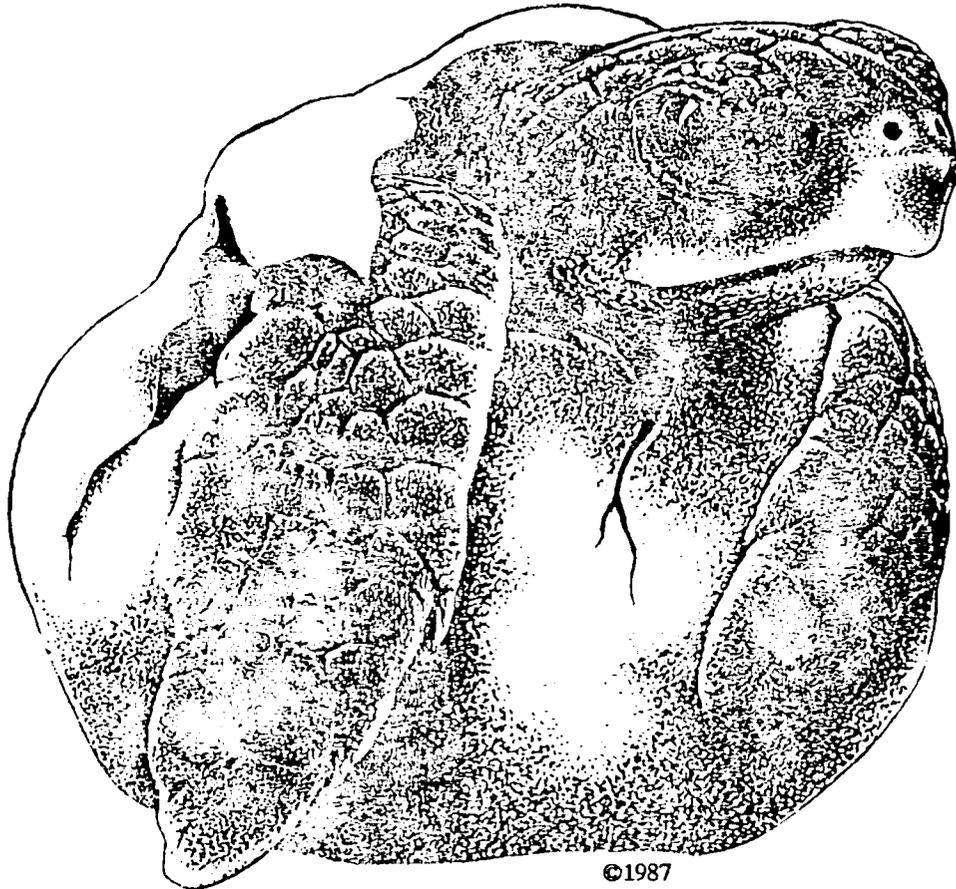


# **ECOLOGIA Y MIGRACION DE LAS TORTUGAS MARINAS, 7. COLONIA DE TORTUGA VERDE EN EL CARIBE OCCIDENTAL**

**ARCHIE CARR, MARJORIE HARRIS CARR,  
Y ANNE BARKAU MEYLAN**



©1987

**Publicado por:  
CARIBBEAN CONSERVATION CORPORATION  
1990**

**ECOLOGIA Y MIGRACION DE  
LAS TORTUGAS MARINAS, 7.  
COLONIA DE TORTUGA VERDE  
EN EL CARIBE OCCIDENTAL.**

**ARCHIE CARR**

*Research Associate, Department of Herpetology  
The American Museum of Natural History  
Graduate Research Professor, Department of Zoology  
University of Florida*

**MARJORIE HARRIS CARR**

*President, Florida Defenders of the Environment  
Gainesville, Florida*

**ANNE BARKAU MEYLAN**

*Department of Zoology  
University of Florida*

Publicado en Inglés en:  
Bulletin of the  
American Museum of Natural History  
Volume 162 : Article 1. New York : 1978.

Traducido al Español por:  
Florida Marine Research Institute  
St. Petersburg.  
Publicado por:  
Caribbean Conservation Corporation  
Gainesville, Florida

1990

©1978. Carr, A., M. H. Carr, and A. B. Meylan. 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.

Spanish Translation: 1990  
Caribbean Conservation Corporation  
P. O. Box 2866  
Gainesville, FL 32602

Cover illustration  
© 1987, J. L. Serino  
Design: J. L. Serino  
Art: S. Dithrich

## INDICE GENERAL

Resumen .....	1
Introducción .....	1
Antecedentes y Resultados Preliminares .....	2
Metodología de Marcado .....	3
Zona de Estudio .....	4
Agradecimientos .....	4
Migración (Recuperación de Marcas Internacionales) .....	5
Anidación y Reanidación .....	8
Remigración .....	10
Retorno a la Playa de Anidación .....	12
Tamaño de la Población del Caribe Occidental .....	14
Aplicaciones de la Investigación y Metas para el Futuro .....	16
Literatura Citada .....	17
Tablas .....	23
Figuras .....	31

# ECOLOGIA Y MIGRACION DE LAS TORTUGAS MARINAS, 7. COLONIA DE TORTUGA VERDE EN EL CARIBE OCCIDENTAL.

Archie Carr, M. H. Carr y Anne B. Meylan

## RESUMEN

El presente informe es el resumen y análisis preliminar de los resultados obtenidos durante el programa de marcado de tortuga verde durante 22 años de investigación en Tortuguero, Costa Rica, 52 millas al norte de Puerto Limón. Este es el primer informe general sobre Tortuguero desde 1960. Desde 1955 hasta el final de la temporada de 1976, se han marcado aproximadamente 12,000 hembras anidadoras de tortuga verde. De éstas, 2,522 se han visto en años siguientes; de las cuales, 1,412 regresaron nuevamente como remigrantes y 1,110 se encontraron en zonas de alimentación o en migración. Ninguna tortuga marcada en Tortuguero ha sido vista en otra playa de anidación.

El informe trata principalmente de la migración y ecología de comportamiento de la colonia y de los cambios en la población anidadora entre temporadas. Los resultados se presentan en cinco secciones en la forma siguiente:

1. Geografía migratoria y velocidad de viaje: De los 1,110 ejemplares marcados durante la temporada de anidación, 957 tortugas fueron recuperadas en cayo Miskito y en lugares adyacentes al Banco Miskito, fuera de la costa nicaragüense. Un menor número de marcas se recuperaron de Colombia, Panamá y México.

Los análisis de frecuencia mensual de las recuperaciones de marcas en Nicaragua y del lapso de tiempo transcurrido entre el marcaje y recaptura, refuerzan la hipótesis de que el Banco de Miskito es una zona de residencia y no simplemente una estación de escala durante la migración. En este estudio, se compara la velocidad de viaje durante la migración basada en la recuperación de los ejemplares marcados, con aquellos resultados citados en la literatura.

2. Anidación y Re-anidaje: El número promedio de anidaciones para una tortuga de Tortuguero es de 2.8 por temporada; el máximo número reportado es de siete; sin embargo, ocasionalmente pueden ocurrir ocho anidaciones. Hay evidencias de que algunas tortugas sólo anidan una vez en la temporada. El intervalo promedio entre reanidaciones es de 12.1

días. Se encontró que las tortugas remigrantes anidan con mayor frecuencia que las reclutas.

3. Remigración: De 1,412 tortugas que han regresado a Tortuguero después de previas apariciones, únicamente seis regresaron en la siguiente temporada. Los porcentajes de intervalo para los tres períodos predominantes de remigración son: 21%, dos años; 49%, tres años; 18%, cuatro años. La original contribución de este reporte es la compilación exhaustiva de información acerca de los cambios en el ciclo remigratorio y de tablas que muestran la composición de las colonias anidadoras entre 1962-1972 con respecto a pasadas y futuras remigraciones-frecuencias de intervalo.

4. Regreso a la playa de anidación: Se ha separado el término filopatría o retorno a la misma región, del término fijación de sitio o la tendencia a anidar repetidamente en la misma subsección de la playa de anidación. No hay duda de que las tortugas utilizan diferentes señales para ambos comportamientos. Así mismo, la orientación en mar abierto debe ser mediada por señales diferentes a éstas.

5. Tamaño de la Población del Caribe Occidental: Se ha estimado el número de tortugas verdes sexualmente maduras en el Caribe occidental. Para convertir las arribadas para anidación al total de la población de hembras, se utiliza una ecuación que toma en cuenta las diferentes proporciones de intervalos remigratorios. Ya que existe variación entre cada año, en el cálculo se utiliza el promedio de los últimos seis años. Este número se duplica porque se asume una proporción sexual de 1:1. En base a esto se determinó que la población madura de tortuga verde está compuesta de 62,532 individuos.

En la sección final de este informe se evalúa el destino de la población y se establece la necesidad de llevar a cabo una investigación en relación a los cambios de habitats, particularmente habitats utilizados durante la temporada de anidación. Así mismo, se discute la gran importancia de desarrollar un método de exclusión que mantenga a las tortugas marinas fuera de las redes camaroneras.

## INTRODUCCION

El objetivo primordial de esta investigación es el de resolver algunas de las incógnitas del ciclo de vida de una especie, la tortuga verde, *Chelonia mydas*, con énfasis en la población del Mar Caribe occidental (figura 1). El programa de investigación se inició

*Direcciones actuales: (A. Carr, fallecido.) M.H. Carr, 1673 NW 19th Circle, Gainesville, FL 32605. A.B. Meylan, Florida Marine Research Institute, 100 Eighth Ave. SE, St. Petersburg, FL 33701-5095.*

en 1955 en Tortuguero, en la costa caribeña de Costa Rica, y se ha continuado desde entonces.

#### ANTECEDENTES Y RESULTADOS PRELIMINARES

El ciclo de vida de los cinco géneros de tortugas marinas es fundamentalmente similar. La figura 2 muestra un diagrama del desarrollo ontogenético y cambios estacionales que se presentan en la ecología de la *Chelonia*. Con un mínimo de modificaciones, especialmente las relacionadas con la zona de alimentación de adultos, el diagrama se puede aplicar al ciclo de vida de los géneros restantes. Alimentación y apareamiento se llevan a cabo en el mar, el desove se realiza en la playa y la copulación ocurre principalmente cerca de la playa de anidación. Existe evidencia de que todas las tortugas marinas en algún grado son migratorias. La recuperación de marcas y ciertas evidencias indican que la tinglada, *Dermochelys*, posiblemente recorra distancias mayores en comparación al resto de las otras especies (Pritchard, 1971, 1976). No obstante, se sabe que la caguama, la lora y la golfina recorren o viajan a través de extensas zonas de forrajeo. La tortuga verde (herbívoras) es la única en la que las migraciones comprenden viajes periódicos de larga distancia, por lo general a través de mar abierto, entre zonas circunscritas de alimentación y reproducción.

Cuando se inició la investigación sobre tortugas marinas en la Universidad de Florida hace 22 años, *Chelonia* era la única tortuga cuya ecología reproductiva había recibido atención en el Pacífico occidental. Primordialmente por su valor económico—especialmente los huevos como parte de la dieta de la gente "Moslem"—el gobierno de la colonia británica había fomentado las investigaciones de la tortuga verde en relación a las colonias anidadoras, y algunos investigadores (Moorhouse, 1933; Banks, 1937) hicieron contribuciones importantes a varios aspectos de la historia natural de la *Chelonia*. P.E.P. Deraniyagala (1939) elaboró un resumen sobre las investigaciones realizadas en Ceylon. En Borneo, Tom Harrison (1951, 1954, 1956) continuó con las investigaciones iniciadas por Banks (1937) en Islas Tortugas de Sarawak y estableció un programa de marcado y manejo en ese país. John R. Hendrickson, quien en ese entonces trabajaba para la Universidad de Malaya continuó con los estudios de las colonias anidadoras de Sarawak, los resultados se reportan en su publicación de 1958.

Hasta hace pocos años las publicaciones existentes referentes a las tortugas del Atlántico eran relatos descriptivos, informes de pesca y listas de distribución (Garman, 1880, 1888; Hornell, 1927; Cadenat, 1954). Loveridge y Williams (1957) y Vil-

liers (1958) hicieron una compilación de la distribución de las especies del África occidental. Lewis (1940) describió cambios antropogénicos en las estadísticas de la población de tortuga verde en el Caribe; más tarde Ingle y Smith (1949) hicieron un compilado de la literatura de la tortuga verde del Atlántico y de las estadísticas de mercados. Estas son revisadas y publicadas por Rebel (1974). La historia económica de la *Chelonia* (Inglis, 1962) contribuye con la reconstrucción de la zoografía original del género.

Harold Hirth (1971) publicó para la FAO una monografía, donde elaboró un resumen de la literatura mundial sobre la tortuga verde existente hasta 1970. Dicha publicación, aunada a los libros de Carr (1956, 1967) y Bustard (1972) sobre tortugas marinas, interesa al mundo en las especies que están en peligro de extinción; al mismo tiempo, el grupo de especialistas en tortugas marinas de la "International Union for the Conservation of Nature" generan un nuevo interés en las tortugas marinas en conjunto con científicos y grupos conservacionistas. Durante los años recientes, las investigaciones sobre las tortugas verdes se han acelerado grandemente. Grandes colonias anidadoras han sido localizadas en el Océano Pacífico-Indico, y se han establecido nuevos programas de marcado. Después de haber realizado un exhaustivo y extenso programa de marcado y reconocimiento en Guyana, Surinam y Guyana Francesa, Peter Pritchard estableció proyectos de marcado en las Islas Galápagos, donde una población anidadora de *Chelonia mydas agassizi* puede ser una de las pocas colonias de tortugas que se reproducen y residen en la misma localidad. Miguel Cifuentes continuó el trabajo bajo la dirección de Craig MacFarland de la Estación de Investigación Charles Darwin. El trabajo realizado por Bustard (1972, 1974) y Limpus (por correspondencia) y las observaciones realizadas por Carr y Main (1973) en Australia oriental sugieren que Queensland podría ser el territorio más importante de tortuga verde que queda en el mundo. Después de publicar un trabajo sobre las tortugas de Aldraba (1971), Frazier (1974) realizó extensas investigaciones en otras partes del Océano Indico occidental. En 1974, los resultados de extensos estudios por Hughes sobre tortugas marinas de la costa de Natal, fueron incorporados en una valiosa publicación. Schulz (1975) publicó la investigación sobre aspectos demográficos de la tortuga verde en Surinam, la cual fue financiada por el Servicio Forestal de Surinam. Desde 1973, William Rainey ha marcado tortugas verdes en Isla de Aves en el Caribe oriental (figura 3), la única zona importante de reproducción en el Caribe, aparte de Tortuguero; resultados que hasta la fecha están sin publicar. La pequeña colonia reproductora de *Chelonia* en la costa sureste de Florida ha sido estudiada de cerca, como algo incidental a programas de marcado en-

focados principalmente en la *Caretta* (Worth y Smith, 1976; Ehrhardt, 1976, 1977; Ross Witham, inf. sin publicar; y nuestra inf. sin publicar).

Los primeros estudios sobre la *Chelonia* se concretaron únicamente en la reproducción de adultos. Carr y Cadwell (1956) dieron resultados de un estudio de colonias viajeras juveniles de tortuga verde y lora en la costa occidental de Florida. Erhardt (M.S.) está encargado de la investigación de la ecología de las tortugas verdes inmaduras en la Laguna Mosquito, Florida. Un proyecto similar ha sido iniciado por el Dr. y la Señora Clay Frick en Bermuda; así mismo, George Balazs (1976) ha llevado a cabo un estudio acerca de la biología de la *Chelonia* en el Archipiélago Hawaiano. Felger, Clifton y Regal (1976) descubrieron una colonia invernadora de tortuga verde en el Golfo de California. Subsecuentemente, Fleger y Clifton iniciaron un estudio ecológico de las tortugas marinas en el Golfo de California.

Cuando este programa de investigación de tortugas marinas se inició, excepto por trabajos publicados acerca de reanidadoras dentro de la misma temporada, el único trabajo de recaptura de marcas publicado era el de Schmidt (1916). Schmidt recuperó 65 tortugas marcadas en las Islas Danesas occidentales. Todas éstas fueron locales y a pesar de que esto ayudó a entender algo acerca de la ecología de tortugas inmaduras, no aportó nada acerca de las migraciones reproductivas de la especie. Debido a la dificultad de elaborar marcas que perduren en las crías desde que pesan 25 gramos hasta que alcanzan los 575 kilogramos o más, ha sido imposible comprobar que las tortugas regresan al mismo lugar donde nacieron. Sin embargo, cierta evidencia soporta la validez de este concepto fundamental.

A pesar de que los patrones de migración de la *Chelonia* sugieren, como lo revela el programa de marcado de Tortuguero, que es capaz de navegar, nos percatamos tiempo atrás de que la posibilidad de que la costa le sirva de guía no se podía excluir. Por esta razón, en 1960 se organizó otro proyecto en el Atlántico ecuatorial central, en Isla Ascensión, donde las tortugas migradoras difícilmente pueden ser guiadas por puntos fijos en la costa. A pesar de que el seguimiento en mar abierto de las tortugas verdes de Ascensión ha sido obstaculizado por las repetidas fallas de equipo, los estudios de marcado han ayudado a comparar la ecología de comportamiento y los ciclos reproductivos de una colonia insular con los de la población continental de Costa Rica.

Durante los primeros años del programa de Tortuguero, se realizaron esfuerzos para determinar señales de orientación y ajustes en el comportamiento de las crías, desde que nacen hasta que llegan al mar. Se había dado mucho énfasis a contestar como las tortugas, tanto marinas como de agua dulce, en-

contraban el camino hacia el agua, pero quedaron incógnitas y éstas aún existen. Acceso a la extensa literatura acerca de orientación para llegar al mar y a investigaciones recientes sobre respuestas tropotácticas de las crías a diferencias entre el resplandor de la tierra y del mar es proveído por Carr y Ogren (1960), Ehrenfeld (1968), Mrosovsky y Shettleworth (1968), y Mrosovsky (en prensa). El avance más reciente en el estudio sobre la orientación de las crías, el cual se llevará a cabo en Tortuguero, es la técnica de Frick (1976) y Ireland, Frick y Wingate (en prensa) para conocer la ruta que siguen las crías después que han cruzado la zona de rompientes. Parte del trabajo de Frick fue realizado en Tortuguero, donde a la metodología original se le hizo una modificación con el fin de utilizarla y poder progresar en el enigma del "lost year" (año perdido) en la ecología de las tortugas marinas (ver figura 2), al descubrir el comportamiento de las crías durante sus primeras horas de vida marina.

