

**Ecología de poblaciones de Mauremys Leprosa y Emys Orbicularis  
en el Parque Nacional de Doñana**

**CLAUDIA KELLER**  
Universidad de Sevilla  
mayo 1997

**Ecología de poblaciones de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*  
en el Parque Nacional de Doñana**

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología  
por la licenciada Claudia Keller

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
FACULTAD DE BIOLOGIA

Fdo. Claudia Keller

DIRECTORAS

Fdo. Dra. Carmen Díaz-Paniagua

Fdo. Dra. Ana C. Andreu Rubio

TUTOR

Fdo. Dr. Francisco García Novo

Sevilla, mayo de 1997



*A la memoria de Karl Schobbenhaus,  
quien pobló mi infancia con historias de  
convivio y respeto para con los seres que, en  
aquel entonces, aún habitaban densos bosques  
en el sur de Brasil.*



*El misterio de la vida causa en mí una fuerte emoción. Es el sentimiento que suscita la belleza y la verdad, crea el arte y la ciencia. Si alguien no conoce esta sensación o no puede experimentar asombro o sorpresa, es ya como un muerto en vida, y sus ojos se cegaron.*

*Albert Einstein*

*I have seen these marshes a thousand times, yet each time they're new.*

*Robert Pirsig*



## AGRADECIMIENTOS

Estas son las únicas líneas de este trabajo que no han sido traducidas a buen español por Poli y Ana. Me parece mejor, aunque no necesariamente del punto de vista estilístico, ni gramatical, que os agradezca con las mismas incorrecciones con que me habéis oído hablar durante todos estos años. Los agradecimientos, en una obra como esta que tienes en manos, están, tal y como yo los entiendo, para dejar constancia al lector desavisado, de que una tesis no es cosa de uno solo, pero resultado también de actos de gestión, buena voluntad, desprendimiento y amistad de muchas otras personas. A vosotros, mencionados en este apartado, (creo que) no hace falta deciros nada, ya sabéis de sobra que os agradezco de todo corazón.

En primer lugar, a Carmen Díaz Paniagua y Ana Andreu, por vuestro inestimable apoyo y confianza, además de inagotable paciencia, durante todos estos años, no sólo en el terreno profesional, pero también, y muy especialmente, en lo personal y humano de vuestro trato con la gente. Con vosotras he aprendido mucho y me he sentido acogida. He tenido mucha suerte de encontraros.

A la Estación Biológica de Doñana, especialmente a su anterior director, Miguel Delibes de Castro, por concederme la oportunidad de trabajar en este centro, además de los medios y facilidades para llevar a cabo el trabajo. También al actual director, Miguel Ferrer Baena, el haberme permitido finalizar este trabajo sin ningún tipo de contratiempo.

Como ya remarqué en su momento mi amigo Alejandro Travaini, me doy cuenta de que he tenido suerte de venir a este sitio, no sólo por la posibilidad de crecer profesionalmente, pero también por el ambiente informal y humano que siempre hizo tan más fácil y agradable el trabajo de todos.

A los organismos que han financiado mi estancia en España: el Instituto de Cooperación Iberoamericana de la Agencia Española de Cooperación Internacional, el Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), de Brasil, y a la Fundación Caja Madrid. También a Poli, que me contrató con cargo a proyectos en momentos críticos.

A mi tutor de tesis en la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla, Francisco García Novo, que siempre me atendió con amabilidad y diligencia (también a Angela y Mercedes, muchas gracias).

A Juan Calderón, José Juan Chans y Juan Carlos Solís, en la Reserva Biológica de Doñana, el haberme proporcionado todo tipo de facilidades durante el trabajo de campo, y por vuestra comprensión y buena voluntad a la hora de solucionar problemas logísticos y conflictos entre la necesidad de trampear y las prioridades de conservación en las lagunas peridunares. A Perote y a Miguel Delibes, especialmente, por permitirme el cambio de alojamiento durante los últimos años de trabajo en el coto. No sabéis cuanto vos agradezco por ello!

A Carmelita y Rafael, que me cuidaron como a una hija durante tantos años en el palacio de Doñana, principalmente durante la soledad de los meses de invierno y una que otra Noche Vieja. También a Antoñita, Manolita, Rosa y Maricarmen, por el lujo de tener siempre la habitación limpia, la ropa lavada y la comida hecha. Mucho más fácil nos hacéis el trabajo de campo!

A Luis Gutierrez, que siempre me solucionó todos los inúmeros problemas mecánicos de los coches de trabajo con inagotable buena voluntad. A Antonio Abad, Antonio Otero, Jaime y Boixo, por enseñarme tantas lagunas, traerme caparazones, avistar galápagos y (también a Luis) por sacarme de unos cuantos atascos.

A Pilar, Rocío y Iglesias, por los muchos miles de veces que me habéis abierto la cancela de entrada a la Reserva.

A Luis Domínguez, Manolo Mañes y Rafa Cadenas, de la administración del Parque Nacional de Doñana, por gestionar



permisos (a Lalo también, muchas gracias) y ayudarme en todo lo relacionado con el trabajo de campo en el Parque Nacional.

A la clínica veterinaria Villamor, en especial a los dedicados y pacientes veterinarios, que radiografiaron muchos impacientes galápagos en 1991.

A mis principales consultores para asuntos de campo, Luis García, Rafa Laffitte y Rafael Bernáldez, por lo mucho que he aprendido sobre Doñana con vosotros y también por los muchos caparzones que habéis aportado (también muchas gracias a Vilches y Chiqui).

Varias personas me ayudaron en distintas etapas del trabajo de campo: Cristoph Schubart - que fué de inestimable ayuda en aquellos primeros días de trampeo y desesperación, cuando no había horas suficientes en el día para medir tantos galápagos -, Ina Andersen, Nanna Rentdorf, Chris Deviaenne y Micha Budde. También a los muchos estudiantes de verano en Doñana, en especial a los valientes que se apuntaron a más de un día de trampeo. Muchas gracias por vuestra ayuda.

Con Laura Serrano, Miguel Angel Bravo y Carlos Montes he hablado y aprendido mucho sobre las lagunas y los ciclos hidrológicos de Doñana. A Laura, además, muchas gracias por los datos fisico-químicos de algunas lagunas peridunares y a Miguel Angel por los datos de trampeo en varios puntos de la marisma en 1991, que permitieron ampliar en mucho el área censada para distribución de galápagos en el Parque.

A la mucha gente que compartió conmigo la vida en el palacio de Doñana y la hizo más agradable, especialmente a Claudine de le Court, Rafa Villafuerte, Juan Aldama, Charina, Guyonne Jans, Bárbara, Luis Santa Maria, Fernando Queiróz, Pedro Fernández, Ivan, Jaime, Paqui, Pepe Ayala, Migue Pineda, Marcelo, y especialmente a mis buenos amigos Alejandro Travaini y Sole Carpintero.

Con Luis García (el paladino de Doñana), Alejandro Travaini, Pablo Ferreras, Sole Carpintero, Alberto Donaire, Rafa Villafuerte, Pepe Ayala, Pedro Fernández, Miguel Angel Bravo y Eloy Revilla he ido mucho al campo. Gracias por enseñarme Doñana y compartirla conmigo.

A todos los residentes y transitorios del Rocío, con quien he compartido muchas cervezas, charlas y finales de tardes junto a los viejos acebuches del Toruño: Luis García, Chans, Andrea, Alberto, Miguel Angel, Cani, Andy, Caroline, Keith, Mr. Hill, Marina, Claudio, Jose Luis, Eloy, Javitxu, Nestor, Chiqui, Lalo, y muy especialmente a mi buena amiga María Luisa, que tiene el corazón del tamaño del mundo y tantas veces me hizo sentir en su casa como si mia fuera.

A mis colegas del grupo de Herpetología, José Antonio Mateo, Maricarmen Blázquez, Mariano Cuadrado (y D. Pedro!), gracias por vuestra buena compañía, buena voluntad, ayuda y consejos donde hicieron falta.

A todos los colegas de la Estación que me regalaron variadas medidas de su amistad, sabiduría, buen humor, apoyo, ayuda, consejos. Entre ellos en especial a Alejandro Travaini, Titina, Elena, Franca, Guyonne, Thaís, Javier Bustamante, Maricarmen Quintero, Javier Cuervo, Curro Braza, Carlos Ruiz, Ramón Soriguer, Jose Luis Yela, Ale Rodríguez, Carlos Ibañez, Santi Aragón, Cristina San Jose, Charlotte Anstett, Cristina Ramo, Manolito Vázquez, Stephanie, Lars, Manolo Carrion...

Anna Traveset, Javier Juste B., Claudine de le Court, Juan Luis Pérez y Toni Guillén fueron los amigos todo terreno, con quien compartí paisajes del mundo y del alma, divagué sobre ciencia y metafísica, aprendí de vinos, aceitunas y cervezas belgas, y que me entendieron tantas veces sin hacer preguntas. Vuestra amistad fué de lo mejor en estos años!

Muy especialmente agradezco a los compañeros que hicieron tan más fácil el año y pico de clausura, compartieron mis agobios, soportaron estoicamente mi mal humor, me prestaron tantas veces su atención, me animaron y me invitaron a café y cervezas: Andy Green, Bea González, J.M. Cani Fedriani, Xim Cerdá, Nuria Selva, Pablo Jurado y Ivan Gómez, muchas gracias! Y a Claudine, mi compañera de madrugadas y fines de semana de trabajo, merci pour tout!

A Isabel y a Nachy, por quitarnos y gestionar con eficiencia mucho de lo más aburrido de nuestro trabajo.

A Enrique Collado, por hacer posible el SAS y por hacernos felices usuarios a los analfabetos de la informática!

A Gaspar, Mariangeles y Antonio Paes, que gestionan la biblioteca tan impecablemente, que ni nos damos cuenta de lo importante que es para nosotros. Y a mi querida Conchita, por su inagotable buen humor y varios miles de fotocopias.

