

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



Maestría en Ciencias en Ecología Marina

**Ecología poblacional de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en
dos zonas de alimentación de la península de Baja California,
México**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

José Adán Avilés Chávez

Ensenada, Baja California, México
2018

Tesis defendida por
José Adán Avilés Chávez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Codirectora de tesis

Dr. Volker Koch
Codirector de tesis

Dr. Oscar Sosa Nishisaki

Dra. Mónica Hernández Rodríguez



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

José Adán Avilés Chávez © 2018

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **José Adán Avilés Chávez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Ecología poblacional de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en dos zonas de alimentación de la península de Baja California, México

Resumen aprobado por:

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Codirectora de tesis

Dr. Volker Koch
Codirector de tesis

En las costas de la península de Baja California se ubican Bahía de los Ángeles (BLA) y Laguna Ojo de Liebre (LOL), dos de las principales zonas de alimentación de la tortuga verde (*Chelonia mydas*). Por lo tanto, esta región es considerada clave en la conservación de la especie. Se analizaron datos proporcionados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y el Grupo Tortuguero de las Californias A. C. con el objetivo de caracterizar la ecología poblacional de *C. mydas* en estas zonas de alimentación. Se realizaron monitoreos en BLA (1995-2005/2009-2014) y LOL (2001-2016), donde se capturaron, midieron y marcaron tortugas verdes con redes de enmalle. En los dos sitios de monitoreo, un total de 7020 h de red en agua condujeron a la captura de 2175 tortugas de las cuales 253 fueron recapturadas. La longitud recta del caparazón de las tortugas varió de 37.2-110.9 cm, y en ambos sitios la distribución de tallas fue dominada por tortugas inmaduras. Las tortugas fueron significativamente más pequeñas en LOL (media= 65.60) con respecto a las de BLA (media= 73.54). En ambas zonas de alimentación la razón de sexos (M:H) se encontró fuertemente sesgada hacia las hembras (1:3). La tasa de crecimiento anual describió un comportamiento no-monótono en ambas áreas y fue significativamente mayor en LOL (media= 3.27) en comparación con BLA (media= 2.23). La mayoría de las tortugas capturadas (90%) presentaron un índice de condición corporal > 1.20 , que aunado a la ausencia de tumores atribuidos a fibropapilomatosis sugiere que las tortugas en estas áreas se encuentran en buen estado de salud. Este índice no fue diferente entre áreas, y estacionalmente se encontró que en LOL es significativamente menor durante el invierno (media= 1.33). Cabe mencionar que no se realizó el análisis estacional en BLA debido a la falta de datos. El promedio anual de la captura por unidad de esfuerzo (definida como 100 m de red en agua por un periodo de 12 h) fue mayor en BLA (media= 3.08) en contraste con LOL (media= 2.27). Para estimar los parámetros de supervivencia aparente (Φ), recaptura (p), reclutamiento (f) y crecimiento poblacional (λ) se analizaron historias de encuentro con el modelo de Pradel a través del programa MARK. Sin embargo, debido al bajo porcentaje de recaptura en LOL solo fue posible realizar el análisis en BLA. La estimación de la probabilidad de supervivencia aparente anual fue $\Phi = 0.57$ (ES= 0.05, IC= 0.46-0.67) y estuvo subestimada debido a que el análisis confundió emigración con mortalidad. La probabilidad de recaptura en promedio permaneció baja $p = 0.12$ (ES= 0.021, IC= 0.0014-0.0101) y se encontró influencia de la covariable esfuerzo ($w = 0.20$). La probabilidad de reclutamiento en promedio fue $f = 0.543$ (ES= 0.054, IC= 0.438-0.645) y la tasa de crecimiento poblacional medio anual $\lambda = 1.106$ (ES= 0.023, IC= 1.06-1.153), lo que sugiere un crecimiento poblacional de aproximadamente 10% en esta área. A nuestro conocimiento, este estudio es el primero en brindar una estimación de crecimiento poblacional como alternativa para medir el tamaño de la población de la tortuga verde en un área de forrajeo de la Península de Baja California. Así mismo, la incapacidad de analizar LOL con los modelos de marcaje-recaptura remarca la necesidad de seguir monitoreando a la especie. En consecuencia, y debido a la importancia crítica de las áreas de alimentación en el ciclo de vida de la especie, se sugiere seguir generando información de *C. mydas* en estas áreas con el objetivo de reunir un mayor número de recapturas y evaluar los resultados de los futuros esfuerzos de conservación.

Palabras clave: *Chelonia mydas*, Ecología poblacional, Áreas de Forrajeo, Marcaje-recaptura, Pradel

Abstract of the thesis presented by **José Adán Avilés Chávez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Population ecology of green turtle (*Chelonia mydas*) at two coastal foraging areas of the Baja California peninsula

Abstract approved by:

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Thesis codirector

Dr. Volker Koch
Thesis codirector

Along the coastal waters of the Baja California peninsula are located Bahía de los Ángeles (BLA) and Laguna Ojo de Liebre (LOL), two of the main foraging areas of the green turtle (*Chelonia mydas*). Therefore, this is considered a key region for the species' conservation. Data provided by the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas and the Grupo Tortuguero de las Californias A. C. were analyzed in order to characterize the population ecology of *C. mydas* at these foraging areas. In-water monitoring was conducted in BLA (1995-2005/2009-2014) and LOL (2001-2016), where green turtles were captured, measured and tagged with entanglement nets. In both sites, a total of 7020 netting hours led to the capture of 2175 turtles from which 253 were recaptured. The straight-carapace length varied from 37.2-110.9 cm, and juveniles dominated the size frequency distribution. However, turtles were significantly smaller in LOL (mean= 65.60) in relation to BLA (media= 73.54). In both foraging areas the sex ratio (M:F) was found strongly skewed toward females (1:3). Annual growth rate described a non-monotonic behavior in both areas and was significantly higher in LOL (mean= 3.27) in comparison with BLA (media= 2.23). Most of the captured turtles (90%) had a body condition index > 1.20, which, combined with the absence of tumors attributed to fibropapillomatosis suggest that the turtles in these areas exhibit good health. Body condition index was similar between areas, but a seasonal analysis in LOL showed that this parameter is significantly lower during winter (mean= 1.33). It should be mentioned that the seasonal analysis in BLA was not carried out due the lack of data. Annual mean catch per unit of effort (defined as the number of turtles captured per 100 m of net soaking for 24 h) was higher in BLA (mean= 3.08) in contrast with LOL (media=2.27). To estimate apparent survival (Φ), recapture (p), recruitment (f) and population growth rate (λ) encounter histories were analyzed with Pradel model through the MARK software. Nevertheless, due to the low recaptures in LOL it was only possible to carry out the analysis in BLA. Estimated annual apparent survival was $\Phi = 0.57$ (ES= 0.05, IC= 0.46-0.67) and was underestimated because the analysis confounded emigration with mortality. On average the recapture probability remained low $p = 0.12$ (ES= 0.021, IC= 0.0014-0.0101) and the influence of the covariate effort was found ($w = 0.20$). The mean estimated recruitment probability was $f = 0.543$ (ES= 0.054, IC= 0.438-0.645) and annual population growth rate was $\lambda = 1.106$ (ES= 0.023, IC= 1.06-1.153), suggesting a population growth of 10% approximately for this area. To our knowledge, this is the first study that provides an estimate of population growth rate as an alternative for measuring green turtle population size in a foraging area of the Baja California peninsula. Furthermore, the inability to analyze mark-recapture models for LOL highlights the need to continue monitoring the species. Consequently, and due to the critical importance of the foraging areas in the life cycle of the species, it is recommended that *C. mydas* information continues to be generated in these areas in order to gather a greater number of recaptures and evaluate the results of future conservation efforts.

Keywords: *Chelonia mydas*, Population ecology, Foraging areas, Mark-recapture, Pradel

Dedicatoria

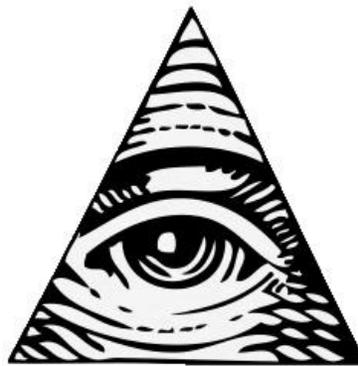
Este trabajo va dedicado a los pilares de mi vida:

*mi madre y padre **Olivia Avilés Chávez,***

mi tía y segunda madre Isis Avilés Chávez

y mi novia Mariana Dorantes.

Las amo.



There's a million ways to see the things in life,

a million ways to be the fool,

in the end of it, none of us is right...

-Kai Hansen

-Ad hoc, ad loc, and quid pro quo! So little time. So much to know!

-Jeremy Hillary Boob, Ph.D., The Nowhere Man

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico otorgado a través del programa de becas de maestría (No. Becario: 589099).

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por haberme otorgado la oportunidad de ser alumno del Programa de Posgrado en Ecología Marina.

A mis codirectores y amigos: Dra. Elena Solana Arellano y Dr. Volker Koch por ser grandes ejemplos de investigadores y sobre todo por siempre acreditar mi potencial. De igual forma, agradezco a los miembros del comité Dra. Mónica Hernández Rodríguez y Dr. Oscar Sosa Nishisaki por toda su paciencia y comentarios constructivos, que fueron indispensables para el enriquecimiento de este trabajo.

Al Dr. Tomoharu Eguchi por compartir su tiempo y conocimiento para introducirme en el vasto mundo de los modelos de marcaje-recaptura. Gracias por haberme aceptado para realizar la estancia, logramos alcanzar esa curva de conocimiento que parecía imposible. Su participación fue crucial en la culminación de este trabajo.

Al Dr. Jeffrey Seminoff por toda su disponibilidad y atención durante la estancia. We have a meeting pending: either a coffee or a beer!

A mi familia tortuguera: Laboratorio de Ecología Matemática por todo el apoyo y buena vibra.

A la Comisión de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y Grupo Tortuguero de las Californias A.C. por haberme proporcionado las bases de datos. Así como a los pescadores, voluntarios, estudiantes e investigadores que participaron durante los monitoreos.

A los miembros administrativos del departamento de Ecología Marina.

A la tortuga verde *per se*.

A mis compañeros de generación, fue un placer ver el crecimiento de la mayoría de ustedes.

A los líderes del Big 4: Tom Araya, James Hetfield, Dave Mustaine y Scott Ian quienes me han ayudado a atravesar los momentos más oscuros desde tiempos ancestrales lml

A mis carnales de Yucatán, se sintió ese apoyo a la distancia.

To the Lizard King!

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1	
1. Introducción y Antecedentes.....	1
1.1 Justificación.....	4
1.2 Objetivos.....	5
1.2.1 Objetivo general.....	5
1.2.2 Objetivos específicos.....	5
Capítulo 2	
2. Metodología.....	6
2.1 Área de estudio.....	6
2.1.1 Bahía de los Ángeles.....	6
2.1.2 Laguna Ojo de Liebre.....	7
2.2 Trabajo de campo.....	8
2.2.1 Captura y medición de tortugas.....	9
2.3 Análisis de datos.....	10
2.3.1 Estructura de la población.....	10
2.3.2 Proporción de sexos.....	10
2.3.3 Tasa de crecimiento.....	11
2.3.4 Índice de condición corporal.....	11
2.3.5 Captura por unidad de esfuerzo.....	12
2.4 Análisis estadísticos.....	12
2.5 Modelación.....	13
2.5.1 Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura.....	13
2.5.2 Análisis preliminar: modelo Cormack-Jolly-Seber.....	13
2.5.3 Modelo de Pradel.....	14
2.5.4 Construcción de modelos.....	16

2.5.5	Criterio de selección del modelo.....	17
Capítulo 3		
3.	Resultados.....	19
3.1	Estructura de la población.....	19
3.2	Proporción de sexos.....	20
3.3	Tasa de crecimiento.....	21
3.4	Índice de condición corporal.....	22
3.5	Captura por unidad de esfuerzo.....	24
3.6	Modelación.....	27
3.6.1	Análisis preliminar: modelo Cormack-Jolly-Seber.....	27
3.6.2	Modelos de Pradel.....	27
3.6.3	Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura.....	29
3.6.4	Crecimiento poblacional y reclutamiento.....	31
Capítulo 4		
4.	Discusión.....	32
4.1	Estructura de la población.....	32
4.2	Proporción de sexos.....	33
4.3	Tasa de crecimiento.....	34
4.4	Índice de condición corporal.....	35
4.5	Captura por unidad de esfuerzo.....	37
4.6	Modelación.....	39
4.6.1	Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura.....	39
4.6.2	Crecimiento poblacional y reclutamiento.....	41
Capítulo 5		
5.	Conclusiones.....	43
Capítulo 6		
6.	Recomendaciones.....	44
Literatura citada.....		45
Anexos.....		53

Lista de figuras

	Página	
Figura 1	Mapa del área de estudio. Los dos sitios de monitoreo de la península de Baja California se encuentran señalados con puntos negros (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de Liebre) y las líneas de contorno pertenecen al perfil batimétrico (Maptool, 2017).....	6
Figura 2	Mapa de la ubicación geográfica de Bahía de los Ángeles, Baja California, México. El punto negro indica el sitio de estudio (Maptool, 2017).....	7
Figura 3	Mapa de la ubicación geográfica de laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. El punto negro indica el sitio de estudio (Maptool, 2017).....	8
Figura 4	Distribución de frecuencia de tallas de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se muestra la talla promedio y desviación estándar, así como el porcentaje de juveniles y adultos. La línea vertical indica la edad de madurez sexual aproximada (77.3 cm LRC). (n= tamaño de muestra; LRC= Longitud recta del caparazón; nótese la diferencia de escalas en ambos ejes).....	19
Figura 5	Proporción de sexos de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n) y el porcentaje (%) de las tortugas sexadas.....	20
Figura 6	Tasa de crecimiento medio de las diferentes clases de tamaño de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Las líneas verticales representan el error al 95% de confianza. Se indica el tamaño de muestra (n) así como la media y desviación estándar. Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.....	22
Figura 7	Relación entre la longitud recta del caparazón y el peso de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California.....	23
Figura 8	Índice de condición corporal anual de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Las líneas verticales representan el error al 95% de confianza. Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.....	24

Figura 9	Horas de red anuales totales en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n), así como la media y desviación estándar. El espacio vacío indica el periodo donde no se realizaron monitoreos (BLA: 2006-2008). Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.....	25
Figura 10	Captura por unidad de esfuerzo (CPUE) anual en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n), así como la media y desviación estándar. El espacio vacío indica el periodo donde no se realizaron monitoreos (BLA: 2006-2008). Nótese la diferencia de escalas en ambos ejes.....	26
Figura 11	Estimaciones anuales de la supervivencia aparente (Φ) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).....	30
Figura 12	Estimaciones anuales de la probabilidad de recaptura (p) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).....	30
Figura 13	Estimaciones anuales del crecimiento poblacional (λ) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).....	31

Lista de tablas

	Página
Tabla 1 Resumen de las medidas morfométricas de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (LRC= Longitud recta del caparazón; ICC= Índice de condición corporal; n= tamaño de muestra; DE= desviación estándar).....	20
Tabla 2 Resumen de la talla promedio, tasa de crecimiento anual e intervalo de recaptura para las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (n= tamaño de muestra; DE= desviación estándar).....	21
Tabla 3 Resumen del esfuerzo de muestreo y número total de tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California.....	25
Tabla 4 Conjunto de los modelos más parsimoniosos de las parametrizaciones lambda (a) y reclutamiento (b), así como el criterio de selección del modelo para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. (K= número de parámetros; AIC_c = índice de información de Akaike corregido para pequeño número de muestras; ΔAIC_c = Diferencia en el AIC_c de cada modelo con respecto al que presenta el AIC_c más bajo; w= peso Akaike).....	28
Tabla 5 Conjunto de los modelos más parsimoniosos de las parametrizaciones lambda (a) y reclutamiento (b), así como el criterio de selección del modelo para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i>) capturadas en laguna Ojo de Liebre: 2001-2016. (K= número de parámetros; AIC_c = índice de información de Akaike corregido para pequeño número de muestras; ΔAIC_c = Diferencia en el AIC_c de cada modelo con respecto al que presenta el AIC_c más bajo; w= peso Akaike).....	29

Capítulo 1. Introducción y Antecedentes

La tortuga verde (*Chelonia mydas*) es una de las cinco especies de tortugas marinas que se distribuyen en el Pacífico Este. Se encuentra en áreas neríticas de forrajeo en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo. Es la especie más común del Noroeste de México y en la península de Baja California se ubican algunas de sus principales áreas de desarrollo y alimentación (Nichols, 2003; Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010).

Esta especie presenta un largo y complejo ciclo de vida (Bowen et al., 1992; Meylan et al., 2011), es altamente migratoria (Craig et al., 2004; Read et al., 2014) y utiliza diferentes hábitats durante las etapas de su vida (Seminoff y Jones, 2006; Koch et al., 2007; Senko et al., 2010). Después de eclosionar pasan aproximadamente de nueve a once años (Koch et al., 2007) en un estadio oceánico conocido como “los años perdidos” (Bolten, 2003; Reich et al., 2007), donde se desarrollan en hábitats epipelágicos hasta alcanzar una longitud recta del caparazón (LRC) de aproximadamente 35-40 centímetros, antes de reclutarse a áreas neríticas de forrajeo (Seminoff et al., 2002a; Nichols, 2003; López-Mendilaharsu et al., 2005). Una vez reclutadas ocurre un cambio en su dieta, pasando de ser omnívora a ser principalmente herbívora (Reich et al., 2007) y permanecen más de 20 años en estas áreas hasta alcanzar la madurez sexual (aproximadamente 77.3 cm LRC) (Seminoff et al., 2002a; Koch et al., 2007). Durante la etapa reproductiva, las tortugas regresan a aparearse cerca de las zonas de anidación en hábitats denominados de inter-anidación (Meylan et al., 2011). Posteriormente, desovan en el área donde eclosionaron exhibiendo un comportamiento de tipo filopátrico (Bowen et al., 1992). Generalmente, las hembras anidan en intervalos de dos a cuatro años y llegan a desovar de una a ocho veces en periodos de 14 días (Alvarado y Murphy, 2000). Carr y Carr (1970) y Broderick et al. (2001) señalan que estas variaciones en el intervalo de anidación y número de desove son determinadas por la ecología alimentaria del organismo, así como por las condiciones ambientales. Una vez finalizado el periodo de apareamiento, las tortugas regresan a la misma área de forrajeo, mostrando una alta fidelidad al sitio (Nichols, 2003; Seminoff y Jones, 2006; Senko et al., 2010). Las recapturas múltiples en estudios de marcaje-recaptura han demostrado que la tortuga verde pasa varios años en la misma área de forrajeo (Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007) con movimientos limitados (Seminoff y Jones, 2006; Senko et al., 2010).

La tortuga verde se encuentra en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) (Hilton-Taylor, 2000; Seminoff, 2004), en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES,

1981) y en la NOM-059-SEMARNAT-2010 catalogada como especie en peligro de extinción (DOF, 1990). Lo anterior fue consecuencia de la sobreexplotación comercial entre los años de 1950-1970, debido a la alta demanda internacional de huevos, carne y piel de tortuga verde (Groombridge y Luxmoore, 1989). Esta sobreexplotación tuvo su auge en México en la década de los 60's, cuando este país contribuyó con aproximadamente el 50% de la captura mundial de tortugas marinas, principalmente por la captura de tortuga golfina (*Lepidochelys olivacea*) y tortuga verde (*Chelonia mydas*) (Márquez et al., 1982; Márquez, 1990). Con el fin de proteger a las especies de tortugas marinas, en 1990, el gobierno mexicano por decreto presidencial prohibió las capturas, uso y comercio, e implementó programas de manejo (DOF, 1990). Sin embargo, en las áreas de forrajeo la tortuga verde aún está sujeta a presión principalmente por la captura ilegal y pesca incidental (Nichols, 2003; Koch et al., 2006; Mancini y Koch, 2009; Senko et al., 2014).

Las áreas de forrajeo son hábitats críticos en el ciclo de vida de la tortuga verde (Nichols, 2003; Sterling et al., 2013). En la península de Baja California, Bahía de los Ángeles y el complejo lagunar Ojo de Liebre son dos de las principales zonas de forrajeo (Nichols, 2003; Seminoff et al., 2003; López-Castro et al., 2010) en donde la tortuga verde pasa más de diez años alimentándose principalmente de algas y pastos marinos (Seminoff et al., 2002b; Nichols, 2003; López-Mendilaharsu et al., 2005). Estudios con ADN mitocondrial han demostrado que las agregaciones de tortugas marinas en estas áreas se encuentran conformadas por stocks de diferentes orígenes (Dutton et al., 2008). La mayoría de los organismos que se encuentran en estas áreas (aproximadamente el 95%) provienen de los stocks mexicanos de Michoacán e Islas Revillagigedo (Nichols, 2003).