La accesibilidad a tortugas verdes que anidan en Tortuguero atrajo varios investigadores de ecología fisiológica. Ralph Ackerman realizó un estudio sobre el intercambio de gases en los huevos y las crías dentro del nido (Ackerman y Prange, 1972; Prange y Ackerman, 1975; Ackerman, M.S.). Prange (1976) investigó el costo energético del nado en las tortugas verdes. Además, él y Jackson han realizado una serie de estudios sobre respiración, intercambio de gases y los cambios en la tasa metabólica de hembras maduras de *Chelonia* (Prange y Jackson, 1976; Jackson y Prange, 1977).

El presente trabajo se basa principalmente en la recuperación de marcas del programa de Tortuguero. La continuidad del programa de marcado va más allá de una simple compilación de datos, por el contrario, permite obtener datos que revelan nuevas e inesperadas tendencias periódicas y demográficas.

## METODOLOGIA DE MARCADO

La técnica de marcado utilizada en Tortuguero se ha mantenido prácticamente sin cambios desde 1956. Durante la primera temporada, dos diferentes modelos de marcas de monel fueron utilizadas. Estas fueron sujetadas con alambre monel a la parte sobresaliente del carapacho. Inmediatamente se observó que las marcas eran desalojadas en el cortejo y copulación; después, por recomendación de Tom Harrison del Museo de Sarawak, se inició la aplicación de marcas en la aleta, la cual se ha utilizado en Tortuguero desde entonces. Es una marca tipo oreja de res de acero monel (número 4-1005, tamaño 49) la cual es fabricada por "National Band and Tag Company of Freeport, Kentucky." La marca es aplicada con pinzas especiales a una distan-

cia de 4-6 cm del borde posterior de la aleta anterior derecha (figura 4).

Este tipo de marca ha sido adoptada por varios investigadores, sin embargo los resultados obtenidos han sido sumamente inconsistentes. En Tortuguero hay pérdida de marcas; no obstante, la recuperación de marcas demostrada en las tablas 1 y 2 indica que su pérdida no invalida de ningún modo el muestreo. Las marcas han permanecido en la aleta por un período de 19 años (figura 5), y hasta que una mejor marca sea fabricada, se continuará usando la misma marca.

Diariamente en la temporada de anidación, las tortugas son marcadas durante la noche, desde principios de julio hasta mediados de septiembre. El objetivo principal es marcar todas las tortugas que aniden en el tramo norte, el cual es una extensión de 5 millas (8 km) de playa. La playa se marca con balizas cada 1/8 de milla (0.2 km) para facilitar el registro de todas las emergencias (salidas del agua) durante el patrullaje (figura 6). Actualmente sólo se toman mide la longitud máxima del carapacho en línea recta con un calibrador ajustable (y no del escudo precentral en el centro del carapacho al margen posterior de los poscentrales).

#### ZONA DE ESTUDIO

El trabajo aquí presentado se llevó a cabo en la estación de investigación Tortuguero, localizada en la costa del Caribe de Costa Rica, a 52 millas al noroeste de Puerto Limón (lat. 10°34'N long. 82°32'O). Holdridge (1959) clasifica la zona como "Bosque Tropical Muy Húmedo" (temperatura media anual de por lo menos 24° C). En Tortuguero, Hirth (1963) midió la temperatura promedio durante el día, siendo 22° C la mínima y 30.5° C la máxima, las cuales corresponden a 21.0° C y 26.2° C durante la noche. Las estaciones se clasifican en relación a la temporada de lluvias; hay dos temporadas húmedas y dos temporadas secas durante el año. Hirth reportó 59.1% de precipitación total anual en diciembre, enero, julio y agosto; así mismo, encontró que los meses más secos son septiembre, octubre, marzo y abril y la precipitación mínima encontrada fue de 50 mm.

La playa de anidación de tortuga verde de Tortuguero tiene 22 millas de extensión y está bien delimitada al norte y al sur por dos caudalosos ríos. El estuario de Tortuguero, el cual está abierto al mar 3 millas al norte del pueblo de Tortuguero (figura 7), es el resultado de la confluencia de tres ríos: el Tortuguero, el Suerte y el Sierpe. El estuario drena un área de cienaga y selva que se extiende unos 40 km al interior (Kelso, M.S.). El río Parismina (Reventazón), el cual marca el límite sur de la playa de anidación, es uno de los flujos más importantes de la costa. Entre los estuarios de estos ríos, la playa se

extiende sin ningún tipo de afluente excepto por la boca de Jalova, ubicada 4 millas al norte de Parismina. Esta se abre ocasionalmente en épocas de lluvias fuertes. Hay una serie de lagunas paralelas a la playa, que hacen de ésta una isla de 22 millas de costa, lo que limita el acceso de predadores a las playas de anidación.

El contorno de la costa se modifica constantemente con los cambios de corrientes y por la desembocadura del río Tortuguero (figura 8). El Cerro Tortuguero es la única prominencia en la planicie de la costa, con una altitud de 450 pies, localizado al norte del estuario Tortuguero (figura 9).

El color de la arena va de un gris-olivo a un gris-café cuando la arena está seca, y de un gris-olivo a negro cuando está húmeda. La playa está casi desprovista de conchas de moluscos, pero muy seguido se encuentran semillas de árboles y palos de madera.

Hirth (1963) clasificó la vegetación predominante de la punta norte como "railroad vine" (tipo de enredadera rastrera), verdolaga silvestre, y junco. Atrás de la duna se encuentran ciruelos y uvas silvestres. Hacia dentro, es una zona densa (excepto por aquella que ha sido limpiada para utilizarla para plantación de cocos) de arbustos que toleran la salinidad. Donde el tramo de playa se ensancha, hacia el sur del área de investigación, el suelo es muy húmedo para la siembra de cocos y está muy cerca del mar para agricultura. Allí se encuentra una gran selva tropical casi virgen donde residen vertebrados de la selva durante parte del año.

En Tortuguero, la *Chelonia* comparte la playa de anidación tanto con la tinglada (*Dermochelys*) como con la Carey (*Eretmochelys*); la tinglada anida en los meses secos de marzo a mayo (Carr y Ogren, 1959), y la Carey anida en pequeños números de mayo a octubre (Carr, Hirth y Ogren, 1966; Carr and Stanczyk, 1975). Una pequeña sección de la playa, justamente al sur de la Boca Tortuguero, es una zona importante de anidación para la iguana (Iguana iguana), la cual nada de la selva cruzando la laguna para anidar en la playa en marzo y abril. De vez en cuando existen anidaciones de cocodrilo.

Poco se sabe acerca de las corrientes marinas en esta región. Cerca de la costa prevalece una corriente al sureste la cual trae con frecuencia vegetación flotante de la desembocadura del río. Lejano a la costa, existe un giro ciclónico proveniente de la circulación del Caribe (Anónimo, 1975). Aún no se sabe como estas corrientes podrían afectar tanto a las hembras adultas como a las crías.

#### AGRADECIMIENTOS

La investigación realizada en Tortuguero tiene más benefactores de los que podrían ser listados o reconocidos en un espacio razonable. La

investigación original fue financiada por la "American Philosophical Society". Desde 1955, la "National Science Foundation" ha apoyado hasta la fecha (el presente trabajo OCE7709842). Desde 1956 hasta la fecha, la "Caribbean Conservation Corporation" ha proporcionado alojamiento, equipo, material logístico, y el costo de traslado a un gran número de voluntarios, quienes han patrullado la playa de anidación. El Sr. Joshua B. Powers fue quien estableció la CCC. El Sr. John H. Phipps y el Dr. James O. Oliver, quienes en manera muy personal ayudaron a poner en marcha esta organización. El Sr. Guillermo Cruz B. ha administrado los complejos asuntos relacionados con la tortuga verde, desde la primera visita de A. Carr en 1954. Estamos muy agradecidos a la Srita. Karen Bjorndal por su orientación; y a la Srita. Jeanne Mortimer, al Sr. Peter Meylan y al Sr. Chuck Carr por la ayuda en la investigación y preparación del manuscrito. Así mismo damos nuestra gratitud a todos los voluntarios quienes hicieron la labor más dura y solitaria de la investigación, la parte de marcado; al Dr. John Iversen por la ayuda invaluable en la computadora; a la Srita. Donna Gillis por la mecanografía; y a la Srita. Esta Belcher por excelente trabajo de dibujo.

[Agosto de 1990: Estamos agradecidos a la Sra. Patricia Castañeda por la traducción a español; a la Sra. Iliana Quintero por la redacción; a la Sra. Margie Myers por la mecanografía; a la Sra. Lynn French por leer las pruebas; y a la Dra. Anne Meylan por coordinar la producción de esta versión de la obra.]

## MIGRACION

(Recuperación de Marcas Internacionales)

Cuando se inició el programa de marcado en Tortuguero en 1955, el objetivo principal era determinar si la *Chelonia* era un migrante periódico que recorría grandes distancias. Pescadores caribeños estaban convencidos de que éste era el caso, sin embargo los zoólogos no habían aceptado la idea. El proyecto de marcado pronto demostró la veracidad de dicha creencia, y hasta ahora se han recuperado 1,110 marcas internacionales. Aunque esta muestra es aún pequeña para demostrar la geografía ecológica de la población, sí se puede hablar de cierta tendencia.

Por ejemplo la figura 3 y la tabla 1 demuestran marcadamente que el Banco Miskito en Nicaragua es la principal zona de alimentación de la colonia de Tortuguero. Así mismo, el hecho de que la mayoría de las recuperaciones vienen de esa zona, no significa en forma absoluta que ésta sea la zona de residencia; sin embargo otras teorías resultan comparativamente insuficientes.

Al principio, Carr y Ogren (1960) consideraron la posibilidad de que cuando las tortugas abandonaban el área de Tortuguero al finalizar la temporada de anidación, tal vez divagaban sin dirección o que simplemente eran arrastradas por las corrientes a lugares impredecibles. Ellos consideraban la masiva recuperación de marcas del Banco Miskito como el reflejo de una explotación concentrada. La captura de tortugas y la obtención de las marcas del Banco Miskito obviamente demuestran una real explotación de tortugas en la zona. Sin embargo, esta explotación masiva se debe únicamente a que la colonia es grande y permanece estable en la zona de alimentación. Esta colonia hasta la fecha es la más grande en el Atlántico. Las otras recuperaciones masivas corresponden a aquellas encontradas en áreas pequeñas de vegetación submarina, zonas que también cuentan con una alta explotación (figura 3).

En la figura 11, se muestra el total mensual de las recapturas en tres zonas de Nicaragua: Las islas lejanas conocidas como Cayos de Miskito, al norte de Nicaragua (aguas costeras, lat. 12° 15' N, ) y al sur de Nicaragua (lat. 12° 15' N, aguas continentales e islas). La recuperación de marcas de Cayos de Miskito y del norte de Nicaragua sugieren que las tortugas pueden ser capturadas durante todos los meses del año. La baja en las recapturas durante los meses de verano, sin duda se debe en parte al éxodo masivo de tortugas a la zona de reproducción. Otra de las causas importantes en la disminución de las capturas se atribuye a una baja en la explotación debido al período de tormentas (de junio a agosto). Los datos de Nietschmann (1972) acerca de la captura mensual de animales silvestres recibida en Tasbapauní, Nicaragua, donde la carne de tortuga marina representa el 70% del total, muestran una tendencia similar a la primera gráfica en la figura 11. En la figura 12, se muestra el lapso de tiempo transcurrido entre la última vez en que se vió a la tortuga anidando en Tortuguero y su recaptura final (muerte) en el Banco Miskito. La causa en la declinación después de un año no es clara, debido a que casi no se presenta un ciclo anual de reproducción en la población.

La baja en la captura durante los meses de verano parece desproporcionalmente grande, sin embargo, si se considera que sólo una porción de las tortugas anidan anualmente en Tortuguero (ver Remigración). Así mismo, hay evidencias que las tortugas sexualmente inmaduras y las sub-adultas podrían, por razones inexplicables, alejarse de la zonas de alimentación, o incluso iniciar su migración hacia la zona de anidación (Cornelius, 1975). Sin embargo, no hay ningún registro de la zona de alimentación en Nicaragua, que soporte esta hipótesis.

En primavera y a finales de verano, los pescadores de tortugas en ocasiones viajan de Cayos de

Miskito a las partes fangosas poco profundas, entre Prinzapolka y Pearl Key Point, en Nicaragua, donde colocan redes para atrapar los grupos de tortugas marinas que pasan por esa zona (Carr, 1954). Los pescadores tienen la creencia de que son tortugas migrantes que se dirigen hacia Tortuguero y Cayos de Miskito. Estos "fangos" (zona así llamada) se encuentran a no más de media milla de la playa. La gráfica de recapturas mensuales del sur de Nicaragua (figura 11) muestra que no es frecuente la captura de tortugas en esta zona en la mayoría de los meses del año. Se puede especular que las tortugas capturadas en junio, julio, septiembre y octubre en esta región, son realmente migradores de la colonia de Tortuguero. Pritchard (1973) sugiere que las tortugas, agotadas por el largo ejercicio reproductivo pueden ser presa fácil durante el retorno.

La figura 5 y la tabla 3 corroboran la evidencia de que el Banco Miskito es una zona de alimentación. Estas muestran ambos periodos de tiempo, cortos y largos, transcurridos antes de las recuperaciones de marcas en el Banco Miskito. Esta información soporta claramente la idea de que estas zonas de "arrecifes y pastos marinos" son de hecho áreas de alimentación, donde las tortugas que anidan en Tortuguero pasan gran parte de su vida adulta. A pesar de que esto resulte lógico y evidente por sí mismo, no hay información que lo compruebe. Ya que el registro de las tortugas finaliza en el momento en que la tortuga muere, siendo así la mayoría de los casos de las recapturas internacionales, nuestra información no muestra casos en los que los individuos marcados en Tortuguero hayan sido nuevamente registrados en el Banco Miskito y regresado a Tortuguero. Algunas de las recuperaciones con periodos amplios representan, sin duda, casos en los que la tortuga no tuvo una observación intermedia en la playa de Tortuguero.

Si los movimientos post-reproductivos de la tortuga verde fueran sin dirección alguna, esto debería dar una correlación positiva entre la distancia de donde se recuperó una determinada marca de Costa Rica y el lapso de tiempo transcurrido antes de su recaptura. Durante la década del 60 hubo un aumento en las recuperaciones provenientes de sitios distantes, más allá de las 500 millas fuera del área de anidación. A pesar de la correlación que estos pocos casos puedan indicar, la tabla 3 y las figuras 5 y 12 demuestran que es improbable que la mayoría de las recapturas con amplios periodos de tiempo y larga distancia estén asociadas con emigraciones planctónicas. Lo que parece más probable es que esas recuperaciones provienen de otras colonias que son pequeñas al compararlas con las grandes agrupaciones de Miskito, de donde se recuperan la mayoría de las marcas. Vagabundaje e aislamiento deben ocurrir y sin duda son ventajosas aberraciones de adaptación, necesarias para la proliferación de la

colonia; sin embargo, lo más sobresaliente de los registros de recuperación de marcas es que verifican el área permanente de alimentación.

La deficiencia en nuestro entendimiento de la ecología de las tortugas marinas se debe a la falta de información en las rutas migratorias de las especies; a pesar de que, como en el caso de las tortugas del Banco Miskito, la zona de alimentación es conocida. El mayor reto es identificar pistas en los patrones de migración en mar abierto y la técnica más prometedora es seguirlas. Las tortugas de Tortuguero tal vez migren paralelas a la costa, y es probable que existan diferentes tipos de pilotaje mezclados con la navegación en el proceso de orientación. Sin embargo, se desconoce como los estímulos sensoriales intervienen en la migración y orientación de estos animales. El hecho de que la mayoría de las poblaciones de tortugas verdes ocupan diferentes (a veces extremadamente diferentes) habitats de alimentación y reproducción, sugiere la existencia de complejas interrelaciones entre factores fisiológicos y ambientales, pero se desconoce cuales son estos factores y esto los sitúa en una posición prioritaria de estudio.

En la sección sobre el regreso a la misma playa de anidación, sugerimos que dicho proceso contiene tres etapas diferentes y que cada una contiene diferentes procesos discriminatorios. El retorno filopátrico a la región usual es el primer problema que enfrentan a migradoras de Tortuguero; es decir, el retorno a la playa de Costa Rica en lugar de dirigirse a México, Cuba u otro sitio del Caribe. Puede que navegación, pilotaje quimioreceptivo para largas distancias, o algún otro mecanismo de guía sofisticado esté involucrado. Al norte de la playa de Tortuguero hay una colina volcánica de 450 pies conocida como Cerro Tortuguero (figura 9), el rasgo más saliente de toda la región entre Limón y la frontera con Nicaragua; además desde los tiempos de los Indios se piensa que es la baliza que guía a las tortugas a recalar en la playa. Actualmente se desconoce si efectivamente la colina las orienta hacia la playa de anidación. También existe la posibilidad de que los volcanes Turrialba y el Irazú, visibles a gran distancia de mar abierto, puedan incluso servir de pista filopátrica.

Una vez que las tortugas migradoras han llegado a Costa Rica, el proceso discriminatorio cambia. Allí deben encontrar una sección de costa de 22 millas entre los dos ríos que por razones desconocidas demarcan la zona de alimentación. El río Tortuguero y la laguna costera se extienden paralelamente hacia el sur, convirtiendo la playa de anidación en una estrecha isla. La reducción en la predación podría explicar en parte el origen genético y la preservación de la motivación y capacidad de las tortugas por encontrar el lugar. Sin embargo no se sabe exactamente como identifican la faja de 22 millas. Una

posibilidad puede ser la señal de gradientes olfatorios del río Tortuguero, el límite norte de la playa, o del río Parismina, el límite sur, o de ambos. Los grandes afluentes turbios de los ríos Tortuguero, Parismina, Colorado y San Juan están desviados hacia el sur durante parte de la temporada de anidación. Estos afluentes difieren en color, grado de desvío y penetración hacia el mar y teóricamente podrían servir de pistas para identificar la playa de Tortuguero. Cuando Richard y Hughes (1972) inspeccionaron las playas de anidación costarricenses de *Chelonia mydas* y *Lepidochelys olivacea*, notaron que la densidad de anidación era relativamente mayor corriente abajo de las desembocaduras del río y encontraron agrupaciones de tortugas marinas en esas turbias áreas. Cornelius en 1976 encontró una desembocadura de río en la costa del Pacífico que limita el área de anidación de *Chelonia agassizi*. Las señales así proporcionadas en Tortuguero parecen mostrar un código no muy sencillo. Las variaciones esporádicas y estacionales en los patrones climáticos deben causar cambios en las características de las señales de reconocimiento. El período de llegada de las tortugas migradoras se traslapa entre la estación seca y la húmeda y, dependiendo de la que predomine, las aguas frente a la playa pueden ser claras o esencialmente una continuación del estuario de Tortuguero. A pesar de esto, cualquier otro tipo de reconocimiento quimiorreceptivo del habitat parece aún menos confiable.