A Manolo Martínez, Maricarmen Guzmán y Pepe Hidalgo, por las muchas gestiones de compra, tantas veces de última hora y de cosas de las más raras.

A Juan, Carlos, Miguel, Paco y Juan Luis, por la compañía (y por tenerme bien guardada!) durante tantas noches y madrugadas de trabajo aquí en la Estación.

A Lina, por tenerlo todo siempre limpiísimo, por su cariño y por dejar mi mesa intocada siempre que se lo he pedido.

A mi amiga Ellen Hollemann, que no sólo firma el dibujo de la portada, sino también supo insertarlo en un adecuado contexto de diseño gráfico.

Muy especialmente a Alberto Donaire, por su claridad; a Claudine (una vez más!), por transmitirme su entusiasmo por el budo, y a Higashio y a Eduardo, por estar, por transmitir su sabiduría y compartir su práctica. A vosotros os debo lo más importante que he aprendido en estos años.

Hay personas de quien ahora me separa el mar y, en algunos casos, muchos años, pero que también fueron importantes en todo este proceso:

Aldo Mellender de Araújo soube transmitir sua inquietude científica e espírito crítico, e foi o primeiro contato com o que se entende por fazer ciência durante os anos na UFRGS.

Fátima, Gilberto, Mara Benfato, Rosane e Mara Ritter foram os amigos com quem comparti o cotidiano, as ilusões e as desilusões naqueles tempos.

Malu, apesar de pensar o contrário, me deu muito mais do que recebeu, e foi amiga incondicional, e porto seguro em meio a mares revoltosos.

E muito, muito obrigada a Ernesto, Alexa e Andrea que me deram sempre afeto ilimitado, apoio incondicional e liberdade. Sem vocês nada disso teria sido possível!



## INDICE

<b>1. INTRODUCCION GENERAL .....</b>	<b>1</b>
<b>2. MATERIAL Y METODOS GENERAL .....</b>	<b>5</b>
<b>EL AREA DE ESTUDIO .....</b>	<b>5</b>
<b>Geomorfología y vegetación .....</b>	<b>5</b>
<b>Climatología .....</b>	<b>8</b>
<b>Hidrología y régimen hídrico .....</b>	<b>9</b>
<b>Caracterización del período de estudio .....</b>	<b>11</b>
<b>METODOLOGIA GENERAL .....</b>	<b>12</b>
<b>Captura de individuos .....</b>	<b>12</b>
<b>Protocolo de marcaje y medidas .....</b>	<b>14</b>
<b>Procedimientos estadísticos .....</b>	<b>16</b>
<b>FIABILIDAD DE LAS MEDIDAS .....</b>	<b>17</b>
<b>3. DISTRIBUCION, ABUNDANCIA Y CARACTERISTICAS DEL HABITAT .....</b>	<b>21</b>
<b>INTRODUCCION .....</b>	<b>21</b>
<b>3.1. DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES .....</b>	<b>22</b>
<b>MATERIAL Y METODOS .....</b>	<b>22</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>23</b>
<b>3.2 ESTIMACION DE LA ABUNDANCIA .....</b>	<b>27</b>
<b>MATERIAL Y METODOS .....</b>	<b>27</b>
<b>Tamaño poblacional mínimo .....</b>	<b>28</b>
<b>Densidad relativa .....</b>	<b>30</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>32</b>
<b>Tamaño poblacional mínimo .....</b>	<b>32</b>

Densidad relativa .....	34
DISCUSION .....	41
<b>4. ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES .....</b>	<b>47</b>
<b>4.1. DIMORFISMO SEXUAL .....</b>	<b>47</b>
INTRODUCCION .....	47
MATERIAL Y METODOS .....	48
RESULTADOS .....	50
<i>Mauremys leprosa</i> .....	50
<i>Emys orbicularis</i> .....	53
DISCUSION .....	56
<i>Mauremys leprosa</i> .....	56
<i>Emys orbicularis</i> .....	56
<b>4.2. ESTIMACION DE LA EDAD Y RELACION CON EL TAMAÑO .....</b>	<b>57</b>
INTRODUCCION .....	57
MATERIAL Y METODOS .....	59
RESULTADOS .....	60
<i>Mauremys leprosa</i> .....	60
<i>Emys orbicularis</i> .....	64
DISCUSION .....	67
<b>4.3. MADUREZ SEXUAL .....</b>	<b>76</b>
INTRODUCCION .....	76
MATERIAL Y METODOS .....	76
RESULTADOS .....	77
<i>Mauremys leprosa</i> .....	77
<i>Emys orbicularis</i> .....	79
DISCUSION .....	82

<i>Mauremys leprosa</i> .....	82
<i>Emys orbicularis</i> .....	84
<b>4.4. ESTRUCTURA POBLACIONAL</b> .....	86
<b>INTRODUCCION</b> .....	86
<b>MATERIAL Y METODOS</b> .....	87
<b>RESULTADOS</b> .....	88
<i>Mauremys leprosa</i> .....	88
<u>Estructura de tamaño y edad</u> .....	88
<u>Razón de sexos</u> .....	94
<u>Condición física</u> .....	98
<i>Emys orbicularis</i> .....	100
<u>Estructura de tamaño y edad</u> .....	100
<u>Razón de sexos</u> .....	101
<u>Condición física</u> .....	103
<b>DISCUSION</b> .....	104
Estructura de tamaño y edad .....	104
Razón de sexos .....	107
Condición física .....	110
<b>5. REPRODUCCION</b> .....	115
<b>INTRODUCCION</b> .....	115
<b>MATERIAL Y METODOS</b> .....	116
<b>RESULTADOS</b> .....	120
<i>Mauremys leprosa</i> .....	120
<u>Epoca de puesta y frecuencia de hembras reproductoras</u> .....	120
<u>Tamaño de puesta</u> .....	125
<u>Tamaño del huevo</u> .....	127

<i>Emys orbicularis</i> .....	131
<u>Epoca de puesta y frecuencia de hembras reproductoras</u> .....	131
<u>Tamaño de puesta</u> .....	133
<u>Tamaño del huevo</u> .....	134
<b>Comparación entre las especies</b> .....	134
DISCUSION .....	135
<b>6. SUPERVIVENCIA</b> .....	141
INTRODUCCION .....	141
MATERIAL Y METODOS .....	142
Mortalidad .....	142
Análisis de los datos de captura-recaptura .....	143
RESULTADOS .....	146
<i>Mauremys leprosa</i> .....	146
<u>Mortalidad</u> .....	146
<u>Análisis preliminares de los datos de captura-recaptura</u> .....	149
<u>Pruebas de bondad de ajuste al modelo CJS</u> .....	151
<u>Modelado de la supervivencia</u> .....	151
<i>Emys orbicularis</i> .....	158
<u>Mortalidad</u> .....	158
<u>Análisis preliminares de los datos de captura-recaptura</u> .....	158
<u>Pruebas de bondad de ajuste al modelo CJS</u> .....	159
<u>Modelado de la supervivencia</u> .....	160
DISCUSION .....	160
<b>7. DISCUSION GENERAL</b> .....	169
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	177
<b>9. BIBLIOGRAFIA</b> .....	181

## 1. INTRODUCCION GENERAL

En la Península Ibérica existen dos especies autóctonas de galápagos (quelonios que habitan fundamentalmente ambientes acuáticos de agua dulce a salobre): *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*.

A nivel europeo el género *Mauremys* se caracteriza por una distribución básicamente circummediterránea (Iverson, 1992b). *M. leprosa* tiene una distribución más occidental, encontrándose en algunos puntos del sur de Francia, en la Península Ibérica y en el noroeste de Africa y algunos puntos del Africa subsahariana (Lambert, 1984; Bour, 1989; Martínez-Rica, 1989; Araújo, 1996; Bons y Geniez, 1996). En la zona mediterránea oriental encontramos a su congénere *M. caspica*, desde los Balcanes y Turquía hasta Irán y el sur de la antigua Union Soviética (Gasith y Sidis, 1983; Iverson, 1992b).

*E. orbicularis* es la única especie de su género, ocupando un área de distribución amplia, desde algunas zonas del noroeste africano, toda la Península Ibérica, el sur y centro de Francia, el sur de Alemania, Italia, los Balcanes, Turquía, y hacia el noreste, hasta el Mar de Aral (Martínez-Rica, 1989; Iverson, 1992b; Araújo, 1996; Bons y Geniez, 1996; Fritz, 1996). Durante el principio del período Postglacial, *E. orbicularis* presentaba una distribución mucho más septentrional, como indican los restos fósiles encontrados en Suecia, Dinamarca, Holanda e Inglaterra (Fritz, 1996).

En la Península Ibérica *M. leprosa* y *E. orbicularis* se encuentran principalmente en el sur y el centro (p.ej. Martínez-Rica, 1989; Mateo, 1995; Araújo, 1996), donde la primera es más común y abundante, mientras la segunda es más rara, encontrándose en poblaciones pequeñas y aisladas entre sí, y siendo solo localmente abundante en puntos de Extremadura, Huelva y el delta del Ebro (Blanco y González, 1992) y en las islas Baleares (Mayol, 1985).

A pesar de su amplia distribución *E. orbicularis* se encuentra amenazada en gran parte de su área de distribución europea (Stumpel et al., 1992). *M. leprosa* se considera generalmente abundante (Blanco y González, 1992), si bien la mayoría de los autores están de acuerdo en que muchas de sus poblaciones se encuentran en declive (p.ej. Corbett, 1989; Araújo, 1996). Ambas especies se



encuentran clasificadas como 'insuficientemente conocidas' o 'vulnerables' en las listas de especies amenazadas a nivel internacional (Honegger, 1981; Stubbs, 1989), si bien se incluyen como especies estrictamente protegidas en el Convenio de Berna (1979) y la Directiva de Hábitats de la CEE (1992). El declive registrado en muchas poblaciones desde el siglo pasado se debe principalmente a causas relacionadas con actividades humanas. La causa más común es la destrucción, alteración o contaminación de sus hábitats, que ha contribuido a la reducción drástica de efectivos de *E. orbicularis* en países como Alemania y Polonia (Zemanek, 1991; Fritz, 1996).