Debido la importancia de las áreas de forrajeo, el entendimiento del estado de la población en éstas zonas resulta fundamental para su conservación. Sin embargo, las evaluaciones poblacionales en la tortuga marina han sido enfocadas en su mayoría en las agregaciones de las hembras anidadoras (Hamann et al., 2010; Sterling et al., 2013; Mancini et al., 2015). A diferencia de estos estudios que se centran en las hembras adultas, la evaluación de la tortuga verde en las áreas de forrajeo puede brindar una amplia información demográfica, ya que se incluyen ambos sexos y se cuenta con un amplio intervalo de clases de tallas y edades (Seminoff et al., 2003; Sterling et al., 2013; Mancini et al., 2015). Sin embargo, los estudios en éstas áreas resultan difíciles de abordar debido a la labor intensiva y costosa, además de la complicada logística que requieren (Nichols, 2003; Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010; Sterling et al., 2013; Mancini et al., 2015). A pesar que los trabajos de investigación en estas áreas son realizados con menor frecuencia, han sido varios los esfuerzos para comprender los aspectos ecológicos de la tortuga verde en las áreas de forrajeo de algunas regiones del Océano Pacífico como en: Japón (Shimada et al., 2014; Fukuoka et al., 2015; Kameda et al., 2017); sureste de la Gran Barrera Arrecifal

(Chaloupka y Limpus, 2005); Hawái (Van Houtan et al., 2014); Atolón Palmira (Sterling et al., 2013); península de Baja California (Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010; Senko et al., 2010); Islas Galápagos (Zárate et al., 2015); e Isla Gorgona (Sampson et al., 2015).

Los planes de conservación y recuperación, los protocolos de exclusión y las estrategias de gestión para especies amenazadas y en peligro, recomiendan estimaciones empíricas del cambio de la población a través del tiempo, así mismo, sus características demográficas son importantes para evaluar la viabilidad a largo plazo de las poblaciones silvestres (Williams et al., 2001; National Research Council, 2010). La técnica de marcaje-recaptura es un método ampliamente utilizado para estimar parámetros demográficos poblacionales como supervivencia, reclutamiento y crecimiento poblacional (Lettnik y Armstrong, 2003). Estos experimentos consisten en la captura, marcaje y liberación subsecuente de los organismos capturados en ocasiones múltiples de muestreo. Como resultado se obtiene un conjunto de historias de encuentro informativas de la supervivencia, reclutamiento y crecimiento poblacional (Pradel, 1996).

Pradel (1996) introdujo una reparametrización del modelo Jolly-Seber para estimar la tasa de crecimiento poblacional (λ), reclutamiento (f), supervivencia (Φ) y la probabilidad de captura (p) a partir del análisis de las historias de encuentro hacia adelante (i.e. Φ y p) y hacia atrás en el tiempo (i.e. f y λ). Esta tasa de crecimiento poblacional (λ) es de interés ecológico ya que permite evaluar el estado de la población a partir de las estimaciones obtenidas de λ : brindando información de una posible tendencia de estabilidad ($\lambda = 1$), aumento ($\lambda > 1$) o disminución ($\lambda < 1$) de la población. Por lo tanto, el entendimiento de esta tasa (λ) contribuirá en el desarrollo de estrategias de manejo y conservación de la especie.

En el presente trabajo de investigación se analizaron datos de marcaje-recaptura proporcionados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y el Grupo Tortuguero de las Californias A. C. con el objetivo de comprender la ecología poblacional de la tortuga verde en Bahía de los Ángeles y Laguna Ojo de liebre. Específicamente, se presenta información de la estructura de la población, proporción de sexos, tasa de crecimiento individual, índice de condición corporal, captura por unidad de esfuerzo, probabilidad de supervivencia, probabilidad de encuentro, probabilidad de reclutamiento y tasa de crecimiento poblacional.

1.1 Justificación

La tortuga verde desempeña un rol ecológico fundamental en el balance y transferencia de materia y energía en la red trófica, ciclado de nutrientes, regulación de la vegetación y distribución de especies en la línea de costa, así como de la mantención saludable de los pastos marinos. Esta especie ecológicamente importante se encuentra catalogada en peligro debido a la sobreexplotación que sufrió entre los años de 1950-1970. En la península de Baja California se encuentran algunas de sus principales áreas de forrajeo, que posiblemente son los hábitats más importantes en el ciclo de vida de la especie. Sin embargo, en estas áreas la tortuga verde se encuentra fuertemente amenazada principalmente por la pesca incidental y caza furtiva.

Estas zonas proveen sitios de agregación importantes para el desarrollo de tortugas inmaduras, hembras procedentes de las playas de anidación y de machos adultos que retornan para alimentarse después del periodo de apareamiento. Además, estas áreas son de gran importancia biológica y ecológica, ya que son zonas clave al representar el estado actual de la población debido a que se encuentran individuos de diferentes clases de talla, edad y sexo.

A pesar de lo anterior, las evaluaciones de la especie han sido enfocadas mayormente en las agregaciones de las hembras anidadoras, debido a las dificultades que existen para cuantificar especies con complejos ciclos de vida y amplios rangos de distribución; además de la complicada logística que requieren. Investigaciones que proporcionen estimaciones precisas de la abundancia de las agregaciones de la tortuga verde en las áreas de forrajeo de la península de Baja California, son escasos e insuficientes. El presente trabajo de investigación se propone como una alternativa para medir el tamaño de la población de la tortuga verde en dos de sus principales áreas de forrajeo y complementar la información que se tiene hasta ahora. Este estudio se enfoca en la tasa de crecimiento poblacional, así como en los aspectos demográficos debido a la importancia crítica que estos parámetros representan en la modelación y evaluación de la persistencia de la población a través del tiempo.

La presente tesis representa la continuación de los esfuerzos previos en el entendimiento del estado poblacional de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en dos de sus principales áreas de forrajeo en la península de Baja California. Por lo tanto, la información obtenida y presentada a continuación contribuirá en el desarrollo de estrategias efectivas de manejo y conservación de la especie.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

Caracterizar la ecología poblacional de *Chelonia mydas* en dos de sus principales zonas de alimentación de la península de Baja California.

1.2.2. Objetivos específicos

- Determinar la estructura de la población y proporción sexual de la tortuga verde en las zonas de alimentación de Bahía de los Ángeles y Laguna Ojo de Liebre.
- Calcular la tasa de crecimiento individual, índice de condición corporal y captura por unidad de esfuerzo de la tortuga verde en Bahía de los Ángeles y Laguna Ojo de Liebre.
- Estimar la probabilidad de supervivencia, probabilidad de encuentro, probabilidad de reclutamiento y tasa de crecimiento poblacional de la tortuga verde en ambas zonas de alimentación.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El estudio fue realizado en dos de las principales áreas de forrajeo de *Chelonia mydas* en la península de Baja California (Figura 1).

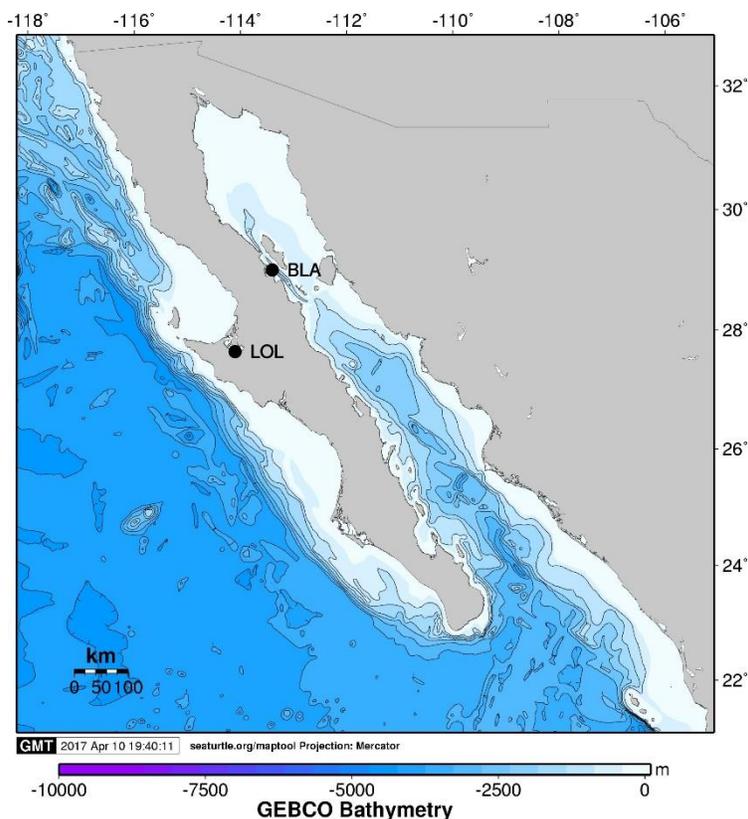


Figura 1. Mapa del área de estudio. Los dos sitios de monitoreo de la península de Baja California se encuentran señalados con puntos negros (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de Liebre) y las líneas de contorno pertenecen al perfil batimétrico (Maptool, 2017).

2.1.1 Bahía de los Ángeles

Bahía de los Ángeles (BLA; Figura 2), Baja California, se ubica entre los 28°58' N y 113°33' W, es una bahía semi-cerrada orientada al NNE que cuenta con un área de ~60 km². La profundidad del sitio varía de uno hasta 50 metros y se encuentra protegida por una serie de 17 islas que la separan del Canal de Ballenas (Seminoff, 2000; Seminoff et al., 2003). La bahía se conecta al norte con el Canal de Ballenas permitiendo la mezcla de agua fría y rica en nutrientes con el agua cálida de la bahía, generando un incremento de la

productividad primaria en el sitio (Delgadillo-Hinojosa et al., 1997). Es una de las regiones más secas de Baja California con una precipitación de $\sim 65 \text{ mm a}^{-1}$ (Daesslé et al., 2009). La temperatura media anual del aire es de 22.7 grados Celsius ($^{\circ}\text{C}$) con intervalos de temperatura de 11-14 $^{\circ}\text{C}$ durante el invierno y de 32-40 $^{\circ}\text{C}$ durante el verano (Cavazos, 2008). La temperatura superficial media mensual del mar varía de 14-30 $^{\circ}\text{C}$ (Robinson, 1973). El sustrato es considerado blando ya que en su mayoría se compone de arena y limo (Grady, 1964). Las algas marinas son abundantes en la bahía, encontrando predominantemente a *Sargassum johnstonii* y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Pacheco-Ruiz et al., 1998; Pacheco-Ruiz et al., 1999).

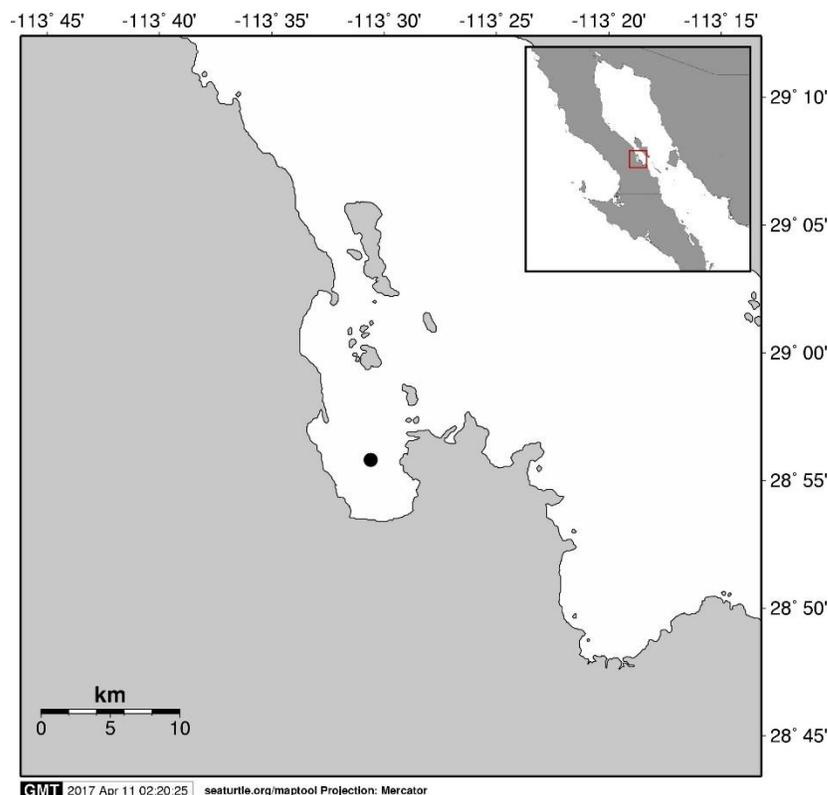


Figura 2. Mapa de la ubicación geográfica de Bahía de los Ángeles, Baja California, México. El punto negro indica el sitio de estudio (Maptool, 2017).

2.1.2 Laguna Ojo de Liebre

Laguna Ojo de Liebre (LOL; Figura 3), Baja California Sur, es una laguna costera de $\sim 360 \text{ km}^2$ de área, ubicada entre los 27°59'-27°54' N y los 113°55'-114°31' W. Es considerada una laguna hiperhalina (Lankford, 1977), se encuentra en la reserva de la Biósfera el Vizcaíno (CONANP, 2000) y forma parte del complejo lagunar que incluye a las Lagunas de Guerrero Negro y Manuela (De la Cruz-Agüero et al., 1996).

La profundidad del sitio varía de seis a doce metros y presenta una serie de canales interconectados que tienen profundidades de hasta 20 m (López-Castro et al., 2010; Hernández-Cruz, 2013). Presenta un clima predominante del tipo seco semicálido con precipitación de $\sim 70 \text{ mm a}^{-1}$ (Bermúdez-Almada, 2003). La temperatura media anual del aire varía de 18-22 °C (Salinas-Zavala et al., 1991). La temperatura media del agua varía de 20-26 °C en el verano y de 12-20 °C en el invierno (López-Castro et al., 2010). El sustrato es considerado blando ya que la mayoría del sedimento se encuentra conformado por lodo, arcilla y arena (Gutiérrez de Velasco, 2000). En los canales se encuentra abundantemente *Zostera marina*, mientras que en la zona intermareal lodosa domina *Spartina foliosa* y *Salicornia pacifica* (Nichols, 2003).

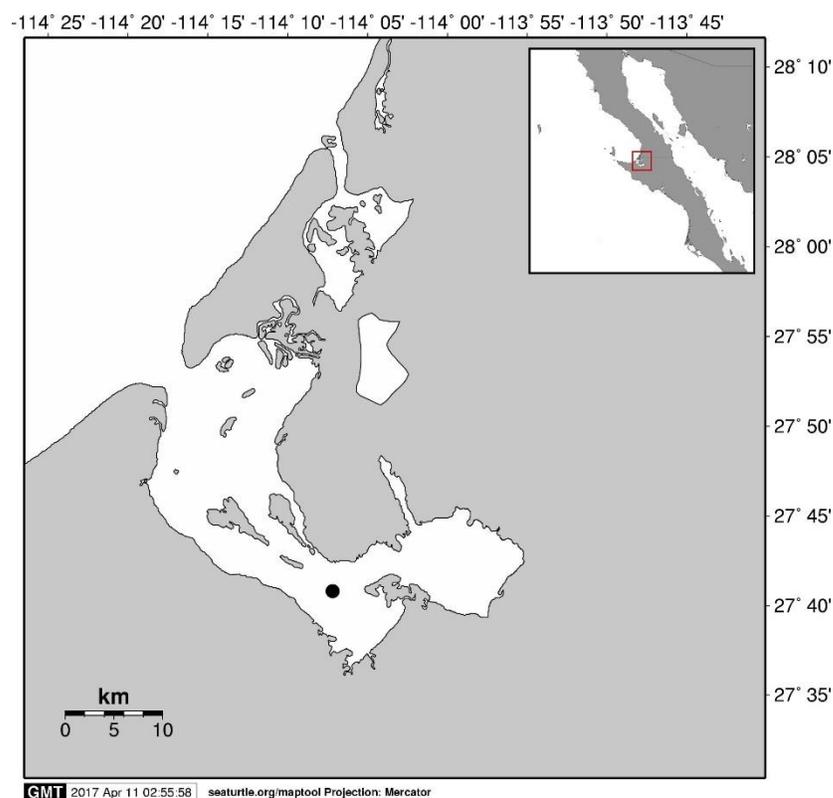


Figura 3. Mapa de la ubicación geográfica de laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. El punto negro indica el sitio de estudio (Maptool, 2017).

2.2 Trabajo de campo

Los datos utilizados en este trabajo son resultado de monitoreos realizados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y el Grupo Tortuguero de las Californias A.C. en un esfuerzo conjunto con pescadores, voluntarios, estudiantes e investigadores. Las bases de datos comprenden un

periodo de 17 años en BLA (1995-2005/2009-2014) y de 16 en LOL (2001-2016). En general, en ambos sitios de estudio los muestreos se realizaron de manera mensual exceptuando algunos meses cuando los permisos no eran vigentes o cuando las condiciones climáticas eran desfavorables.

2.2.1 Captura y medición de tortugas

Los monitoreos de la tortuga verde en BLA comprendieron dos periodos (1995-2005 y 2009-2014). El primer periodo abarcó de mayo de 1995 a julio de 2005, donde se capturaron tortugas en zonas someras (2-27 m de profundidad) de la bahía usando redes de enmalle (100 x 8 m, luz de malla= 50 cm). Las redes fueron colocadas en el agua durante la marea muerta (día o noche) y fueron monitoreadas en intervalos de 0.5-12 h. Una vez capturadas, las tortugas fueron trasladadas a la costa donde fueron medidas, pesadas y marcadas; todas las tortugas fueron liberadas en el sitio de captura original en un lapso no mayor a 48 h (Seminoff et al., 2003). El segundo periodo abarcó de mayo de 2009 a agosto de 2014 y se siguió el mismo protocolo que el periodo anterior con algunas modificaciones. La diferencia principal en este segundo periodo fue la reducción de los intervalos de monitoreo de la red (0.5-2 h) y la utilización de un peso menor en la línea de plomo. Los cambios mencionados anteriormente fueron realizados con el objetivo de evitar el ahogamiento de las tortugas.

En el caso de LOL los monitoreos fueron realizados entre agosto de 2001 y diciembre de 2016, donde se capturaron tortugas en zonas someras (<8 m de profundidad) utilizando redes de enmalle (200 x 8 m, luz de malla= 50 cm) con muy poco peso en la línea de plomo para evitar el ahogamiento de los organismos (Koch et al., 2007). Las redes fueron colocadas en el agua durante la marea muerta (día o noche) de 10-14 h y fueron monitoreadas constantemente. Una vez capturadas, las tortugas fueron trasladadas a la costa donde fueron medidas, pesadas y marcadas; todas las tortugas fueron liberadas en el sitio de captura original en un lapso no mayor a 24 h (López-Castro et al., 2010). Cabe mencionar que el método para la captura de las tortugas en este sitio cambió durante los últimos años de los monitoreos. Con la ayuda de un diseño de red nuevo, se empezaron a realizar muestreos durante más días denominados como muestreos masivos. De igual forma, en 2012 se empezó a emplear la técnica de encierre (ver Hernández-Cruz, 2013). Estos cambios metodológicos se realizaron con el objetivo de concentrar el esfuerzo y capturar el mayor número de tortugas posibles, ya que se encontró que el muestreo mensual no era adecuado para evaluar tendencias poblacionales (Koch, 2013).

En ambos sitios de estudio la longitud recta del caparazón (LRC) fue medida desde el escudo nocal hasta el extremo posterior de los escudos marginales traseros con la ayuda de un calibrador Forester de ± 0.1 cm de precisión, y la longitud total de la cola (LTC) fue medida desde la base de la placa interanal hasta la punta de la cola con la ayuda de una cinta métrica flexible (± 0.1 cm). Las tortugas fueron pesadas en el caso de BLA con una balanza de resorte de 150 kg (± 0.5 kg) y en el caso de LOL con una balanza de resorte de 500 lb (± 1 lb; los datos fueron convertidos a kg). Cada tortuga fue marcada, usualmente entre la primera y segunda escama proximal de las aletas posteriores con etiquetas Inconel (Style 681, National Band and Tag Company, Newport, Kentucky) y se le asignó una clave de identificación que incluyó el sitio y fecha de monitoreo (Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010).

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Estructura de la población

Se construyeron histogramas de frecuencia de tallas agrupando a los organismos en intervalos de 5 cm para determinar la clase de talla más abundante en los sitios de monitoreo (Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2006, 2007; López-Castro et al., 2010). La proporción de juveniles y adultos se estableció con base en el promedio del tamaño de las hembras anidadoras de Colola, Michoacán (LRC ≥ 77.3 cm; Alvarado-Díaz y Figueroa, 1990; Figueroa et al., 1993) debido a que la mayoría de los organismos que se encuentran en estas áreas de forrajeo provienen principalmente del stock michoacano (Nichols, 2003; Chaloupka et al., 2004).