La última etapa en el retorno a la playa de reanidación es la elección del nido. De nuevo, las razones que las impulsa a seleccionar repetidamente el mismo sitio se desconocen, pero esta ocurrencia no fortuita efectivamente muestra que existe un análisis sensorial (Carr y Carr, 1972; y ver Retorno a la Playa de Anidación).

Richard y Hughes (1972) han sugerido la idea de que la migración a grandes distancias de la *Chelonia* es simplemente un transporte pasivo afectado por la corriente. No hay duda que las corrientes juegan un papel importante en la ecología de todas las tortugas marinas. Los juveniles de todas las especies de tortugas marinas y de loras y tingladas de todas las edades dependen al menos parcialmente de las corrientes como medio regular de transporte. Sin embargo, existen varias evidencias de tipo circunstancial que soportan la conclusión de que los viajes periódicos de la *Chelonia* implican mucho más que una simple flotación a la deriva. Algunas de las recuperaciones de especímenes marcados por Bustard (1974) en la Isla Heron indican que la migración puede darse en grandes distancias aún en contra de la corriente. Bustard (1976) encontró que las tortugas que habían recorrido cortas distancias (tanto la caguama, como la tortuga verde) muestran claramente que se habían movido corriente arriba del lugar de donde habían sido marcadas. En Surinam,

Schulz (1975) reporta dos golfinas nadando en contra de la corriente de Guayana, con velocidades mínimas de viaje de 82 km y 46 km por día. Experimentos preliminares realizados por Meylan y actualmente en marcha en Tortuguero muestran que sí se efectúan movimientos migratorios corriente arriba. El hecho de que tortugas migradoras residentes del área sur como la del norte, no parecen diferir en su distribución en la playa de anidación de Tortuguero; esto sugiere que los movimientos se realizan corriente arriba (figura 13).

En las tortugas migradoras podría esperarse encontrar una correlación entre la distancia que separa el área de alimentación del área de reproducción, y el tiempo cuando éstas llegan a Tortuguero. Sin embargo, no se encuentra tal relación. Como indican los resultados de recuperaciones internacionales, no hay una diferencia significativa en los tiempos de llegada de tortugas que residen en el norte a las del sur. Los resultados muestran que el 70.5% de las tortugas de Nicaragua arriban en julio, mientras que el 63.9% de los remigrantes del sur del Caribe arriban en el mismo mes. Los porcentajes respectivos para las arribadas de Nicaragua en septiembre son del 20.5% y 36.1% para el sur. El análisis detallado de recuperaciones de lugares equidistantes debe posponerse hasta obtener mayores recuperaciones reportadas del sur.

No se cuenta con las medidas directas de la velocidad de viaje de las tortugas marinas durante largas migraciones; sin embargo, se pueden obtener valores promedio mediante observaciones de especímenes recuperados. En la tabla 3 se muestran las velocidades mínimas de viaje de 17 tortugas verdes de Tortuguero, escogidas en base a la mínima probabilidad de que habían estado largo tiempo en la región antes de su captura. La información muestra que las tortugas no solamente pueden cubrir grandes distancias en su migración diaria (ver marca no. 9876) sino que también son capaces de sostener la velocidad por grandes períodos (ver marca no. 9384). Los gastos de energía reflejados por las velocidades de viaje y las distancias arriba mencionadas, quedan dentro del grupo de valores experimentales encontrados por Prange (1976; inf. sin publicar).

En la tabla 4 se muestran las velocidades mínimas de viaje registradas anteriormente para *Chelonia* y otras tortugas. Schulz (1975) estimó la velocidad promedio de viaje de 35-80 km por día para las tortugas verdes regresando al Brasil después de anidar en Surinam. El especuló que la migración hacia Surinam puede efectuarse a velocidades aún mayores pues se realiza en favor de la corriente.

## ANIDACION Y REANIDACION

La figura 14 muestra la temporada de anidación de la colonia de tortuga verde en Tortuguero. Durante todo el año algunas tortugas evidentemente anidan en la parte de las 22 millas anteriormente mencionada, excepto durante los períodos de grandes tormentas, los cuales tienen lugar con mayor frecuencia en diciembre. La mayor actividad de reproducción ocurre en julio, agosto y septiembre.

Se sabe que todas las tortugas marinas pueden anidar más de una vez durante una misma temporada de anidación. El intervalo entre anidaciones para la tortuga verde varía de nueve a 15 días. Carr y Ogren (1960) reportan que el período entre cada anidación es de 12.5 días para Tortuguero. En 1976, se reportaron un total de 5,300 intervalos de anidación dentro de la temporada de anidación (ver fig. 15) con el que se calcula un promedio de 12.1 días. Este intervalo es menor al encontrado en la colonia de Surinam (13.4 días; Schulz, 1975) y la población de Isla Ascención (14.5 días; Carr, 1975) y mucho mayor que la colonia de Sarawak (10.4 días; Hendrickson, 1958). La tabla 5 muestra el historial de anidación de dos tortugas que fueron registradas en seis ocasiones durante la temporada de 1976. A pesar de que el intervalo entre cada anidación varía para cada tortuga, no se han podido demostrar tendencias significativas en la variación.

El registro de las anidaciones en Tortuguero se basa únicamente en las tortugas que realmente anidaron. Como otras especies, las tortugas verdes muchas veces llegan a la playa y regresan al mar sin haber anidado. Cornelius (1976) encontró que el 25% de las emergencias de *Chelonia* en la playa Naranjo, en la costa del Pacífico de Costa Rica, no anidaron. Jeanne Mortimer (por correspondencia) ha encontrado un porcentaje mucho mayor en Isla Ascención. Servan (1975) estimó que el 47% de las hembras de tortuga verde que anidan en Isla Europa realizan al menos dos emergencias anteriores a la anidación.

Las anidaciones inconclusas llegan a diferentes grados de elaboración, el más frecuente es una pequeña salida en forma de semi-círculo, en o no muy lejos del área donde llegan las olas. Estos semi-círculos, los cuales no implican ningún esfuerzo por cavar un nido se conocen como "medias lunas" (figura 16). Aparentan ser más un ejercicio sensorial, o un reconocimiento táctil o quimiorreceptivo del área. A veces, al salir del agua, la tortuga inclina el pico hacia abajo contra la arena, comenzando en el área de oleaje y continuando en ocasiones hasta después de haber alcanzado la arena seca. Carr y Giovannoli (1957) catalogaron este comportamiento como "olfatear la arena", sin implicar que el olfato estuviese involucrado. La razón sensora que lleva a rechazar

el lugar no se conoce, pero es difícil resistir a la idea de que existe un proceso de discriminación de sitio.

Aparte de las "medias lunas", las tortugas pueden abandonar el área aún después de haber recorrido un buen tramo de playa. Algunas sólo hacen el esfuerzo por limpiar el área antes de regresar al mar, pero otras llegan hasta cavar un nido sin anidar. Al referirse a este tipo de anidaje inconcluso, el término "rastros falsos" ha sido utilizado ampliamente, muchas veces sin referirse al tipo de emergencia involucrada. Basados en la mira ecológica y en los parámetros físicos en consideración, nos parece importante el hacer distinción entre los arcos pequeños de media luna, los cuales probablemente se refieren a la discriminación de una pequeña área, a aquellos intentos por cavar el nido en áreas más adentradas a la playa.

La mayoría de los investigadores han pensado que una vez conocido el intervalo entre anidaciones, se puede estimar el número máximo de anidaciones, dividiendo el tiempo transcurrido entre la primera y última emergencia entre el intervalo. Esto haría innecesaria la observación en cada aparición. Así, si el intervalo entre cada anidación es de dos semanas, y se ve una tortuga el primer y último día del mes, tres es el número de anidaciones que se registra como mínimo, puesto que se pueden haber perdido las observaciones anteriores y posteriores a la anidación. Usando este método, Hendrickson (1958) encontró que las tortugas en Sarawak anidan de cinco a siete veces. En Tortuguero el máximo de anidaciones observadas es siete y el número máximo calculado es de ocho anidaciones.

En relación a esto, Schulz (1975) opina que, al menos para la población de Surinam, es inaceptable el sumar los períodos de marcados por anidaciones no observadas. Él cree que es imposible que el número de anidaciones no observadas en Surinam se deba a fallas en los patrullajes de marcado. Si esto es cierto, el hecho de que sus registros de intervalos (observados o no observados) de cada dos semanas mantienen el comportamiento esperado tiene implicaciones fisiológicas que merecen ser investigadas. Esto podría tener consecuencias importantes en los cálculos de producción de huevos y por consiguiente en diversos parámetros demográficos.

El número usual de emergencias con éxito de anidación que realiza la tortuga verde no se sabe con certeza. En Surinam, Schulz (1975) encontró que dividiendo el número total de nidos registrados entre el número total de tortugas verdes observadas, da un promedio de 2.9 anidaciones en una misma temporada. Si se considera sólo aquellas tortugas marcadas en años anteriores, el promedio es de 3.8 nidos. Como en Tortuguero sólo se patrulla el tramo del norte (5 millas) de la playa, la exactitud de la muestra

se podría mejorar, si ésta se limita a las tortugas que originalmente emergen en las cuatro millas del área de anidación, con el fin de reducir la posibilidad de perder la observación de alguna tortuga que más tarde anide más allá del área que se patrulla. Si éste es el caso y se considera a todas las tortugas vistas durante toda la temporada, el número promedio es de 1.93 nidos. Si además se restringe el muestreo a tortugas encontradas temprano en la temporada (finales de julio), permitiendo así un tiempo máximo para reanidar, el promedio es de 2.8 nidos.

Tanto en Surinam como en Tortuguero hay indicios cada vez mayores de que las tortugas frecuentemente anidan una sola vez. Además de la frecuencia observada que indica este hecho, existen otras evidencias para reforzar la idea. Por ejemplo, existe una fuerte correlación entre emergencias únicas y neofitismo (primera migración, indicada por las arribadas sin marcas) que sugieren que las reclutas inician su ciclo reproductivo con una migración que culmina en un desove único. La figura 17 muestra esta correlación. Para hacer los cálculos, la muestra fue restringida a tortugas registradas en las primeras cuatro millas hasta el fin de julio. Los números se ajustaron para compensar un error de muestreo del 30% (ver Tamaño de la Población). Si los datos de las reclutas hubieran sido graficados separadamente en la figura 17, estos hubiesen mostrado una tendencia a las anidaciones únicas. Se observa una fuerte disparidad entre los registros de tortugas jóvenes y viejas, reforzando la hipótesis expuesta. Un hecho inexplicable del histograma es que muestra que las tortugas reemigrantes, quienes aparentemente tienen un mayor potencial para anidar en repetidas ocasiones, muestran una alta frecuencia de anidaciones únicas o tal vez dobles. El problema serio es la pérdida de marcas, y tal vez sea por ello que se registran algunas tortugas reemigrantes como reclutas.

En un tiempo se pensó que las anidaciones únicas podrían ser artefactos creados por la presencia de lanchas con arpones durante julio y agosto que sin duda alguna, al pasar por el área, mataban muchas tortugas que habían sido marcadas en su primera emergencia a la playa de anidación. Sin embargo, a pesar de que la explotación ha sido reducida, los resultados no varían significativamente. A pesar de que durante los últimos 7 años dichos botes siempre se retiran del área a principios de septiembre, las anidaciones únicas persisten.

Las implicaciones demográficas del aparente alto potencial reproductivo de las tortugas viejas, al igual que el aumento aparente en la persistencia de anidar en el mismo sitio y la fijación de tiempo de múltiples reemigrantes, merecen mayor investigación.

Schulz (1975) pensaba que algunas tortugas de Surinam retardaban su llegada hasta casi el final de la temporada. Este parece ser también el caso en

Tortuguero. De ser así, esto explicaría algunas de las anidaciones únicas. Los datos de Surinam incluso muestran que algunos individuos migran a la playa pero no anidan del todo. Esto no ha sido comprobado en Tortuguero pero podría ocurrir; y si es así, podría tener una relación importante en la introducción de las tortugas neofitas (virgen) a la población reproductora (Carr y Hirth, 1962). Cornelius (1975) observó numerosas tortugas verdes sub-adultas muertas o moribundas en Playa Naranjo (Pacífico de Costa Rica), donde se había reunido un grupo a anidar, y él pensó que algunas tortugas jóvenes podrían haber acompañado a las adultas en su migración para reproducirse. En Tortuguero no se han observado grupos mixtos de tortugas, pero tampoco se ha realizado alguna investigación al respecto.

La posibilidad de que existan migraciones sin que la tortuga anide, se relaciona directamente con el problema de la relación de tiempo entre la inseminación y el desove de huevos fertilizados. Carr y Ogren (1960) han pensado que las hembras copulan un año o dos anteriores a la anidación. Esto lo sugiere el hecho de que se observaron copulaciones de las tortugas que acababan de anidar y recién volvían a entrar al agua. Recientemente algunos oficiales de "Mariculture, Ltd." en Grand Cayman informaron que gallinas podían ovar unas horas después de copular y que algunas tortugas de ahí mismo parecían tener el mismo comportamiento. Sin embargo, las observaciones de Wayne King (por correspondencia) muestran una disminución progresiva en el número de huevos que esas tortugas ponían en la "granja o corral" de reproducción. Esto le sugería que las hembras silvestres habían sido fertilizadas anterior a su captura y no por los machos del corral. Esta capacidad de almacenamiento de esperma concebiblemente permitiría la fertilización de huevos después de la copulación, pero a la vez reduce la producción de huevos fértiles al irse agotando la reserva de esperma.

De este modo la relación de tiempo entre la copulación y el desove aún no ha sido establecida. Una conclusión importante que surge de este problema es la capacidad que tienen para almacenar el esperma, lo cual puede ser una pre-adaptación evolutiva útil y tal vez hasta crítica, en la evolución ecológica de la especie. Carr (1975) sugirió que la anidación filopátrica no muy estricta tiene una posible ventaja de adaptación. El vagabundaje ocasional de las hembras a retiradas áreas de reproducción debe haber evitado repetidamente la extinción de las especies durante el pasado evolucionario, cuando las playas de anidación fueron destruidas por tormentas, fuertes oleajes o nuevos tipos de predación. La probabilidad de que una colonia sea salvada por una hembra sin lugar fijo de residencia sería estadísticamente mucho mayor si la

hembra no necesitara del macho para reproducirse. Es decir, que la capacidad de almacenamiento de esperma convertiría a cualquier hembra en una colonizadora en potencia.

No es seguro que la capacidad de producir huevos fertilizados sin la presencia de un macho sea ventajosa cuando están en el área de reproducción. Carr y Ogren (1960) señalaron que existe una reducción en la copulación a mediados de la temporada de anidación en Tortuguero. Esto puede que tenga cierta utilidad en la capacidad de emerger tardíamente para anidar sin haber copulado. Sin embargo, durante la temporada de 1976, Meylan observó numerosas parejas de tortugas verdes como de carey, copulando durante septiembre en las afueras de la boca del estuario Tortuguero. Esta aparente extensión en la temporada de copulación se relaciona sin duda con el período excepcionalmente largo de la temporada de anidación de 1976. La disminución en la copulación observada por Carr y Ogren podría ser el reflejo del desplazamiento de tortugas del habitat, movimiento que puede darse hacia el Banco Tortuguero y tal vez a bancos lejanos (Carr y Stancyk, 1975). Incluso Mortimer (M.S.) encontró evidencias de que la copulación para los migradores de Tortuguero podría comenzar cuando se inician las migraciones rumbo a la zona de anidación en los "fangos" al sur de Nicaragua.

### REMIGRACION

Una característica particular del ciclo de vida de la *Chelonia* es la tendencia de reproducirse en intervalos mayores de un año. A pesar de que algunos animales migratorios se reproducen con una periodicidad de más de 12 meses, como por ejemplo: albatros, condores y pingüinos (Thomson, 1964), el "sooty tern" (Chapin y Wing, 1955) y el esturion (Vladykov y Greely, 1963), la mayoría de los períodos reproductivos conocidos son de aproximadamente un año. A pesar de que individuos de ciertas colonias de tortugas marinas ocasionalmente regresan a reproducirse después de un año de ausencia, el período habitual es de dos, tres o cuatro años. Hirth (1971) en una revisión de la literatura sobre *Chelonia*, reporta ciclos de la siguiente forma: dos años (Carr y Ogren, 1960, Costa Rica); tres años (Harrison, 1956, y Hendrickson, 1958, Mar del sur de China; Carr y Ogren, 1960, Costa Rica; y Carr, 1964, Atlántico sur) y cuatro años (Bustard y Tognetti, 1969, Australia oriental). Carr y Carr (1970) sugirieron la posibilidad de que existiera un ciclo de cuatro años en la colonia del Caribe occidental basada en los datos de Tortuguero y confirmaron que el ciclo de tres años era el que predominaba. También demostraron que algunos individuos podían variar sus períodos de migración, haciéndolos más cortos o más largos. Los resultados más

recientes de Schulz (1975) en las playas de Surinam (donde el muestreo es relativamente completo) muestran que las 599 remigraciones registradas se agrupan en intervalos de la siguiente manera: 4%, un año; 58%, dos años; 35%, tres años; 2%, cuatro años. Schulz reconoció que algunos de los casos registrados como regresos a los cuatro años podrían ser tortugas que habían regresado a los dos años sin ser vistas, pero en vista del patrullaje cuidadoso, lo consideró poco probable.

Es importante señalar que los intervalos intermigratorios de las tortugas, no indican necesariamente que ése sea el tiempo requerido para que fisiológicamente estén preparadas para la reproducción. Más bien puede ser que éstas se reproduzcan anualmente y las extensiones de dos o tres años sucedan por causa de factores ecológicos externos.

En cualquier caso, de los diferentes parámetros demográficos revelados a través del extenso marcado y chequeo de una colonia anidadora, los lapsos y modulaciones en el ciclo reproductivo parecen ser la fuente clave para interpretar el comportamiento complejo de la ecología de comportamiento y la geografía ecológica del animal. La ausencia o infrecuencia de un ciclo reproductivo anual, como la diversidad que hay en los ciclos, de lugar a lugar, en una sola área de anidación e incluso en la historia reproductiva de una hembra, sugieren fuertemente relaciones causales con factores ecológicos y ecogeográficos no fácilmente reconocibles, que se desconocen totalmente. Desde que se inició el proyecto de marcado en Tortuguero, 1,412 tortugas han remigrado una o dos ocasiones (regresos migratorios) a la playa de anidación. Se han registrado un total de 1,523 períodos intermigratorios (tabla 2). De estos, únicamente seis tortugas han regresado después de un año. El 21% volvieron después de dos años, el 49% después de tres años y el 18% después de cuatro años. El porcentaje restante incluye intervalos mayores; aunque es probable que muchos de ellos correspondan a errores en el muestreo. En la tabla 6, se muestra un registro de remigraciones de cuatro tortugas que habían anidado en Tortuguero varias veces en años diferentes.