Sorprendentemente la biología y la ecología de *M. leprosa* y *E. orbicularis* son escasamente conocidas. Se encuentra alguna información sobre *M. leprosa* del norte de África en obras sobre la fauna herpetológica del Magreb, datadas a finales del siglo pasado (p.ej. Labouysse, 1857; Lortet, 1887; Doumergue, 1899). A partir de mediados de este siglo, varios autores proporcionaron información acerca de aspectos más específicos de la biología de esta especie en Marruecos y Argelia (Stemmler-Morath, 1952; Combescot, 1955a,b; Tarrajat, 1962; Meek, 1983, 1987). En la Península Ibérica se han estudiado algunos aspectos de la biología reproductiva, del crecimiento y de los patrones de actividad de las poblaciones del suroeste peninsular (Pérez et al., 1979; Andreu y Villamor, 1989; da Silva, 1995; Araújo, 1996). Destacan, asimismo, varios estudios sobre la ecología de *M. caspica* en Israel (Gasith y Sidis, 1983, 1984, 1985; Sidis y Gasith, 1985, 1988).

Con respecto a *E. orbicularis*, quizás la población para la cual se dispone del mejor acervo de información sea la de Brenne, en el centro-oeste de Francia. Rollinat (1934) realizó una recopilación meticulosa de datos sobre un gran número de individuos en semi-libertad durante más de 20 años. Este autor aportó una información muy valiosa sobre determinados aspectos de la biología de la especie, que son normalmente difíciles de obtener en condiciones naturales. Más recientemente, la ecología de la población de esta zona ha sido objeto de varios estudios (p.ej. Servan, 1983, 1986, 1987, 1988, 1989; Naulleau, 1991, 1992; Servan y Pieau, 1984; Servan et al., 1989). Destacan además los trabajos de Pieau y colegas sobre los mecanismos de determinación del sexo en los embriones de *E. orbicularis* (p.ej. Pieau, 1974, 1982, 1985; Pieau y Dorizzi, 1981; Zaborski et al., 1988; Girondot et al., 1994). Se conocen, también, algunos estudios sobre la estructura poblacional y actividad de *E. orbicularis* en España e Italia (Andreu, 1982; Lebboroni y Chelazzi, 1991; Mazzotti, 1995) y su biología reproductiva en Alemania, Polonia y el Delta del Danubio (Zemanek, 1992; Kotenko y Fedorchenko, 1993; Jablonski y Jablonska, 1996; Paul, 1996; Schneeweiss et al., 1996). La información disponible sobre la ecología de las poblaciones de *E. orbicularis* del este europeo, en su mayoría de difícil acceso y carácter anecdótico, fué revisada por Fritz (1994, 1995,

1996) y Fritz y Günther (1996).

Se observa, por tanto, que la información de que se dispone sobre las especies de galápagos europeos es, con raras excepciones, fruto de estudios puntuales y observaciones ocasionales y se echa en falta información consistente sobre su demografía y dinámica poblacional, información que es esencial, por otro lado, para el entendimiento de los requerimientos ecológicos de una población y para la elaboración de planes de conservación y manejo de las especies en cuestión.

La simpatria de *M. leprosa* y *E. orbicularis* en la Península Ibérica brinda la posibilidad de un estudio simultáneo de las dos especies. Desde este punto de vista, son especialmente interesantes las poblaciones de Huelva y Extremadura, donde *M. leprosa* es aún considerada como especie común y abundante, mientras que *E. orbicularis* es localmente abundante (González de la Vega, 1989; Blanco y González, 1992; da Silva, 1993), lo que no ocurre en otras zonas, como por ejemplo, el Algarve Portugués (Araújo, 1996).

Valverde (1960) es de los primeros autores en mencionar la coexistencia de las dos especies en el Parque Nacional de Doñana, situado en la provincia de Huelva, haciendo referencia, además, a la mayor abundancia de *M. leprosa* en relación a *E. orbicularis*. La mayor parte de la información publicada sobre la biología de las dos especies en España es fruto de estudios realizados en Doñana (Pérez et al., 1979; Andreu, 1982; Andreu y Villamor, 1989). Datos de trampeos realizados durante las décadas de los 70 y los 80 indican que, a pesar de ser menos abundante, *E. orbicularis* está presente en buen número en las lagunas del Parque (C. Ramo y A. Andreu, datos sin publ.). Por tanto, la existencia de información preliminar, la presencia de buenos efectivos numéricos de las dos especies, aliadas al hecho de tratarse de una zona protegida, con un nivel alto de conservación del hábitat, hacen de Doñana un sitio adecuado para la realización de un estudio demográfico de las dos especies. A esto se añade la accesibilidad de los hábitats ocupados por los galápagos en esta zona, lo que facilita y hace más efectiva la captura de ejemplares.

En este estudio nos planteamos realizar una aproximación a la demografía de *M. leprosa* y *E. orbicularis* en Doñana, mediante un seguimiento intensivo de las poblaciones de ambas especies, y basado en técnicas de captura-recaptura. Nos planteamos el trabajo *a priori* como una aproximación, puesto que, al tratarse de especies longevas, de largo período generacional, el tiempo de que se dispone para la realización de una tesis doctoral de ordinario no resulta suficiente para obtener estimas adecuadas que reflejen fielmente los parámetros demográficos, que, sin embargo,

se optimizarían con un análisis a largo plazo (Tinkle, 1979; Wilbur y Morin, 1988; Congdon y Van Loben Sels, 1991).

El seguimiento a largo plazo de poblaciones de especies longevas se hace aún más necesario en un medio en que las condiciones ambientales son fluctuantes, como ocurre en Doñana, donde las tasas de precipitación y, con ellas, la disponibilidad de hábitat y recursos tróficos (especialmente para las especies asociadas a medios acuáticos), varían a lo largo de ciclos de varios años. Este estudio se ha realizado durante un período de baja pluviosidad, caracterizado por una reducción progresiva de la disponibilidad de hábitats acuáticos, por lo que no se han podido realizar las estimas de los parámetros poblacionales en condiciones ambientales óptimas. Por otro lado, este hecho nos dió la oportunidad de medir la respuesta de las dos especies a condiciones ambientales adversas.

## **2. MATERIAL Y METODOS GENERAL**

### **EL AREA DE ESTUDIOS**

El presente estudio se realizó en el Parque Nacional de Doñana, situado en el suroeste de la Península Ibérica, entre los 36°48' y 37°7'N y los 6°12' y 6°34'W, ocupando una superficie aproximada de 50000 ha, entre la orilla oeste del río Guadalquivir y el Océano Atlántico.

### **Geomorfología y Vegetación**

Los sistemas acuáticos de Doñana se localizan sobre dos grandes unidades geomorfológicas claramente definidas: un sistema estuarino (la marisma) y un sistema eólico (arenas estabilizadas y dunas móviles).

La marisma ocupa un área aproximada de 26000 ha de origen sedimentario arcilloso que, por ser geológicamente reciente y de naturaleza muy dinámica, no permite la formación de suelos ni de formas geomorfológicas más estables (Siljeström et al. 1994). Constituye una gran planicie de inundación (pendiente 0.015) de microtopografía suave, donde, de modo general, las zonas más altas están cubiertas por vegetación halófila de quenopodiáceas (marisma de almajos), y en las más bajas predomina la castañuela (*Scirpus maritimus*) (Rivas-Martínez et al, 1980). Las grandes depresiones (los lucios y caños asociados), permanecen inundadas durante más tiempo.

El manto eólico está formado por arenas de erosión pliocuaternaria, de evolución más antigua y estable que la marisma (Siljeström et al 1994). Dentro de este sistema se distinguen tres subunidades: las arenas estabilizadas, el sistema de dunas móviles y las zonas de contacto entre las demás unidades (la Vera y la zona peridunar) (Fig.1).

Las dunas móviles constituyen una extensa barrera de aproximadamente 25 km de longitud, formada por tres o cuatro frentes dunares, que separan la marisma y las arenas estabilizadas del mar.