2.3.2 Proporción de sexos

Para determinar la proporción de sexos en los organismos se utilizó la LRC y LTC con base en el criterio de Solana-Arellano et al. (Artículo en trámite para publicación; 2017). Se consideró como macho a las tortugas que presentaron una LRC: 66.4-112.5 cm y LTC: 25.3–52.7 cm; a las hembras con LRC: 66-96.7 cm y LTC: 16.3-27 cm; e indeterminados con LRC: 34.4-65.5 cm y LTC: 5.9-14.2 cm.

2.3.3 Tasa de crecimiento

Se calcularon las tasas de crecimiento anuales con los organismos recapturados que presentaron un intervalo de recaptura mayor a 11 meses, lo anterior con el fin de minimizar el error de estimación (Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010; Zárate et al., 2015; Kameda et al., 2017). Para el cálculo se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{\text{LRC}_f - \text{LRC}_i}{t} \quad (1)$$

Donde:

LRC_f = Longitud recta del caparazón final del organismo

LRC_i = Longitud recta del caparazón inicial del organismo

t = Intervalo de recaptura en años

2.3.4 Índice de condición corporal

El índice de condición corporal (ICC) es utilizado como proxy de la salud de los organismos debido a que estima de manera indirecta la disponibilidad de alimento (Bjorndal et al., 2000; Labrada-Martagón et al., 2010). Para evaluar la relación de LRC y el peso de las tortugas capturadas se calculó el ICC con base en la siguiente fórmula:

$$\text{ICC} = \frac{\text{Peso} \times 10,000}{\text{LRC}^3} \quad (2)$$

2.3.5 Captura por unidad de esfuerzo

Una unidad de esfuerzo (esf) fue definida como 100 m de red en agua por un periodo de 12 h. Para el cálculo de las unidades de esfuerzo se utilizó la fórmula de Koch et al. (2007) modificada por López-Castro et al. (2010):

$$\text{esf} = \frac{\text{Número de horas de red en agua}}{12\text{h}} \times \frac{\text{Longitud de la red}}{100} \quad (3)$$

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) es la relación que existe entre los organismos capturados (C) dada una cantidad de esfuerzo pesquero (esf), y a menudo es utilizada como un índice de biomasa o abundancia relativa (Maunder et al., 2006). Se calculó la CPUE anual en ambos sitios de estudio, excepto en los años donde no se tuvieron monitoreos, a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{CPUE} = \frac{C}{\text{esf}} \quad (4)$$

2.4 Análisis estadísticos

Cabe mencionar que previo a los análisis estadísticos las bases de datos fueron sometidas a un proceso de revisión donde se corrigieron los datos que presentaron inconsistencias en las variables morfométricas, fechas de recaptura, claves de identificación y sexo. Así mismo, para eliminar puntos extremos se utilizó el test de Grubbs (1969).

Para verificar el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad cada conjunto de datos fue analizado con la prueba de Shapiro-Wilk y Bartlett respectivamente (Zar, 1999). En todos los casos se utilizó un $\alpha = 0.05$ y todos los análisis fueron realizados en el programa libre R (R Core Team, 2014). Las comparaciones de LRC, peso, tasa de crecimiento e ICC se realizaron a través del ANOVA de una vía o su equivalente no paramétrico (Kruskal-Wallis) cuando los supuestos del ANOVA no se cumplieron.

2.5 Modelación

2.5.1 Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura

El número de organismos encontrados en una ocasión particular de muestreo es función de dos probabilidades: La probabilidad de supervivencia o supervivencia aparente (Φ) y su probabilidad condicional que es la probabilidad de encuentro o recaptura (p). La supervivencia aparente (Φ) está definida como la probabilidad que un organismo marcado en la población sobreviva de un tiempo i a $i+1$ (entre periodos de muestreo) y la probabilidad de recaptura (p) como la probabilidad de encontrar al organismo dado que sobrevivió (Cooch y White, 2017).

2.5.2 Análisis preliminar: modelo Cormack-Jolly-Seber

Se consideraron abiertas las poblaciones de tortugas verdes en ambos sitios de estudio debido a que los organismos se encuentran sujetos a reclutamiento, emigración y mortalidad (Lettink y Armstrong, 2003).

El modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS; Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965) tiene una serie de supuestos que deben cumplirse para la obtención de estimaciones confiables: (1) cada organismo marcado tiene la misma probabilidad de supervivencia y (2) recaptura; (3) no hay pérdida de marcas; y (4) el proceso de colecta de la información durante las visitas es instantáneo, relativo al intervalo de tiempo transcurrido entre el tiempo (i) y el tiempo ($i+1$).

Con el objetivo de evaluar el hecho de que las tortugas marcadas tengan la misma probabilidad de supervivencia (Φ) y recaptura (p), se realizó la prueba de bondad de ajuste (RELEASE) con el programa MARK (White y Burnham, 1999) a través de su extensión en R (RMark; Laake, 2013). RELEASE se basa en una serie de pruebas estadísticas (TEST2, TEST3 y TEST2+3) utilizando el modelo general totalmente dependiente del tiempo. TEST2 analiza los organismos vivos conocidos entre (i) e ($i+1$) y prueba igualdad de recaptura. TEST3 evalúa el supuesto de que todos los organismos vivos en un tiempo (i) tienen la misma probabilidad de sobrevivir a un tiempo ($i+1$). Por último, TEST2+3 es el promedio de las pruebas mencionadas anteriormente.

Sin embargo, debido al bajo porcentaje de recaptura y gran amplitud de los intervalos de confianza, las estimaciones de los análisis CJS fueron descartadas. Esta decisión se tomó debido a que la abundancia no se encuentra incorporada explícitamente en el modelo, este parámetro es computado como un parámetro derivado a partir de las estimaciones de la probabilidad de recaptura y los datos observados. Es decir, la abundancia es estimada a partir de la siguiente relación:

$$N_i = \frac{n_i}{\hat{p}_i} \quad (5)$$

Donde N_i es la abundancia estimada en el tiempo i , n_i es el número de tortugas capturadas en el tiempo i y \hat{p}_i es la probabilidad de recaptura en el tiempo i . Por lo tanto, las estimaciones derivadas de abundancia (N_i) no iban a ser confiables. Entonces, se utilizó el modelo de Pradel (1966), ya que con este modelo se pueden derivar estimaciones de crecimiento poblacional (λ) directamente sin la necesidad de estimar abundancia (N_i) (Eguchi, comunicación personal).

2.5.3 Modelo de Pradel

El crecimiento poblacional se expresa como la tasa de cambio de la abundancia de la población:

$$\lambda_i = \frac{N_{i+1}}{N_i} \quad (6)$$

Donde:

λ_i = Tasa decrecimiento poblacional

N_i = Abundancia poblacional en un tiempo (i)

N_{i+1} = Abundancia poblacional en un tiempo ($i+1$)

La abundancia de la población en un tiempo (N_{i+1}) es función de los individuos que sobrevivieron y regresaron a la población más las adiciones en la población (i.e. reclutamiento):

$$N_{i+1} = N_i \Phi_i + f_i \quad (7)$$

Donde:

Φ_i = Probabilidad de supervivencia

f_i = Probabilidad de reclutamiento

Entonces, se puede expresar el crecimiento poblacional (λ_i) de la siguiente forma:

$$\lambda_i = \Phi_i + f_i \quad (8)$$

Pradel (1996) se dio cuenta que al invertir las historias de encuentro se obtiene un parámetro conocido como: parámetro de antigüedad (γ_i) y lo describió como la probabilidad de que si un organismo está vivo y en la población en el tiempo (i), también estaba vivo y en la población en el tiempo (i-1). Si f es la probabilidad de entrar a la población (número de individuos en i+1 que no estaban en i), su complemento ($1 - f$) es la probabilidad de permanecer en la población.

Con base en lo anterior, se expresa la siguiente equivalencia:

$$\gamma_{i+1} = 1 - f_i \quad (9)$$

Y puesto que:

$$N_{i+1} = N_i \Phi_i + f_i$$

Se obtiene:

$$\gamma_{i+1} = \frac{\Phi_i}{\lambda_i} \quad (10)$$

Por lo tanto:

$$\lambda_i = \frac{\Phi_i}{\gamma_{i+1}} \quad (11)$$

Una de las ventajas del modelo de Pradel (1996) es la de estimar la tasa de crecimiento poblacional (λ) observada entre muestras sucesivas, con una precisión considerable, sin la necesidad de obtener la abundancia (Cooch y White, 2017).

El modelo tiene los siguientes supuestos: (1) λ es una medida de la tasa de cambio de la clase de edad a partir de la cual se derivaron las historias de encuentro; (2) solo hay una clase de edad contribuyendo a la mayor parte de la variación en el crecimiento de la población como conjunto; (3) el área de estudio permanece constante; (4) todos los organismos en el área de estudio tienen una probabilidad de ser capturados diferente a cero; y (5) la respuesta al arte de captura puede conducir a un sesgo sustancial. A pesar de estas restricciones, el modelo de Pradel es una herramienta robusta para explicar dinámica poblacional (Cooch y White, 2017).

2.5.4 Construcción de modelos

En los análisis de marcaje-recaptura los datos son almacenados en un formato al que se refiere como “historia de encuentro”. Estas historias de encuentro consisten en una serie contigua de ‘1’s y ‘0’s (donde ‘1’ indica que un organismo fue recapturado y ‘0’ indica que el organismo no fue recapturado). Entonces, historias de encuentro fueron construidas para cada área de muestreo (e.g. /* BLA 320 */ 00010000001000000000; /* LOL 072 */ 0010100010000000) y almacenadas en un archivo ASCII. Para determinar la estructura de los modelos se utilizaron matrices de índices paramétricos (PIMs por sus siglas

en inglés), y se añadieron restricciones a partir de la matriz de diseño. La sintaxis de los modelos (e.g. $\{\Phi(t)p(t)\}$; $\{\Phi(\cdot)p(\cdot)\}$) fue realizada a partir de la notación sugerida por Lebreton et al. (1992). Por ejemplo, estos autores señalan que la presencia de una ‘t’ en un modelo determinado, indica que el modelo está estructurado de tal modo que las estimaciones para un parámetro dado (e.g. Φ , p) son específicas del tiempo, es decir, las estimaciones varían a través del tiempo. Por el contrario, la presencia de un punto ‘.’ indica que la estimación del parámetro de interés (e.g. Φ , p) es constante o invariante en el tiempo (Cooch y White, 2017).

Se utilizaron dos parametrizaciones de los modelos de Pradel (1996) para estimar supervivencia (Φ), recaptura (p), reclutamiento (f) y crecimiento poblacional (λ). La parametrización Φ y λ estima supervivencia, recaptura y tasa de crecimiento poblacional, mientras que la parametrización Φ y f estima reclutamiento en lugar de crecimiento poblacional. Para el cálculo de las probabilidades de Φ , p , f los modelos fueron ajustados a la función logit (logit link) y en el caso de λ el método de encadenamiento fue logaritmico (log) debido a que este parámetro no es simétrico, es decir, no se encuentra en un intervalo entre 0 y 1. La covariable esfuerzo (esf) fue agregada debido a la relación directa que tiene con la probabilidad de encuentro (p). Todos los análisis fueron realizados con el programa MARK (White y Burnham, 1999) a través de su extensión en R (RMark; Laake, 2013).

2.5.5 Criterio de selección del modelo

La selección del modelo más parsimonioso fue realizado a partir del criterio de información de Akaike ajustado para muestras reducidas (AIC_c ; Sugira, 1978):

$$AIC_c = -2\ln\mathcal{L}(\hat{\theta}|\text{datos}) + 2K + \left(\frac{2K(K+1)}{n-K-1}\right) \quad (12)$$

Donde, \mathcal{L} es la verosimilitud del modelo, $\hat{\theta}$ representa el vector de los parámetros estimados dado los datos, K es el número de parámetros en el modelo y n es el tamaño de muestra.

Sin embargo, con frecuencia existe un soporte casi equivalente en los datos observados para múltiples modelos. Debido a lo anterior, también se tomó en cuenta el delta Akaike (ΔAIC_c) y peso Akaike (w) para

la selección del modelo más parsimonioso. Delta Akaike (ΔAIC_c) es la diferencia que existe en el AIC_c de dos modelos; resulta de restar el AIC_c del modelo de interés (AIC_i) a el modelo con el AIC_c más bajo (AIC_0) en el conjunto de modelos que están sujetos a interpretación. El peso Akaike (w) es un índice de plausibilidad relativa para un modelo dado los datos; las verosimilitudes de los modelos candidatos son normalizadas para sumar uno y son interpretados como probabilidades. Por último, para incorporar la incertidumbre del proceso de elección del modelo a los parámetros estimados, se utilizó el método de promediado de los modelos (Burnham y Anderson, 2002, 2004; Johnson y Omland, 2004). Cabe mencionar que la incertidumbre de una estimación puntual se expresó mediante el error estándar (ES) e intervalo de confianza al 95% (IC).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Estructura de la población

Durante todo el periodo de estudio (BLA: 1995-2005/2009-2014; LOL: 2001-2016) se capturaron un total de 2175 tortugas verdes (Tabla 1). La longitud recta del caparazón (LRC) presentó un intervalo de 37.2 a 110.9 cm (media= 67.1 ± 11.53 ; $n= 2175$) de los cuales un 80.27% ($n= 1746$) fueron considerados juveniles y el 19.72% ($n= 429$) adultos. La clase de tamaño dominante fueron los juveniles y se encontró en un tamaño de 65.1 a 70 cm (19.2%; $n= 416$). Se encontraron diferencias altamente significativas en la distribución de frecuencia de tallas de ambos sitios (ANOVA, $F= 237.7$; $p<0.001$) (Figura 4), siendo las tortugas de BLA (media= 73.54) en promedio mayores a las de LOL (media= 65.60).

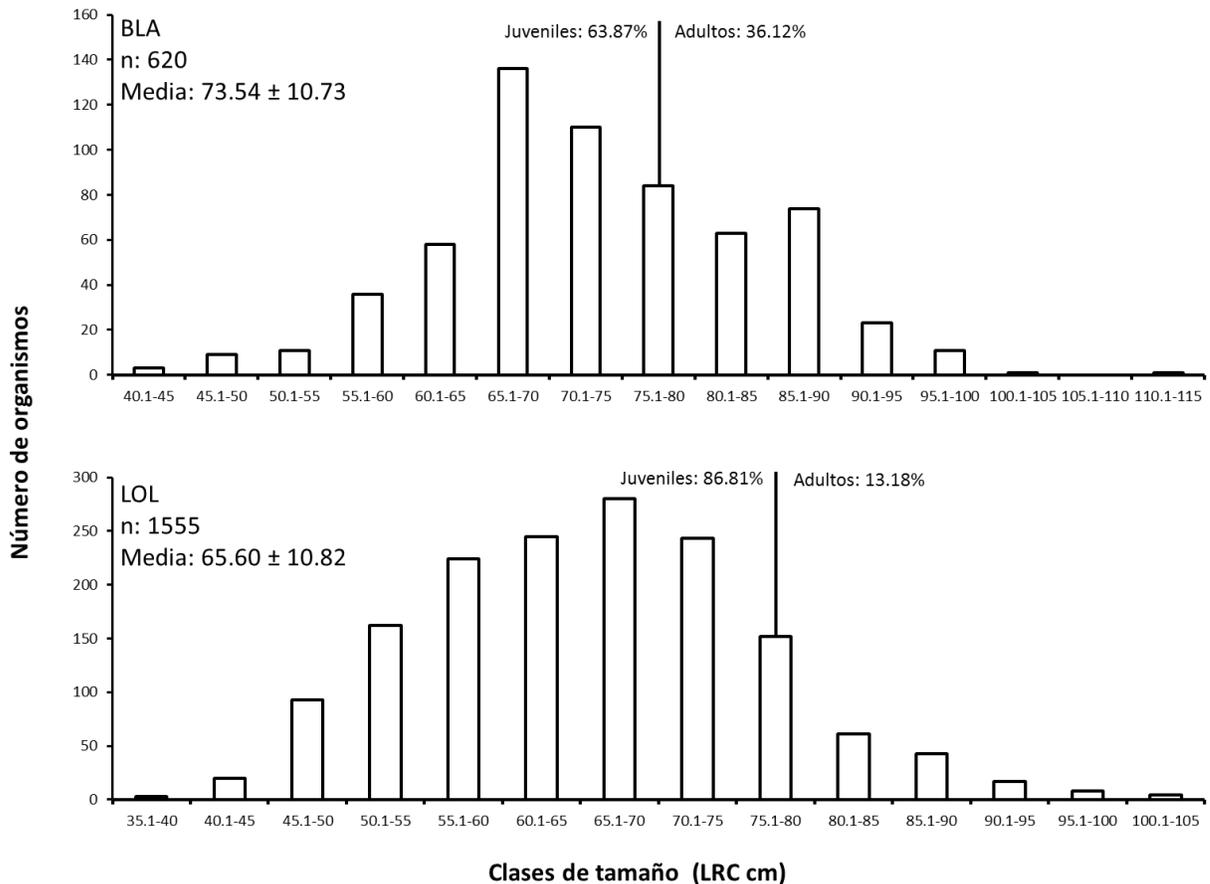


Figura 4. Distribución de frecuencia de tallas de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se muestra la talla promedio y desviación estándar, así como el porcentaje de juveniles y adultos. La línea vertical indica la edad de madurez sexual aproximada (77.3 cm LRC). ($n=$ tamaño de muestra; LRC= Longitud recta del caparazón; nótese la diferencia de escalas en ambos ejes).

Tabla 1. Resumen de las medidas morfométricas de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (LRC= Longitud recta del caparazón; ICC= Índice de condición corporal; n= tamaño de muestra; DE= desviación estándar).

Sitio	LRC (cm)				Peso (kg)				ICC (año)			
	n	Intervalo	Media	DE	n	Intervalo	Media	DE	n	Intervalo	Media	DE
BLA	620	41-110.9	73.54	10.73	607	11.34-145.15	58.31	24.72	17	1.31-1.46	1.38	0.04
LOL	1555	37.2-103	65.6	10.82	1525	9.07-160	42.13	20.99	16	1.27-1.46	1.37	0.07
Total	2175				2132				33			

En cuanto al peso de las tortugas el promedio fue de 46.73 ± 23.29 kg con intervalo de variación de 9.07-160 kg. De igual forma que los resultados de LRC, las tortugas que presentaron el mayor peso promedio fueron las de BLA ($K= 209.14$; $p<0.001$; Tabla 1).

3.2 Proporción de sexos

Un total de 2175 tortugas fueron sexadas de los cuales el 8.55% ($n= 186$) fueron machos, 33.19% ($n= 722$) hembras y 58.25% ($n=1267$) indeterminados. En ambos sitios de estudio la mayoría de las tortugas fueron consideradas como indeterminados (Figura 5).

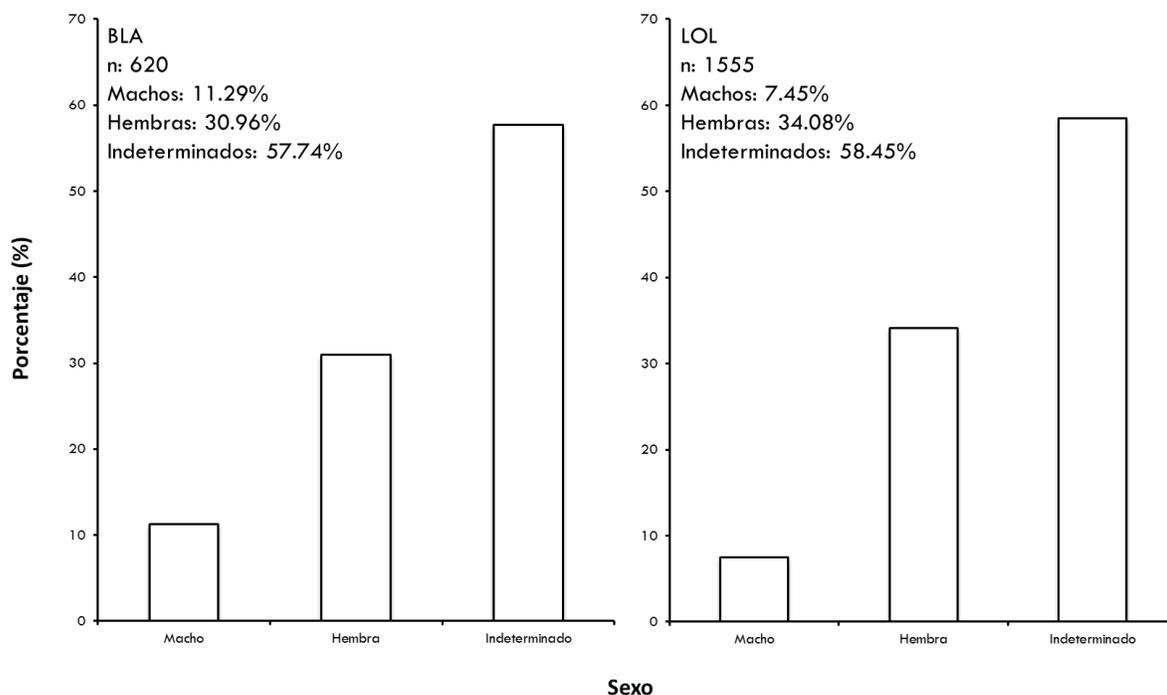


Figura 5. Proporción de sexos de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n) y el porcentaje (%) de las tortugas sexadas.