Las tablas 7-9 y figura 18 muestran algunas variaciones y correlaciones en los intervalos. Es evidente que los intervalos de dos y tres años sí son ciclos verdaderos. Los pocos retornos anuales muestran que el ciclo de reproducción anual no tiene un significado demográfico para esa especie. La frecuencia en los intervalos de dos años aunada a la disminución en la frecuencia de intervalos entre cuatro y cinco años dan la apariencia de que el ciclo de cuatro años es actualmente el que predomina y caracteriza a esta población.

En el análisis de los datos existe la incertidumbre de que un período puede ser en realidad generado al perder una remigración intermedia; por ejemplo: un período de cuatro años puede ser generado al perder una remigración después de dos años; uno de cinco representaría un ciclo de dos o tres años, combinado con un cambio en la longitud del ciclo, etc. Por lo tanto, al tratar de establecer la certeza de ciclos mayores de tres años se debe tomar en cuenta la eficiencia y precisión en el muestreo. Algunas reanidades no son observadas durante los patrullajes, lo cual se calcula como el 30%. El muestreo de remigrantes es más fidedigno, debido a que cada una de éstas parece anidar en más de una ocasión (en realidad se tienen registros de una a varias ocasiones). Además ya que las tortugas remigrantes tienden a anidar en la misma sección de la playa tanto o más que las reanidades (Carr, 1975), la probabilidad de encontrarlas en la playa durante la temporada es mayor.

En la tabla 7 se muestran los casos en que hubo más de una remigración y están agrupados teniendo en cuenta la presencia de modulaciones en el ciclo. En la tabla 8 se muestra la frecuencia de intervalos y patrones de modulación en la remigración durante la temporada de 1976. Las tablas muestran que en Tortuguero los períodos pueden aumentar o disminuir. Si bien es posible que la variación en un sentido predomina en una temporada, las variaciones se encuentran realmente equilibradas. En Surinam, Schulz (1975) encontró que de 65 intervalos múltiples, 43 no tuvieron cambio alguno y que de los 22 ciclos modulados, 20 se acertaron. Hughes (1976) trabajó con caguamas en el sur de África y encontró que 50% remigran en años posteriores. Los intervalos fueron tan irregulares que se opone a llamarlos ciclos. Para nosotros no está clara la diferencia entre su término "remigraciones irregulares" y un sistema de ciclos altamente modulados.

Los datos de 1976 de Tortuguero se tabularon aparte para tratar de encontrar explicaciones al aumento exagerado en las anidaciones durante esa temporada. Vale señalar el aumento en la frecuencia de los retornos con períodos de cuatro años durante 1976 (ver figura 18), lo cual podría ser un factor importante en el gran número de arribadas para anidación. El predominio de regresos a los cuatro años sobre los de dos años sugiere que en el transcurso de los cuatro años anteriores, algún factor desconocido prolongó el ciclo de tres años un año más y así tortugas que debían volver en 1975, en realidad retardaron su regreso hasta 1976. Esta hipótesis parece reforzada por los ocho casos mostrados en la tabla 8.

Para analizar los cambios en la población que anida, a menudo se utiliza como criterio la proporción relativa entre remigrantes y reclutas. La

tabla 10 muestra que la proporción de reclutas a remigrantes sólo cambia moderadamente de año a año, lo que puede ser un signo de la estabilidad de la colonia. Sin embargo, una figura más útil es el grado en que el potencial migratorio esperado ocurre; es decir, el grado en que proporciones precedidas de tortugas que pudieron regresar en ciclos de dos, tres y cuatro años en realidad ocurra. Como la tabla 9 muestra, esto varía entre el 8% y el 30%. Se desconocen los factores asociados con la falla de las tortugas en efectuar su esperado regreso. No hay duda que la periodicidad existe para al menos un 20% de las hembras que se ven en posteriores temporadas. Para el 80% restante, podemos reconocer varias causas de bajas en retornos. Una de ellas es la pérdida de las marcas. De las 2,046 tortugas que llegaron a la playa sin marcas en 1976, 110 (5.4%) tenían cicatrices o huecos de marcas. Otra causa es la explotación. Como lo muestra la figura 3, la mayoría de las marcas de larga distancia provienen del Banco Miskito, en la costa de Nicaragua. Este es un sitio de máxima explotación, pues es la zona principal de alimentación de la población. En años recientes se han atrapado 10,000 tortugas por año, cifra que probablemente sea la más alta de animales capturados en una misma zona. Otro tipo de explotación, que eminentemente reduce la remigración, es el arponeaje ilegal de tortugas que han completado su viaje migratorio a Tortuguero y se hayan en la zona de anidaje. Aunque la playa ha estado protegida desde hace 15 años, algunos pescadores vienen en botes de motor desde Puerto Limón cada año, para arponear ilegalmente tortugas, justamente frente a la playa de anidación. Esto no sólo remueve tortugas recientemente marcadas de la población, sino que nos impide registrar la presencia de hembras que han sobrevivido para completar la migración de esa temporada.

Sean cuales sean los factores que disminuyen la remigración a Tortuguero, no se debe ignorar la notable periodicidad reproductiva que existe. Aunque no se conocen los factores que producen los ritmos y variaciones en los períodos, se puede pensar que es algún tipo de causa ecológica; es decir, estos no son totalmente controlados por factores endógenos.

Podría esperarse encontrar una correlación entre la duración del ciclo y la distancia entre los habitats de residencia y de anidación, esto tal vez puede sustentarse con los datos de la Isla Ascensión (un islote en el Atlántico ecuatorial). La zona de alimentación más cercana es la costa de Brasil. En contraste, a Tortuguero llegan migradoras a veces no más lejos de 100 millas de distancia. A pesar de estas diferencias, los aspectos básicos en la periodicidad migratoria son los mismos para ambas poblaciones (la ausencia de regresos anuales y el predominio de períodos de tres años). Sin embargo, en Tortuguero,

son más numerosos los ciclos de dos años que los de cuatro, mientras en Ascensión los de cuatro son el 35% de los retornos y los de dos tan solo el 3.9%. A pesar de que esto sugiere la existencia de una relación entre la distancia migratoria y el intervalo migratorio, el regreso a los cuatro años, tal vez en parte refleje la pérdida en la observación de intervalos de dos años, lo cual debe ocurrir frecuentemente a causa del patrullaje laxo en ese proyecto.

Cuando se compara los resultados obtenidos en Tortuguero con los de Surinam (Schultz, 1975), se encuentra que, aunque Tortuguero está más cerca de una extensa zona de alimentación, las ausencias intermigratorias son más largas. De las remigrantes de Surinam, 4% vuelven después de un año y 58% vuelven después de dos años.

El efecto de esta diversidad y modulación del ciclo reproductivo en la demografía de la colonia es obvio. Y ya que los censos de anidación son casi el único método de estimar el tamaño de la población, es difícil calcular los niveles de la población de tortugas. En una sección siguiente, se discutirán las dificultades encontradas en Tortuguero.

Los registros de remigración se han acumulado de tal forma que cuando se correlacionan con datos de recuperaciones de marcas terminales y lejanas, deberían ayudar a responder preguntas ecológicas fundamentales, tal como (1) ¿Qué factores oceanográficos, meteorológicos o ecológicos causan los ciclos de remigración de la tortuga verde en Tortuguero, predominantemente cada tres años, aunque con algunos regresos cada dos y cuatro años? (2) ¿Por qué algunas hembras mantienen el mismo ritmo y otras lo varían? (3) ¿Pueden los patrones de modulación de ciertas tortugas correlacionarse con las recuperaciones de lugares distantes, en formas que revelan asociación con cierta área de alimentación? (4) ¿En tal caso, podrían las variaciones relacionarse con ciclos físicos o irregularidades dentro del hábitat de residencia? (5) ¿Son los cambios o la duración de los períodos de remigración reflejo del tipo o cambios en las corrientes oceánicas, o de otras condiciones del medio ambiente marino existentes en medio de los hábitats de reproducción y alimentación, los que afectan el medio de transporte u orientación migratoria en la ecología de la población? (6) ¿Hay ciertos patrones de inflexión de período asociados con tendencias a anidar en un cierto tramo (a lo largo del tramo de los 22 millas de playa) o en cierto tiempo, por ejemplo, en una determinada noche? Estas son sólo algunas de las preguntas que uno espera se puedan responder con la computerización de los datos de Tortuguero, donde se consideran tanto el muestreo de remigrantes como las recuperaciones terminales de tortugas marcadas, que después de haber establecido un historial de remigraciones, fueron sacrificadas en lugares distantes a la playa de

anidación.

## RETORNO A LA PLAYA DE ANIDACION

Carr (1975) propuso distinguir entre la filopatría o discriminación de la región de anidación y en menor escala, la fijación de sitio dentro de la región, al hablar de retorno en las colonias de tortugas verdes que migran de Brasil a la Isla Ascensión a anidar. Por ejemplo en Ascensión, el proceso que guía a las tortugas en el trayecto de 1,200 millas de regreso hacia la isla debe ser totalmente diferente al proceso de discriminación entre las diversas bahías que sirven de playas de anidación alrededor de la isla. En Tortuguero, al igual que en Ascensión, no hay una colonia residente de tortugas. Las remigrantes se congregan en una sección de 22 millas de costa entre las bocas de dos ríos. Al graficar las reanidaciones y remigraciones de una tortuga se puede observar que la elección del sitio no es al azar, pues tiende a anidar cerca de donde anidó anteriormente (Carr y Carr, 1972).

Estas ideas existían ya en el folklore local al inicio del programa; e incluso, muchas de las ideas para la investigación fueron derivadas de entrevistas con cazadores de tortugas. Los capitanes de barcos tortugueros que solían navegar regularmente de Grand Cayman, estaban totalmente convencidos de que las tortugas son migradoras y de que Tortuguero era la región de anidación de las tortugas de Miskito. Así mismo en Tortuguero, los "veladores", quienes capturaban a las hembras durante su anidación para después venderlas, también sabían que las tortugas que se congregaban en julio venían de lejos, que muchas veces anidaban en más de una ocasión durante la temporada y que regresaban aproximadamente al mismo lugar de la playa.

Esto ha sido confirmado posteriormente por las investigaciones realizadas en Tortuguero y ha sido confirmado por otros en otras playas. Hendrickson (1958) encontró que de 5,748 hembras que reanidaban en tres islas en el Mar Sur de China, 96% regresaban a la isla donde previamente habían anidado. Carr y Ogren (1960) encontraron que la separación promedio de nido a nido es de 0.4 a 1.2 km de distancia; Carr y Carr (1972) calcularon 1.4 km como promedio de separación. Schulz (1975) presentó los resultados de 13 años de investigación en dos playas de anidación de Surinam. Las colonias Bigisanti y Galibi están separadas por 80 km, y Galibi está dividida en tres secciones. De 651 remigrantes reportados, Schulz encontró que 22 se intercambiaron entre ambos tramos. En estas playas se registraron 987 reanidaciones y 13 de éstas cambiaron de Bigisanti a Galibi o vice versa. Varios cambios en el lugar de anidación entre las secciones de la playa Galibi ocurrieron. La comparabilidad de

los porcentajes de remigrantes que regresaron a la misma playa con los de reanidadoras que anidaron en el mismo sitio es de especial interés, ya que los intervalos intermigratorios son generalmente entre uno a cuatro años, mientras que los períodos entre anidaciones es sólo de 13.4 días. Carr (1975) descubrió una tendencia en las remigrantes de ser más precisas que las reanidadoras y sugirió que esto era probablemente una ventaja adaptativa, puesto que el esfuerzo reproductivo sería dispersado en espacio una vez que el punto inicial en la costa hubiese sido elegido.

Mientras que la última etapa de filopatria--la acción sensorial de llegar a una región de costa--pueda ser mediada por el tipo de agua, las condiciones del fondo marino e incluso por la topografía, la tendencia a discriminar subsecciones de la playa es difícil de explicar. En Ascención, donde datos indican que hay regresos a ensenadas específicas, esta fijación de sitio puede explicarse por la buena delineación topográfica de la playa. En las 22 millas de playa en Tortuguero las señales que dictan la fijación de sitio se desconocen.

El análisis de fijación de sitio por Carr y Carr (1972) se concentró en la distancia que separa los regresos sucesivos dentro de la sección de 5 millas de playa en estudio. Otro método de medir fijación de sitio, cuando no se patrulla toda la playa, sería dividir el intervalo entre la primera y la última emergencia de un grupo de tortugas entre el conocido intervalo de anidación y tomar el 70% del número de reanidaciones no observadas ya que el 30% de las tortugas no son vistas durante los patrullajes. La proporción entre este corregido número de intervalos omitidos y los intervalos observados sería un índice aproximado de tenacidad de sitio para ese grupo. Sin embargo, la sugerencia de Schulz (1975) de que las tortugas de Surinam pueden omitir una reanidación y luego reanudar nuevamente el ciclo de anidación durante esa misma temporada, pone en duda este método de medir tenacidad de sitio.

De todas formas, el método más directo de medir discriminación de sitio es comparar el número de tortugas marcadas dentro y fuera de la playa en estudio. Aunque en Tortuguero no se han patrullado regularmente las 17 millas al sur del área de anidación, algunos de los patrullajes más allá del área de estudio que se han efectuado confirman los resultados de retorno al mismo sitio de Carr y Carr (1972). El 1 de septiembre de 1975 se llevó a cabo un programa de marcado de la Milla 0 a la 10 durante toda la noche. Comparando los resultados de las primeras 3 millas en el norte con los de las últimas 3 millas en el sur del tramo de 11 millas, se nota que en la sección en estudio 19 tortugas fueron observadas, 12 de las cuales eran reanidadoras; esto es, eran tortugas que habían sido marcadas en la playa en estudio (5 millas). En las 3 millas hacia el sur, 41

tortugas se registraron y sólo dos de éstas eran reanidadoras. Los resultados son diferentes estadísticamente en el nivel 0.001 (Prueba de  $\chi^2$ ).

Si se supone que no hay fijación de sitio; es decir, que no hay elección o discriminación de subsecciones de costa por tortugas que regresan a anidar, los retornos de remigrantes y anidadoras estarían no sólo limitados a una distribución al azar a lo largo de las 22 millas, sino que tenderían a ocurrir lejos de la playa de marcado, ya que como lo muestra la figura 6, el tramo en estudio no es utilizado por anidadoras tanto como la sección intermedia en la costa. Después de haber sido marcada, una tortuga no se queda por dos semanas, o dos o más años en el mismo sitio en el mar, mirando fijadamente donde anidó. Extenso vagabundeo existente entre anidaciones y temporadas hace cada retorno independiente de otros. Además, los retornos serían más numerosos no en sitios de anidaciones previas sino en lugares donde la mayor densidad de anidaciones ocurre. En Tortuguero, eso es la sección central de la costa, al sur de la playa de marcado. Por lo tanto, la diferencia estadística encontrada en las muestras antes mencionadas indica que, al menos en esa noche en particular, fidelidad de sitio ocurrió. Aumentar el muestreo de la playa completa como un modo de perfeccionar nuestras estadísticas de fidelidad de sitio será parte de nuestro estudio de Tortuguero en el futuro.

Como parte de su investigación en la ecología de comportamiento entre anidaciones de las tortugas de Tortuguero, Meylan (1976) trató de explicar algunas de las señales y razones asociadas con la fijación de sitio y la filopatria. En este trabajo, las tortugas son rastreadas bajo dos conjuntos diferentes de condiciones: primero durante el período de 12 días entre cada anidación y segundo, en el rumbo tomado después del supuesto último desove de la temporada. La metodología y resultados de algunos trabajos de rastreo previos son discutidos por Carr (1972) y Carr et al. (1974).

La mayoría del rastreo de tortugas se realiza mediante la aplicación de flotadores, después de que han completado su ciclo normal de anidación. Aún se desconoce comportamiento entre cada anidación, sin embargo hay un poco de información obtenida por Carr (1972) y Carr et al. (1974), además de las observaciones de buceo realizadas por Booth y Peters (1972).

Otro de los objetivos del rastreo será el de acumular datos sobre el rumbo que las tortugas siguen después de su última anidación. Esta información es pertinente a la pregunta sobre orientación en mar abierto y por lo tanto también a los procesos de navegación para retornar a la misma región.

## TAMAÑO DE LA POBLACION DEL CARIBE OCCIDENTAL

Una falla mayor en nuestro conocimiento de biología de tortugas marinas es la falta de datos, ni siquiera aproximados, de niveles de población. Cambios ontogenéticos y periódicos en el habitat de residencia restringe el censo de la población. La figura 2 muestra claramente que el único habitat donde se puede hacer un censo de la parte de la población de tortugas sexualmente maduras es el área de anidación. Aún ahí existen obstáculos. Uno es las fluctuaciones en el número de hembras que anidan cada temporada (ver tabla 10), lo que hace inservible la estimación de la población basada solamente en una temporada. Se podría promediar los datos de varias temporadas; sin embargo problemas persisten. En Tortuguero, ya que de las 12,000 tortugas marcadas en el área de reproducción ninguna ha sido registrada anidando en algún otro lugar, daría la esperanza de hacer un cálculo matemático simple para obtener el tamaño aproximado de la población reproductora del Caribe occidental. Esto no se puede hacer, debido a los problemas de muestreo en la playa y a las complejidades en la periodicidad reproductiva de las tortugas.

A pesar que la playa de Tortuguero tiene 22 millas de extensión, únicamente se patrullan las 5 millas al norte. La meta es recorrer esa sección completa cada noche, pero por diferentes razones, esto raramente se logra. En 1971 se inició el conteo diario de todos los nidos, al igual que las medias lunas, con el fin de determinar la eficiencia del muestreo durante los patrullajes en la noche anterior. Ocho recorridos se realizaron durante ese año y 17, 6, 7, 11 y 11 recorridos se realizaron las cinco sucesivas temporadas, para un total de sesenta recorridos.

El hecho de que los patrullajes sólo cubren 5 millas presenta otro obstáculo para hacer un censo preciso. Como lo muestra la figura 6, anidación no está igualmente distribuida a lo largo de las 22 millas de playa. Por eso, los patrullajes durante el día se extendieron más allá del tramo de las 5 millas para así poder estimar cual proporción de la población anidadora se estaba muestreando. La mayoría de estos fueron hasta la Milla 11 con algunos hasta la Milla 22.