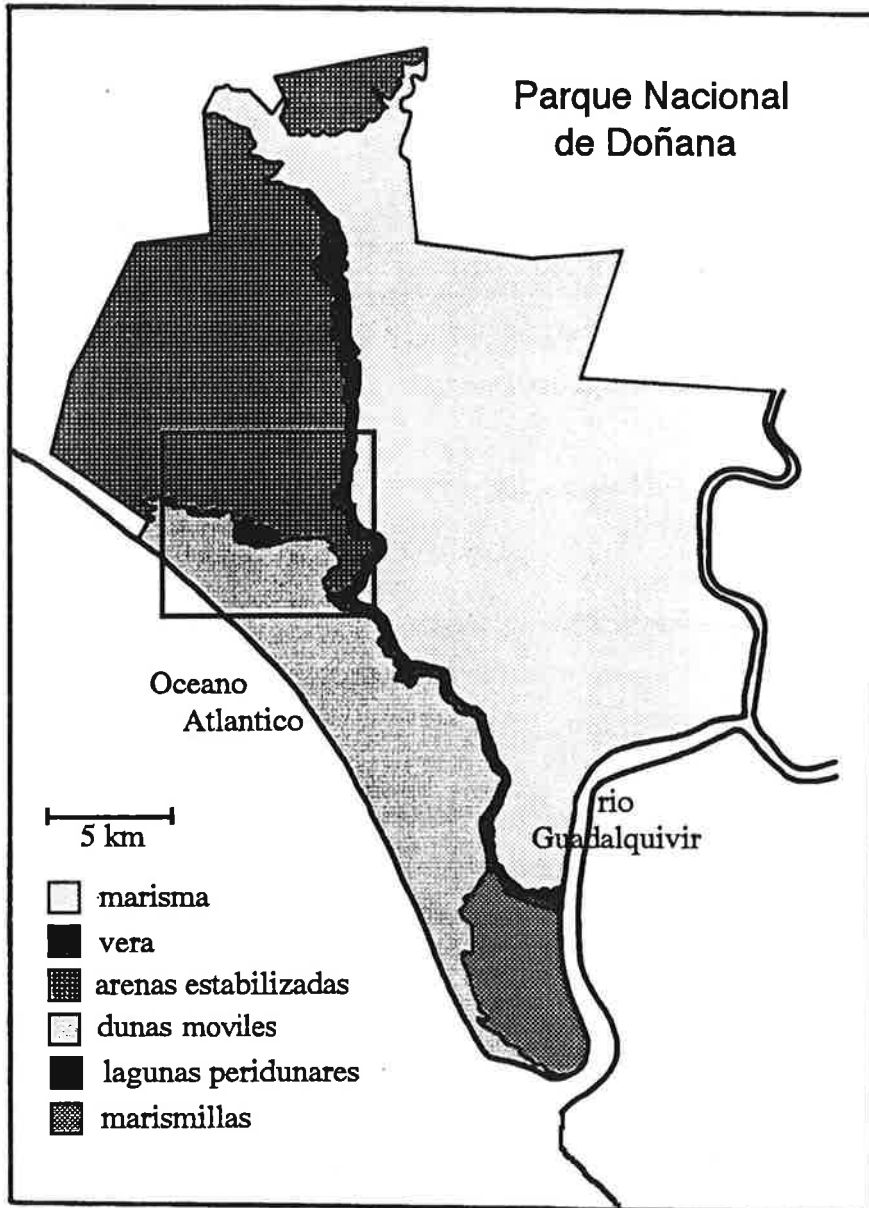


Figura 1. Mapa del Parque Nacional de Doñana indicando la localización de las principales unidades y subunidades geomorfológicas. La zona enmarcada por un rectángulo se encuentra representada en detalle en la Fig. 4.

En los valles interdunares, donde el sustrato se mantiene húmedo por la proximidad del agua del subsuelo, se forman los corrales, ocupados por asociaciones de pinar (*Pinus pinea*), enebro (*Juniperus oxycedrus*) y juncal (*Juncus acutus*) (García-Novo, 1981; Rivas-Martínez et al, 1980).

En las arenas estabilizadas, en la parte oeste, se sitúa una zona de mayor altitud (las naves), con una elevación máxima de 32 m s.n.m. Aquí la capa freática se encuentra normalmente a más de 3 m de profundidad y la vegetación predominante es el sabinar (*Juniperus phoenicea*), adaptado a condiciones de extrema escasez de agua, y pinares de repoblación (*Pinus pinea*) (Siljeström et al, 1994).

Las zonas más bajas de las arenas presentan un mayor grado de erosión por el drenaje del agua y la acción eólica (Vanne y Menanteau, 1979), dando lugar a la formación de múltiples charcas y lagunas durante el invierno. En esta zona la vegetación predominante es el matorral mediterráneo. En las zonas más altas el matorral es más disperso y dominado por la presencia de *Halimium halimifolium* y *Stauracanthus genistoides*. En las zonas más bajas y húmedas domina el brezal o monte negro, formado por una asociación de *Erica scoparia*, *Calluna vulgaris* y *Ulex minor*. En las zonas más deprimidas aparece *Scirpus holoschoenus*, hasta que, ya sobre las llanuras de inundación, dominan los juncales (*Juncus spp* y *Scirpus lacustris*) (Allier et al, 1974).

En el sur del Parque, estrechamente rodeada por las dunas móviles, la marisma y el río, se sitúa la zona conocida como las Marismillas. En la zona norte crecen extensos juncales, conocidos como navazos, que se forman en depresiones someras entre crestas paralelas de dunas de no más de 10 m de altitud. Más al sur se encuentra una zona más llana, cubierta por pinares de *Pinus pinea* y áreas más bajas e inundables (los llanos), en que también dominan tarajes (*Tamarix africana*) y lentiscos (*Pistacea lentiscus*) (Clemente et al, 1985).

La Vera es la zona de las arenas estabilizadas que limita con la marisma. Está constituida por una franja de 200 a 1500 m de anchura y presenta un descenso topográfico de 2 a 3 m, en el que se encuentran una serie de formaciones palustres generadas por los arroyos y caños de la Vera (Bravo y Montes 1992) y por las que se produce el drenaje del manto arrasado (Siljeström 1994). Esta zona se caracteriza por praderas de gran extensión, así como helechales (*Pteridium aquilinum*) asociados a grandes ejemplares aislados de alcornoque (*Quercus suber*) (Clemente et al, 1981).

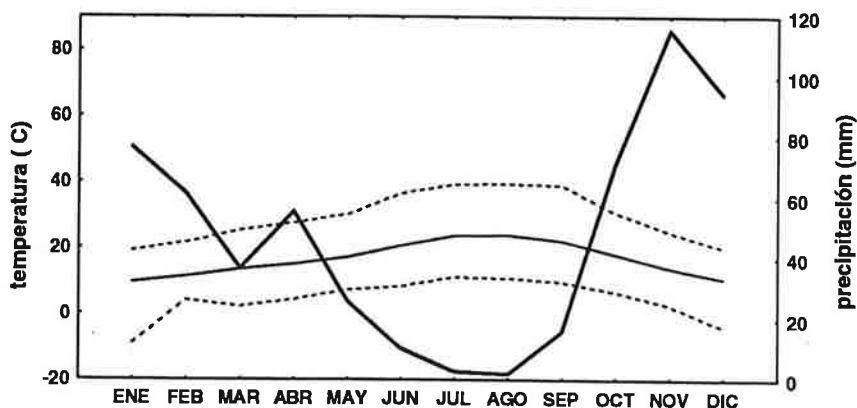
El sistema peridunar está representado por una serie de lagunas ubicadas a lo largo del borde

noreste del sistema de dunas móviles, en el límite con el manto arrasado, que se forman por la descarga de la capa freática dunar en la base de los frentes dunares (García-Novo et al, 1975). Las lagunas peridunares se alimentan también de agua de lluvia y por el drenaje superficial del manto arrasado (Vela y Llamas 1986, Siljeström 1994). Alrededor de las lagunas, como ya se ha dicho para el manto arrasado, se encuentran extensos brezales y juncales.

### **Climatología**

El clima del área es mediterráneo subhúmedo con influencia atlántica (Thorntwaite 1948). Los inviernos son relativamente suaves con temperaturas medias de 9.3°C durante los meses más fríos de diciembre y enero. Los veranos son muy secos y registran altas temperaturas medias: 20.5°C en junio, 23.4°C en julio y 23.6°C en agosto (García-Novo 1981) (Fig. 2).

La característica pluviométrica dominante es la extraordinaria irregularidad inter e intraanual de las precipitaciones, si bien un 50% del total anual suele caer en otoño/invierno, mientras que en verano raramente se alcanza el 5% (Siljeström, 1985). La tasa de precipitación para el período 1979-95 varió de 252 a 900 mm, con un promedio de 498 mm (datos de la estación meteorológica del Palacio de Doñana). La tasa de evapotranspiración es relativamente alta, 400 mm/año, y se hace más patente en los meses de estiaje (Vela et al. 1991).



**Figura 2.** Diagrama climático para la zona de Doñana (medias mensuales para los años 1979-1993, obtenidos de la estación meteorológica del Palacio de Doñana).

### **Hidrología y régimen hídrico**

La marisma puede llegar a inundarse en toda su extensión en años de alta pluviosidad. El aporte de agua se produce por precipitación, por el arroyo de la Rocina y demás caños, por percolación vertical y por el desbordamiento del río Guadalquivir (Tenajas, 1984). La marisma se inunda con las lluvias otoñales, alcanzando la lámina de agua un promedio de 25 cm de profundidad (MOPU, 1979), y llega a secarse completamente en verano. Las aguas de la marisma siguen un gradiente de salinidad, desde oligosalinas en la parte norte, coincidiendo con las zonas más bajas de marisma de castañuela, hasta mesosalinas en el sur (Tenajas, 1984; Montes et al. 1993).

Todos los sistemas acuáticos situados sobre el manto eólico se alimentan del nivel freático del acuífero 27, Almonte-Marismas, que descarga en las depresiones de las arenas estabilizadas, los valles interdunares de las dunas móviles y las zonas de contacto (García-Novo et al 1991). A pesar de su origen común, el agua de las lagunas peridunares y de las arenas estabilizadas difiere en cuanto a su composición química y salinidad (Furest y Toja, 1981), y en las comunidades fito y zooplactónicas que albergan (Margalef, 1976; Armengol, 1976).

El régimen hídrico de los cuerpos de agua de la zona está regulado básicamente por la cantidad y la distribución de las lluvias a lo largo del año. Los niveles máximos de inundación se alcanzan en otoño/invierno y se mantienen hasta que, en primavera, las pérdidas por evaporación superan las recargas, llegando la mayoría a secarse en verano.

Bravo y Montes (1992) realizaron un inventario de las formaciones palustres sobre el sistema eólico del Parque Nacional de Doñana, catalogando un total de 307 cuerpos de agua de origen natural, a los cuales se añaden 98 zacallones - depresiones excavadas artificialmente en las zonas más bajas del terreno, frecuentemente en la misma cubeta de las lagunas - que tienen por objeto servir de bebederos a la fauna de vertebrados del Parque durante los meses de estiaje. La Tabla 1 resume la información acerca del número y características morfométricas de las masas de agua naturales en cada subunidad geomorfológica (los corrales de las dunas móviles, las arenas estabilizadas, la Vera y la zona peridunar). La zona de las Marismillas se considera aparte debido a su mayor aislamiento. Cada laguna o charca se clasifica, según su régimen hídrico (*sensu* Bravo y Montes, 1992), en permanente, semipermanente (período de inundación probable superior a 8-9 meses) o estacional (período de inundación variable, casi siempre menor a 8 meses).