3.3 Tasa de crecimiento

Se analizaron un total de 111 tortugas que presentaron en promedio una tasa de crecimiento anual de 2.95 ± 1.77 cm año⁻¹ con un promedio de tiempo entre recapturas de 33.55 ± 24.59 meses. La LRC de la primera captura presentó un intervalo de 46 a 100.6 cm (media= 65.24 ± 11.40) y la tasa de crecimiento anual de 0 a 8.44 cm año⁻¹. Se encontraron diferencias altamente significativas en la tasa de crecimiento anual de ambos sitios (ANOVA, $F= 8.805$; $p<0.001$) (Tabla 2), siendo las tortugas de LOL (media= 3.27) las que presentaron mayor crecimiento en comparación a las de BLA (media= 2.23).

Tabla 2. Resumen de la talla promedio, tasa de crecimiento anual e intervalo de recaptura para las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (n= tamaño de muestra; DE= desviación estándar).

Sitio	LRC (cm)				Tasa de crecimiento (cm año ⁻¹)				Recaptura (mes)			
	n	Intervalo	Media	DE	n	Intervalo	Media	DE	n	Intervalo	Media	DE
BLA	620	41-110.9	73.54	10.73	34	0-6.74	2.23	1.47	34	11.67-124.04	29.44	26.37
LOL	1555	37.2-103	65.6	10.82	77	0.05-8.44	3.27	1.80	77	11.14-148.93	35.36	23.71
Total	2175				111				111			

En cuanto a las tasas de crecimiento entre las diferentes clases de tamaño (LRC_i) no se encontraron diferencias (ANOVA, $F= 1.91$; $p>0.05$) en el caso de BLA. Caso contrario, en LOL se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $F= 5.813$; $p<0.001$). En ambos sitios se observó un patrón de crecimiento no-monótono (Figura 6).

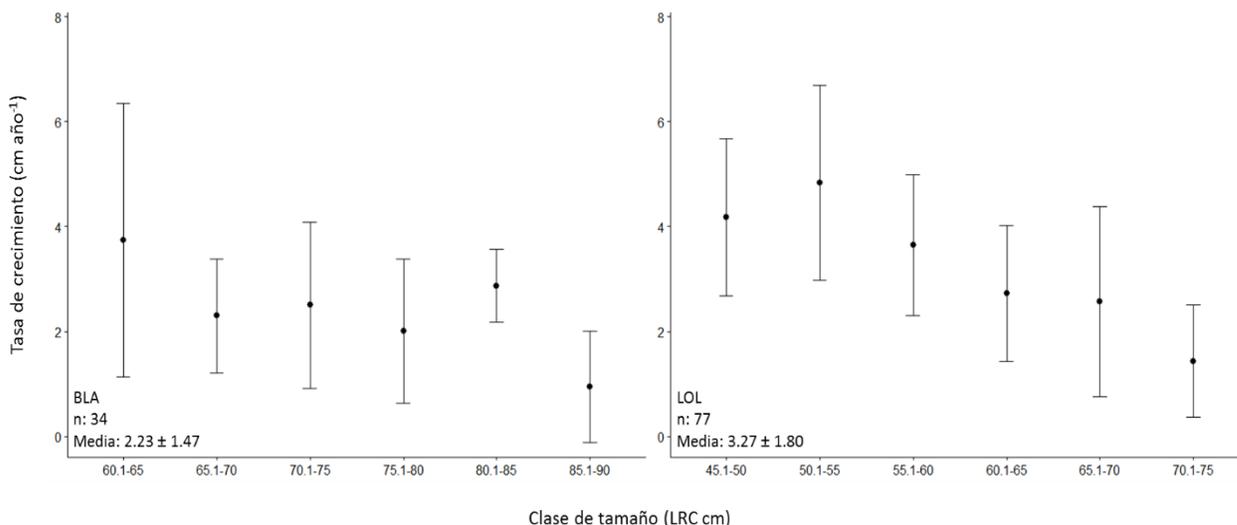


Figura 6. Tasa de crecimiento medio de las diferentes clases de tamaño de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Las líneas verticales representan el error al 95% de confianza. Se indica el tamaño de muestra (n) así como la media y desviación estándar. Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.

3.4 Índice de condición corporal

El índice de condición corporal (ICC) es una medida derivada de la relación existente entre el peso y la longitud de un organismo (Figura 7). A partir de esta relación se obtuvieron estimaciones de ICC en ambos sitios. Durante todo el periodo de estudio el ICC de las tortugas capturadas en BLA (Figura 8) en promedio fue de 1.37 ± 0.13 con intervalo de variación de 0.99 a 1.92. En cuanto a LOL (Figura 8), el promedio fue de 1.38 ± 0.14 con intervalo de variación de 0.81 a 1.95. Las estimaciones anuales del ICC presentaron un intervalo de 1.27 a 1.46 con un valor medio de 1.37 ± 0.05 (ICC; Tabla 1; Anexo A). Noventa por ciento (n= 1936) de las tortugas capturadas presentaron un ICC mayor a 1.20 reflejando una condición corporal saludable (ver Flint et al., 2009; Sterling et al., 2014). No se encontraron diferencias significativas entre sitios (ANOVA, $F= 0.067$; $p>0.05$) en el análisis medio anual. En cuanto al análisis estacional por sitio, se encontró que en LOL el ICC es menor (Kruskal-Wallis, $K= 26.85$; $p<0.001$) durante el invierno (media= 1.33).

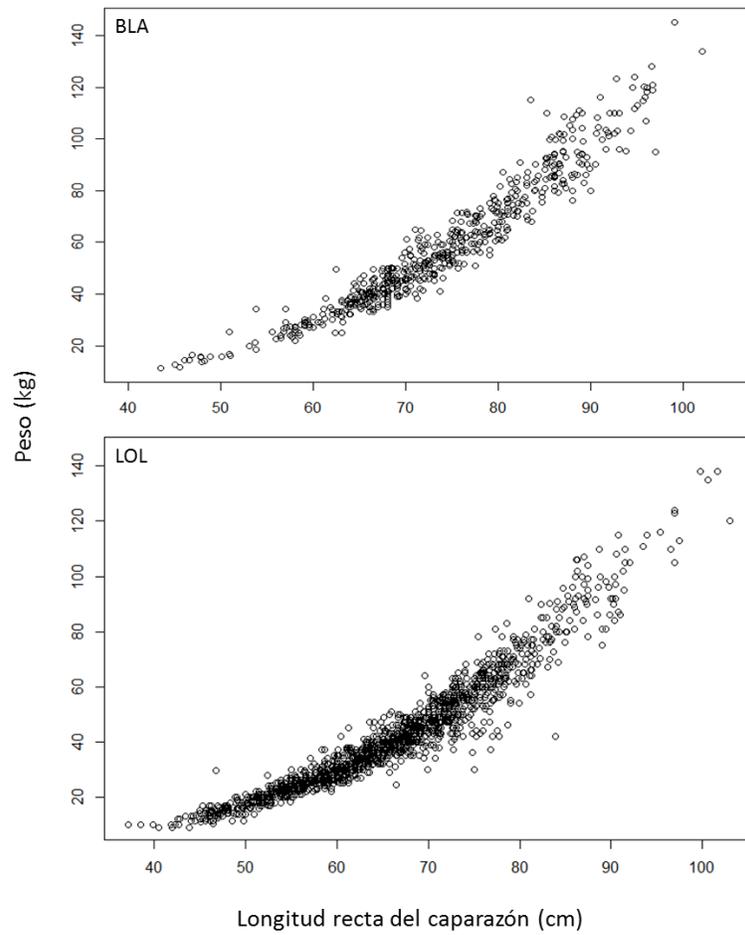


Figura 7. Relación entre la longitud recta del caparazón y el peso de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California.

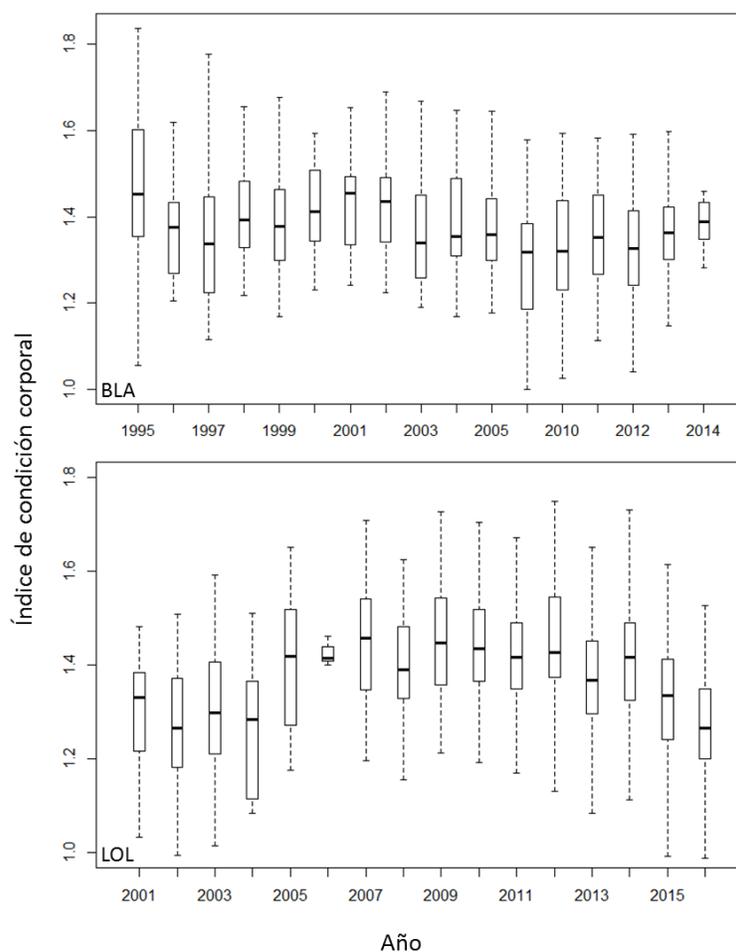


Figura 8. Índice de condición corporal anual de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Las líneas verticales representan el error al 95% de confianza. Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.

3.5 Captura por unidad de esfuerzo

Durante todo el periodo de estudio un total de 7020 horas de red en agua (905 unidades de esfuerzo; Figura 9) condujeron la captura de 2175 tortugas en los dos sitios de monitoreo (Tabla 3). La CPUE anual varió de 0.46-10.60 con un valor medio de 2.68 ± 2.29 . La mayor CPUE se registró durante 2013 en BLA (CPUE= 10.60; esf= 5) y la menor en LOL en 2001 (CPUE= 0.46; esf=28). En general y a pesar de la falta de monitoreos (BLA: 2006-2008), la CPUE fue mayor en BLA (media= 3.08) durante todo el periodo de estudio (Figura 10).

Tabla 3. Resumen del esfuerzo de muestreo y número total de tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California.

Sitio	Horas de red totales	Unidades de esfuerzo (esf)	Número total de organismos		
			Capturados	Marcados	Recapturados
BLA	3180	265	620	529	91
LOL	3840	640	1555	1393	162
Total	7020	905	2175	1922	253

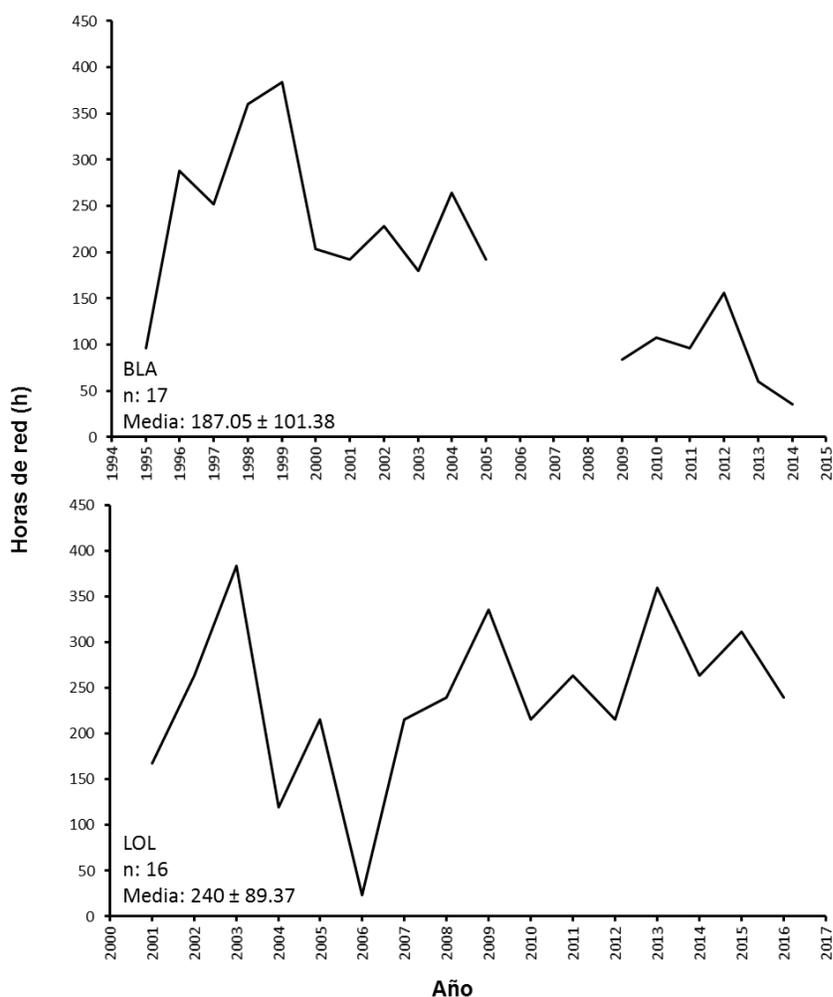


Figura 9. Horas de red anuales totales en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n), así como la media y desviación estándar. El espacio vacío indica el periodo donde no se realizaron monitoreos (BLA: 2006-2008). Nótese la diferencia de escalas en el eje de las abscisas.

En cuanto a las recapturas (Tabla 3), durante todo el periodo de estudio un total de 253 tortugas (11.63%) fueron recapturados (BLA= 91, 4.18%; LOL= 162, 7.44%) con intervalos de recaptura de 0-110.66 meses. El porcentaje de recapturas por sitio fue mayor en BLA (91, 14.67%) comparado con LOL (162, 10.41%). En la mayoría de los casos las tortugas fueron recapturadas una sola vez (BLA= 67, 73.62%; LOL= 134, 82.71%); 41 tortugas fueron capturadas dos veces (BLA=18, 19.78%; LOL= 23, 14.19%); ocho tortugas tres veces (BLA= 4, 4.39%; LOL= 4, 2.46%); y sólo tres tortugas fueron recapturados hasta cuatro veces (BLA= 2, 2.19%; LOL= 1, 0.61%). A pesar que el porcentaje de recapturas varió entre años (Anexo C) éstos permanecieron bajos; el mayor porcentaje de recaptura ocurrió en 2005 y 2015 en BLA (21.98%) y LOL (22.22%) respectivamente. No se registraron recapturas pertenecientes a otras áreas de forrajeo.

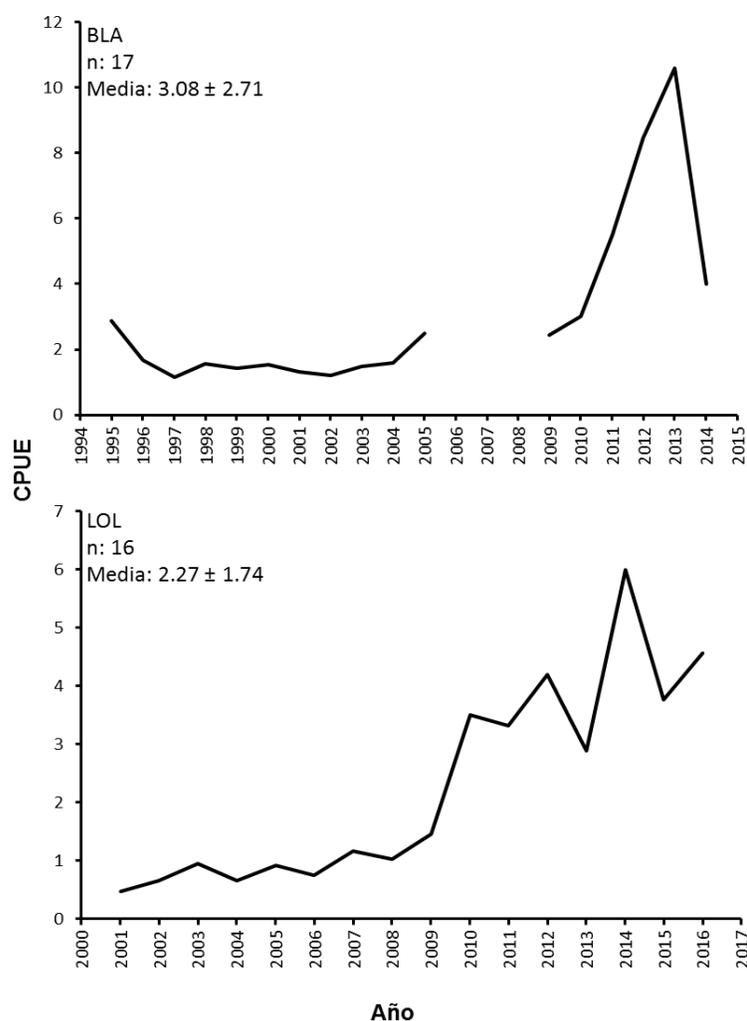


Figura 10. Captura por unidad de esfuerzo (CPUE) anual en las dos áreas de forrajeo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. Se indica el tamaño de muestra (n), así como la media y desviación estándar. El espacio vacío indica el periodo donde no se realizaron monitoreos (BLA: 2006-2008). Nótese la diferencia de escalas en ambos ejes.

3.6 Modelación

3.6.1 Análisis preliminar: Modelo Cormack-Jolly-Seber

El conjunto de datos analizado comprendió un periodo de 22 años (BLA: 1995-2005/2009-2014; LOL: 2001-2016) de esfuerzos de monitoreo en las áreas de alimentación de la tortuga verde (*C. mydas*). Durante todo el periodo de estudio se registraron 2175 capturas de 1922 tortugas marcadas en estas áreas. De los organismos marcados por sitio (Tabla 3), la mayoría fueron recapturados al menos una vez (BLA= 67, 12.66%; LOL= 9.61%) y sólo se registraron tres casos de hasta cuatro recapturas (BLA= 2, 2.19%; LOL= 1, 0.61%). Se realizó un análisis preliminar utilizando el modelo CJS con el fin de obtener los parámetros de supervivencia aparente (Φ) y probabilidad de recaptura (p). En BLA dos modelos fueron bien apoyados ($\Delta AIC_c < 4$), que de manera conjunta representaron el 99% del peso (w) de los modelos, siendo el modelo con supervivencia constante y recaptura dependiente del tiempo (i.e. $\{\Phi(\cdot)p(t)\}$) el mejor apoyado por el AIC_c (Anexo D). En el caso de LOL tres modelos, peso Akaike (w) acumulado del 93%, estuvieron bien apoyados ($\Delta AIC_c < 4$; Anexo D); el modelo con supervivencia aparente y recaptura totalmente dependiente del tiempo, (i.e. $\{\Phi(t)p(t)\}$), fue el mejor apoyado por el AIC_c . No se encontró evidencia de falta de ajuste en los modelos, indicando que los supuestos fueron respetados (Anexo E). Las estimaciones de Φ y p para los modelos mencionados anteriormente se muestran en el Anexo F y Anexo G para BLA y LOL respectivamente.