En las tablas 11-13, se muestra la metodología utilizada para corregir las deficiencias del muestreo; una vez que esto se hace, se puede hacer el cálculo del tamaño de la población anidadora de cada temporada. El proceso seguido en Tortuguero en 1976 fue el siguiente: los siete patrullajes de las 22 millas indican que 64.5% de las tortugas anida en las Millas 0 a 10. Los 60 patrullajes de 11 millas permitieron calcular la distribución de anidaciones. Estos datos,

combinados con los de las 22 millas, muestran que el 14.8% de la colonia anida en las primeras 5 millas, Millas 0 a 4, mientras que el 49.7% restante anidan de las Millas 5-10. Como lo muestra la figura 19, la distribución de anidación se mantiene constante a lo largo del tramo de 11 millas de año a año.

Durante de temporada de 1976, hubo 3,567 encuentros con tortugas anidando en el tramo de las 5 millas. La eficiencia de marcado fue del 70%; así, si ninguna emergencia se hubiese pasado por alto,  $3,567/0.70 = 5,096$  tortugas hubiesen sido observadas. De los 3,567 encuentros, 2,398 representan tortugas diferentes (incluyendo remigrantes y reclutas). Siendo así, 1,169 o aproximadamente el 32.8% fueron observadas durante su reanidación. Del proyectado total de 5,096, 1,671 deben considerarse como reanidadoras, esto basado en el 70% eficiencia de marcado. Por lo tanto, 3,425 fue el total de tortugas diferentes que anidaron en las millas 0-4. Si esa figura representa el 14.8% del total de tortugas que emergieron en el tramo de las 22 millas, entonces el total de la población que anidó en Tortuguero durante la temporada de 1976 es aproximadamente de 23,142 tortugas.

Sin embargo, como se muestra en la tabla 10, la colonia de Tortuguero fluctúa grandemente de año en año. Otros autores (Schulz, 1975; Limpus, com. pers.) reportan fluctuaciones similares sin sugerir causa al respecto. Un factor con efecto desconocido en la fluctuación de la población anidadora de año en año es la modulación del ciclo reproductivo en una hembra. Como lo muestra la figura 18, el tamaño de la colonia reproductora anual en cierto grado, puede ser afectado ya sea por cortos o largos períodos transcurridos entre migraciones de reproducción. Si en un gran número de hembras surge un cambio sincrónico, en el período de tres a dos años, el cambio obviamente aumentará la población anidadora en el segundo año del intervalo modulado. Por otra parte, si durante ese año ocurren arribos de hembras que cambiaron de tres a cuatro años en su período de reproducción, un aumento adicional ocurrirá. A pesar de que registros de cambios en el ciclo reproductivo abundan en nuestros datos, el efecto que esto pueda tener en el tamaño de la colonia reproductora no es claro. La observada frecuencia en los cambios de ciclo es muy baja para explicar fluctuaciones extremas en la población anidadora, especialmente la ocurrida de 1975 a 1976. En cualquier caso, es imposible estimar el tamaño de la población de la tortuga verde del Caribe occidental partiendo únicamente de los datos de anidación de un solo año.

A pesar de las complicaciones al menos se puede estimar la población reproductora de tortugas marinas, cuyas frecuencias de intervalos de remigración son conocidas, mediante el conteo de tortugas en la playa anidadora. Para estimar el

número total de hembras maduras en la población, por falta de otro método mejor, se multiplica el número de tortugas anidando durante una temporada por las proporciones de los diferentes períodos migratorios representados. Si todas las hembras anidaran anualmente, el censo representaría el número total de hembras maduras en la población. Si sólo la mitad de la población anidara anualmente, entonces el número de hembras de esa temporada tendría que duplicarse para obtener el total de la población y así sucesivamente. A pesar de que los períodos migratorios son variables, esto es, que una hembra puede cambiar de uno a otro, se puede asumir que las proporciones se mantienen en equilibrio.

Un problema más serio que se presenta al tratar de estimar la población usando los intervalos de remigración, es que sólo una pequeña parte de las tortugas marcadas en una determinada temporada se vuelve a ver en la playa de anidación. En el caso de Tortuguero el promedio de remigración es del 20%, dejando la frecuencia de intervalos del 80% restante sin poderse estimar. Las causas para no regresar son discutidas en la sección de Remigración. A pesar de la ansiedad que éste gran número de noremigrantes pueda causar, el uso de frecuencias de intervalo dentro de los retornos que son registrados parece ser el mejor enfoque al problema.

Dr. Thomas Carr, profesor en el Departamento de Física y Astronomía en la Universidad de Florida, desarrolló el siguiente método para el cálculo del número total de tortugas gestantes mediante el conteo de anidaciones en la playa.

Supongamos que el intervalo promedio entre sucesivas migraciones de un individuo es de dos años para la fracción  $a_2$ , tres años para la fracción  $a_3$  y cuatro años para la fracción  $a_4$  de la población reproductora. Si asumimos un equilibrio estable, el número de huevos sería el mismo que se obtiene de una población hipotética del mismo tamaño, consistiendo de tres grupos cuyos miembros respectivamente desovan sólo en intervalos de dos, tres y cuatro años, a pesar de que miembros de la población real cambian de intervalo. Si el total de la población que anida es  $x$ , los números en los grupos de dos, tres y cuatro años será  $a_2x$ ,  $a_3x$ , y  $a_4x$  respectivamente. Considerándolos separadamente, ya que cada miembro del grupo de dos años ( $a_2x$ ) desova sólo cada dos años, el número que anidaría cada año sería  $(1/2) a_2x$ . Y así mismo sería para el grupo de tres años,  $(1/3) a_3x$  y para el grupo de cuatro años,  $(1/4) a_4x$ . Por lo que el número total que anidaría anualmente es la sumatoria de  $(1/2) a_2x + (1/3) a_3x + (1/4) a_4x$ . Y si se toma el número total anual como  $y$ , se tiene la siguiente ecuación:

$$y = (1/2)a_2x + (1/3)a_3x + (1/4)a_4x \\ = [(6/12)a_2 + (4/12)a_3 + (3/12)a_4] x$$

$$= \frac{6a_2 + 4a_3 + 3a_4}{12} x.$$

Pero si lo que se quiere es una expresión de  $x$  en termino de  $y$ , se modifica la fórmula de la siguiente manera:

$$x = \frac{12}{6a_2 + 4a_3 + 3a_4} y.$$

Ya que sólo se tienen tres períodos remigratorios:

$$a_2 + a_3 + a_4 = 1.$$

Otra manera de derivar la ecuación es de la siguiente forma: El menor número entero, dentro del cual los ciclos reproductivos de dos, tres y cuatro años son repetidos, es 12; es decir, 12 es el mínimo múltiple común denominador de dos, tres y cuatro. En un período de 12 años, cada individuo del grupo de dos años anidará seis veces, por lo que estos individuos, totalizando  $a_2x$ , desovarán  $6a_2x$  veces en 12 años. Así mismo los  $a_3x$  individuos del grupo de tres años desovarán  $4a_3x$  veces en 12 años, y los  $a_4x$  individuos del grupo de cuatro años anidarán  $3a_4x$  en un período de 12 años. Por lo que el número total de anidación en 12 años es  $6a_2x + 4a_3x + 3a_4x$ . Pero este número debe ser 12 veces el número de anidaciones en un año, o 12  $y$ . Por lo que se tiene la siguiente:

$$12 y = 6a_2x + 4a_3x + 3a_4x.$$

$$y = \frac{(6a_2 + 4a_3 + 3a_4)}{12} x.$$

$$o \quad x = \frac{12}{6a_2 + 4a_3 + 3a_4} y,$$

la misma fórmula que se obtuvo al principio. Esta se puede cambiar cada vez que se tenga un cambio significativo en los intervalos. Por ejemplo, si se encontrarán períodos de un año, la formula se desarrollaría de la siguiente forma:

$$x = \frac{12}{12a_1 + 6a_2 + 4a_3 + 3a_4} y.$$

donde  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$ , y  $a_4$  representan la fracción de los intervalos de uno, dos, tres y cuatro años respectivamente. En este caso,  $a_1 + a_2 + a_3 + a_4 = 1$ . Si se obtienen períodos de cinco y seis años, las fracciones correspondientes serían  $a_5$  y  $a_6$ , obteniendo la siguiente fórmula:

$$x = \frac{60}{60a_1 + 30a_2 + 20a_3 + 15a_4 + 12a_5 + 10a_6} y.$$

donde  $a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 = 1$ . Si  $a_1$ ,  $a_5$

y así son igual a cero, ésta se convierte en la primera ecuación que se derivó primero.

Asumiendo que la proporción de sexos es 1:1 (lo cual es probablemente erróneo), se puede multiplicar el resultado final de la fórmula por dos, dando un total de tortugas verdes maduras 126,818 en el Caribe occidental, durante la temporada de anidación de 1976. Sin embargo este cálculo es de poco uso puesto que el número de tortugas que anidó ese año es mucho mayor al de las cinco temporadas anteriores. Se puede obtener una mejor aproximación, calculando el promedio de emergencias en varias temporadas. El número de tortugas que arribaron a Tortuguero de 1971 a 1976 fluctúa de 5,723 como mínimo en 1974 a un máximo de 23,142 para 1976 (dentro de los 22 años que cubre el proyecto). Si se promedia estas seis temporadas, el tamaño de la población de tortugas sexualmente maduras es de 62,532.

A pesar de que se tiene esta estimación, aún quedan dos incógnitas sobre la población. Una es el tiempo que requieren para llegar a la madurez sexual y la otra es la longevidad reproductiva de la población. Debido a los pocos casos de historias de individuos silvestres, tanto tiempo de maduración como longevidad deben ser basados en cálculos con datos fragmentarios. Recientes estimaciones por oficiales de la "Cayman Turtle Industries, Inc." (por corresp.) sugieren que es más probable que el período de maduración sea de 10 a 12 años en lugar de los cuatro a seis años que se habían estimado anteriormente. Nada se sabe acerca del tiempo de vida de la tortuga verde o de la duración de su actividad reproductiva. Se ha tenido contacto con una individuo por un plazo de 19 años; otras dos han regresado después de 17 años y muchas otras con regresos de 10 años o más. Sin embargo, esto no da mucha información respecto al promedio de años que vive una tortuga, o si puede ser de 10 o 100 años después de su primera anidación.

Esto obviamente dificulta la estimación del número de tortugas subadultas en zonas de alimentación de las adultas, y en la estimación del número total de habitats en que los juveniles se desarrollan (figura 2). En las zonas de vegetación del Banco Miskito las tortugas llegan en gran número sólo cuando han alcanzado un peso de 100 libras o más. Debido a que se desconoce información sobre longevidad y maduración, no se puede determinar el número de juveniles y adolescentes que se necesitan para mantener la colonia adulta y sub-adulta del Banco Miskito.

La predación de tortugas con peso de más de 100 libras no parece ser muy grande; sin embargo, la explotación por humanos, particularmente en la población del Caribe, es alta. Durante los años recientes la industria tortuguera no ha proporcionado figuras, pero en 1976 aparentemente se mataron un

total de 10,000 tortugas hembras y machos en el Banco Miskito. Se habla de 4,000 animales anuales en Costa Rica hasta 1976 cuando la temporada tortuguera para el comercio internacional fue cerrada indefinitivamente. En Colombia y Mexico se estima una captura de 1,000 tortugas. Hasta 1976, la explotación de tortugas maduras y sub-adultas se calcula de 15,000 individuos anualmente. Este drenaje existía durante el período en que calculamos que la población sexualmente madura estaba dentro de los 62,532 individuos.

#### APLICACIONES DE LA INVESTIGACION Y METAS PARA EL FUTURO

Recientes avances se han realizado a favor de la conservación de la tortuga marina. Se han descubierto colonias de todas las especies con la excepción de una *Lepidochelys kempi*. Se han creado santuarios y se ha mejorado la regulación de la caza. En 1973 la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies en Peligro de Extinción creó un importante mecanismo para el control de importaciones y exportaciones y la resultante disminución en el mercado protegerá a las tortugas marinas en algunos sitios. A pesar de esto, la situación de la tortuga marina no es muy prometedora. Prácticamente todas las colonias reproductoras que se conocen corren algún tipo de peligro, y los factores que causan la disminución de las poblaciones son difíciles de controlar.

Las probabilidades de supervivencia de la colonia del Caribe occidental han fluctuado fuertemente durante los últimos 20 años (Carr, 1967, 1969, 1971). Durante los últimos dos años las cinco plantas empacadoras de tortugas (tres en Nicaragua y dos en Costa Rica) que exportaban tortuga marina han cerrados. Esto es ciertamente beneficioso para la colonia de Tortuguero, pero aún existen factores adversos. Uno de ellos es la existencia de una serie de incógnitas en la historia natural de la especie que dificultan el desarrollo de programas de control, manejo y protección. La preocupación principal del programa de Tortuguero ha sido el estudio básico del ciclo de vida de un grupo de animales biológicamente interesantes. En cuanto a la tortuga verde, se ha averiguado mucho respecto a su ciclo de vida, pero aún quedan muchos vacíos en ese sentido. Mucho se ha aprendido con el programa de marcado, pero éste tiene deficiencias, y no se puede hacer una apropiada estimación del tamaño de la población. Además, las recuperaciones de lugares distantes han revelado la ubicación de algunas áreas de alimentación pero no permiten definir las rutas de migración, y esto es indispensable para desarrollar una buena metodología para su protección. Hay urgencia de obtener información respecto a otras

fases de la ecología variable de las especies, en particular sobre tortugas en sus habitats de desarrollo y entre anidaciones, puesto que en este período es cuando son mas vulnerables a la explotación y captura accidental en redes que se tienden para otras especies.

Actualmente está prohibido matar a las tortugas en las playas de anidación en casi todo el mundo. Aunque las leyes no se aplican estrictamente, esto no es un factor en su supervivencia. Aún así, durante los intervalos entre anidaciones es muy común que las tortugas sean arponeadas en las áreas de reproducción. Aunque en Tortuguero la mayor parte de la colonia se mantiene dentro del área del Parque Nacional Tortuguero, la colonia aún es explotada por barcos arponeadores. Los barcos supuestamente deberían mantenerse lejos de la playa, pero en realidad se acercan demasiado y las interceptan, muchas veces mientras copulan. El gobierno necesita información sobre el comportamiento y los movimientos de tortugas de ambos sexos (hembras y machos) en el habitat ocupado entre cada anidación, para así desarrollar programas de control. Esto se necesita de cualquier sitio donde hay playas de anidación. Meylan (inf. sin publicar) corroboró que el habitat entre anidaciones es un área pequeña que no se extiende muy lejos de la playa de anidación. Una vez que se ha establecido esta área, debería considerarse parte intrínseca del área de reproducción y protegerse debidamente.

Aún cuando se toman estos cuidados, las tortugas jóvenes, las subadultas y aquellas entre anidaciones están amenazadas por intrusiones accidentales de los barcos de arrastre. Las tortugas marinas siempre han sido capturadas incidentalmente en redes, trampas y redes de rastreo.

Ultimamente, los aumentos en el precio del camarón en el mercado han forzado a los camaroneros a agrandar sus redes, al igual que extender el tiempo de cada arrastre, intervalo de tiempo en el cual cualquier tortuga puede ahogarse. Hasta hace pocos años esta captura incidental no se consideraba importante para la sobrevivencia de las tortugas marinas; sin embargo, ahora con la declinación drástica de las poblaciones de todas las especies del mundo, los camaroneros representan un factor totalmente destructivo para algunas especies. La industria camaronera tiene gran potencial y desgraciadamente no le gustan las regulaciones ni restricciones. El "National Marine Fisheries Service" está implementando un aparato (el cual está aún en prueba) que será instalado en la boca de las redes camaroneras, el cual permitirá la captura de camarón y la salida de objetos grandes, tales como las tortugas. Este artefacto aún está lejos de su perfeccionamiento y la única salida es implementar regulaciones tolerables por la industria.

Para desarrollar este tipo de restricciones se necesita mayor información sobre la ecología de las especies. En Tortuguero e Isla Ascensión se están llevando a cabo investigaciones sobre la tortuga verde, y éstas se deberían extender a otros géneros y otras áreas de anidación.

#### LITERATURA CITADA

- Ackerman, R. A.  
[M.S.] Diffusion and the gas exchange of sea turtle eggs. Tesis Doctoral, 1975, Univ. Florida, 124 pp.
- Ackerman, R. A., y H. D. Prange  
1972. Oxygen diffusion across a sea turtle (*Chelonia mydas*) egg shell. Comp. Biochem. Physiol., vol. 43A, pp. 905-909.
- Anónimo.  
1975. Atlas of pilot charts, Central American waters and Atlantic Ocean. Defense Mapping Agency, Hydrographic Center, Washington, D.C.
- Balazs, G. H.  
1976. Green turtle migrations in the Hawaiian Archipelago. Biol. Conserv., vol. 9, no. 2, pp. 125-140.
- Banks, E.  
1937. The breeding of the edible turtle (*Chelonia mydas*). Sarawak Mus. Jour., vol. 4, pp. 523-532.
- Bell, Rebecca, y James I. Richardson  
1978. An analysis of tag recoveries from loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) nesting on Little Cumberland Island, Georgia. Pp. 20-242 en Proceedings of the Florida and Interregional Conference on Sea Turtles held at Jensen Beach, Florida, July 24-25, 1976. Fla. Mar. Res. Publ. No. 33.
- Booth, J., y J. A. Peters  
1972. Behavioral studies on the green turtle (*Chelonia mydas*) in the sea. Anim. Behav., vol. 20, pp. 208-212.
- Bustard, H. R.  
1972. Australian sea turtles. London, Collins, 219 pp.