En la Tabla 1 se observa que, de modo general, los cuerpos de agua en Doñana son pequeños y someros. De hecho, la mayoría de las numerosas lagunitas presentes sobre las arenas tienen una superficie muy por debajo de 1 ha. Las lagunas de mayor volúmen se sitúan en la zona peridunar, donde se encuentra la laguna más grande del sistema eólico del Parque, la de Santa Olalla, con una superficie de 32.7 ha y profundidad máxima de 2.5 m.

**Tabla 1. Número, valores medios para las características morfométricas y régimen hídrico de las formaciones palustres presentes en cada subunidad geomorfológica del Parque Nacional de Doñana (corrales de las dunas móviles, Marismillas, arenas estabilizadas, zona peridunar, Vera) (datos de Bravo y Montes, 1992).**

Zona	n	Altitud (m snm)	Superf (ha)	Prof max (cm)	Reg hid (%)		
					P	S	E
CORRAL	6	5.63	0.68	38.33	-	-	100
MARISM	26	1.24	6.74	36.92	-	-	100
ARENAS	226	16.08	0.53	51.90	-	10.6	89.4
PERIDU	13	6.26	5.00	103.85	76.9	15.4	7.7
VERA	36	2.89	0.50	55.56	8.3	5.6	86.1
TOTAL	307	12.64	1.24	52.92	1.6	11.7	86.7

n = número de cuerpos de agua inventariados

P = permanente; S = semipermanente; E = estacional

El régimen hídrico asignado a cada laguna, sin embargo, tiene más sentido como indicador de la capacidad potencial de los distintos cuerpos de agua para mantener sus cubetas inundadas a lo largo del ciclo hidrológico, dado que una misma laguna puede portarse como permanente, semipermanente o efímera en función de las oscilaciones de la tasa de precipitación.

En resumen, el nivel de inundación y la duración de cada cuerpo de agua dependen de (1) características morfométricas de la cubeta y de la cuenca de drenaje, (2) régimen hídrico a lo largo del año y (3) profundidad de la capa freática, es decir, cuanto más desciende el nivel freático en verano más agua necesitará al siguiente otoño para recuperarse (Serrano, 1992).

### Caracterización del periodo de estudio

La toma de datos se realizó de 1991 a 1995. Todos los años se caracterizaron por una tasa de precipitación por debajo de la media anual, tras un ciclo de precipitaciones excepcionalmente altas en el 1989/90. La Figura 3 recoge los datos mensuales de precipitación durante cada año de estudio.

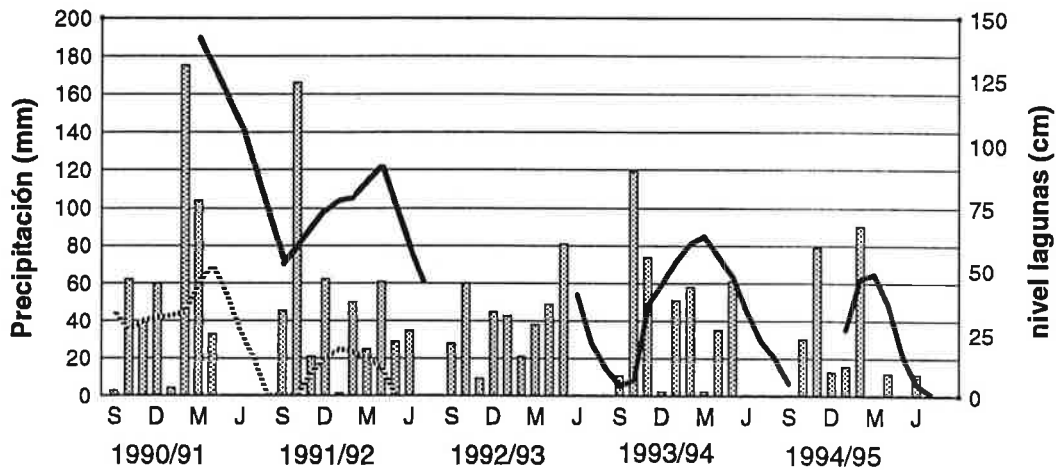


Figura 3. Tasas de precipitación mensual registradas durante los ciclos de inundación que corresponden al periodo de estudio (1991 a 1995). S=septiembre; D=diciembre; M=mayo; J=junio. Las líneas continuas indican la variación del nivel máximo de agua en dos de las lagunas de mayor extensión en Doñana, ambas localizadas en la zona peridunar: Santa Olalla (línea ancha) (datos propios y de una estación automática de seguimiento a partir de junio de 1993) y Zahillo (línea discontinua), que se mantuvo seca a partir de 1992 (datos tomados de Serrano, 1992).

En 1991 la precipitación se concentró en febrero y marzo, alcanzándose en este momento el máximo de inundación del período. El descenso de nivel, sin embargo, ocurrió rápidamente, ya que la evaporación empezó a aumentar justo a continuación de las lluvias. En los años siguientes, las lluvias, además de relativamente escasas, han sido sobre todo dispersas, por lo que el nivel máximo de inundación de las lagunas fué más bajo cada año, en función del descenso del nivel freático, culminando con la desecación completa incluso de la laguna más grande del área (Laguna de Santa Olalla) en el verano de 1995 (Fig. 3).

A partir de 1992 la marisma y todas las lagunas de las arenas estabilizadas y de los corrales se mantuvieron secas, a excepción de una serie de zacallones y de algunas lagunas situadas cerca de la Vera. Muchas de las charcas de desagüe de los caños en la Vera se inundaron todos los años, además de la laguna del Sopotón, en el límite sur de la Vera, y del Lucio del Bolín, mantenido artificialmente. De las lagunas peridunares, solo las dos más importantes (Santa Olalla y Dulce) se inundaron todos los años.

Como efecto de la sequía el número de puntos disponibles para la realización de los muestreos fué muy reducido. El área donde se ha trampeado más intensivamente, y donde varias lagunas y charcas se han podido muestrear durante todos o parte de los años del estudio se situa alrededor de las lagunas peridunares, limitada por el sistema de dunas móviles al sur, las naves al oeste, la zona más elevada y seca de las arenas estabilizadas al norte y la marisma al este (Fig. 4).

## **METODOLOGIA GENERAL**

### **Captura de individuos**

El método básico empleado para obtención de los datos consistió en la captura, marcaje y recaptura de individuos de ambas especies, *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*. Los trampeos se realizaron con nasas cebadas (sardina o caballa) del tipo empleado en la región para la captura de anguilas (*Anguilla anguilla*) y cangrejos americanos (*Procambarus clarckii*) (Fig. 5). Este tipo de trampa es usado comúnmente para muestreos de galápagos en aguas poco profundas (Dunham et al. 1988) y es uno de los métodos más eficientes en la captura de galápagos.

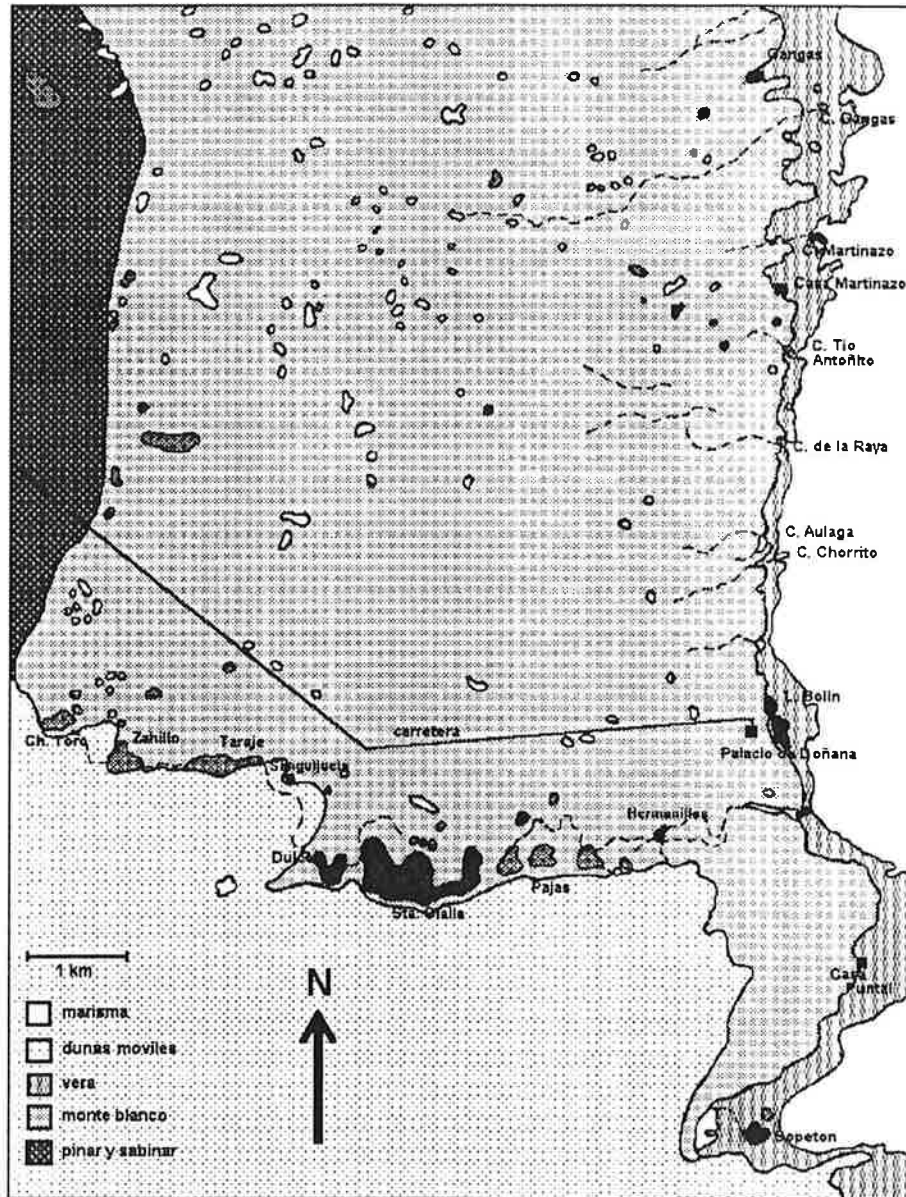
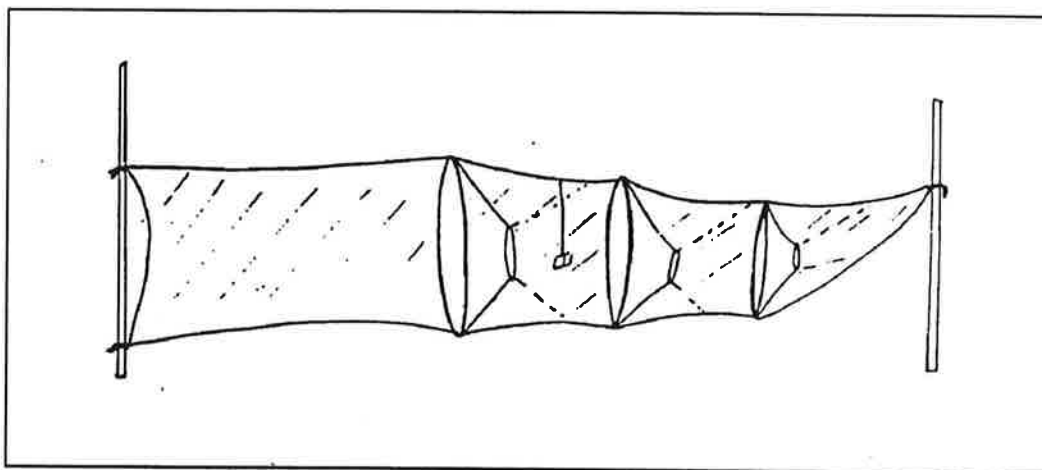