3.6.2 Modelos de Pradel

El conjunto de datos de marcaje-recaptura analizado estuvo conformado por un total de 1922 historias de encuentro (529 para BLA y 1393 para LOL). Se ajustaron un total de 120 modelos (60 por sitio: 30 con parametrización λ y 30 con parametrización f) donde la estructura de los parámetros fue constante, variable con el tiempo o ambos; a partir de ellos se seleccionó un subconjunto de modelos candidatos a interpretación. De los modelos ajustados con parametrización λ , el modelo con probabilidad de supervivencia constante, probabilidad de encuentro variante con el tiempo y tasa de crecimiento poblacional constante, i.e. modelo $\{\Phi(\cdot)p(t)\lambda(\cdot)\}$, fue más apoyado por el AIC_c en el caso de BLA (Tabla 4). Seis modelos tuvieron un $\Delta AIC < 4$ que de manera conjunta representaron el 97% del peso (w) de los modelos, sugiriendo que estos modelos también deben ser considerados para el proceso de inferencia. Cabe mencionar que los modelos señalados anteriormente fueron utilizados para el promediado de los

parámetros estimados. En caso de LOL el modelo con probabilidad de supervivencia, probabilidad de encuentro y tasa de crecimiento poblacional totalmente dependiente del tiempo, i.e. modelo $\{\Phi(t)p(t)\lambda(t)\}$, fue el mejor apoyado por el AIC_c (Tabla 5). Tres modelos tuvieron un $\Delta AIC_c < 4$ que de manera conjunta representaron el 99% del peso (w) de los modelos. Sin embargo, dado el bajo porcentaje de recaptura en este sitio (9.61%), las estimaciones obtenidas de los modelos fueron excluidas (Anexo H) debido a la falta de credibilidad en las mismas.

En cuanto a los modelos ajustados con parametrización f , el modelo con probabilidad de reclutamiento constante, i.e. modelo $\{\Phi(T)p(t)f(\cdot)\}$ fue más apoyado por el AIC_c en BLA; solo dos modelos tuvieron un $\Delta AIC_c < 4$, indicando que estos modelos también deben ser considerados para el proceso de inferencia. De manera similar a los resultados de BLA, en LOL solo dos modelos tuvieron un $\Delta AIC_c < 4$, pero en este caso el modelo con probabilidad de reclutamiento dependiente del tiempo, i.e. modelo $\{\Phi(t)p(t)f(t)\}$, fue el mejor apoyado por el AIC_c . Sin embargo, al igual que en la parametrización λ las estimaciones obtenidas fueron excluidas (Anexo I).

Tabla 4. Conjunto de los modelos más parsimoniosos de las parametrizaciones lambda (a) y reclutamiento (b), así como el criterio de selección del modelo para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. (K= número de parámetros; AIC_c = índice de información de Akaike corregido para pequeño número de muestras; ΔAIC_c = Diferencia en el AIC_c de cada modelo con respecto al que presenta el AIC_c más bajo; w = peso Akaike).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w
(a)Parametrización lambda				
$\{\Phi(\cdot)p(t)\lambda(\cdot)\}$	19	3315.747	0.000	0.336
$\{\Phi(T)p(t)\lambda(\cdot)\}$	20	3316.190	0.443	0.269
$\{\Phi(\cdot)p(t+esf)\lambda(\cdot)\}$	20	3317.891	2.144	0.115
$\{\Phi(T)p(t+esf)\lambda(\cdot)\}$	21	3318.342	2.595	0.092
$\{\Phi(\cdot)p(t)\lambda(t)\}$	37	3318.577	2.830	0.082
$\{\Phi(\cdot)p(\cdot)\lambda(t)\}$	22	3319.294	3.547	0.057
$\{\Phi(T)p(t)\lambda(t)\}$	38	3319.570	3.823	0.050
(b)Parametrización del reclutamiento				
$\{\Phi(T)p(t)f(\cdot)\}$	20	3305.749	0.000	0.746
$\{\Phi(T)p(t+esf)f(\cdot)\}$	21	3307.901	2.152	0.254

Tabla 5. Conjunto de los modelos más parsimoniosos de las parametrizaciones lambda (a) y reclutamiento (b), así como el criterio de selección del modelo para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en laguna Ojo de Liebre: 2001-2016. (K= número de parámetros; AIC_c= índice de información de Akaike corregido para pequeño número de muestras; ΔAIC_c= Diferencia en el AIC_c de cada modelo con respecto al que presenta el AIC_c más bajo; w= peso Akaike).

Modelo	K	AIC _c	ΔAIC _c	w
(a)Parametrización lambda				
{Φ(t)ρ(t)λ(t)}	46	7611.872	0.000	0.531
{Φ(t)ρ(t+esf)λ(t)}	47	7614.002	2.130	0.183
{Φ(.)ρ(t)λ(t)}	32	7614.256	2.383	0.161
{Φ(T)ρ(t)λ(t)}	33	7614.778	2.906	0.124
(b)Parametrización del reclutamiento				
{Φ(t)ρ(t)f(t)}	46	7624.521	0.000	0.744
{Φ(t)ρ(t+esf)f(t)}	47	7626.652	2.131	0.256

3.6.3 Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura

La probabilidad de supervivencia aparente (Φ) anual estimada durante los 17 años de monitoreo en BLA varió de 0.50 (ES = 0.11, IC= 0.29-0.71) a 0.66 (ES= 0.16, IC= 0.32-0.89) y en promedio fue $\Phi = 0.57$ (ES= 0.05, IC= 0.46-0.67). Tres modelos con $\Phi(T)$ derivados de la parametrización λ , estuvieron bien soportados ($\Delta AIC < 4$; Tabla 4) con peso Akaike (w) acumulado del 40%, proporcionando indicios de tendencia lineal para este parámetro (Figura 11). La probabilidad de recaptura (ρ) anual varió de 0.01 (ES = 0.013, IC= 0.002-0.082) a 0.29 (ES= 0.129, IC= 0.111-0.586) y el promedio fue $\rho = 0.12$ (ES= 0.021, IC= 0.0014-0.0101). Dos de los modelos más parsimoniosos, peso Akaike (w) acumulado del 20%, proporcionaron evidencia de la influencia de la covariable esfuerzo en la probabilidad de recaptura (Tabla 4). En general, esta probabilidad permaneció baja (Figura 12) debido a que los tiempos de monitoreo así como las condiciones climáticas fueron variables, por lo que los resultados obtenidos deben ser interpretados con precaución.

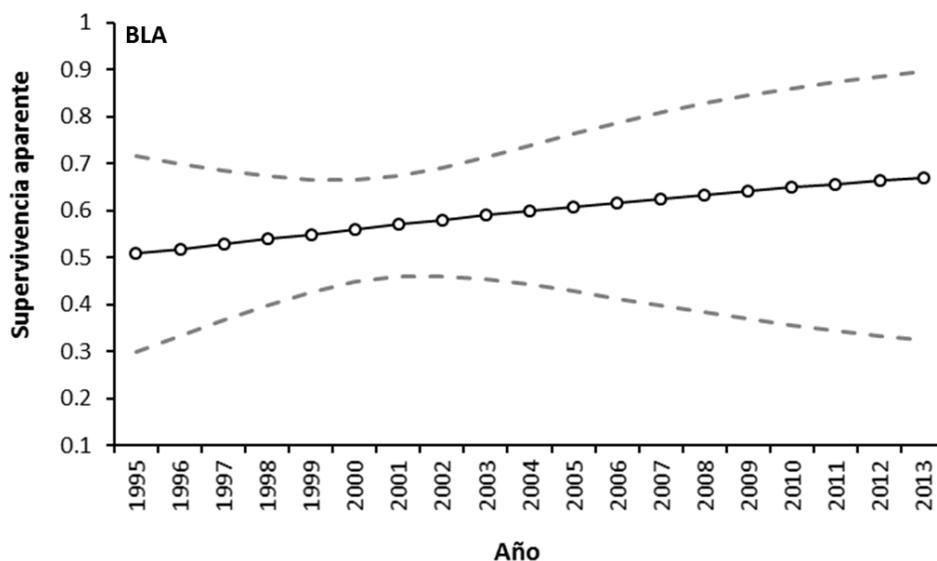


Figura 11. Estimaciones anuales de la supervivencia aparente (Φ) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).

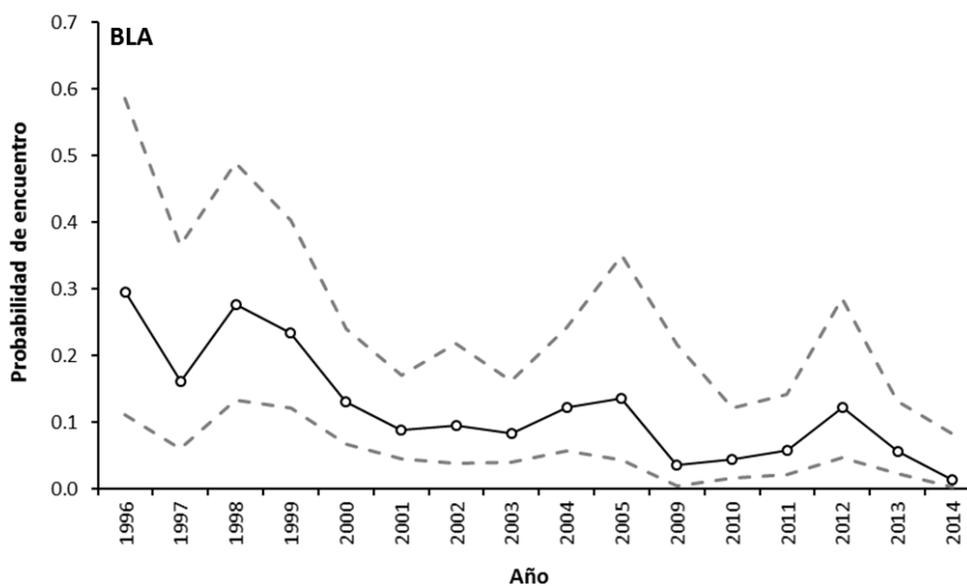


Figura 12. Estimaciones anuales de la probabilidad de recaptura (p) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).

3.6.4 Crecimiento poblacional y reclutamiento

La tasa de crecimiento poblacional (λ) anual estimada varió de 1.082 (ES= 0.208, IC= 0.743-1.577) a 1.179 (ES= 0.203, IC= 0.842-1.651) y en promedio fue $\lambda= 1.106$ (ES= 0.023, IC= 1.06-1.153). Como indicaron cuatro de los modelos más parsimoniosos, peso Akaike (w) acumulado del 79 %, este parámetro permaneció casi constante durante todo el periodo de estudio (Figura 13). En cuanto a la parametrización del reclutamiento, los dos modelos más parsimoniosos (Tabla 4), peso Akaike (w) acumulado del 99 %, mostraron una permanencia constante de este parámetro $f= 0.543$ (ES= 0.054, IC= 0.438-0.645).

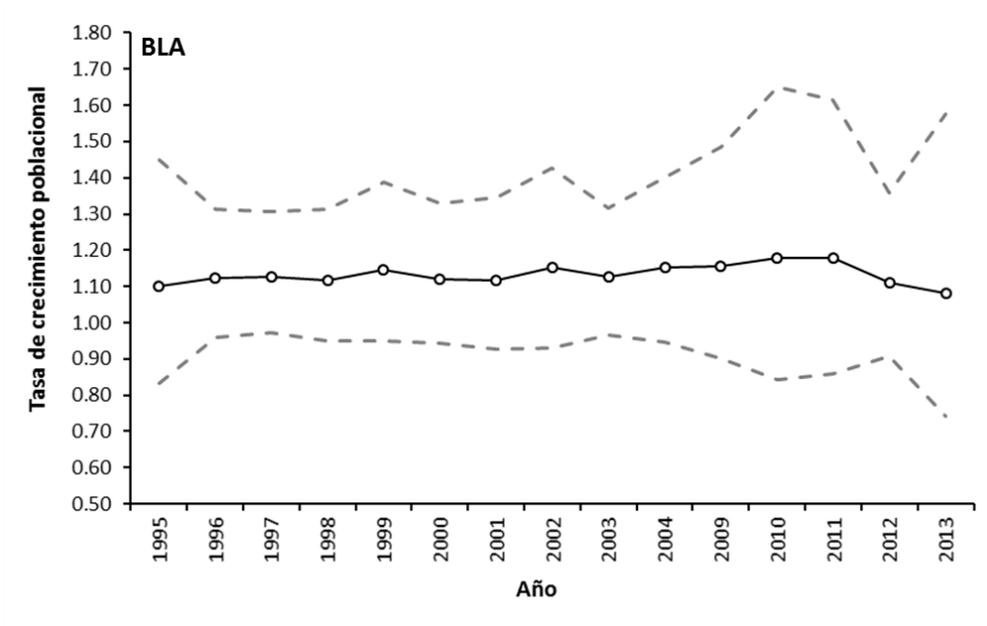


Figura 13. Estimaciones anuales del crecimiento poblacional (λ) a partir del método de promediado de los modelos para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en Bahía de los Ángeles: 1995-2005/2009-2014. Los círculos señalan las estimaciones puntuales y las líneas punteadas indican los límites de confianza (95%).

Capítulo 4. Discusión

4.1 Estructura de la población

Durante la primera etapa de vida, en el Pacífico Este la tortuga verde (*Chelonia mydas*) pasa aproximadamente de nueve a once años en un estadio oceánico conocido como “los años perdidos” y posteriormente se recluta en áreas neríticas de forrajeo (Koch et al., 2007). De acuerdo a varios autores (Seminoff et al., 2003; López-Mendilaharsu et al., 2005; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010), *C. mydas* en esta región cambia del estadio oceánico al nerítico aproximadamente a los 35-45 cm de longitud (LRC). Los resultados del presente estudio son consistentes con lo citado anteriormente, ya que las tortugas más pequeñas registradas en BLA y LOL fueron de 41 y 37 cm LRC respectivamente. De manera similar, se ha reportado en otras regiones del Pacífico que la tortuga verde se recluta aproximadamente a los 35 cm LRC (Chaloupka y Limpus, 2005; Sterling et al., 2013; Shimada et al., 2014; Fukuoka et al., 2015; Kameda et al., 2017; Sampson et al., 2015; Zárata et al., 2015).

Un 80% de las tortugas capturadas en las dos áreas de forrajeo fueron consideradas juveniles, demostrando la importancia que estas dos zonas representan como hábitats de desarrollo para la especie (Nichols, 2003; Sterling et al., 2013). Sin embargo, se encontraron diferencias en la estructura poblacional entre las dos zonas de alimentación. En general, se registraron los juveniles más grandes y adultos en BLA (media= 73.54), contrastando con LOL (media= 65.6) donde se encontraron mayormente organismos juveniles. Estos resultados fueron similares a los reportados en BLA y LOL por Seminoff et al. (2003) y López-Castro et al. (2010) respectivamente. López-Mendilaharsu et al. (2005) y Koch et al. (2007) describen la existencia de una separación de las clases de talla por hábitat, señalando que las tortugas más pequeñas se encuentran con mayor frecuencia en zonas someras, protegidas e interiores. En contra parte, los adultos se encuentran en zonas relativamente profundas, menos protegidas y exteriores. López-Mendilaharsu et al. (2005) indican que las tortugas pequeñas tienen una demanda energética mayor a las tortugas adultas, por lo que tienen preferencia a permanecer en regiones protegidas donde el gasto energético durante las actividades de alimentación es menor, a diferencia de las regiones oceánicas que son de alta energía. Esto puede explicar el hecho de la diferencia en la talla promedio de LRC, así como de la proporción de juveniles y adultos en ambos sitios. El sitio de captura en el Pacífico (LOL) se encuentra en una zona relativamente protegida, somera con fondo arenoso (Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010), mientras que en el Golfo (BLA) la zona es mayormente rocosa, relativamente expuesta y generalmente más profunda (Seminoff et al., 2003).

4.2 Proporción de sexos

Uno de los problemas en la determinación del sexo de la tortuga verde es la falta de características dimórficas específicas del sexo durante estadios ontogénicos tempranos (Wibbels, 2000; Allen et al., 2015). En contraparte, para organismos adultos, la cola es una característica sexual secundaria que permite diferenciar a los machos de las hembras (Wibbels, 2000). Sin embargo, se debe tener precaución cuando se utiliza esta característica, ya que se ha encontrado la presencia de machos tardíos que son confundidos con hembras adultas pequeñas (Limpus y Reed, 1985). Existen métodos más precisos para determinar el sexo (i.e. Laparoscopia, ensayo radioinmunológico de testosterona), sin embargo, son invasivos, costosos y logísticamente difíciles de realizar. Por lo tanto, la falta de estos métodos limitó la habilidad de determinar el sexo, principalmente el de las tortugas que se encontraron en estadios ontogénicos tempranos. Alternativamente, se utilizó un método no-invasivo propuesto por Solana-Arellano et al (Artículo en trámite para publicación; 2017). Basados en este criterio, en cada área de forrajeo se encontraron predominantemente organismos indeterminados (BLA= 57.74%; LOL= 58.45%). En cuanto a la proporción macho:hembra (M:H), en ambos sitios se encontró fuertemente sesgado hacia las hembras (1:3). Estos resultados fueron similares a los reportados por Seminoff (2000) y Solana-Arellano et al (Artículo en trámite para publicación; 2017) en BLA. Por otro lado y con base a los estudios realizados a la fecha, en LOL son escasos los trabajos sobre proporción de sexos que permitan comparar los resultados del presente estudio. Sin embargo, un estudio realizado por Hernández-Cruz (2013) reportó una relación equivalente (1:3) para este sitio. Adicionalmente, Allen et al. (2015) reportaron una proporción similar (1:3.5) en un área de forrajeo del Pacífico Este (i.e. Bahía de San Diego).

El sesgo hacia las hembras en estas áreas podría ser explicada por varias razones. La explicación más probable pudiera ser atribuida a una mayor eclosión de hembras en las zonas de anidación (i.e. Michoacán, Islas Revillagigedo e Islas Tres Marías). Para que la especie produzca una proporción 1:1 es necesario una incubación a temperatura constante (temperatura umbral: 28-30.3 °C; Wibbels, 2003). Entonces, variaciones por encima de 28-30.3°C en las zonas de anidación pudieran estar generando una mayor eclosión de hembras (Allen et al., 2015; Jensen et al., 2018). Otra explicación pudiera ser las diferencias de periodicidad migratoria entre machos y hembras (Allen et al., 2015). Por ejemplo, en Australia el tiempo de emigración hacia las zonas de reproducción de las hembras es de 5.8 años y para machos de 2.08 años (Limpus 1993; Limpus et al., 1994). Por lo tanto, se esperaría encontrar una menor proporción de machos debido a que salen con mayor frecuencia de las zonas de forrajeo hacia las de reproducción (Allen et al., 2015). Sin embargo, hay que tomar con cautela este razonamiento ya que en el Pacífico Este el patrón

para hembras es de 1.3-3 años, mientras que para machos es desconocido (Márquez et al., 1982; Alvarado-Díaz y Figueroa, 1990). Adicionalmente, Allen et al. (2015) señalan que este sesgo podría deberse a la diferencia en la preferencia de hábitat entre machos y hembras. Hasta la fecha, la determinación de sexos en las áreas de forrajeo ha sido una labor difícil de abordar debido a la falta de un método preciso que permita realizar tal discriminación. Por lo tanto, las proporciones aquí reportadas deben ser tomadas con precaución.

4.3 Tasa de crecimiento

El manejo de las especies requiere del entendimiento de características biológicas básicas como la tasa de crecimiento (Eguchi et al., 2012). Sin embargo, realizar tal labor resulta complicada debido al complejo ciclo de vida que exhibe la especie. Los datos obtenidos a partir del método de marcaje-recaptura aportaron información sustancial acerca de este parámetro en ambas áreas. En general, en el Pacífico, se ha descrito una tendencia de crecimiento no-monótono (“non-monotonic”; crecimiento acelerado en clases de talla medianas), a diferencia del Atlántico donde el crecimiento es monótono (“monotonic”; el crecimiento disminuye cuando la talla aumenta). Aunque en el primer caso la tendencia no siempre se cumple (Seminoff et al., 2015), i.e. Bahía Magdalena (crecimiento monótono; Koch et al., 2007), en este estudio dicho patrón fue corroborado. Por otro lado, la tasa de crecimiento media anual fue diferente entre los sitios de estudio (ver Tabla 2). En el caso de BLA, este parámetro fue mayor al reportado por Seminoff et al. (2002a) en la misma área de forrajeo (1.4 cm año⁻¹). Esta diferencia probablemente es atribuida a la baja representatividad de las clases de tallas analizadas (LRC: 50-90 cm) por estos autores. En cuanto a LOL, los resultados del presente estudio fueron similares (3.1 cm año⁻¹) a los reportados por López-Castro et al. (2010) para el mismo sitio. De manera complementaria, se ha reportado variación de la tasa de crecimiento entre áreas de forrajeo del Pacífico: Bahía Magdalena (1.62 cm año⁻¹; Koch et al., 2007); Bahía de San Diego (4.9 cm año⁻¹; Eguchi et al., 2012); Japón (2.24 cm año⁻¹; Kameda et al., 2017); Gran Barrera Arrecifal (2.2 cm año⁻¹; Limpus y Chaloupka, 1997); Hawái (2.1 cm año⁻¹; Balaz y Chaloupka, 2004); Islas Galápagos (0.8 cm año⁻¹; Zárata et al., 2015) e Isla Gorgona (0.74 cm año⁻¹; Sampson et al., 2015).