1974. Barrier reef sea turtle populations. Proc. 2nd Internatl. Coral Reef Symp. 1. Great Barrier Reef Committee, Brisbane, pp. 227-234.
1976. Turtles of coral reefs and coral islands. Biology and geology of coral reefs. Vol. III, Biology, 2. Academic Press, N.Y., pp. 343-368.
- Bustard, H. R., y Colin Limpus  
1970. First international recapture of an Australian tagged loggerhead turtle. *Herpetologica*, vol. 26, pp. 358-359.
- Bustard, H. R., y K. P. Tognetti  
1969. Green sea turtles: A discrete simulation of density-dependent population regulation. *Science*, vol. 163, pp. 939-941.
- Cadenat, J.  
1954. Notes sur les tortues de côtes de Sénégal. *Bull. Inst. Français D'Afrique Noire*, vol. 11, nos. 1-2, pp. 16-35.
- Carr, A. F.  
1954. The passing of the fleet. *AIBS Bull.*, vol. 4, no. 5, pp. 17-18.  
1956. *The windward road*. New York, Alfred A. Knopf, Inc., pp. xvi-258-vii.  
1964. Transoceanic migrations of the green turtle. *BioScience*, vol. 14, no. 8, pp. 49-52.  
1967. So excellent a fishe. *Natural History Press, Doubleday*, 248 pp., 45 láms.  
1969. Survival outlook of the Western Caribbean green turtle colony. *En Proceedings of the Working Meeting of Marine Turtle Specialists, IUCN, Suppl. Paper No. 20*, pp. 13-16.  
1971. Research and conservation problems in Costa Rica. *Proc. 2nd Working Meeting of Marine Turtle Specialists, IUCN Publ. New Ser., Suppl. Paper No. 31*, pp. 29-33.  
1972. The case for long-range, chemoreceptive piloting in *Chelonia*. *NASA Publ. SP-262*, pp. 469-483.  
1975. The Ascension Island green turtle colony. *Copeia*, vol. 1975, no. 3, pp. 547-555.
- Carr, A. F., y D. K. Caldwell  
1956. The ecology and migrations of sea turtles, I. Results of field work in Florida, 1955. *Amer. Mus. Novitates*, no. 1793, 23 pp., 4 figs.
- Carr, A. F., y M. H. Carr  
1970. Modulated reproductive periodicity in *Chelonia*. *Ecology*, vol. 51, no. 2, pp. 335-337.  
1972. Site fixity in the Caribbean green turtle. *Ibid.*, vol. 53, no. 3, pp. 425-429.
- Carr, A. F., y Leonard Giovannoli  
1957. The ecology and migrations of sea turtles, 2. Results of field work in Costa Rica, 1955. *Amer. Mus. Novitates*, no. 1835, 32 pp., 13 figs.
- Carr, A. F., y H. F. Hirth  
1962. The ecology and migrations of sea turtles, 5. Comparative features of isolated green turtle colonies. *Amer. Mus. Novitates*, no. 2091, 42 pp., 20 figs.
- Carr, A. F., H. F. Hirth, y Larry Ogren  
1966. The ecology and migrations of sea turtles, 6. The hawksbill turtle in the Caribbean Sea. *Amer. Mus. Novitates*, no. 2248, 29 pp., 20 figs.
- Carr, A. F., y A. R. Main  
1973. Report on an inquiry into ecological implications of a turtle farming project in Northern Australia. *Commonwealth of Australia, Union Offset Co., Pty., Limited, Canberra*, 41 pp.
- Carr, A. F., y Larry Ogren  
1959. The ecology and migrations of sea turtles, 3. *Demochelys* in Costa Rica. *Amer. Mus. Novitates*, no. 1958, 29 pp., 13 figs.  
1960. The ecology and migrations of sea turtles, 4. The green turtle in the Caribbean Sea. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 121, 48 pp., 26 figs.
- Carr, A. F., J. P. Ross, y Steven Carr  
1974. Interesting behavior of the green turtle (*Chelonia mydas*), at a mid-ocean island breeding ground. *Copeia*, vol. 1974, no. 3, pp. 703-706.
- Carr, A. F., y S. E. Stancyk  
1975. Observations on the ecology and survival outlook of the hawksbill turtle. *Biol. Conserv.*, vol. 8, pp. 161-172.
- Chapin, James P., y L. W. Wing  
1959. The wide-awake calendar, 1953-1958. *Auk*, vol. 76, pp. 153-158.

- Chavez, H.  
1968. Mercado y recaptura de individuos de tortuga lora *Lepidochelys kempi* (Garman). Inst. Nac. Inv. Biol. Pes., Mexico, vol. 19, 28 pp.
- Cornelius, Stephen E.  
1975. Marine turtle mortalities along the Pacific coast of Costa Rica. *Copeia*, vol. 1975, no. 1, pp. 186-187.  
1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*, vol. 8, no. 1, pp. 1-27.
- Deraniyagala, P. E. P.  
1939. The tetrapod reptiles of Ceylon. Colombo, pp. xxxii-412, 137 figs., 24 láms.
- Ehrenfeld, D. W.  
1968. The role of vision in the sea-finding orientation of the green turtle (*Chelonia mydas*), 2. Orientation mechanism and range of spectral sensitivity. *Anim. Behav.*, vol. 16, pp. 281-287, 4 figs.
- Ehrhart, Llewellyn M.  
[M.S.] Cold water stunning of marine turtles in Florida East Coast lagoons: Rescue measures, population characteristics and evidence of winter dormancy. (Manuscrito leído en Gainesville, Florida, conferencia de ASIH, 1977).  
1976. Studies of marine turtles at Kennedy Space Center. Report to NASA, Kennedy Space Center.  
1977. Threatened and endangered species of the Kennedy Space Center. Report to NASA, Kennedy Space Center.
- Felger, R. S., K. Clifton, y P. J. Regal  
1976. Winter dormancy in sea turtles: Independent discovery and exploitation in the Gulf of California by two local cultures. *Science*, vol. 191, pp. 283-285.
- Frazier, J.  
1971. Observations on sea turtles at Aldabra Atoll. *Phil. Trans. Roy. Soc., Lond. B.*, vol. 260, pp. 373-410.  
1974. Sea turtles in Seychelles. *Biol. Conserv.*, vol. 6, no. 1, pp. 71-73.
- Frick, Jane  
1976. Orientation and behavior of hatchling green turtles (*Chelonia mydas*) in the sea. *Anim. Behav.*, vol. 24, pp. 849-857.
- Garman, S.  
1880. On certain species of Chelonioidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, no. 8, pp. 4-8.  
1888. Reptiles and batrachians from the Caymans and the Bahamas. *Bull. Essex Inst.*, no. 20, pp. 1-13.
- Harrisson, Tom  
1951. The edible turtle (*Chelonia mydas*) in Borneo. 1. Breeding season. *Sarawak Mus. Jour.*, vol. 3, pp. 592-595.  
1954. The edible turtle (*Chelonia mydas*) in Borneo. 2. Copulation, *Ibid.*, vol. 6, pp. 126-128.  
1956. Tagging green turtles, 1951-1956. *Nature*, vol. 178, p. 1479.
- Hendrickson, J. R.  
1958. The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.), in Malaya and Sarawak. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 130, pp. 455-535, 15 figs., 10 láms.
- Hirth, H. F.  
1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.*, vol. 33, no. 2, pp. 82-112, 6 figs.  
1971. Synopsis of biological data on the green turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758. *FAO Fisheries Synopsis No. 85*, 71 pp.
- Hirth, H. F., y A. F. Carr  
1970. The green turtle in the Gulf of Aden and Seychelles Islands. *Verhand. Konin, Nederl. Acad. Wet. Natur.*, vol. 58, no. 5, 41 pp., 7 láms.
- Holdridge, L. R.  
1959. Mapa ecológica de Costa Rica, A.C. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Organización de Estados Americanos (O.E.A.) Proyecto 39-Programa de Cooperación Técnica, San Jose, Costa Rica.
- Hornell, James  
1927. The turtle fisheries of the Seychelles Islands. *H. M. Stationery Off.*, 55 pp.
- Hughes, G. R.  
1974. The sea turtles of South-East Africa. Vol. 1, Status, morphology and distri-

- butions. 144 pp., Vol. 2. The biology of the Tongaland loggerhead turtle *Caretta caretta* L. with comments on the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* L. and the green turtle *Chelonia mydas* L. in the study region. 96 pp.
1976. Irregular reproductive cycles in the Tongaland loggerhead sea turtle, *Caretta caretta* L. (Cryptodira: Cheloniidae). *Zoologica Africana*, vol. 11, no. 2, pp. 285-291.
- Hughes, G. R., A. J. Bass, y M. T. Mentis  
1967. Further studies on marine turtles in Tongaland, I. *Lammergeyer* no. 7.
- Ingle, R. M., y F. G. W. Smith  
1949. Sea turtles and the turtle industry of the West Indies, Florida and the Gulf of Mexico, with annotated bibliography. *En* Special Publication of the Marine Laboratory. Univ. Miami, 107 pp.
- Ireland, Leonard, Jane Frick, y David Wingate  
[En Prensa] Night-time orientation of the hatchling green turtle (*Chelonia mydas*) in the open ocean. *Proc. Symp. on Animal Migration, Navigation and Homing*, Tübingen, W. Germany, 1977.
- Jackson, D. C., y H. D. Prange  
1977. Respiratory responses to inspired CO<sub>2</sub> and low O<sub>2</sub> in the green turtle (*Chelonia mydas*). *Fed. Proc.*, vol. 36, no. 3, pp. 478.
- Kelso, Donald P.  
[M.S.] A contribution to the ecology of a tropical estuary. Tesis de Maestría, Univ. Florida, 121 pp.
- Lewis, C. B.  
1940. The Cayman Islands and marine turtles. *Bull. Inst. Jamaica*, no. 2 (anexo, pp. 56-65).
- Loveridge, A., and E. Williams  
1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder *Cryptodira*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 155, no. 6, pp. 163-577, figs. 1-62, láms. 1-18.
- Moorhouse, F. W.  
1933. Notes on the green turtle (*Chelonia mydas*). *Rep. Great Barrier Reef. Comm.*, vol. 4, pp. 1-22.
- Mortimer, J. A.  
[M.S.] Observations on the feeding ecology of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Western Caribbean. Tesis de Maestría, 1976. University of Florida, 100 pp.
- Mrosovsky, Nicholas  
[En Prensa] Orientation of sea turtles. *Proc. Symp. in Animal Migration, Navigation and Homing*, Tübingen, W. Germany, 1977.
- Mrosovsky, N., y S. J. Shettleworth  
1968. Wavelength preferences and brightness cues in the water-finding behaviour of sea turtles. *Behaviour*, vol. 32, no. 4, 46 pp.
- Nietschmann, B.  
1972. Hunting and fishing focus among the Miskito Indians, Eastern Nicaragua. *Human Ecology*, vol. 1, no. 1., pp. 41-67.
- Parsons, J. J.  
1962. The green turtle and man. Univ. Florida Press, 126 pp., con ilustraciones.
- Prange, H. D.  
1976. Energetics of swimming of a sea turtle. *Jour. Exp. Biol.*, vol. 64, pp. 1-12.
- Prange, H. D., y R. A. Ackerman  
1974. Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of green turtle (*Chelonia mydas*) eggs and hatchlings. *Copeia*, vol. 1974, no. 3. pp. 758-763.
- Prange, H. D., y D. C. Jackson  
1976. Ventilation, gas exchange and metabolic scaling of a sea turtle. *Respir. Physiol.*, vol. 27, pp. 369-377.
- Pritchard, P. C. H.  
1971. The leatherback or leathery turtle, *Dermochelys coriacea*. *IUCN Monogr.* no. 1, 39 pp.  
1973. International migrations of South American sea turtles (Cheloniidae and Dermochelidae). *Anim. Behav.*, vol. 21, pp. 18-27.  
1976. Post-nesting movements of marine turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia*, no. 4, pp. 749-754.
- Rebel, T. P. (Ed.)  
1974. Sea turtles and the turtle industry of the West Indies, Florida, and the Gulf of Mexico. Univ. Miami Press, 250 pp.

- Richard, J. D., y D. A. Hughes  
 1972. Some observations on sea turtle nesting activity in Costa Rica. *Marine Biology*, vol. 16, pp. 297-309.
- Schmidt, J.  
 1916. Marking experiments with turtles in the Danish West Indies. *Medel. Komm. Havund. Ser. Fish.*, vol. 5, pp. 1-26, 11 figs.
- Schulz, J. P.  
 1975. Sea turtles nesting in Surinam. *Zoologische Verhandelingen, uitgegeven door het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden*, no. 143, 144 pp., 28 láms.
- Servan, Jean  
 1975. *Ecologie de la tortue verte a l'ile Europa (Canal de Mozambique)*. Thèse doct. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris. VI, 68 pp.
- Thomson, A. L.  
 1964. *A new dictionary of birds*. New York, McGraw-Hill Book Co., 928 pp.
- Villiers, A.  
 1958. *Tortues et crocodiles de l'Afrique Noire Française. Initiations Africaines (Institut. Français d'Afrique Noire)*, no. 15, 354 pp., 290 figs.
- Vladykov, Vadim D., y John R. Greely  
 1963. Order Acipenseroidei. *In Fishes of the Western North Atlantic. Mem. Sears Foundation of Marine Research*, vol. 1, parte 3, pp. 24-60.
- Worth, D. F., y J. B. Smith  
 1976. Marine turtle nesting on Hutchinson Island, Florida, in 1973. *Fla. Mar. Res. Publ. No. 18*, 17 pp.

**TABLA 1**  
Recuperaciones de Marcas de las Tortugas de Tortuguero Hasta Julio, 1977\*

Belize	1
Colombia	45
Cuba	15
Florida	1
Honduras	8
Jamaica	1
Martinique	1
Mexico	26
Nicaragua	957
Panama	28
Puerto Rico	1
San Andres	1
Venezuela	25
	<u>1110</u>

**TABLA 2**  
Frecuencias de Intervalos de Remigración de la Tortuga Verde En Tortuguero, Costa Rica, Período 1958-1976

Intervalo en Años	Frecuencia
1	6
2	315
3	748
4	270
5	57
6	59
7	24
8	18
9	14
10	6
11	1
12	3
13	1
17	1

\*No hubo recuperación de marcas en la playa de anidación.

**TABLA 3**  
Velocidad de Viaje de 17 Tortugas Verdes Marcadas en Tortuguero, Costa Rica, las Cuales Presuntamente Fueron Retomadas Inmediatamente Después de Llegar a la Localidad de Su Recuperación.

Marca Núm.	Fecha de Última Observación Anidando	Fecha de Recaptura	Lugar de Recaptura	Mín. Distancia Recorrida (km)	Máx. Tiempo Transcurrido (días)	Mín. Vel. Prom. de Viaje km/día
<b>SUR</b>						
1074	18 Aug. 59	23 Sep. 59	Cartagena, Colombia	837	36	23.3
6686	19 Sep. 70	13 Nov. 70	Guajira, Colombia	1259	56	22.5
909	8 Jul. 59	10 Aug. 59	Punta Canoas, Colombia	847	33	25.7
1261	13 Jul. 60	16 Jul. 60	Limon, Costa Rica	74	3	24.7
213	25 Aug. 55	3 Sep. 55	Colon, Panama	404	9	44.9
615	6 Sep. 57	27 Sep. 57	Colon, Panama	402	21	19.1
8489	3 Aug. 72	18 Aug. 72	Colon, Panama	404	15	26.9
9036	10 Sep. 72	12 Dec. 72	Cajoro, Venezuela	1432	93	15.4
<b>NORTE</b>						
8628	12 Aug. 72	16 Sep. 72	Utila, Honduras	919	35	26.3
11695	14 Aug. 75	28 Sep. 75	Isla Mujeres, Mexico	1270	45	28.2
10239	4 Sep. 74	15 Sep. 74	Awastara, Nicaragua	399	11	36.3
8360	5 Sep. 75	10 Sep. 75	Miskito Cays, Nicaragua	414	5	82.8
11757	30 Aug. 75	15 Sep. 75	Miskito Cays, Nicaragua	414	16	25.9
9137	18 Jul. 73	26 Jul. 73	Tasbapauni, Nicaragua	227	8	28.4
9876	3 Sep. 73	6 Sep. 73	Wanklwa, Nicaragua	270	3	90.0
H244	27 Aug. 72	5 Sep. 72	Wawa Bar, Nicaragua	360	9	40.0
9384	7 Sep. 73	25 Nov. 73	Aroyo, Puerto Rico	2008	79	25.4

TABLA 4  
Mínimas Velocidades de Viaje Reportadas para la *Chelonia* y Otros Géneros de Tortugas Marinas.

Especies	Intervalo (días)	Distancia Aproximada (km)	Mínima Velocidad Promedio (km/día)	Referencia	
<i>Caretta caretta</i>	11	442	40.2	Bell and Richardson (in press)	
	63	1770	28.1	Bustard and Limpus, 1970	
	91	2655	29.2	Hughes et al., 1967	
	66	2640	40	Hughes, 1974	
	76	2640	34.7	Hughes, 1974	
	82	2400	29.3	Hughes, 1974	
<i>Chelonia mydas</i>	31	713	23	Balazs, 1976	
	73 ± 15	3085	53-35	Carr, 1975	
	81 ± 22	2661	33-26	Carr, 1975	
	83	2201	27	Carr, 1975	
	68	2302	34	Carr, 1975	
	(2 individuos)	85	1915	22.5	Hirth and Carr, 1970
	48	1200	25	Hughes, 1974	
	29	1010	34.8	Pritchard, 1973	
	41	1250	30.5	Pritchard, 1973	
	37	1070	29.0	Pritchard, 1973	
	32	2100	66	Schulz, 1975	
	—	—	53	Schulz, 1975	
	—	—	53	Schulz, 1975	
	43	2000	46.5	Schulz, 1975	
<i>Lepidochelys kempi</i>	32	945	29.5	Chavez, 1968	
	32	769	24	Chavez, 1968	
<i>Lepidochelys olivacea</i>	12	440	36.7	Pritchard, 1973	
	32	910	28.4	Pritchard, 1973	
	23	1900	82.6	Schulz, 1975	
	12	650	54.2	Schulz, 1975	
	16	450	28.1	Schulz, 1975	

TABLA 5  
Crónica de Anidación de Dos Tortugas Verdes Registradas en Tortuguero en 1976 Dentro de la Temporada de Anidación

Marca Núm.	Fecha	Localidad
H 463	11 Jul. 76	Milla 4 6/8
	23 Jul. 76	Milla 3 5/8
	5 Aug. 76	Milla 4 5/8
	17 Aug. 76	Milla 4 5/8
	28 Aug. 76	Milla 7/8
	8 Sep. 76	Milla 1 7/8
9297	14 Jul. 76	Milla 2/8
	28 Jul. 76	Milla 1
	9 Aug. 76	Milla 3 4/8
	20 Aug. 76	Milla 2 5/8
	31 Aug. 76	Milla 1 5/8
	11 Sep. 76	Milla 3/8

