- Pritchard, P.** (1971). *The leatherback or leathery turtle, Dermochelys coriacea*. IUCN Monograph No. 1: 1-39.

- Pritchard, P.** (1997). Evolution, phylogeny, and current status. En: *The Biology of Sea Turtles*. P.L. Lutz y J.A. Musick (Eds.). CRC Marine Science Series. CRC Press. Boca Raton. pp. 1-28.
- Pritchard, P.; Bacon, P. Berry, F.; Carr, A.; Fletmeyer, J.; Gallagher, R.; Hopkins, S.; Lankford, R.; Márquez, R.; Ogren, L.; Pringle, W., Jr.; Reichart, H. y Witham, R.** (1983). *Manual sobre técnicas de investigación y conservación de las tortugas marinas, segunda edición*. K. A. Bjorndal y G. H. Balazs (Eds.), Center for Environmental Education, Washington, D.C., 133 pp.
- Reichart, H. A.** (1993). *Synopsis of Biological data on the Olive Ridley Sea Turtle *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) in the Western Atlantic*. NOAA Techn. Memor., NMFS-SEFSC-336, 78 pp.
- Reina, R. D.; Mayor, P. A.; Spotila, J. R.; Piedra, R. y Paladino, F. V.** (2002). Nesting ecology of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988-1989 to 1999-2000. *Copeia* 2002(3): 653-664.
- Richardson, J. I.** (1999). Priorities for studies of reproduction and nest biology. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 9-11.
- Richardson, J. I.; Bell, R. y Richardson, T. H.** (1999). Population ecology and demographic implications drawn from an 11-year study of nesting hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, at Jumby Bay, Long Island, Antigua, West Indies. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 244-250.
- Rodríguez, E. y Zambrano, R.** (1991). *Caracterización de la temporada de anidación de tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) y tortuga blanca (*Chelonia mydas*) en El Cuyo, Yucatán*. Informe interno. ProNatura Península de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 28 pp.
- Ross, J. P.** (1998). *Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN: Gland, Switzerland.
- Sage, B.** (1995). Great blue herons *Ardea herodias* and magnificent frigate birds *Fregata magnificens* feeding on young turtles. *Bulletin of The British Ornithologists' Club* 115(1): 68.

- Sato, K.; Matsuzawa, Y.; Tanaka, H.; Bando, T.; Minamikawa, S.; Sakamoto, W. y Naito, Y.** (1998). Internesting intervals for loggerhead turtles, *Caretta caretta*, and green turtles, *Chelonia mydas*, are affected by temperature. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1651-1662.
- Schneider, W.** (1990). *Field guide to the commercial marine resources of the Guinea Gulf*. FAO Regional Office for Africa (RAFR). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Schroeder, B. y Murphy, S.** (1999). Population surveys (ground and aerial) on nesting beaches. En: *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. K.L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.) IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. pp. 45-53.
- Servan, J.** (1976). Ecologie de la tortue verte a l'Ile Europa (Canal de Mozambique). *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 30(3): 421-464.
- Shine, R.** (1992). Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized?. *Evolution* 46: 828-833.
- Sivasundar, A. y Devi Prasad, K. V.** (1996). Placement and predation of nest in leatherback sea turtles in the Andaman Islands, India. *Hamadryad* 21: 36-42.
- Solé, G.** (1994). Migration of the *Chelonia mydas* population from Aves Island. En: *Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology*. K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, D. A. Jonson y P. J. Eliazar (Eds.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-351, pp. 283-286.
- Steyermark, A. C.** (1999). Estimating the time between hatching and emergence from the nest of sea turtles: effects of ignoring water potential. *Chelonian Conservation and Biology* 3(3): 521-522.
- Steyermark, A. C.; Williams, K.; Spotila, J.; 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. y Richardson, J. L.** (1981). Observations on the role of temperature in loggerhead turtle nest site selection. *Copeia* 1981(1): 238-241.
- Tomás, J.; Formia, A.; Castroviejo, J. y Raga, J. A.** (2001a). Post-nesting movements of the green turtle, *Chelonia mydas*, nesting in the south of Bioko Island, Equatorial Guinea. *Marine Turtle Newsletter* 96: 3-6.