Seminoff et al. (2015), señalan que la variabilidad de la tasa de crecimiento entre áreas de forrajeo probablemente se debe a la selección del hábitat, abundancia y calidad de alimento, densidad de tortugas en el área y temperatura del agua. Bjorndal et al. (2000), argumentan que la selección del área de forrajeo

tiene un efecto significativo en el crecimiento y desarrollo de la especie, juicio que pudiera explicar la diferencia de la tasa de crecimiento entre sitios. Por otro lado, López-Mendilaharsu et al. (2005) indican que la cantidad de materia animal en la dieta podría influir sobre este parámetro. Aunque la dieta de la tortuga verde es principalmente herbívora, ésta se encuentra en función de la disponibilidad y calidad de alimento (Seminoff et al., 2002b; Labrada-Martagón et al., 2010). Por ejemplo, en ausencia de materia vegetal la tortuga verde consume invertebrados (e.g. medusas, plumas de mar, esponjas) aumentando el consumo de proteína animal, razón que explicaría la diferencia de la tasa de crecimiento entre áreas. Así mismo, la preferencia alimentaria de las tortugas pudiera estar influyendo sobre este parámetro (López-Mendilaharsu et al., 2008). Otra posible explicación es la densidad-dependencia que menciona Bjorndal et al. (2000). Sin embargo, es difícil suponer que el recurso alimentario sea una limitante, debido a la sobreexplotación que presentó la especie entre 1950-1970 (Márquez, 1990). Además, como menciona Nichols (2003), la abundancia de recursos aunada a la baja competencia intraespecífica ocasionaría el aumento de la tasa de crecimiento. Otro factor que pudiera estar afectando la tasa de crecimiento es la temperatura del agua (Eguchi et al., 2012). Se ha observado que a temperaturas bajas la tasa de crecimiento se reduce (Koch et al., 2007). A pesar de que las aguas del Pacífico (LOL) son más frías que las del Golfo de California (BLA) no se observó este patrón en los resultados del presente estudio. Probablemente por falta de un monitoreo estandarizado en BLA que cubra todas las estaciones del año, contribución de las diferentes clases de edad y diferencias en los intervalos de recaptura. Adicionalmente, Seminoff et al. (2002a) y Koch et al. (2007) señalan que la composición genética (stock) de las poblaciones podría ser un factor que explique las diferencias en la tasa de crecimiento, debido a que las agregaciones de tortugas marinas en estas áreas se encuentran conformadas por stocks de diferentes orígenes: Michoacán, Islas Revillagigedo e Islas Tres Marías (Nichols, 2003). Los factores mencionados anteriormente podrían explicar el hecho de las diferencias en la tasa de crecimiento anual entre sitios. Sin embargo, para entender cuál o cuáles son los componentes que más influyen sobre este parámetro, se requieren estudios más finos y a largo plazo en estas áreas de forrajeo.

4.4 Índice de condición corporal

El índice de condición corporal (ICC) se ha utilizado como medida de referencia del estado nutricional en especies silvestres como la tortuga verde (Labrada-Martagón et al., 2010). En este sentido, un organismo en buena condición se supone tendrá mejores reservas energéticas comparado con uno en malas

condiciones. En este estudio se consideraron a las tortugas con ICC > 1.20 como “muy saludable”; ICC de 1.11-1.19 “saludable”; ICC de 1.00-1.10 “promedio”; y aquellas con ICC < 1.00 como “pobre” (ver Flint et al., 2009; Sterling et al., 2013). En promedio, la mayoría de las tortugas capturadas (90%, n= 1936) presentaron un ICC > 1.20 reflejando una condición corporal “muy saludable”. Además, la ausencia de tumores atribuidos a fibropapilomatosis y bajo número (0.7%, n= 15) de organismos con ICC “pobre” proporcionaron evidencia para sugerir que las tortugas en estas áreas se encuentran en buen estado de salud (Sterling et al., 2013). Alternativamente, López-Castro et al. (2010) plantean que las aguas de la Península de Baja California podrían considerarse poco impactadas debido al bajo número de observaciones de parásitos y lesiones en las tortugas; la baja densidad de humanos se traduce a una menor contaminación y por lo tanto a una menor incidencia de tortugas enfermas. A pesar de la diferencia en la ubicación geográfica de las zonas de estudio (BLA y LOL), no se encontraron diferencias en el ICC. En ambos sitios las tortugas fueron consideradas “muy saludables”, denotando la importancia de estos sitios como hábitats de forrajeo para la especie (Nichols, 2003; Sterling et al., 2013). Los resultados en BLA fueron similares a los reportados por Seminoff et al. (2003) en el mismo sitio (media= 1.42 ICC) y a los reportados por López-Castro et al. (2010) en un área de forrajeo (El Pardito; media= 1.38 ICC) del Golfo de California. Con respecto a LOL, los resultados también fueron similares a los reportados por López-Castro et al. (2010) en el mismo sitio. Adicionalmente, el ICC reportado en el presente trabajo fue similar a los descritos en otras áreas de forrajeo del Pacífico (Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010; Labrada-Martagón et al., 2010; Sterling et al., 2013). En contraparte, el ICC fue mayor a los reportados por Caldwell (1962; Tomado de Seminoff, 2000) en el Golfo de California y a los reportados por Bjorndal et al. (2000) en el Caribe.

Bjorndal et al. (2000), han descrito un efecto denso-dependiente en el ICC para la especie, razón que pudiera explicar los valores altos del ICC en ambos sitios. A principios de 1900, la tortuga verde era abundante e importante por su contribución en la pesca de escama (Caldwell, 1962; Tomado de Sminoff, 2000). Sin embargo, en 1980 la población colapsó en un 96% (Seminoff, 2004), por lo que se cree que la competencia por el recurso alimentario no es una limitante y se ve reflejado en un ICC alto en estas áreas. Adicionalmente, en las Islas Galápagos se han reportado las tasas de crecimiento más bajas para las agregaciones de tortuga verde del Pacífico y Atlántico. En esta región, la especie ha estado protegida desde 1959 y actualmente las tortugas son muy abundantes (Zárate et al., 2015). Debido a la correlación positiva que presenta la tasa de crecimiento con el ICC (Bjorndal et al., 2000) se asume que el ICC también es de los más bajos. Seminoff et al. (2002a), sugieren que éstas diferencias pueden deberse a los regímenes de manejo de la especie, ya que en Islas Galápagos la especie no fue sobreexplotada a la misma escala que en la Península de Baja California.

En cuanto al análisis estacional, se encontraron los valores más bajos de ICC en LOL durante el invierno (media= 1.33 ICC) y los más altos durante el verano (media= 1.40 ICC). Este patrón ha sido reportado en otras áreas de forrajeo del Pacífico (Koch et al., 2007; Labrada-Martagón et al., 2010; López-Castro et al., 2010). Koch et al. (2007), han sugerido que esta variación puede deberse a los cambios de temperatura en el agua y disponibilidad de alimento. El comportamiento de la tortuga, al ser un organismo ectotermo, se ve influenciado por la temperatura del agua (Seminoff, 2000; Nichols, 2003; Koch et al., 2007). Se ha observado que durante el invierno las bajas temperaturas (18-20 °C) ocasionan que las tortugas se alimenten menos, sean lentas y lleguen a exhibir letargo invernal para conservar su energía (Seminoff, 2000; Koch et al., 2007). Así mismo, la baja abundancia de alimento durante esta estación resulta en una menor ingesta y por tanto en un ICC menor (Koch et al., 2007; Labrada-Martagón et al., 2010; López-Castro et al., 2010). Cabe mencionar que no fue posible realizar el análisis estacional en BLA debido a la falta de datos. Sin embargo, se cree que el patrón estacional es el mismo en este sitio, debido a la similitud de la temperatura superficial del agua (14-15 °C; Seminoff datos no publicados) y al comportamiento que exhiben los organismos durante el invierno (Seminoff, comunicación personal). Sin embargo, para responder esta pregunta, se sugiere un monitoreo estandarizado que cubra todas las estaciones del año.

El uso del ICC para evaluar el estado de salud de la tortuga verde fue propuesto por Bjorndal et al. (2000), y aunque ha sido ampliamente utilizado, Labrada-Martagón et al. (2010) recomiendan que sea evaluado de manera conjunta con parámetros de bioquímica sanguínea (e.g. glucosa, proteínas, lípidos) para que pueda ser una herramienta útil como indicador del estado físico y nutricional de la especie. Además, estos autores sugieren incluir diversos factores (e.g. sexo, clase de edad, nivel de contaminantes, enfermedades, etc.) para obtener estimaciones robustas de este índice y por tanto del estado de salud de las tortugas. En consecuencia, se sugiere que la interpretación de la información proporcionada en el presente trabajo sea tomada con cautela y que estudios más especializados sean realizados en estas áreas.

4.5 Captura por unidad de esfuerzo

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) es la relación que existe entre los organismos capturados dada una cantidad de esfuerzo pesquero y a menudo es utilizada como un índice de abundancia relativa (Maunder et al., 2006). Entonces, la evaluación de este parámetro es importante como medida de éxito de los trabajos de conservación en estos sitios. Sin embargo, existen dificultades inherentes relacionadas con la estandarización de las técnicas de captura, colecta de datos y experiencia del personal técnico

(López-Castro et al., 2010; Koch, 2013). En general y a pesar de las diferencias en las unidades de esfuerzo, en ambos sitios se observó una tendencia ligeramente creciente de la CPUE al final del estudio. Los resultados en BLA fueron mayores a los reportados por Seminoff et al. (2003) en el mismo sitio. En cuanto a LOL, los resultados fueron menores a los reportados por López-Castro et al. (2010) en la misma área de forrajeo. Adicionalmente, la CPUE en ambos sitios fueron menores a los reportados en Punta Abreojos (CPUE= 17.35) y Laguna San Ignacio (CPUE= 4.42) (López-Castro et al., 2010), y mayores a los reportados en Bahía Magdalena (CPUE= 1.22; Koch et al., 2007).

En general, a pesar de la falta de monitoreos en BLA (2006-2008) y de un mayor número de horas de muestreo en LOL, la CPUE fue mayor en BLA. Esto pudo deberse a la diferencia de dimensiones entre áreas de estudio, ya que LOL es un área más extensa (360km²). Además, puede ser que la estimación se encuentre sesgada en esta área por el comportamiento de las tortugas ante las redes, ya que existe la posibilidad de que las tortugas hayan aprendido a evitar las redes mostrando un comportamiento de “trap-shyness” (Lettink y Armstrong, 2003). López-Castro et al. (2010), señalan que estas diferencias pueden deberse a factores como clima, temporada y tiempo de monitoreo. Cabe mencionar que cuando ocurrió el cambio del método de captura de tortugas en LOL (i.e. muestreos masivos y encierre) se observó una tendencia ligeramente creciente en la CPUE para este sitio. Alternativamente, las medidas de protección en los sitios pudieran ser un factor que este interviniendo en la estimación de la CPUE (Nichols, 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010). Por ejemplo, Koch et al. (2006) señalan que el valor bajo de la CPUE encontrado en Bahía Magdalena (Koch et al, 2007) se debe a que la pesca en el sitio está menos regulada y existe una alta mortalidad por la pesca furtiva e incidental. Caso contrario, en Punta Abreojos, López-Castro et al. (2010) han reportado una CPUE 10 veces mayor a las encontradas en este estudio. Los autores mencionan que estos resultados pueden deberse a que la pesca en la zona donde se realizó el monitoreo (Estero Coyote) se encuentra estrictamente regulada. Así mismo, la alta abundancia de tortugas asociadas a un estero pequeño con canales angostos hace que la captura sea mucho mayor en esta área (Koch, comunicación personal).

Aunque la CPUE ha sido ampliamente utilizada como proxy de abundancia, López-Castro et al. (2010) y Koch (2013) señalan que no es muy precisa para evaluar tendencia poblacional, ya que las estimaciones son altamente variables debido a factores externos como: corrientes, condiciones climáticas, características oceanográficas, etc. Así mismo, señalan que el uso de diferente tamaño de red, ubicación de tendido de la red y tiempo de monitoreo influyen sobre este parámetro. Por lo tanto, para poder comparar la abundancia entre sitios se requiere un análisis de marcaje-recaptura, sin embargo, para llevarlo a cabo se necesita un gran número de organismos recapturados. Por lo tanto, se sugiere seguir

con los monitoreos con el objetivo de reunir la mayor información posible y así brindar resultados confiables.

4.6 Modelación

Las estimaciones del crecimiento poblacional de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en las áreas de forrajeo son necesarias para el entendimiento de la tendencia y dinámica de la población, así como para el desarrollo de estrategias efectivas de manejo y conservación de la especie (Hamann et al., 2010; Mancini et al., 2015). El modelo de Pradel (1966), permitió estimar los parámetros de supervivencia, encuentro, crecimiento poblacional y reclutamiento. Sin embargo, las dificultades inherentes de los monitoreos (e.g. logística complicada, altos costos, condiciones climáticas, experiencia de los participantes, etc.) (Nichols, 2003; Seminoff et al., 2003; Koch et al., 2007; López-Castro et al., 2010; Sterling et al., 2013; Mancini et al., 2015) aunado al bajo número de recapturas añadieron dificultades en el proceso analítico, especialmente en LOL donde el porcentaje de recapturas fue bajo (10.41%). Por lo tanto, es importante seguir monitoreando a la tortuga verde en estas áreas de forrajeo con el objetivo de aumentar los datos de marcaje-recaptura y así brindar resultados confiables.

4.6.1 Supervivencia aparente y probabilidad de recaptura

Las estimaciones de supervivencia de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) son necesarias para el mejoramiento de los modelos de dinámica poblacional, así como, de los planes de manejo y conservación de la especie (Bjorndal et al., 2003). En el presente estudio, las estimaciones de supervivencia aparente (Φ) incluyeron tanto tortugas juveniles como adultas (LRC_i= 47.9-93.8). Por lo tanto, deben ser consideradas como un promedio de un amplio intervalo de clases de edad (Eguchi et al., 2010). La Φ anual estimada ($\Phi= 0.57$) fue similar a la reportada ($\Phi= 0.52$) por Seminoff (2000) en el mismo sitio. Sin embargo, fue menor a la reportada en Bahía Magdalena ($\Phi= 0.85$; Koch et al., 2007); Bahía de San Diego ($\Phi= 0.86$; Eguchi et al., 2010); Bahamas ($\Phi= 0.89$; Bjorndal et al., 2003); y Gran Barrera Arrecifal ($\Phi= 0.88$; Chaloupka y Limpus, 2005).

Aunque en este trabajo no se realizaron estimaciones de Φ por estadio ontogénico (juvenil vs adulto), Seminoff et al. (2015), señalan que en general la Φ tiende a ser menor en juveniles que en adultos. Esto se debe a que los juveniles son más susceptibles a la depredación y en general tienen una mayor tasa de mortalidad comparada con los adultos (Musick y Limpus, 1997). Por ejemplo, Seminoff et al. (2003) en BLA encontraron una $\Phi= 0.58$ en juveniles y $\Phi= 0.98$ en adultos. Esto podría explicar el hecho de la baja Φ , ya que la mayoría de las historias de encuentro correspondieron a organismos juveniles (60%). Así mismo, es importante señalar que Φ no toma en cuenta los efectos de emigración de los organismos. Con frecuencia las estimaciones de Φ resultan sustancialmente menores a la supervivencia real debido a que el análisis confunde la emigración con mortalidad (Bjorndal et al., 2003). Alternativamente, la pérdida de marcas puede ser un factor que este influyendo en la subestimación de este parámetro Φ (Seminoff et al., 2003).

En general, debido a la baja presencia de grandes predadores, escasos reportes de fibropapilomatosis y alta abundancia de alimento en las áreas de forrajeo, se esperarían tasas de mortalidad bajas (Koch et al., 2007; Koch, 2013). Aunque la estimación de Φ sugiere aproximadamente 40% de mortalidad ($1-\Phi$) en el área, es posible que sea atribuida a la subestimación del parámetro. Sin embargo, no es posible descartar los factores naturales y antropogénicos (i.e pesca ilegal, pesca incidental) (Koch et al., 2006; Mancini y Koch, 2009; Senko et al., 2014) como agentes que contribuyen a la mortalidad, ya que se ha reportado una alta presencia de tortugas varadas y sacrificadas en el área (Seminoff et al., 2003).

En cuanto a la probabilidad de recaptura (p), esta fue variable con el tiempo y en general permaneció baja ($p= 0.12$). Aunque las razones de la variación en la probabilidad de recaptura no son claras, dos de los modelos más parsimoniosos, peso Akaike (w) acumulado del 20%, proporcionaron evidencia de la influencia de la covariable esfuerzo sobre este parámetro. Otra razón que tal vez explique la baja p pudiera ser la temperatura del agua. Eguchi et al. (2010) han descrito una relación inversamente proporcional entre la covariable temperatura y p en un área de forrajeo de San Diego. Adicionalmente, el patrón de movimiento de los diferentes estadios de vida (juveniles vs adultos) puede ser un factor que este influyendo en la detección de los organismos en el área. Varios autores (Seminoff et al., 2002c; Seminoff y Jones, 2006; Senko et al., 2010; MacDonald et al., 2012) han demostrado que las tortugas exhiben diferente comportamiento en sus patrones de movimiento dentro de sus áreas de forrajeo.

Aunque las estimaciones de Φ brindan información demográfica valiosa, claramente es necesario un análisis más robusto que estime la supervivencia real y que tome en cuenta clases de edad, efectos de migración y covariables individuales (e.g. sexo, edad, peso, etc.). Así mismo, para saber cuáles son las causas (covariables) que influyen en la variación temporal de la probabilidad de encuentro, se requieren

más estudios. En consecuencia, se sugiere seguir monitoreando a *C. mydas* en las zonas de forrajeo con el objetivo de reunir un mayor número de recapturas y así brindar resultados más completos.

4.6.2 Crecimiento poblacional y reclutamiento

En años recientes ha aumentado el interés de conocer parámetros de crecimiento poblacional y reclutamiento con el objetivo de evaluar las medidas de conservación (Cooch y White, 2017). El método de marcaje-recaptura ha sido comúnmente utilizado para estimar la abundancia poblacional y particularmente la aproximación clásica ha sido el modelo Cormack-Jolly-Seber (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965). Sin embargo, uno de los problemas con esta aproximación es que la abundancia no se encuentra incorporada explícitamente en el modelo, este parámetro es derivado a partir de las estimaciones de la probabilidad de recaptura (p) y de los datos observados (Lebreton et al., 1992; Cooch y White, 2017). Es por lo anterior que Pradel (1966) desarrolló un modelo que puede derivar estimaciones del crecimiento poblacional y reclutamiento sin la necesidad de la obtención de abundancia.

Los primeros intentos para estimar abundancia de la tortuga verde en áreas de forrajeo fueron realizados en la Gran Barrera Arrecifal y Bahamas (Chaloupka y Limpus, 2001; Bjorndal et al., 2005). En la actualidad son escasos los trabajos que estimen abundancia en las áreas de forrajeo del Pacífico (Eguchi et al., 2010; Koch et al., 2013; Mancini et al. 2015). A nuestro conocimiento, es la primera vez que se utiliza el modelo de Pradel (1966) para estimar el crecimiento poblacional y reclutamiento en una zona de forrajeo del Pacífico Este. La tasa de crecimiento poblacional (λ) medio anual estimada sugiere un crecimiento poblacional de aproximadamente 10%. En el Pacífico se han identificado 20 stocks o unidades de manejo de la tortuga verde, cuyos elementos han demostrado estar estables, en aumento o decremento (Chaloupka et al., 2004). Seminoff et al. (2015) a partir del análisis de viabilidad poblacional demostraron que la unidad de manejo del Pacífico Este se encuentra en aumento. Lo anterior podría sustentar la evidencia que sugiere que en esta área de forrajeo la población se encuentra en aumento, debido a que la mayoría de los organismos que se encuentran en esta zona (95%) provienen principalmente de los stocks mexicanos de Michoacán e Islas Revillagigedo (Nichols, 2003). Adicionalmente, Méndez-Béjar (En prensa, 2016) señala que los campamentos tortugueros implementados como medidas de protección y conservación en Michoacán han contribuido a un mayor éxito de eclosión de la especie.