Figura 4. Representación del área de estudio principal (la localización del área dentro del Parque Nacional viene indicada en la Fig. 1), limitada al sur por las dunas móviles, al este por la marisma, al oeste por las naveas de pinar y sabinar, y extendiéndose hasta un poco más al norte del caño de las Gargas, a la altura de la laguna de las Gargas. Se representan todos los cuerpos de agua inventariados en el área y se indican los nombres de las lagunas y charcas principales. Los que están sombreados en gris fueron muestreados en 1991-92. Los que están sombreados en negro son los únicos que estuvieron inundados en 1995. Las líneas discontinuas indican los caños que drenan la zona de arenas estabilizadas y conectan las lagunas peridunares en época de máxima inundación. (Adaptado de Bravo y Montes, 1992).

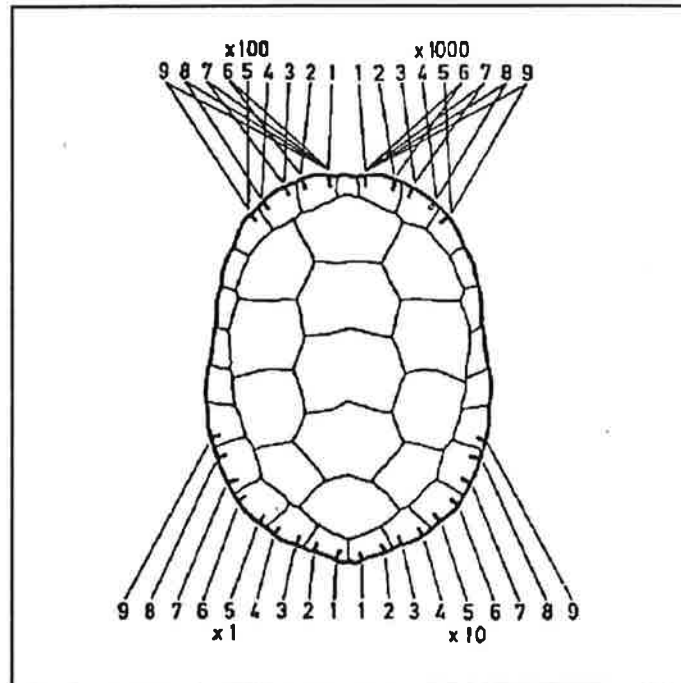
(Gibbons, 1990). Se utilizaron nasas de 3 ó 4 aros de 40-50 cm de diámetro, con vela de 1 a 2 m, malla de 1 a 2 cm, fijadas por 2 barras de hierro o cañas. La boca de los embudos o muertes se ensanchó ligeramente, puesto que el tamaño patrón con que suelen ser confeccionadas no permite el paso de una muerte a otra de los galápagos más grandes. La parte superior de la nasa, especialmente la de la última cámara quedaba siempre fuera del agua, para evitar que los animales se ahogaran. La orientación de la vela era siempre hacia el centro de la laguna y el número de trampas empleadas varió de 1 a 54, dependiendo del tamaño de la laguna muestreada. Las nasas eran siempre instaladas y revisadas durante las primeras horas de la mañana. Cada muestreo se realizó en un periodo de 3 a 5 días.



**Figura 5. Representación esquemática del tipo de trampa utilizado para la captura de galápagos en el presente estudio.**

### **Protocolo de marcaje y medidas**

Todos los individuos capturados fueron marcados individualmente haciéndoles muescas en las placas marginales con una segueta. Este tipo de marcaje fue usado por primera vez por Cagle (1939) y es de empleo corriente en estudios de quelonios (Plummer 1974, Dunham et al 1988). El código de numeración sigue el utilizado por Pérez et al (1979) (Fig. 6).



**Figura 6. Sistema de marcaje utilizado para la identificación individual de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en el presente estudio (tomado de Pérez et al., 1979).**

De cada individuo capturado se registró la siguiente información: especie, sexo, longitud del espaldar en línea recta (LE), longitud de la sutura central del plastron (LP), además de una serie de medidas que se detallan en el apartado sobre dimorfismo sexual, peso, marcas especiales como cicatrices, amputaciones, malformaciones, etc. Las medidas se tomaron con calibre de precisión 0.1 mm y el peso con dinamómetros tipo Pesola de 100, 500 y 1000 g.

Se registraron además el número de anillos de crecimiento impresos sobre la escama pectoral izquierda (clasificados en grandes, medianos y pequeños, a los que nos referimos por sus iniciales GMP o GM, según se consideren los conteos de anillos pequeños o no) y el nivel de desgaste de los escudos del caparazón y del plastron. Las hembras adultas eran sometidas a un palpado inguinal y posterior radiografía para detección de huevos calcificados. A estas prácticas nos referiremos con más detalle en los apartados sobre estructura de edades y reproducción, respectivamente.

### **Procedimientos estadísticos**

A lo largo del trabajo nos referimos a las variables que se están empleando en cada análisis por sus iniciales mayúsculas. Así, de ahora en adelante, nos referiremos a las medidas mencionadas arriba como LE, LP, GMP y GM.

Al tratar de comparar las medias de dos muestras hemos preferido no emplear tests no paramétricos, incluso en aquellos casos en que la distribución de los datos se desviaba de la normalidad, ya que éstos solo permiten la comparación entre distribuciones, y no entre parámetros específicos, como la media (Sokal y Rohlf, 1995). Por ejemplo, un resultado significativo de un test de Mann-Whitney de ordinario indica que las distribuciones difieren de algún modo (media, varianza, forma), siendo, por tanto por su propia naturaleza, difíciles de interpretar (Simberloff, 1990). Para comparar medias, el test de Mann-Whitney requiere que las dos distribuciones tengan idéntica forma y escala, mientras que el test de la *t* requiere que la distribución de las medias de las distribuciones a comparar (más que los datos en sí) se distribuyan normalmente, lo que se cumple en la mayoría de los casos (Johnson, 1995).

Por lo tanto, en los casos en que la desviación de la normalidad fué moderada (kurtosis o sesgos simétricos), pero el tamaño de muestra era grande ( $n > 30$ ) y la varianza homogénea, empleamos el test paramétrico de la *t* de Student (*t*), puesto que en este caso los procedimientos paramétricos y no paramétricos son igualmente válidos (Stewart-Oaten, 1995). En casos de distribuciones acentuadamente no normales, como las de algunas clases de tamaño, analizadas en el capítulo 2, procedimos a la transformación, normalmente logarítmica, de las variables. Cuando los tamaños de muestra eran muy distintos y las varianzas no eran homogéneas optamos por el empleo de una variante aproximada del test de la *t* de Student ( $t_s$ ), que calcula un valor aproximado de la *p* con base en las estimas separadas de la varianza para cada muestra y en el cálculo aproximado de los grados de libertad ( $gl_{apr}$ ) (Sokal y Rohlf, 1995). La homogeneidad de varianzas fué comprobada mediante el test de Levene (Miliken y Johnson, 1984).

Debido a que en casi todos los casos estudiados había diferencias importantes en el tamaño de muestra de los grupos comparados, se han empleado de forma habitual los modelos lineales generales (PROC GLM, SAS 1991) para el análisis de la relación entre variables. Las variables explicativas normalmente empleadas en diseños factoriales fueron ZONA (Vera y zona peridunar),

SEXO y AÑO. En los casos en que los modelos exploratorios indicaron un comportamiento no-normal de los residuos, incluso después de la transformación logarítmica de las variables, se procedió a la transformación de las variables en sus posiciones ("rank transformation") y a los valores transformados se les aplicó el modelo lineal paramétrico (Conover e Iman, 1981). Las comparaciones *a posteriori* se llevaron a cabo mediante el test de Tuckey-Kramer para modelos en que los tamaños de celda son distintos (Kramer, 1956).