- Tomás, J.; Fretey, J.; Raga, J.A. y Castroviejo, J. (2001b).** Tortues marines de la façade atlantique de l'Afrique. Genre *Lepidochelys*. 1. Quelques données concernant la présence de *L. olivacea* (Escholtz, 1829) dans l'île de Bioko (Guinée Équatoriale). *Bulletin de la Société Herpétologique Française* 98: 31-42.
- Tomás, J.; Mons, J. L.; Martín, J. J.; Bellido, J. J. y Castillo J. J. (2002).** Study of the first reported nest of loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, in the Spanish Mediterranean Coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 1005-1007.
- Troëng, S.; Mangel, J.; Kélez, S.; Myers, A.; Kashner, J.; Bellchambers, L.; Vizcaino, D.; Rees, A.; Amiteye, B.; López, E.; Moorman, T.; Rojas, Y.; Taylor L.; Angeloni, P.; Morales, A.; Quevedo, D.; Meléndez, J. C.; Castro, J. y Rankin, E. (2000).** Report on the 1999 green turtle program at Tortuguero, Costa Rica. Caribbean Conservation Corporation. Informe técnico. 47 pp.
- Tucker, A. D. y Frazer N. B. (1991).** Reproductive variation in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, at Culebra National Wildlife Refuge, Puerto Rico. *Herpetologica* 47(1): 115-124.
- Valverde, R. A.; Cornelius, S. E. y Mo, C. L. (1998).** Decline of the olive ridley sea turtle (*Lepidochelys olivacea*) nesting assemblage at Nancite Beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3(1): 58-63.
- Van Dam R. P. y Diez, C. E. (1997).** Preliminary evaluation of plastic tag performance on Caribbean hawksbill turtles. *Marine Turtle Newsletter* 76: 11-12.
- Waitkuwait, E. (1989).** Present knowledge on the West African slender-snouted crocodile, *Crocodylus cataphractus* Cuvier 1824, and the West African dwarf crocodile, *Osteolaemus tetraspis* Cope 1861. En: *Crocodyles. Their ecology, management and conservation*. IUCN: Gland, Switzerland. Pp. 259-275.
- Wang, H.-C. y Cheng, I.-J. (1999).** Breeding biology of the green turtle, *Chelonia mydas* (Reptilia: Cheloniidae), on Wan-An Island, Peng-Hu archipelago. II. Nest site selection. *Marine Biology* 133: 603-609.
- Wetherall, J. A. (1982).** Analysis of double-tagging experiments. *Fishery Bulletin* 80: 687-701.

- 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.
- Williams-Walls, N.; O'hara, J.; Gallagher, R. M.; Worth, D. F.; Peery, B. D. y Wilcox, J. R.** (1983). Spatial and temporal trends of sea turtle nesting on Hutchinson Island, Florida, 1971-1979. *Bulletin of Marine Sciences* 33(1): 55-66.
- Witzell, W. N.** (1983). Synopsis of biological data on the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766). *FAO Fisheries Synopsis* 137: 1-78.
- Witzell, W. N.** (1987). Selective predation on large Cheloniid sea turtles by tiger shark (*Galeocerdo cuvier*). *Japanese Journal of Herpetology* 12(1): 22-29.
- Wood, D. W. y Bjorndal, K. A.** (2000). Relation of temperature, moisture, salinity and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000(1): 119-128.
- Wyneken, J.; Goff, M. y Glenn, L.** (1994). The trials and tribulations of swimming in the near-shore environment. En: K.A. Bjorndal, A.B. Bolten, D.A. Johnson y P.J. Eliazar (Eds.) *Proceedings of the 14th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443. pp. 169-170.
- Zar, J.H.** (1996) *Biostatistical Analysis, 3rd Edition*. Prentice-Hall, Upper Saddle, New Jersey.
- Zambrano, R. y Rodríguez, E.** (1995). The nesting biology of hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtles in El Cuyo, Yucatan, Mexico. En: *Proceedings of the 12th Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation*. J.I. Richardson y T.H. Richardson (Eds), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-361. pp. 252-256.