En el Pacífico Este, la tortuga verde pasa aproximadamente de nueve a once años en un estadio oceánico conocido como “los años perdidos” y posteriormente se recluta en áreas neríticas de forrajeo (Koch et al., 2007). En el presente estudio se encontró una probabilidad de reclutamiento (f) constante de aproximadamente 54%, demostrando la importancia de la zona como hábitat de desarrollo para la especie. Para una población en crecimiento se puede asumir que el incremento de reclutas refleje una mayor contribución de organismos juveniles en la frecuencia de tallas. En consecuencia, a largo plazo se esperaría encontrar una disminución gradual de la talla promedio. En el presente estudio se encontró evidencia que sugiere el cumplimiento de este razonamiento. Un estudio realizado en BLA por Seminoff et al. (2003), encontraron un 56% de juveniles y un intervalo de LRC: 46-100 cm (media= 74.3). Actualmente, en este trabajo la proporción de juveniles fue del 64% y un intervalo de LRC: 41-110.9 (media= 73.5). Lo que se traduce a un aumento (12%) de los juveniles en la distribución de frecuencia de tallas y la disminución aproximada de 1 cm en la talla promedio de LRC.

Después de la disminución dramática de la población de *C. mydas* durante los 80's, en años recientes, la población de hembras anadoras en Colola, Michoacán, ha mostrado señales de aumento (Alvarado-Díaz, comunicación personal; Tomado de Koch et al., 2007; Seminoff et al., 2015). Consistente con lo anterior y debido a la alta contribución del stock michoacano en BLA, los resultados del presente estudio muestran indicios de aumento de la población en esta área de forrajeo. Sin embargo, hay que mencionar que en las áreas de forrajeo la tortuga verde aún se encuentra sujeta a presión debido a la captura ilegal y pesca incidental (Koch et al., 2006; Mancini y Koch, 2009; Senko et al., 2014). Entonces, se puede asumir que de existir una regulación más estricta en la zona, los resultados encontrados sobre este parámetro (λ) pudieran ser aún mayores. Wallace et al. (2010), han señalado que el siguiente paso en la conservación de la especie es la inclusión de las áreas de forrajeo en las unidades de manejo. Para las especies con una amplia distribución espacial, las decisiones de manejo a nivel especie pueden no ser efectivas debido a la variabilidad de la magnitud de cada amenaza a escala regional y local, por lo que cada una de estas subpoblaciones debe ser monitoreada y manejada (Eguchi et al., 2010). Así mismo, la incapacidad de analizar LOL con los modelos de marcaje-recaptura remarca la necesidad de seguir monitoreando a la especie. En consecuencia, y debido a la importancia crítica de estas áreas de alimentación en el ciclo de vida de la especie, se sugiere seguir generando información de *C. mydas* en BLA y LOL con el objetivo de reunir un mayor número de recapturas y evaluar los resultados de los futuros esfuerzos de conservación.

Capítulo 5. Conclusiones

- Existe una segregación de tallas entre áreas de alimentación probablemente atribuida a las diferencias en las características geográficas.
- En Laguna Ojo de Liebre la tasa de crecimiento es de las más altas registradas entre áreas de forrajeo del Pacífico.
- En las dos áreas de forrajeo las tortugas se encontraron en buen estado de salud, denotando la importancia de estos sitios como hábitats de alimentación para la especie.
- Aunque la captura por unidad de esfuerzo ha sido ampliamente utilizada como proxy de abundancia no es muy precisa para evaluar tendencia poblacional, ya que las estimaciones son altamente variables debido a factores intrínsecos y extrínsecos.
- El bajo porcentaje de recapturas en Laguna Ojo de Liebre impidió realizar el análisis de marcaje-recaptura en esta área.
- La estimación del parámetro de supervivencia (Φ) en Bahía de los Ángeles probablemente se encuentra subestimada y se encontró evidencia de la influencia de la covariable esfuerzo sobre la probabilidad de recaptura (p).
- Aparentemente se empiezan a reflejar los esfuerzos de conservación en Bahía de los Ángeles, ya que se encontró un aumento de reclutas en la zona y evidencia que sugiere que la población de *C. mydas* en esta área se encuentra en aumento.
- A pesar que las áreas de forrajeo ofrecen una gran oportunidad para reunir información valiosa, el monitoreo de esta especie no es una tarea sencilla, ya que existen dificultades inherentes en los monitoreos: logística complicada, altos costos, condiciones climáticas y experiencia de los participantes.

Capítulo 6. Recomendaciones

- Se recomienda implementar el uso de una base de datos estándar (i.e. mismas unidades de medición) entre las áreas de forrajeo de la Península de Baja California con el objetivo de reducir el tiempo de corrección de los datos.
- Es necesario un monitoreo constante y estandarizado en estas áreas de forrajeo. Así mismo, para reducir el error en la toma de datos se recomienda el entrenamiento de los voluntarios previo a los monitoreos.
- Además de las medidas morfométricas, se recomienda tomar muestras de sangre y registrar parámetros ambientales.
- Para el mejoramiento del sexado de las tortugas es necesario la toma de muestras hemáticas y medidas morfométricas adicionales (i.e. longitud precloacal, longitud postcloacal).
- Para que el índice de condición corporal pueda ser una herramienta útil como indicador del estado físico y nutricional de la especie se recomienda que sea evaluado de manera conjunta con parámetros de bioquímica sanguínea.
- Con el objetivo de reducir la pérdida de marcas se recomienda cambiar el uso de etiquetas INCONEL por chips RFID (Radio Frequency IDentification) para identificación por radiofrecuencia.
- Es imperativo seguir monitoreando las tendencias en abundancia de *C. mydas* en estas áreas con el objetivo de evaluar los resultados de los futuros esfuerzos de conservación.
- Para el mejoramiento y utilización de otras aproximaciones a partir del método de marcaje-recaptura, se sugiere continuar con el monitoreo de *C. mydas* en estas áreas de forrajeo con el objetivo de reunir un mayor número de recapturas y así brindar resultados más completos.

Literatura citada

- Allen, C.D., Robbins, M.N., Eguchi, T., Owens, D.W., Meylan, A.B., Meylan, P.A., Kellar, N.M., Schwenter, J.A., Nollens, H.H., LeRoux, R.A., Dutton, P.H., Seminoff, J.A. 2015. First Assessment of the Sex Ratio for an East Pacific Green Sea Turtle Foraging Aggregation: Validation and Application of a Testosterone ELISA. *PLOS ONE* 10 (10), e0138861.
- Alvarado-Díaz, J., Figueroa, A. 1990. The ecological recovery of sea turtles of Michoacan, Mexico. Special attention: the black turtle, *Chelonia agassizii*. U.S. Fish and Wildlife Service, Albuquerque, N.M., p. 97.
- Alvarado, J., Murphy, T. 2000. Periodicidad en la anidación y el comportamiento entre anidaciones. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, A., Donnelly, M. (Eds.). Técnicas de investigación y manejo para la conservación de las tortugas marinas. UICN/CSE Grupo Especialista en Tortugas Marinas. pp. 132-136.
- Balazs, G., Chaloupka, M. 2004. Spatial and temporal variability in somatic growth of green sea turtles (*Chelonia mydas*) resident in the Hawaiian Archipelago. *Marine Biology*, 145, 1043-1059.
- Bermúdez-Almada, B. 2003. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar: Reserva de la biosfera El Vizcaíno. Consultado el 7 de Noviembre de 2017, de [http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR RAMSAR/Baja California Sur/Laguna Ojo de Liebre/Laguna%20Ojo%20de%20Liebre.pdf](http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR_RAMSAR/Baja_California_Sur/Laguna_Ojo_de_Liebre/Laguna%20Ojo%20de%20Liebre.pdf)
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y. 2000. Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecological Applications*, 10(1), 269-282.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y. 2003. Survival probability estimates for immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, 252, 273-281.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y. 2005. Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. *Ecological Applications*, 15, 304-314.
- Bolten, A.B. 2003. Active swimmers–passive drifters: the oceanic immature stage of loggerheads in the Atlantic system. En: Bolten, A.B., Witherington, B.E. (Eds.). *Loggerhead sea turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 63-78.
- Bowen, B.W., Meylan, A.B., Ross, J.P., Limpus, C.L., Balaz, G.H., Avise, J.C. 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution*, 46(4), 865-881.
- Broderick, A.C., Godley, B.J., Hays, G.C. 2001. Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1481-1487.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. (2nd Edition) Springer, New York.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods and Research*, 33, 261-304.
- Carr, A., Carr, M.H. 1970. Modulated reproductive periodicity in *Chelonia*. *Ecology*, 51, 335-337.

- Cavazos, T. 2008. Clima. En: Danemann, G.D., Ezcurra, E. (Eds.) Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Pronatura Noroeste, INE, SEMARNAT, San Diego Natural History Museum, México. pp. 67-90.
- Chaloupka, M., Dutton, P., Nakano, H. 2004. Status of sea turtle stocks in the Pacific. En: Expert Consultation on Interactions between Sea Turtles and Fisheries within an Ecosystem Context. FAO Fisheries Report No. 738, Supplement FIRM/R738. pp. 135-164.
- Chaloupka, M., Limpus, C. 2001. Trends in the abundance of sea turtles resident in southern Great Barrier Reef Waters. *Biological Conservation*, 102, 235-249.
- Chaloupka, M., Limpus, C. 2005. Estimates of sex- and age- class- specific survival probabilities for a southern Great Barrier Reef green sea turtle population. *Marine Biology*, 146, 1251-1261.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera el Vizcaíno. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). 1981. Apéndices. Consultado el 6 de enero de 2017, de <https://cites.org/esp/app/appendices.php>
- Cooch, E., White, G. 2017. Program MARK-A Gentle Introduction (17th ed.). Consultado el 2 de Marzo de 2017, de <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cormack, R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*. 51, 429-438.
- Craig, P., Parker, D., Brainard, R., Rice, M., Balazs, G. 2004. Migrations of green turtles in the central South Pacific. *Biological Conservation*, 116, 433-438.
- Daesslé, L.W., Ruiz-Montoya, L., Tobschall, H. J., Chandrajith, R., Camacho-Ibar, V.F., Mendoza-Espinosa, L.G., Quintanilla-Montoya, A.L., Lugo-Ibarra, K.C. 2009. Fluoride, nitrate and water hardness in groundwater supplied to the rural communities of Ensenada County, Baja California, Mexico. *Environmental Geology*, 58, 419-429.
- De la Cruz-Agüero, J., Cota-Gómez, V.M., Arellano-Martinez, M. 1996. Lista sistemática de los peces marinos de las lagunas Ojo de Liebre y Guerrero Negro, BCS y BC, México. *Ciencia Marinas*, 22, 111-128.
- Delgadillo-Hinojosa, F., Gaxiola-Castro, G., Segovia-Zavala, A., Muñoz-Barbosa, A., Orozco-Borbon, M.V. 1997. The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 45, 135-148.
- Diario Oficial de la Federación (D.O.F). 1990. Acuerdo que establece veda para todas las especies y subespecies de tortugas marinas en aguas de jurisdicción nacional de los litorales del océano Pacífico, Golfo de Mexico y Mar Caribe. Consultado el 02 de enero de 2017, de http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4658226&fecha=31/05/1990
- Dutton, P.H., Balaz, G., LeRoux, R., Murakawa, S., Zarate, P., Sarti-Martinez, L. 2008. Composition of Hawaiian green turtle foraging aggregations: mtDNA evidence for a distinct regional population. *Endangered Species Research*, 5, 37-44.

- Eguchi, T., Seminoff, J.A., LeRoux, R.A., Dutton, P.H., Dutton, D.L., 2010. Abundance and survival rates of green turtles in an urban environment: coexistence of humans and an endangered species. *Marine Biology*, 157, 1869-1877.
- Eguchi, T., Seminoff, J.A., LeRoux, R.A., Prosperi, D., Dutton, D.L., Dutton, P.H. 2012. Morphology and growth rates of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in a northern-most temperate foraging ground. *Herpetologica*, 68, 76-87.
- Figueroa, A., Alvarado, J., Hernández, F., Rodríguez, G., Robles, J. 1993. The ecological recovery of sea turtles of Michoacán, México. Special attention to the black turtle (*Chelonia agassizi*). Final Report to WWF-USFWS, Albuquerque, N.M., p. 51.
- Flint, M., Kane, J.P., Mills, P., Limpus, C. 2009. A veterinarian's guide for sea turtle post mortem examination and histological investigation. The University of Queensland, Australia.
- Fukuoka, T., Narazaki, T., Sato, K. 2015. Summer-restricted migration of green turtles *Chelonia mydas* to a temperate habitat of northwest Pacific Ocean. *Endangered Species Research*, 28, 1-10.
- Grady, J.R. 1964. Preliminary report on the physical environment of Bahía de los Angeles, Baja California, Mexico. *Bulletin American Malacological Union*, 5, 48.
- Groombridge, B., Luxmoore, R. 1989. The green turtle and hawksbill (Reptilia: Cheloniidae): world status, exploitation and trade. United Nations Environment Programme, Cambridge.
- Grubbs, F. 1969. Procedures for detecting outlying observations in samples. *Technometrics*, 11(1), 1-21.
- Gutiérrez de Velasco, G. 2000. Análisis de la circulación y las condiciones físicas de la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S. con relación a la mortandad de Tortugas Marinas durante Diciembre de 1997. Informe final para la Compañía Exportadora de Sal, ESSA. México. p. 44.
- Hamann, M., Godfrey, M.H., Seminoff, J.A., Arthur, K., Barata, P.C.R., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Broderick, A.C., Campbell, L.M., Carreras, C., Casale, P., Chaloupka, M., Chan, S.K.F., Coyne, M.S., Crowder, L.B., Diez, C.E., Dutton, P.H., Epperly, S.P., FitzSimmons, N.N., Formia, A., Girondot, M., Hays, G.C., Cheng, I.J., Kaska, Y., Lewison, R., Mortimer, J.A., Nichols, W.J., Reina, R.D., Shanker, K., Spotila, J.R., Tomás, J., Wallace, B.P., Work, T.M., Zbinden, J., Godley, B.J. 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research*, 11, 245-269.
- Hernández-Cruz, G. 2013. Análisis de la captura diurna y nocturna y estado de la población de tortuga prieta (*Chelonia mydas*) en Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur: 2009-2012. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 84 pp.
- Hilton-Taylor, C. 2000. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN. Gland, Switzerland y Cambridge.
- Jensen, M.P., Allen, C.D., Eguchi, T., Bell, I.P., LaCasella, E.L., Hilton, W.A., Hof, C.A.M., Dutton, P.H. 2018. Environmental warming and feminization of one of the largest sea turtles populations in the world. *Current Biology*, 28, 154-159.
- Johnson, J.B., Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 101-108.

- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-Stochastic model. *Biometrika*, 52, 225-247.
- Kameda, K., Wakatsuki, M., Kuroyanagi, K., Iwase, F., Shima, T., Kondo, T., Asai, Y., Kotera, Y., Takase, M., Kamezaki, N. 2017. Change in population structure, growth and mortality rate of juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) after the decline of the sea turtle fishery in Yaeyama Islands, Ryukyu Archipelago. *Marine Biology*, 164: 143.
- Koch, V. 2013. 12 años de monitoreo de la tortuga negra (*Chelonia mydas*) en zonas de alimentación y crianza en el Noroeste de México. Grupo Tortuguero de las Californias A.C., La Paz, México. 85 p.
- Koch, V., Nichols, W.J., Peckham, H., de la Toba, V. 2006. Estimates of sea turtle mortality from poaching and bycatch in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Biological Conservation*, 128, 327-334.
- Koch, V., Brooks, L.B., Nichols, W.J. 2007. Population ecology of the green/black turtle (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, Mexico. *Marine Biology*, 153, 35–46.
- Laake, J.L. 2013. RMark: An R Interface for Analysis of Capture–Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01. Alaska Fisheries Science Center, NOAA, National Marine Fisheries Service, Seattle, Washington, USA, p. 25.
- Labrada-Martagón, V., Méndez-Rodríguez, L.C., Gardner, S.C., Cruz-Escalona, V.H., Zenteno-Savín, T. 2010. Health indices of the green turtle (*Chelonia mydas*) along the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. II. Body condition index. *Chelonian Conservation and Biology*, 9, 173–183.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification. En: Wiley, M. (Ed.). *Estuarine Process*. Elsevier Inc., Academic Press. 182-215 p. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-751802-2.50022-9>
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118.
- Lettink, M., Armstrong, D.P. 2003. An introduction to using mark-recapture analysis for monitoring threatened species. Department of Conservation Technical Series, 28A, 5-32.
- Limpus, C.J. 1993. The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: breeding males in the southern Great Barrier Reef. *Wildlife Research*, 20, 513-23.
- Limpus, C.J., Chaloupka, M. 1997. Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). *Marine Ecology Progress Series*, 149, 23-34.
- Limpus, C.J., Egglar, P., Miller, J.D. 1994. Long interval remigration in Eastern Australian *Chelonia*. En: Schroeder, B.A., Witherington, B.E. (Eds.). *Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. NOAA Technical Memorandum NMFS- SEFSC-341. pp. 85-88.
- Limpus, C.J., Reed, J. 1985. The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: a preliminary description of the population structure in a coral reef feeding ground. En: Grigg, G., Shrine, R., Ehmann, H. (Eds.). *Biology of Australian Frogs and Reptiles*. Royal Society of New South Wales, Australia. pp. 47-52.

- López-Castro, M.C., Koch, V., Mariscal-Loza, A., Nichols, W.J. 2010. Long-term monitoring of black turtles *Chelonia mydas* at coastal foraging areas off the Baja California Peninsula. *Endangered Species Research*, 11, 35-45.
- López-Mendilaharsu, M., Gardner, S.C., Seminoff, J.A., Riosmena-Rodríguez, R. 2005. Identifying critical foraging habitats of the green turtle (*Chelonia mydas*) along the Pacific coast of the Baja California peninsula, Mexico. *Aquatic Conservation*, 15, 259–269.
- López-Mendilaharsu, M., Gardner, S.C., Riosmena-Rodríguez, R., Seminoff, J.A. 2008. Diet selection by immature green turtles (*Chelonia mydas*) at Bahía Magdalena foraging ground in the Pacific coast of the Baja California peninsula, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(3), 641-647.
- MacDonald, B.D., Lewison, R.L., Madrak, S.V., Seminoff, J.A., Eguchi, T. 2012. Home ranges of East Pacific green turtles *Chelonia mydas* in a highly urbanized temperate foraging ground. *Marine Ecology Progress Series*, 461, 211-221.
- Mancini, A., Elsadek, I., Madon, B. 2015. When simple is better: Comparing two sampling methods to estimate green turtles abundance at coastal feeding grounds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 465, 113-120.
- Mancini, A., Koch, V. 2009. Sea turtle consumption and black market trade in Baja California Sur, Mexico. *Endangered Species Research*, 7, 1-10.
- Maptool. 2017. SEATURTLE.ORG. Consultado el 26 de Mayo de 2017, de <http://www.seaturtle.org/maptool/>
- Márquez, R. 1990. Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date. *FAO Species Catalogue*, FAO. Fisheries Synopsis. 11(125), p. 81.
- Márquez, R., Peñaflores, C.S., Villanueva, A.O., Diaz, J.F. 1982. A model for diagnosis of populations of olive ridleys and green turtles of west Pacific tropical coasts. En: Bjorndal, K.A. (Ed.). *Biology and conservation of sea turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 153-158.
- Maunder, M.N., Sibert, J.R., Fonteneau, A., Hampton, J., Kleiber, P., Harley, S.J. 2006. Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *Journal of Marine Science*, 63, 1373-1385.
- Meylan, P.A., Meylan, A.B., Gray, J.A. 2011. The ecology and migrations of sea turtle 8. Tests of the developmental habitats hypothesis. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 357, 1-70.
- Musick, J.A., Limpus, C.J. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. En: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.). *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton, Florida, U.S.A. pp. 137-163.
- National Research Council. 2010. *Assessment of sea-turtle status and trends: integrating demography and abundance*. The National Academies Press, Washington, USA.
- Nichols, W.J. 2003. *Biology and conservation of the sea turtles of Baja California, Mexico*. Tesis de Doctorado en Ciencias. University of Arizona, Tucson. 488 pp.