Las comparaciones entre pendientes de regresión generalmente se llevaron a cabo mediante un análisis de homogeneidad de pendientes del PROC GLM (SAS, 1991).

Las comparaciones entre frecuencias se llevaron a cabo mediante el test de la G, ajustado según la corrección de Williams cuando  $gl=1$  (Fowler y Cohen, 1990).

En los casos en que se llevó a cabo un gran número de tests de muestras pareadas, situación en que se ve incrementada la probabilidad de un error de tipo I, la significación de los tests se controló mediante el método de Bonferroni (SAS, 1991). En los demás casos, los niveles de significación de los estadísticos, cuando se indican por asteriscos, corresponden a los siguientes valores: \*  $\alpha < 0.05$ ; \*\*  $\alpha < 0.01$ ; \*\*\*  $\alpha < 0.001$ ; ns:  $\alpha > 0.05$ .

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el programa SAS 6.03 (SAS, 1991). Los procedimientos estadísticos y otros programas de aplicación más específica se describen en los capítulos correspondientes con más detalle.

## **FIABILIDAD DE LAS MEDIDAS**

Previamente a los análisis se investigó la fiabilidad de las medidas (conteos de anillos de crecimiento y LE) mediante el cálculo del coeficiente de correlación intraclase ( $r_r$ ) (Sokal y Rohlf, 1981). Este coeficiente actúa como un índice de repetibilidad, que expresa la proporción de varianza de los datos atribuible a diferencias entre individuos, frente a la debida a variaciones entre las medidas de un mismo individuo.

El coeficiente de correlación intraclase se calculó a partir de tablas de ANOVA con el individuo como factor único, siguiendo a Sokal y Rohlf (1995, p.213).



La variación observada entre medidas de un mismo individuo no se refiere únicamente al error de medida, sino que puede reflejar igualmente cambios ontogénicos, particularmente en aquellos individuos jóvenes en que las tasas de crecimiento son más altas. Con la finalidad de reducir la varianza intraindividual debida al crecimiento se han considerado para el análisis solamente las medidas de un mismo individuo tomadas a intervalos menores de 7 días (en el caso de la LE). Para los conteos de anillos se consideraron medidas repetidas dentro de la misma primavera (abril a julio), teniendo en cuenta que el crecimiento estacional y consiguiente formación de un anillo se nota a partir de abril y que conteos sucesivos dentro de la misma estación deberían diferir sólo en lo que se refiere a la anchura del anillo en formación, pero no al número total de éstos.

Con el fin de reducir el efecto de la varianza interindividual debido a las diferencias de tamaño existentes entre individuos jóvenes y adultos se analizaron los datos por separado para dos clases de tamaño, utilizando LE=130 mm como límite de separación entre clases, siendo ésta la longitud a partir de la cual se observa una predominancia general de adultos, y por debajo de la cual, de un modo genérico, se observan mayores tasas de crecimiento. Asimismo se consideraron los datos separadamente para machos y hembras. A los individuos juveniles se les asignó aleatoriamente y a partes iguales un sexo u otro. En el caso del conteo de anillos se consideró primero el total de anillos contados (grandes, medianos y pequeños=GMP) y después solo los anillos de mayor tamaño (GM), con la finalidad de comprobar si el conteo de anillos pequeños es menos fiable que el de anillos grandes.

Los resultados indican que la repetibilidad de LE es muy alta ( $> 0.99$  en prácticamente todos los casos para ambas especies) (Tabla 2), lo que era de esperar ya que se trata de una medida tomada sobre una estructura no deformable como es el caparazón. No se conocen otros datos sobre repetibilidad de medidas corporales en otras especies de reptiles, pero en medidas corporales externas de otros vertebrados los índices de repetibilidad suelen estar por debajo de los obtenidos en el presente análisis (p.ej. pico y alas en aves, Boag, 1983; longitud total en roedores, Krebs y Singleton, 1993; antebrazo en murciélagos, Guillén, 1996).

La repetibilidad del conteo de anillos fué relativamente alta para individuos por debajo de 130 mm en ambas especies (Tabla 3), lo que se debe al hecho de que en los individuos más jóvenes los anillos de crecimiento son aún todos grandes o medianos, puesto que se encuentran en fase de crecimiento rápido, lo que dá lugar a índices semejantes para GMP y GM, ligeramente más altos

Tabla 2. Repetibilidad de la medida de LE de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* para replicaciones con intervalo menor de 7 días en el PN Doñana. N ind=número de individuos, N med=número total de medidas,  $r_1$ =repetibilidad.

TAMAÑO (LE)	SEXO	N ind	N med	$r_1$
<i>Mauremys leprosa</i>				
< 130 mm	♂♂	117	280	0.975
	♀♀	84	200	0.992
> 130 mm	♂♂	95	205	0.998
	♀♀	91	212	0.997
<i>Emys orbicularis</i>				
< 130 mm	♂♂	21	44	0.996
	♀♀	56	126	0.994
> 130 mm	♂♂	81	168	0.998
	♀♀	42	84	0.998

para el último. Para los individuos con tallas mayores de 130 mm el acúmulo gradual de anillos de crecimiento pequeños introduce un aumento del error de medida, reflejado en una mayor variación intraindividual. GM fué generalmente menos repetible que GMP en los individuos con más de 130 mm, particularmente en *E. orbicularis*, lo que se debe, seguramente, a que los anillos se borran gradualmente en los individuos adultos, especialmente los de los primeros años. La repetibilidad relativamente alta de GMP para las hembras >130 mm de *M. leprosa* probablemente se debe a que éstas llegan a tallas más elevadas que los machos de la misma especie y que las observadas en general para *E. orbicularis*, con un consiguiente aumento de la varianza interindividual del número de anillos pequeños visibles.

La conclusión es que LE es una medida altamente repetible y que la varianza intraindividual, eliminado el efecto del crecimiento, es insignificante. El conteo de anillos es relativamente fiable en tallas por debajo de 130 mm en ambas especies, pero es poco repetible en individuos adultos, debido al aumento del error de medida, y por tanto, una medida de poca fiabilidad.

**Tabla 3. Repetibilidad de los conteos de anillos de crecimiento impresos sobre las escamas humerales del plastron de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* para medidas repetidas entre abril y julio de un mismo año (1991-1995) en el PN Doñana. N ind=número de individuos, N med=número total de medidas, r<sub>1</sub>=repetibilidad, GMP=suma de anillos grandes, medianos y pequeños, GM=suma de anillos grandes y medianos.**

TAMAÑO (LE)	SEXO	N ind	N med	r <sub>1</sub> GMP	r <sub>1</sub> GM
<i>Mauremys leprosa</i>					
< 130 mm	♂♂	153	336	0.803	0.853
	♀♀	96	219	0.858	0.881
> 130 mm	♂♂	87	195	0.654	0.655
	♀♀	97	203	0.855	0.692
<i>Emys orbicularis</i>					
< 130 mm	♂♂	47	114	0.880	0.917
	♀♀	83	83	0.889	0.945
> 130 mm	♂♂	73	170	0.633	0.438
	♀♀	40	103	0.738	0.685

### **3. DISTRIBUCION, ABUNDANCIA Y CARACTERISTICAS DEL HABITAT**

#### **INTRODUCCION**

Una primera aproximación a la biología de una especie es la caracterización del hábitat que ocupa y, dentro de éste, si se distribuye homogéneamente o si su abundancia varía en función de determinados factores. Existen referencias a la distribución y hábitat de los galápagos en Doñana en obras generales: Valverde (1960) observa que *M. leprosa* es mucho más común que *E. orbicularis*, mientras que Castroviejo (1993) cita a las dos especies como presentes en "los charcos, lagunas y caños del coto, así como en las zonas de marisma dulce y su entorno". Los estudios anteriores que se han realizado sobre las poblaciones de galápagos de Doñana concentraron sus esfuerzos de captura en el Lucio del Bolín, en la Vera, y en algunas de las lagunas peridunares (Perez et al., 1979; Andreu, 1982; Andreu y Villamor, 1989), por lo que se carecía de datos más exactos sobre la distribución, la abundancia y el hábitat de las dos especies en el Parque.

En este capítulo, por tanto, nos planteamos como un primer objetivo comprobar la presencia y distribución de ambas especies en cada zona del Parque, así como el grado de simpatria existente entre ellas. Con este fin, se procedió al censo de galápagos en un gran número de cuerpos de agua del Parque. En 1991, el primer año de censos, la disponibilidad de lagunas era cercana a la máxima, pero en 1992, como ya hemos visto, muchas lagunas estuvieron secas, de modo que una parte considerable del Parque (principalmente la zona norte, los corrales de las dunas móviles y las Marismillas) no se pudieron censar optimamente. Aparte de los efectos de la sequía, el acceso a algunas zonas del Parque estuvo vedado a causa de la presencia de nidos de águila imperial (*Aquila adalberti*), una especie fuertemente amenazada que se encuentra sometida a un régimen estricto de protección, por lo que no se pudo completar en este área el programa de censos.

En un segundo paso estimamos la abundancia de cada especie en 38 de los cuerpos de agua muestreados con la finalidad de evaluar la tendencia de aglomeración de cada especie y la calidad relativa de cada hábitat, así como las características de los cuerpos de agua ocupados por los galápagos dentro de cada zona, en lo que se refiere a tamaño y régimen hídrico. Para ello utilizamos

los datos de 1991 (y de algunas lagunas que fueron censadas solo en 1992), puesto que este fué el año en que hubo mayor disponibilidad de hábitat y el nivel de agua de las lagunas se aproximaba al definido por los límites de sus cubetas.