TABLA 6  
Crónica de Anidación y Remigración de Cuatro Tortugas Verdes

Marca Núm.	Fecha	Localidad	Marca Núm.	Fecha	Localidad		
2904	19 Aug. 63	Milla 4/8	3639	3 Aug. 65	Milla 7/8		
	19 Jul. 65	Milla 1 1/8		14 Aug. 65	Milla 2 3/8		
	10 Aug. 67	Milla 1 6/8		2 Aug. 69	Milla 6/8		
	23 Aug. 67	Milla 3 4/8		7 Aug. 71	Milla 3 3/8		
	20 Sep. 67	Milla 5/8		31 Aug. 71	Milla 1 1/8		
	18 Jul. 72	Milla 1		4 Aug. 73	Milla 4/8		
	1 Aug. 72	Milla 2 5/8		25 Aug. 73	Milla 3 2/8		
	16 Aug. 72	Milla 7/8		20 Aug. 76	Milla 6/8		
	8 Jul. 76	Milla 1 1/8					
	20 Jul. 76	Milla 3 4/8					
	31 Aug. 76	Milla 3 3/8					
	3438	23 Jul. 65		Milla 2 2/8	5806	24 Jul. 69	Milla 4 5/8
		15 Aug. 68		Milla 1 5/8		3 Aug. 69	Milla 4
14 Jul. 71		Milla 1 3/8	25 Jul. 71	Milla 3 4/8			
8 Aug. 71		Milla 1	6 Aug. 71	Milla 4 7/8			
1 Sep. 71		Milla 7/8	26 Aug. 71	Milla 4 4/8			
11 Jul. 74		Milla 1 7/8	18 Jul. 74	Milla 3 5/8			
24 Jul. 74		Milla 2 1/8	31 Jul. 74	Milla 4 7/8			
6 Aug. 74		Milla 1/8	21 Aug. 74	Milla 4 5/8			
28 Aug. 74		Milla 7/8	2 Aug. 77	Milla 4 6/8			
7 Sep. 74		Milla 1	13 Aug. 77	Milla 4 4/8			
25 Jul. 77		Milla 3/8	23 Aug. 77	Milla 4 6/8			
5 Aug. 77		Milla 1 2/8	2 Sep. 77	Milla 4 4/8			
15 Aug. 77		Milla 1 1/8	13 Sep. 77	Milla 4 5/8			
26 Aug. 77		Milla 1 2/8					
6 Sep. 77		Milla 2 4/8					

TABLA 7  
Frecuencia de Intervalos y Modulación en Remigraciones Múltiples de Tortuga Verde en Tortuguero,  
Costa Rica, 1958-1976\*

Número de Retornos	Intervalo de Series Sin Inflexión		Intervalo de Series Probablemente Sin Inflexión		Intervalo de Series Con Inflexión		Intervalo de Series Probablemente Con Inflexión		
	Intervalo	Frec.	Intervalo	Frec.	Intervalo	Frec.	Intervalo	Frec.	
DOS	2-2	25	4-2	6	3-2	17	5-2	2	
	3-3	48	6-3	4	2-3	17	7-2	2	
	4-4	2	9-3	2	4-3	11	7-3	4	
	6-6	1	12-3	1	3-4	8	8-3	1	
			2-4	1	2-1	2	10-3	1	
			2-6	1	3-1	1	6-4	1	
			3-6	2			2-5	2	
			3-9	2			4-5	1	
			3-12	1			6-5	1	
							2-7	1	
							3-7	1	
	TRES	2-2-2	5	4-2-2	2	2-1-2	1		
		3-3-3	5	6-3-3	2	3-2-2	3		
					3-3-2	1			
					2-3-2	4			
					3-4-2	1			
					5-2-2	1			
					8-3-2	1			
					3-4-3	1			
					3-2-3	2			
					4-3-3	1			
					9-2-3	1			
					6-2-3	1			
					4-3-4	2			
					3-2-4	1			
					2-3-4	1			
				2-3-6	1				
				2-2-3	4				
CUATRO					4-2-2-3	1			
					3-3-2-3	1			
					2-2-5-4	1			

\*La serie de intervalos 4-2, 2-4 y 4-2-2 se incluyen en la columna titulada "Probablemente modulada" debido a la superioridad en la frecuencia de recuperaciones de dos años sobre cuatro años, ya que cualquier retorno de cuatro años puede ser de individuos que no se vieron en los dos años.

TABLA 8  
Frecuencia de Intervalos y Modulación de Remigraciones de Tortugas Verdes en Tortuguero, Costa Rica, Durante 1976

Número de Retornos	Intervalos (años)	Frecuencia	Número de Retornos	Intervalos (años)	Frecuencia
UNO	1	1	DOS	3-1	1
	2	29		2-2	8
	3	126		3-2	6
	4	98		3-3	11
	5	8		2-3	6
	6	3		4-3	5
	8	1		6-3	1
	9	1		8-3	1
	12	1		9-3	1
	17	1		4-4	1
TRES	2-3-2	3	2-4	1	
	8-3-2	1	3-4	7	
	3-3-3	2	4-5	1	
	2-2-3	4	10-5	1	
	3-2-3	1	6-6	1	
	9-2-3	1	3-9	1	
	2-3-4	1	CUATRO	4-2-2-3	1
	2-3-6	1		2-2-5-4	1

TABLA 9  
Registro de Remigraciones de Tortugas Marcadas en Tortuguero, Costa Rica, Durante Once Temporadas, 1962-1972\*

Año	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	Años Total 1962-72	Años Total 1967-72
Núm. Marcadas													
Milla 0-5	315	533	349	415	365	311	216	700	376	672	1411	5663	3686
Núm. Remigrantes													
Que Regresaron 2, 3 y 4 Años Después	37	45	53	61	31	87	41	207	83	84	234	963	736
Porcentaje Remigrantes													
Que Regresaron 2, 3 y 4 Años Después	12	8	15	15	9	28	19	30	22	13	12	17	20
Porcentaje Remigrantes													
Que Regresaron a los 2 Años	24 (1964)	31 (1965)	8 (1966)	31 (1967)	16 (1968)	39 (1969)	10 (1970)	27 (1971)	29 (1972)	32 (1973)	11 (1974)		
Porcentaje Remigrantes													
Que Regresaron a los 3 Años	70 (1965)	42 (1966)	83 (1967)	30 (1968)	68 (1969)	37 (1970)	56 (1971)	63 (1972)	59 (1973)	56 (1974)	47 (1975)		
Porcentaje Remigrantes													
Que Regresaron a los 4 Años	5 (1966)	27 (1967)	9 (1968)	39 (1969)	16 (1970)	24 (1971)	34 (1972)	10 (1973)	12 (1974)	12 (1975)	42 (1976)		

\*Emergencias después de 1972 no se incluyeron debido a la disminución en la probabilidad de completar los tres principales ciclos. De 963 tortugas que remigraron 2, 3, y 4 años después de haber sido marcadas, 27% regresaron después de 2 años, 59% después de 3 años, y el 14% después de 4 años. Al final de la tabla se muestra el total de seis años debido a que el sistema de patrullaje se mejoró en 1967.

TABLA 10  
Cambios Anuales en la Composición y el Tamaño Total Estimado de la Población de Tortuga Verde en Tortuguero.

Año	Número de Tortugas Registradas, Milla 0-4		Remigrantes y Reclutas		Número	Núm. Total de Tortugas Anidadoras en Milla 0-21	Núm. Total de Tortugas en el Caribe O.
	Remigrantes	Reclutas	Reclutas				
1971	150	725	875		1283	8446	46,284
1972	183	1416	1599		2553	15,426	84,534
1973	133	836	969		1523	9351	51,243
1974	103	489	593		791	5723	31,362
1975	147	514	661		1064	6378	34,951
1976	462	1936	2398		3567	23,142	126,818
Totals	1178	5916	7095		—		$\bar{x} = 62,532$

**TABLA 11**  
Distribución de Nidos de la Milla 0  
a la 21 en la Playa Tortuguero.  
Durante Siete Temporadas, 1971-1976\*

Milla	Total	% del Total de 22 Millas
0	77	2.3
1	73	2.2
2	67	2.0
3	81	2.5
4	174	5.3
5	250	7.6
6	293	8.9
7	283	8.6
8	280	8.5
9	301	9.1
10	248	7.5
11-14	841	25.5
15-17	245	7.4
18-21	86	2.6
	<u>3299</u>	

\*Millas 18-21 se extrapolaron de 1976. Milla 0 indica el intervalo 0-1.

**TABLA 12**  
Distribución de Anidación de la Milla 0 a la 10 en la Playa  
Tortuguero Determinada por 60 Patrullajes  
Durante 1971-1976\*

Milla	Total	% del Total de 11 Millas
0	432	4.08
1	402	3.80
2	333	3.15
3	399	3.77
4	861	8.14
5	1176	11.12
6	1401	13.25
7	1422	13.44
8	1324	12.52
9	1591	15.04
10	1235	11.68
	<u>10576</u>	

\*Milla 0 indica el intervalo 0-1.

**TABLA 13**  
Método de Asimilación de los Datos de las Millas 11 y 22  
para Derivar el Porcentaje de Anidaciones Totales en  
Tortuguero que Ocurren de la Milla 0 a la 4.\*

Milla	Distribución de Anidación Basada en el Área de las 11 Millas	x 64.5% Basada en la Distribución del Área de las 22 Millas
0	.0408	2.63
1	.0380	2.45
2	.0315	2.03
3	.0377	2.43
4	.0814	5.25
5	.1112	7.17
6	.1325	8.55
7	.1344	8.67
8	.1252	8.08
9	.1504	9.70
10	.1168	7.53
11-14		25.5
15-17		7.4
18-21		2.6
		<u>99.99%</u>

\*Milla 0 indica el intervalo 0-1.

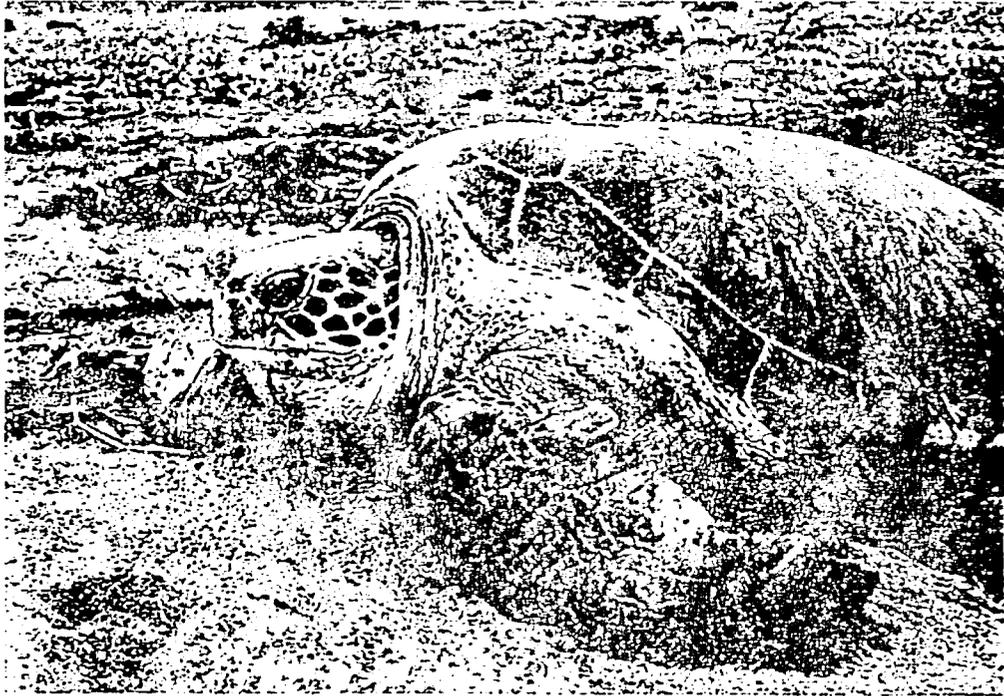
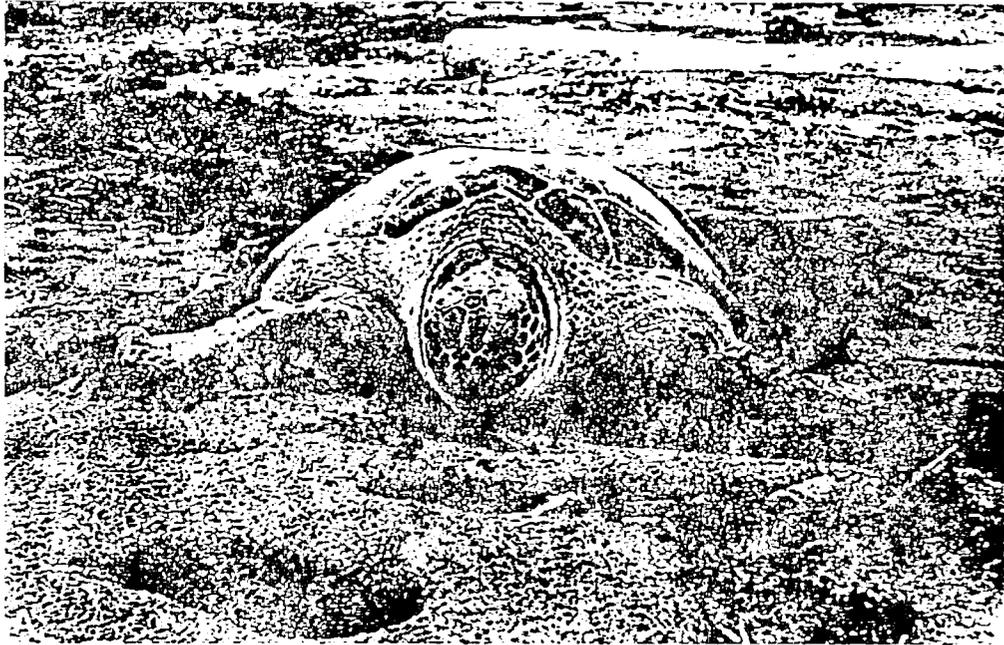


FIG. 1. Dos vistas de la tortuga verde en la playa Tortuguero. A) Vista frontal, mostrndo la silueta inferior y el arco de la nuca.  
B) Vista lateral.

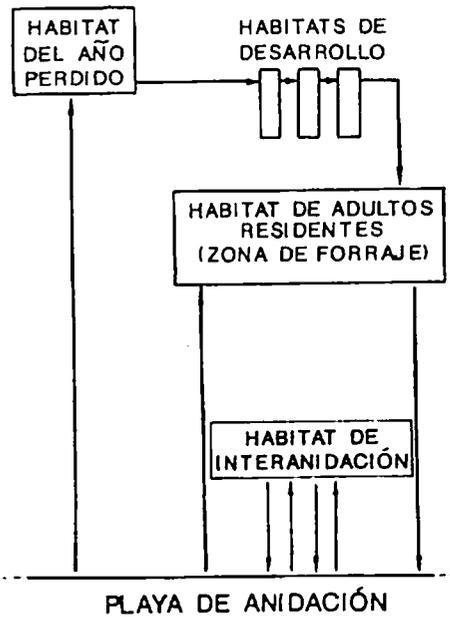


FIG.2. Cambios estacionales y ontogenéticos en la geografía ecológica y en el hábitat de la *Chelonia*. El "año perdido" comprende entre los 7 y 14 meses, tiempo que pasan en un hábitat pelágico, probablemente en algas flotantes. El estado juvenil lo pasan en estuarios o sistemas de arrecifes, entrando y saliendo de estos. Cuando llegan a estado adulto permanecen en lugares protegidos con aguas templadas y no muy profundas donde existe una buena fotosíntesis que permite el crecimiento de vegetación de la que éstas se alimentan. No se conoce bien el lugar que habitan en el periodo entre anidaciones durante la temporada de reproducción.

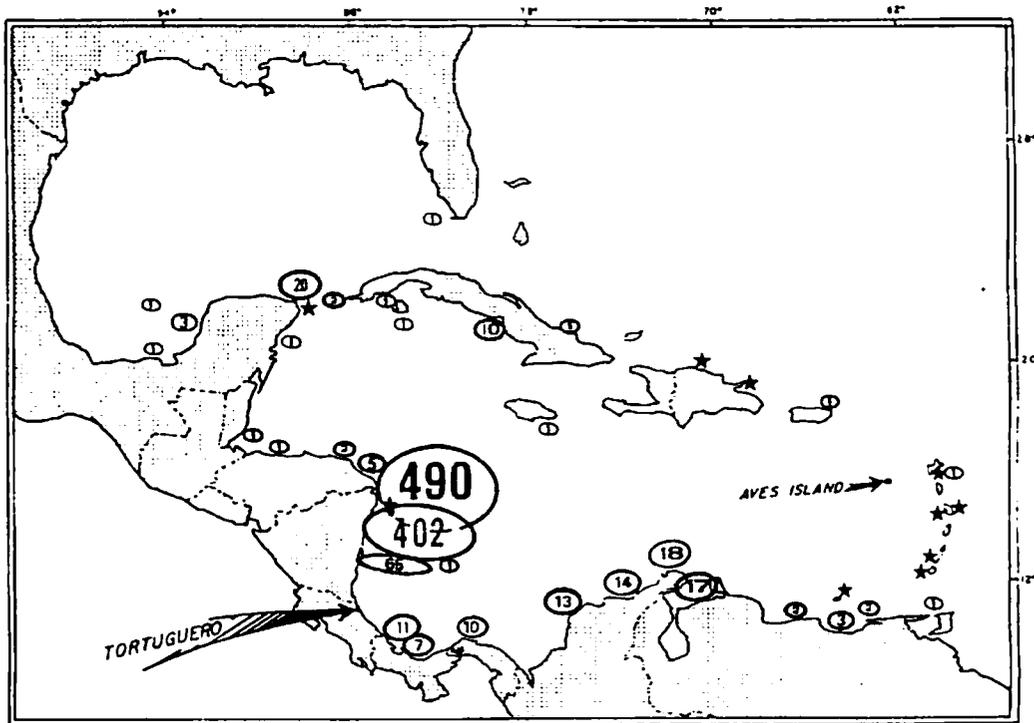


FIG. 3. Recuperaciones internacionales de marcas de tortugas que fueron marcadas durante su anidación en Tortuguero, Costa Rica (1956-1976). Ninguna de éstas ocurrió en la costa. Así mismo, ninguna de estas tortugas ha sido registrada anidando en alguna otra playa. Las estrellas representan recuperaciones de marcas de tortugas que fueron marcadas en Isla de Aves mientras anidaban, 1971-1976.

FIG. 4. Metodología de marcado utilizada en Tortiguero. (A) La marca es aplicada donde cada brazada produce poco contacto con el cuerpo o carapacho, pero bastante lejos de la aleta para reducir movimiento que erosione el hueco de la placa. (B) Cuando aplicada, la marca sobresale de la orilla de la aleta para permitir aumento en el grosor de la aleta con crecimiento.