- Pacheco-Ruiz, I., Zertuche-González, J.A., Arellano-Carbajal, F., Chee-Barragán, A., Correa-Díaz, F. 1999. *Gracilariopsis lemaneiformis* beds along the West Coast of the Gulf of California, Mexico. *Hydrobiologia*, 398/399, 509-514.
- Pacheco-Ruiz, I., Zertuche-González, J.A., Chee-Barragán, A., Blanco-Betancourt, R. 1998. Distribution and quantification of *Sargassum* beds along the West Coast of the Gulf of California, México. *Botanica Marina*, 41, 203-208.
- Pradel, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52, 703-709.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consultado el 16 de Abril de 2018, de <https://www.r-project.org/>
- Read, T.C., Wantiez, L., Werry, J.M., Farman, R., Petro, G., Limpus, C.J. 2014). Migrations of Green Turtles (*Chelonia mydas*) between Nesting and Foraging Grounds across the Coral Sea. *PLOS ONE* 9 (6), e100083.
- Reich, K.J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. 2007. The 'lost years' of green turtles: Using stable isotopes to study cryptic life stages. *Biology Letters*, 3, 712-714.
- Robinson, M.K. 1973. Atlas of mean monthly sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, México. Society of Natural History, Memoir 5, San Diego.
- Salinas-Zavala, C., Coria, R., Díaz, E. 1991. Climatología y meteorología. En: Ortega, A., Arriaga, L. (Eds.). La Reserva de la Biosfera El Vizcaíno en la Península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, México. Publicación, 4, 231-46.
- Sampson, L., Giraldo, A., Payán, L.F., Amorocho, D.F., Eguchi, T., Seminoff, J.A. 2015. Somatic growth of juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) morphotypes in the Colombian Pacific. *Marine Biology*, 162, 1559-1566.
- Seber, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, 52, 249-259.
- Seminoff, J.A. 2000. The biology of the East Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizii*) at a warm temperate foraging area in the Gulf of California, Mexico. Tesis de Doctorado en Ciencias. University of Arizona, Tucson. 248 pp.
- Seminoff, J.A. 2004. *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004. Consultado el 26 de Mayo de 2017, de <http://www.iucnredlist.org/details/4615/0>
- Seminoff, J.A., Allen, C.D., Balazs, G.H., Dutton, P.H., Eguchi, T., Haas, H.L., Hargrove, S.A., Jensen, M.P., Klemm, D.L., Lauritsen, A.M., MacPherson, S.L., Opat, P., Possardt, E.E., Pultz, S.L., Seney, E.E., Van Houtan, K.S., Waples R.S. 2015. Green turtle (*Chelonia mydas*) Status Review under the U.S. Endangered Species Act. NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC- 539, p. 567.
- Seminoff, J.A., Jones, T.T., Resendiz, A., Nichols, W.J., Chaloupka, M.Y. 2003. Monitoring green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in Baja California, Mexico: multiple indices to describe population status. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83, 1355-1362.

- Seminoff, J.A., Jones, T.T. 2006. Diel movements and activity ranges of green turtles (*Chelonia mydas*) at a temperate foraging area in the Gulf of California, Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*, 1, 81-86.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., Jones, T.T. 2002a. Growth rates of wild green turtles (*Chelonia mydas*) at a temperate foraging area in the Gulf of California, Mexico. *The American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 3, 610–617.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J. 2002b. Diet of east Pacific green turtles (*Chelonia mydas*) in the central Gulf of California, Mexico. *Journal of Herpetology*, 36, 447–453.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J. 2002c. Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 253-265.
- Senko, J., Koch, V., Megill, W.M., Carthy, R.R., Templeton, R.P., Nichols, W.J. 2010. Fine scale daily movements and habitat use of East Pacific green turtles at a shallow coastal lagoon in Baja California Sur, Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 391: 92-100.
- Senko, J., López-Castro, M.C, Koch, V., Nichols, W.J. 2010. Immature East Pacific green turtles (*Chelonia mydas*) use multiple foraging areas off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico: first evidence from mark-recapture data. *Pacific Science*, 64, 125-130.
- Senko, J., Mancini, A., Seminoff, J.A., Koch, V. 2014. Bycatch and directed harvest drive high green turtle mortality at Baja California Sur, Mexico. *Biological Conservation*, 169, 24-30.
- Shimada, T., Aoki, S., Kameda, K., Hazel, J., Reich, K., Kamezaki, N. 2014. Site fidelity, ontogenetic shift and diet composition of green turtles *Chelonia mydas* in Japan inferred from stable isotope analysis. *Endangered Species Research*, 25, 151-164.
- Solana-Arellano, M.E., Santacruz-López, E., Ramírez-Delgado, D., Seminoff, J.A., Flores-Uzeta, O. Artículo en trámite para publicación. Modelos Alométricos para la determinación de la razón de sexos en la tortuga marina *Chelonia mydas* en el área de alimentación de Bahía de los Ángeles B.C. México.
- Sterling, E.J., McFadden, K.W., Holmes, K.E., Vintinner, E.C., Arengo, F., Naro-Maciel, E. 2013. Ecology and Conservation of Marine Turtles in a Central Pacific Foraging Ground. *Chelonian Conservation and Biology*, 12, 2-16.
- Sugiura, N. 1978. Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections. *Communications in Statistics-Theory Methods*, 7, 13-26.
- Van Houtan, K.S., Hargrove, S., Balaz, G.H. 2014. Modeling sea turtle maturity age from partial life history records. *Pacific Science*, 68, 465-477.
- White, G.C., Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl), 120-138.
- Wallace, B.P., DiMatteo, A.D., Hurley, B.J., Finkbeiner, E.M., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., Hutchinson, B.J., Abreu-Grobois, F.A., Amorocho, D., Bjorndal, K.A., Bourjea, J., Bowen, B.W., Dueñas, R.B., Casale, P., Choudhury, B.C., Costa, A., Dutton, P.H., Fallabrino, A., Girard, A., Girondot, M., Godfrey, M.H., Hamann, M., López-Mendilaharsu, M., Marcovaldi, M.A., Mortimer, J.A., Musick, J.A., Nel, R., Pilcher, N.J., Seminoff, J.A., Troëng, S., Witherington, B., Mast, R.B. 2010. Regional management

units for marine turtles: a novel framework for prioritizing conservation and research across multiple scales. PLOS ONE 5, e15465.

Wibbels, T. 2000. Determinación del sexo de Tortugas marinas en hábitats de alimentación. En: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, A., Donnelly, M. (Eds.). Técnicas de investigación y manejo para la conservación de las tortugas marinas. UICN/CSE Grupo Especialista en Tortugas Marinas. pp. 160-164.

Wibbels, T. 2003. Critical Approaches to Sex Determination in Sea Turtle Biology and Conservation. En: Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. (Eds.). The biology of sea turtles. CRC Press, Boca Raton, Florida, U.S.A. pp. 103-134.

Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J. 2001. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. (4th ed.) Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.

Zárate, P.M., Bjorndal, K.A., Seminoff, J.A., Dutton, P.H., Bolten, A.B. 2015. Somatic growth rates of green turtles (*Chelonia mydas*) and hawksbills (*Eretmochelys imbricata*) in the Galápagos Islands. Journal of Herpetology, 49, 641-648.

Anexos

Anexo A. Estimaciones anuales del índice de condición corporal de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (n= tamaño de muestra; ICC= índice de condición corporal).

Sitio	Año	n	ICC	Intervalo
BLA	1995	22	1.46 ± 0.18	1.05 - 1.83
	1996	40	1.37 ± 0.13	1.20 - 1.92
	1997	24	1.35 ± 0.15	1.11 - 1.77
	1998	47	1.41 ± 0.11	1.21 - 1.65
	1999	45	1.38 ± 0.11	1.16 - 1.67
	2000	26	1.41 ± 0.10	1.23 - 1.59
	2001	19	1.44 ± 0.13	1.24 - 1.76
	2002	21	1.43 ± 0.12	1.22 - 1.68
	2003	22	1.36 ± 0.12	1.18 - 1.66
	2004	35	1.38 ± 0.12	1.16 - 1.64
	2005	48	1.37 ± 0.11	1.17 - 1.64
	2009	17	1.31 ± 0.15	0.99 - 1.57
	2010	27	1.31 ± 0.15	1.02 - 1.59
	2011	44	1.35 ± 0.11	1.11 - 1.58
	2012	107	1.33 ± 0.12	1.04 - 1.81
2013	53	1.37 ± 0.12	1.14 - 1.77	
2014	10	1.38 ± 0.51	1.28 - 1.45	
LOL	2001	13	1.29 ± 0.14	1.03 - 1.48
	2002	28	1.29 ± 0.18	0.83 - 1.74
	2003	61	1.30 ± 0.13	0.91 - 1.59
	2004	12	1.27 ± 0.14	1.08 - 1.51
	2005	31	1.42 ± 0.17	1.17 - 1.95
	2006	3	1.42 ± 0.03	1.40 - 1.46
	2007	42	1.46 ± 0.14	1.19 - 1.94
	2008	41	1.38 ± 0.12	0.91 - 1.62
	2009	79	1.44 ± 0.14	0.89 - 1.72
	2010	125	1.44 ± 0.13	1.12 - 1.89
	2011	146	1.42 ± 0.12	1.16 - 1.90
	2012	148	1.45 ± 0.13	1.09 - 1.94
	2013	167	1.37 ± 0.13	0.86 - 1.87
	2014	257	1.41 ± 0.13	0.96 - 1.81
	2015	194	1.32 ± 0.12	0.94 - 1.61
	2016	178	1.27 ± 0.14	0.82 - 1.83

Anexo B. Estimaciones anuales de la CPUE de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) capturadas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (n= tamaño de muestra; CPUE= captura por unidad de esfuerzo; esf= unidades de esfuerzo).

Sitio	Año	n	CPUE	Horas de red	esf
BLA	1995	23	2.88	96	8
	1996	40	1.67	288	24
	1997	24	1.14	252	21
	1998	47	1.57	360	30
	1999	46	1.44	384	32
	2000	26	1.53	204	17
	2001	21	1.31	192	16
	2002	23	1.21	228	19
	2003	22	1.47	180	15
	2004	35	1.59	264	22
	2005	50	2.50	192	16
	2009	17	2.43	84	7
	2010	27	3.00	108	9
	2011	44	5.50	96	8
	2012	110	8.46	156	13
2013	53	10.60	60	5	
2014	12	4.00	36	3	
LOL	2001	13	0.46	168	28
	2002	29	0.66	264	44
	2003	61	0.95	384	64
	2004	13	0.65	120	20
	2005	33	0.92	216	36
	2006	3	0.75	24	4
	2007	42	1.17	216	36
	2008	41	1.03	240	40
	2009	81	1.45	336	56
	2010	126	3.50	216	36
	2011	146	3.31	264	44
	2012	151	4.19	216	36
	2013	173	2.88	360	60
	2014	264	6.00	264	44
2015	196	3.77	312	52	
2016	183	4.57	240	40	

Anexo C. Recapturas anuales de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) registradas en los sitios de monitoreo (BLA: Bahía de los Ángeles; LOL: Laguna Ojo de liebre) de la península de Baja California. (n= tamaño de muestra; Recapturas (%)= Porcentaje de recapturas).

Sitio	Año	n	Recapturas	Recapturas (%)
BLA	1995	23	0	0.00
	1996	40	8	8.79
	1997	24	1	1.10
	1998	47	11	12.09
	1999	46	14	15.38
	2000	26	6	6.59
	2001	21	4	4.40
	2002	23	6	6.59
	2003	22	2	2.20
	2004	35	5	5.49
	2005	50	20	21.98
	2009	17	1	1.10
	2010	27	1	1.10
	2011	44	0	0.00
	2012	110	4	4.40
	2013	53	7	7.69
	2014	12	1	1.10
LOL	2001	13	1	0.62
	2002	29	0	0.00
	2003	61	16	9.88
	2004	13	1	0.62
	2005	33	11	6.79
	2006	3	0	0.00
	2007	42	8	4.94
	2008	41	6	3.70
	2009	81	36	22.22
	2010	126	11	6.79
	2011	146	9	5.56
	2012	151	9	5.56
	2013	173	15	9.26
	2014	264	12	7.41
2015	196	17	10.49	
2016	183	10	6.17	

Anexo D. Resumen de los modelos Cormack-Jolly-Seber y el criterio de selección del modelo para los datos de las tortugas verdes capturadas en los sitios de monitoreos durante 1995-2005/2009-2014 y 2001-2016 para Bahía de los Ángeles (BLA) y laguna Ojo de Liebre (LOL) respectivamente. (K= número de parámetros; AIC_c = índice de información de Akaike corregido para pequeño número de muestras; ΔAIC_c = Diferencia en el AIC_c de cada modelo con respecto al que presenta el AIC_c más bajo w = peso Akaike).

Sitio	Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w
BLA	$\{\Phi(.)p(t)\}$	17	455.471983	0	0.74338401
	$\{\Phi(.)p(t+esf)\}$	18	457.603937	2.13195434	0.25601488
LOL	$\{\Phi(t)p(t)\}$	30	914.528214	0	0.59834807
	$\{\Phi(t)p(t+esf)\}$	31	916.625464	2.09725089	0.20967258
	$\{\Phi(.)p(t)\}$	16	917.414328	2.88611463	0.14133251

Anexo E. Resumen de las pruebas de bondad de ajuste realizadas para los modelos Cormack-Jolly-Seber (gl= grados de libertad; p= probabilidad asociada al estadístico chi-cuadrada).

Sitio	Prueba	χ^2	gl	p
BLA	TEST2	4.08	12	> 0.05
	TEST3	12.89	16	> 0.05
	TEST2+3	16.98	28	> 0.05
LOL	TEST2	19.54	15	> 0.05
	TEST3	1.27	14	1
	TEST2+3	20.82	29	> 0.05

Anexo F. Estimaciones puntuales del modelo Cormack-Jolly-Seber más parsimonioso, i.e. $\{\Phi(.)p(t)\}$, para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes capturadas en Bahía de los Ángeles durante 1995-2005/2009-2014. (ES= error estándar; IC_i = límite inferior IC_s = límite superior; Φ = supervivencia aparente; p = recaptura).

Parámetro	Estimación	ES	IC_i	IC_s
Φ	0.5360991	0.0510496	0.4359346	0.6334334
p 1996	0.3211966	0.1471958	0.1118968	0.6399058
p 1997	3.49E-10	2.56E-06	-5.03E-06	5.03E-06
p 1998	0.2114789	0.0949861	0.0807296	0.4502667
p 1999	0.2125829	0.0811394	0.0945337	0.4111148
p 2000	0.1424941	0.0650756	0.0552745	0.3206313
p 2001	0.0695579	0.0501075	0.0161274	0.2542598
p 2002	0.1723068	0.0907184	0.0564595	0.4200384
p 2003	0.0957889	0.0691006	0.0216977	0.3359893
p 2004	0.2207224	0.0997761	0.0832934	0.468914
p 2005	0.4168102	0.1258104	0.2058185	0.6634158
p 2009	0.1746328	0.1808613	0.017766	0.7122332
p 2010	0.0830416	0.0826437	0.0106765	0.4318124
p 2011	2.99E-10	1.68E-06	-3.30E-06	3.30E-06
p 2012	0.0289559	0.0290508	0.0039203	0.1842919
p 2013	0.0799458	0.0336841	0.0342023	0.1757364
p 2014	0.0154095	0.0156046	0.0020804	0.1051419

Anexo G. Estimaciones puntuales del modelo Cormack-Jolly-Seber más parsimonioso, i.e. $\{\Phi(t)p(t)\}$, para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes capturadas en laguna Ojo de Liebre durante 2001-2016. (ES= error estándar; IC_i = límite inferior IC_s = límite superior; Φ = supervivencia aparente; p = recaptura).

Parámetro	Estimación	ES	IC_i	IC_s
Φ 2001	0.4027822	0.4125168	0.0228634	0.9510756
Φ 2002	0.5699928	0.3345522	0.0836702	0.9505997
Φ 2003	0.2628778	0.1023372	0.1124259	0.5010172
Φ 2004	1	8.01E-14	1	1
Φ 2005	0.7818753	0.1985585	0.2679003	0.9723088
Φ 2006	1	3.81E-16	1	1
Φ 2007	1	0	1	1
Φ 2008	1	1.14E-14	1	1
Φ 2009	1	7.08E-14	1	1
Φ 2010	0.4295462	0.3031642	0.0624645	0.8948484
Φ 2011	0.2383817	0.1302733	0.07123	0.5608969
Φ 2012	0.9999966	0.0023149	2.90E-299	1
Φ 2013	0.9999998	0.00028017	5.40E-298	1
Φ 2014	1	4.89E-06	0.9999904	1.0000096
Φ 2015	0.0089561	0.0473261	2.61E-07	0.996809
p 2002	2.75E-15	0	2.75E-15	2.75E-15
p 2003	0.2592679	0.1742049	0.0558469	0.6743925
p 2004	3.02E-36	0	3.02E-36	3.02E-36
p 2005	0.2768224	0.0950797	0.1311115	0.4926529
p 2006	1.59E-42	0	1.59E-42	1.59E-42
p 2007	0.1401931	0.0605672	0.0574037	0.3038892
p 2008	0.0651065	0.0291485	0.0265189	0.151126
p 2009	0.2415079	0.0448217	0.1646524	0.3396511
p 2010	0.0637764	0.0198479	0.0342905	0.1155823
p 2011	0.0685222	0.053456	0.0140478	0.2752624
p 2012	0.016532	0.0178464	0.0019515	0.126266
p 2013	0.0543242	0.0173672	0.0287617	0.1002605
p 2014	0.0166442	0.0068426	0.0074038	0.0369873
p 2015	0.0244903	0.0063301	0.0147158	0.0404904
p 2016	0.987425	5.204395	7.74E-303	1

Anexo H. Estimaciones puntuales del modelo Pradel más parsimonioso, i.e. $\{\Phi(t)\rho(t)\lambda(t)\}$, para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes capturadas en laguna Ojo de Liebre durante 2001-2016. (ES= error estándar; IC_i= límite inferior IC_s= límite superior; Φ = supervivencia aparente; ρ = recaptura; λ = crecimiento poblacional).

Parámetro	Estimación	ES	IC _i	IC _s
Φ 2001	0.401	0.002	0.398	0.405
Φ 2002	0.570	0.326	0.089	0.947
Φ 2003	0.263	0.098	0.117	0.490
Φ 2004	1.000	0.000	1.000	1.000
Φ 2005	0.782	0.001	0.779	0.785
Φ 2006	1.000	0.000	1.000	1.000
Φ 2007	1.000	0.000	1.000	1.000
Φ 2008	1.000	0.000	0.000	1.000
Φ 2009	1.000	0.000	0.000	1.000
Φ 2010	0.429	0.302	0.063	0.894
Φ 2011	0.239	0.130	0.071	0.561
Φ 2012	1.000	0.002	0.000	1.000
Φ 2013	1.000	0.008	0.000	1.000
Φ 2014	1.000	0.025	0.000	1.000
Φ 2015	1.000	0.000	0.000	1.000
ρ 2002	0.000	0.000	0.000	0.000
ρ 2003	0.259	0.174	0.056	0.674
ρ 2004	0.000	0.000	0.000	0.000
ρ 2005	0.277	0.087	0.140	0.474
ρ 2006	0.000	0.000	0.000	0.000
ρ 2007	0.140	0.046	0.072	0.255
ρ 2008	0.065	0.028	0.027	0.148
ρ 2009	0.241	0.041	0.170	0.332
ρ 2010	0.064	0.020	0.035	0.115
ρ 2011	0.069	0.054	0.014	0.276
ρ 2012	0.017	0.018	0.002	0.126
ρ 2013	0.054	0.017	0.029	0.100
ρ 2014	0.017	0.007	0.007	0.037
ρ 2015	0.024	0.006	0.015	0.041
ρ 2016	0.009	0.003	0.004	0.019
λ 2001	242.638	4.371	234.220	251.359
λ 2002	0.000	0.000	0.000	0.000
λ 2003	36083.602	26670.473	8475.196	153628.096
λ 2004	0.000	0.000	0.000	0.000
λ 2005	4.5881E+13	6.8465E+12	3.4246E+13	6.1468E+13
λ 2006	0.000	0.000	0.000	0.000
λ 2007	2.154	1.049	0.829	5.595
λ 2008	0.485	0.207	0.210	1.121
λ 2009	6.574	2.229	3.383	12.777
λ 2010	1.077	0.894	0.212	5.482
λ 2011	4.105	5.449	0.304	55.369
λ 2012	0.359	0.384	0.044	2.929
λ 2013	4.984	2.461	1.893	13.121
λ 2014	0.511	0.240	0.203	1.285
λ 2015	2.567	1.137	1.077	6.117

Anexo I. Estimaciones puntuales del modelo Pradel más parsimonioso, i.e. $\{\Phi(t)\rho(t)f(t)\}$, para los datos de marcaje-recaptura de las tortugas verdes capturadas en laguna Ojo de Liebre durante 2001-2016. (ES= error estándar; IC_i= límite inferior IC_s= límite superior; f = reclutamiento).

Parámetro	Estimación	ES	IC _i	IC _s
f 2001	0.002	0.053	0.000	1.05E+22
f 2002	0.000	0.000	0.000	0.000
f 2003	0.360	0.420	0.036	3.549
f 2004	0.000	0.000	0.000	0.000
f 2005	1.600	1.185	0.375	6.829
f 2006	0.000	0.005	0.000	2.82E+263
f 2007	0.144	0.454	0.000	68.304
f 2008	0.000	0.000	0.000	0.000
f 2009	4.830	1.910	2.225	10.486
f 2010	0.659	0.671	0.090	4.852
f 2011	1.348	1.227	0.226	8.032
f 2012	0.000	0.000	0.000	0.000
f 2013	2.009	1.095	0.690	5.849
f 2014	0.000	0.001	0.000	5.23E+254
f 2015	1.021	7.351	0.000	1372799.344