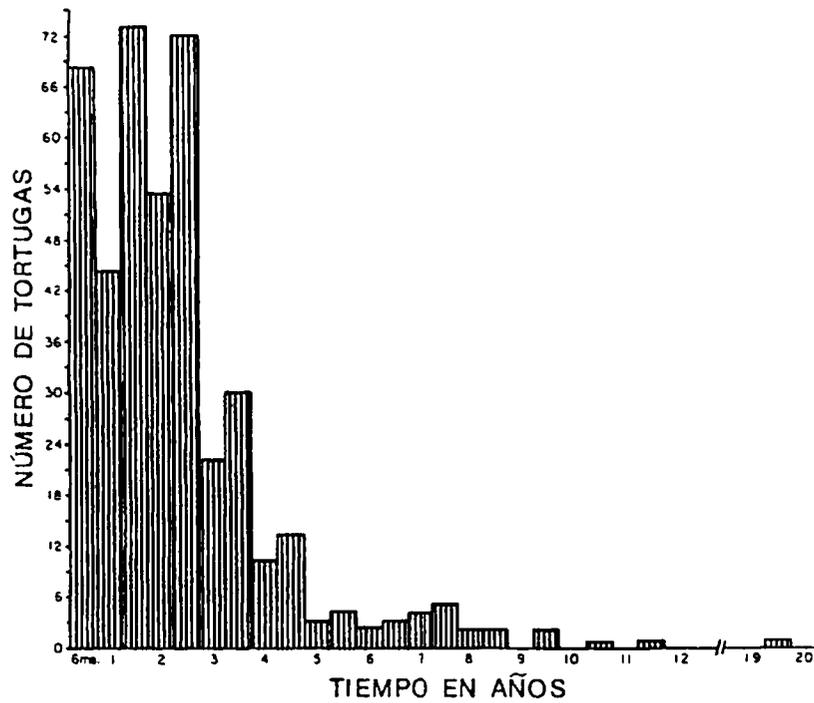


FIG. 5. Tiempo transcurrido entre las recuperaciones terminales de tortugas marcadas en el Banco Miskito y sus últimas anidaciones observadas en Tortuguero, 1955-1976.

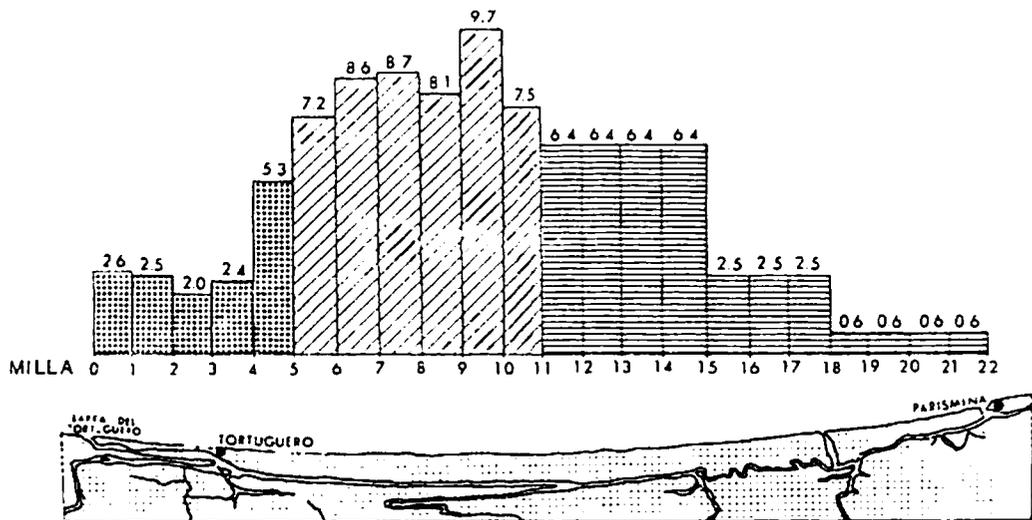


FIG. 6. Distribución de nidos, por porcentaje, registrada en tramos de una milla en la playa Tortuguero, 1971-1976. Columnas 1-5 muestran las cinco millas de la playa de marcado. Columnas 6-11 muestran las millas estudiadas solo por 60 patrullajes diurnos. Columnas 12-22 muestran los resultados de siete patrullajes de la playa entera, agrupados en secciones de tres y cuatro millas porque la parte sur de la playa no ha sido marcado correctamente.

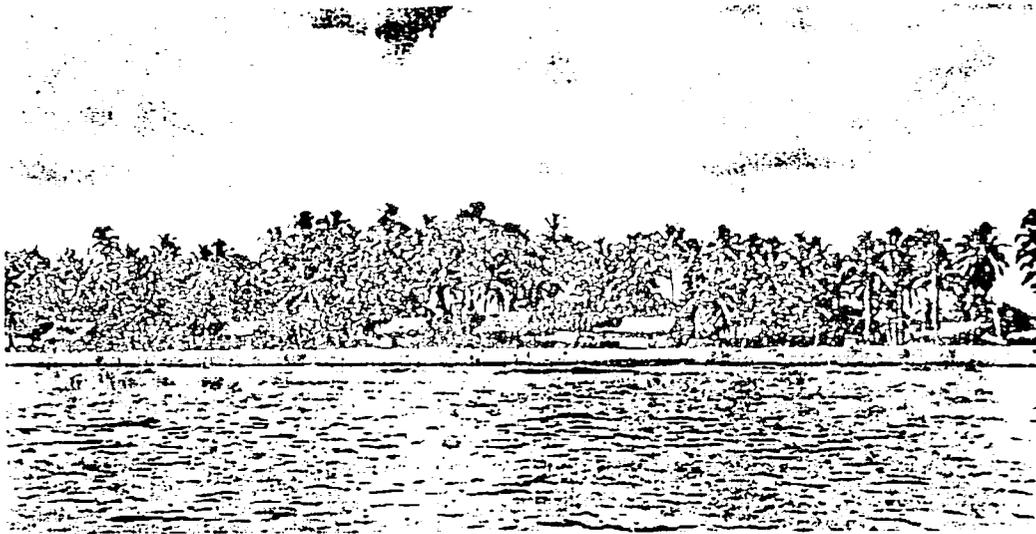


FIG. 7. El pueblo Tortuguero, casi visto en su totalidad en esta foto, es el único establecimiento urbano en la playa de anidación en el tramo de las 22 millas. El mostrado tramo es casi 1/2 km y casi todo el caserío se ve en la foto.



FIG. 8. Vista aérea, 20 millas de la punta norte a lo largo de la playa Tortuguero.



FIG. 9. Cerro Tortuguero visto a 1 km de la playa.



FIG. 10. Tipo de vegetación encontrada entre las Millas 4 y 5 de la playa Tortuguero. Area con la mayor frecuencia de anidación dentro de las 5 millas investigadas.



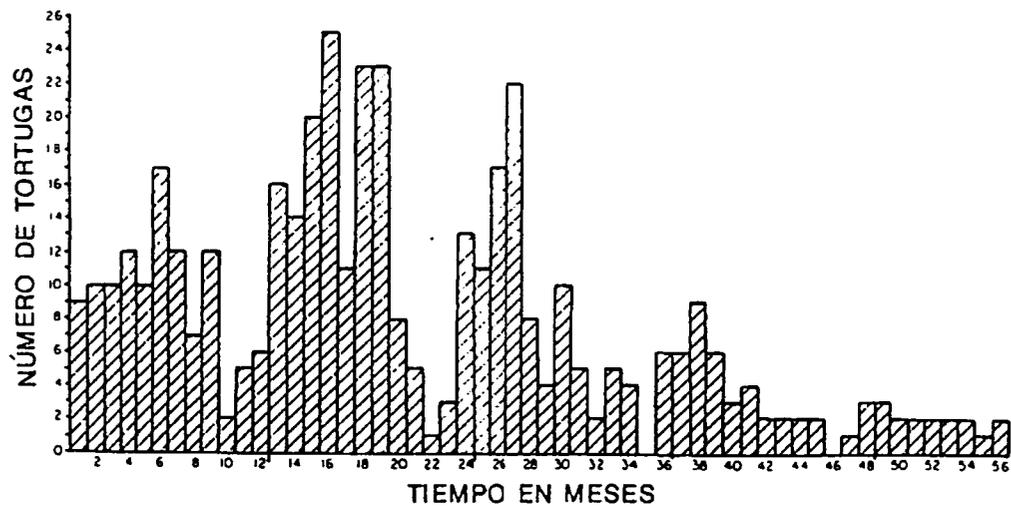


FIG. 12. Tiempo, en meses, transcurrido entre las recuperaciones terminales de tortugas marcadas en el Banco Miskito, Nicaragua, y su última observación anidando en Tortuguero, 1955-1976.

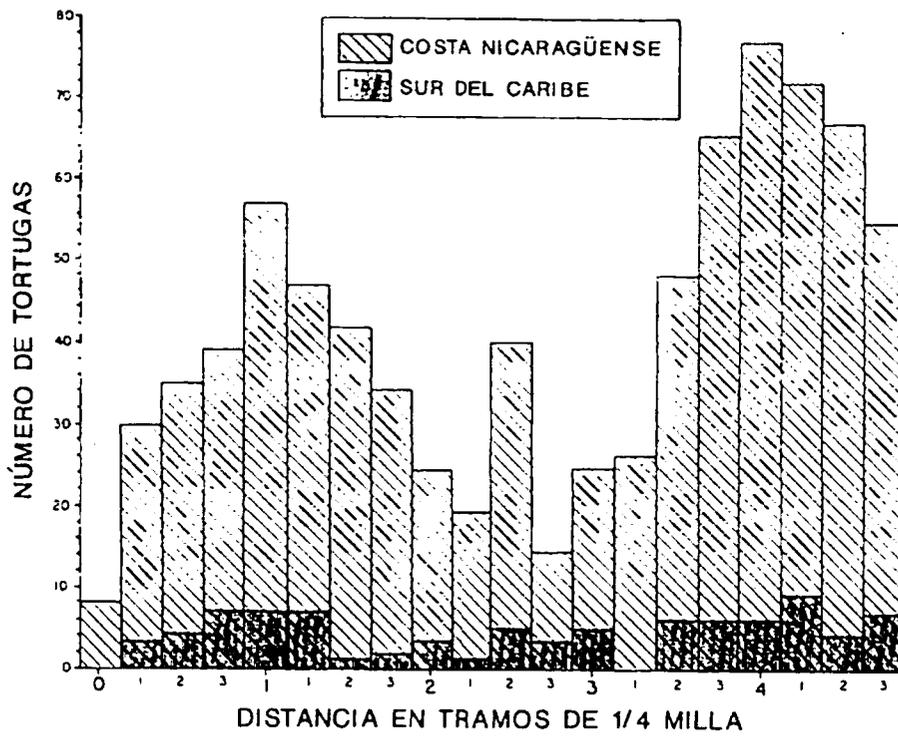


FIG. 13. Comparación de tortugas observadas por última ocasión en Nicaragua y el sur del Caribe, en relación a la localidad de su primera emergencia en la playa de anidación Tortuguero, 1955-1976.

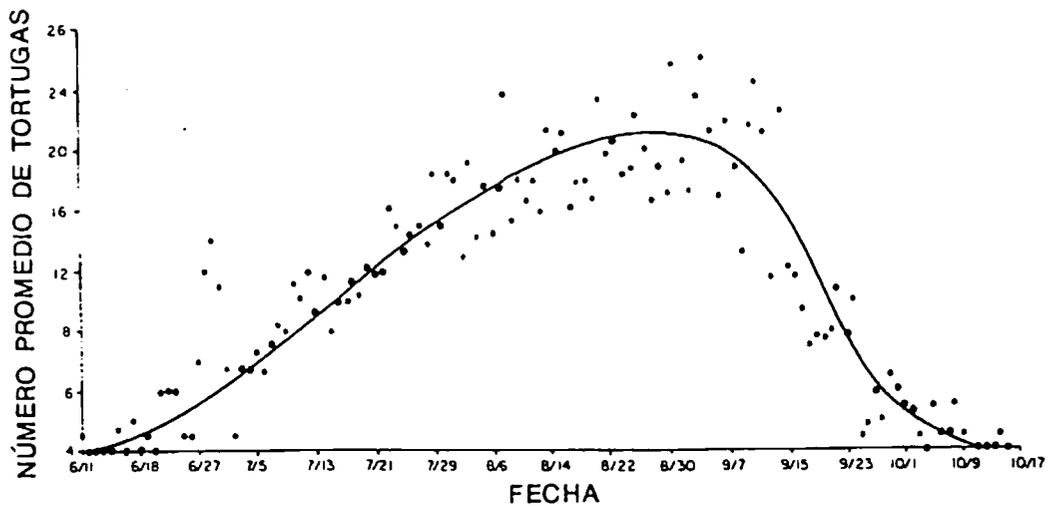


FIG. 14. Distribución estacional de arribadas de tortugas a Tortuguero, Costa Rica, como lo muestran los promedios de individuos marcados diariamente.

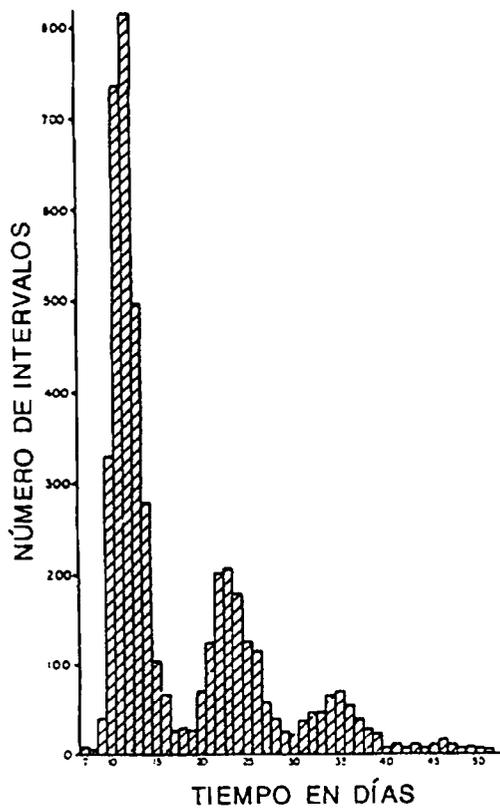


FIG. 15. Intervalos entre anidaciones observadas de tortuga verde en la playa Tortuguero, 1955-1976. Los intervalos de seis días o menores fueron descartados, debido a que se consideraron como posibles fracasos en la anidación.



FIG. 16. "Medias lunas" en Playa Tortuguero. (A) el arco no pronunciado y (B) el arco con cambio drástico de dirección. Se desconoce por qué la diferencia, pero muestra claramente un proceso discriminario diferente.

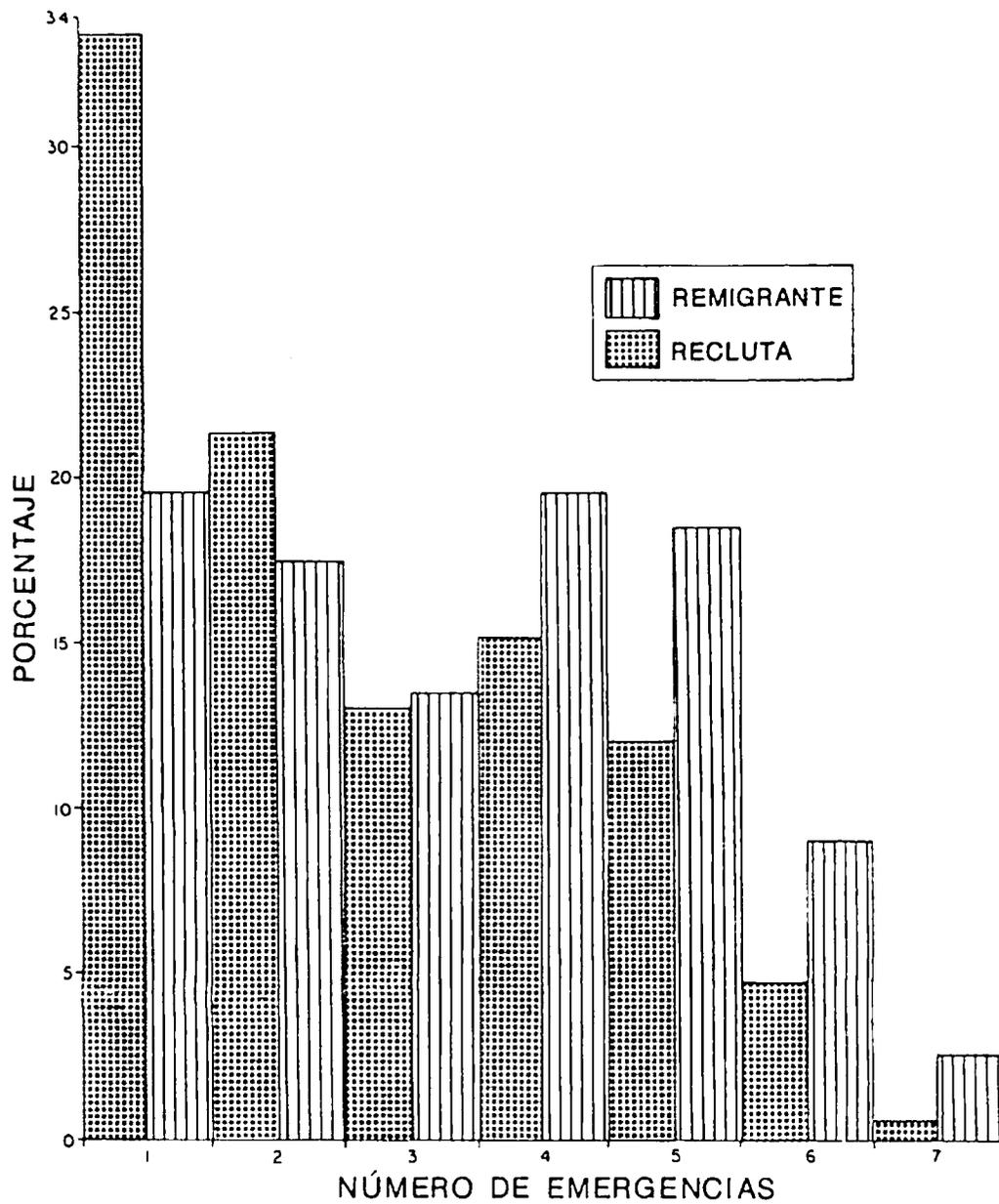


FIG. 17. Comparación del porcentaje de tortugas reclutas y remigrantes con respecto al número de emergencias por temporada. Reclutas son tortugas registradas por primera vez sin ninguna marca. Remigrantes son aquellas tortugas marcadas anteriormente en años pasados. La muestra abarca solo aquellas tortugas encontradas dentro de las primeras 4 millas del área de estudio en el mes de julio durante 1971-1976.