La abundancia poblacional puede ser medida como el número total de animales de toda una población o área, como el número de animales por unidad de área (densidad absoluta), o como la densidad de una población en relación con otra o consigo misma en otro momento (densidad relativa) (Caughley, 1977). Llegar a conocer el tamaño absoluto de una población es un hecho raro en estudios de poblaciones naturales, especialmente en el caso de especies difíciles de observar como las presentes. La extraordinaria fluctuación intra e interanual de los niveles de agua, fruto de la irregularidad pluviométrica, hace impracticable hablar de densidades absolutas de organismos acuáticos en Doñana, puesto que ésta, aún en el caso improbable de que el número de individuos se mantuviera constante en cada laguna, debe variar a lo largo de un gradiente continuo durante cada ciclo, en función de los niveles de inundación. Por tanto, las estimaciones de la abundancia de galápagos que se presentan en este capítulo son relativas en el sentido de que la comparación entre valores de distintas lagunas solo es posible si los muestreos son llevados a cabo simultáneamente.

### **3.1 DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES**

#### **MATERIAL Y METODOS**

Durante las primaveras de 1991 y 1992 se realizaron muestreos por trapeo que abarcaron todos los tipos de hábitat acuático del Parque, a excepción de las Marismillas y de los corrales de las dunas móviles, que se muestrearon en 1994 (solo zacallones).

Para la marisma se utilizaron los datos de capturas de galápagos obtenidos durante los muestreos de cangrejo rojo realizados en 1991, cuando el nivel de inundación de la marisma fué relativamente alto y para los que se emplearon las mismas trampas que se utilizaron para galápagos (datos cedidos por M.A. Bravo).

La distribución de las dos especies fué evaluada a partir de los datos de presencia/ausencia en

cuadrículas UTM de 1x1 km (en total 497 cuadrículas para todo el Parque Nacional de Doñana). Mientras que las 233 cuadrículas correspondientes a la marisma pueden ser consideradas en su totalidad como hábitat potencial para galápagos, de las 264 ocupadas por el manto eólico sólo 136 presentan cuerpos de agua (*sensu* Bravo y Montes, 1992).

## RESULTADOS

De los cuerpos de agua situados sobre el manto eólico prácticamente solo los que se aprecian en la Fig. 4 han estado inundados a partir de 1992. De las 136 cuadrículas con hábitat acuático sobre el manto se han podido muestrear 50 (36.8%). En estas cuadrículas se trapeó en un total de 81 puntos, lo que corresponde al 26.3% de los cuerpos de agua inventariados por Bravo y Montes (1992). La Tabla 4 resume los datos de muestreo para el manto eólico.

**Tabla 4. Proporción de puntos muestreados en este estudio en relación al total de formaciones palustres inventariadas en el manto eólico de Doñana por Bravo y Montes (1992).**

	MAR	COR	ARE	PER	VER	TOTAL
<b>n inventariadas</b>	26	6	226	13	36	307
<b>n muestreadas</b>	17	5	32	12	17	81
<b>% muestreadas</b>	65.4	83.3	14.2	81.3	47.2	26.3

MAR = Marismillas; COR = corrales de las dunas móviles; ARE = arenas; PER = lagunas peridunares; VER = Vera.

Los datos de muestreos de cangrejo rojo para la marisma corresponden a 20 puntos de muestreo, cubriendo 13 de las 26 zonas de marisma definidas por García et al (1994). Estos datos se complementan con datos nuestros para las zonas de marisma limítrofes con la Vera conocidas como Soto Grande, Soto Chico, Casa de los Guardas y Marisma del Puntal, totalizando 24 puntos. Un 8.2% de las cuadrículas ocupadas por marisma fueron muestreadas, cubriendo aproximadamente el

100% de la zona con nivel de inundación normal en 1991 (García et al., 1994).

En la Fig. 7 se presenta la distribución de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* por cuadrícula UTM en el Parque Nacional, según los resultados del presente muestreo. De modo general, se ha podido comprobar la existencia de galápagos en todos los tipos de hábitat acuático asociados a cada subunidad geomorfológica, excepto en la marisma y en los corrales de las dunas móviles, donde solo se han encontrado en contadas ocasiones. Del total de 106 puntos muestreados se ha comprobado la existencia de galápagos en 60 puntos del manto eólico (69.5% de las cuadrículas muestreadas) y en 2 puntos de la marisma (8.7% de las cuadrículas muestreadas).

En la Tabla 5 se resumen los resultados del muestreo por especie y subunidad geomorfológica. Como se puede observar, las lagunas peridunares son la zona preferida por las dos especies, ya que *E. orbicularis* se encontró en el 100% y *M. leprosa* en el 91.7% de los puntos muestreados en esta zona.

En la Vera los porcentajes de ocupación fueron también relativamente elevados para las dos especies (52.9% para *E. orbicularis* y 32.3% para *M. leprosa*). Sin embargo es de destacar la práctica ausencia de galápagos registrada en la parte norte de la Vera, mientras que para los puntos muestreados más al sur (entre el Caño de Martinazo y la laguna del Sopetón, Fig. 4) el porcentaje de ocupación se eleva al 100% para *E. orbicularis* y al 75% para *M. leprosa*.

*E. orbicularis* se ha encontrado en un número mayor de puntos de muestreo que *M. leprosa*, siendo la zona de las arenas estabilizadas donde éste fenómeno fué más acusado. El 93.8% de los puntos muestreados estaba ocupado por *E. orbicularis* y sólo el 28.1% por *M. leprosa*. En esta zona las dos especies aparecen en las lagunas más cercanas al sistema peridunar y a la Vera, predominando *E. orbicularis* en las lagunas más al oeste de la Vera y en aquellas más interiores, situadas en el límite de las naves de sabinar y pinar del noroeste de la Reserva Biológica (Tabla 6) (Fig.4 y 9).

En la zona peridunar, la Vera y las arenas, *E. orbicularis* generalmente aparece en todos los puntos donde se encuentran *M. leprosa*, y también en otros, localizados principalmente sobre las arenas, donde *M. leprosa* está ausente. En todos los casos se trata de lagunas estacionales de mediano o pequeño porte, lo que da origen a una asociación mucho más acentuada de *E. orbicularis* con este tipo de medio. *M. leprosa*, a su vez, fué encontrada principalmente en lagunas permanentes y

Mauremys leprosa

Emys orbicularis

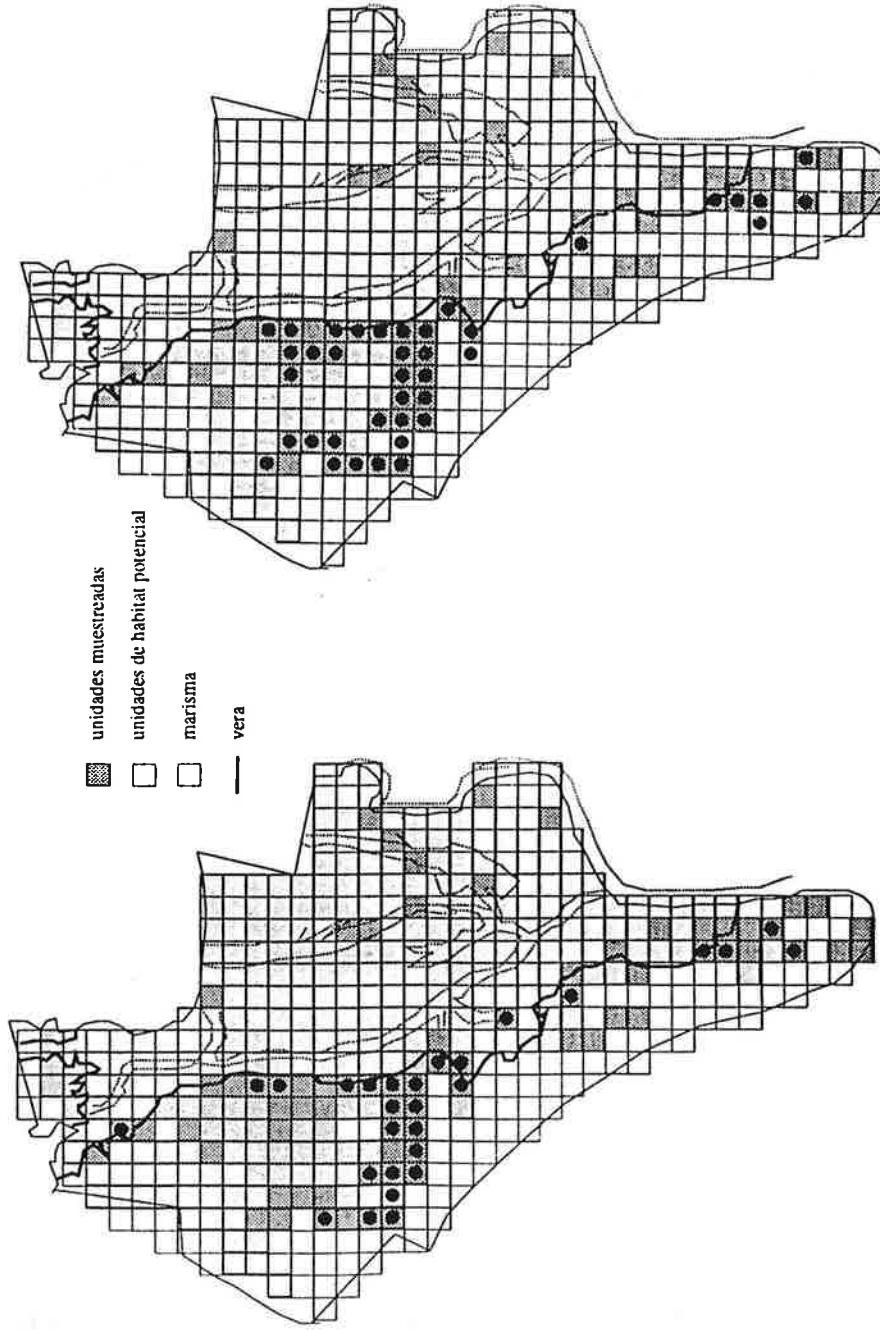


Figura 7. Distribución de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en el Parque Nacional de Doñana. Datos de presencia/ausencia por cuadrículas UTM de 1x1 km.



temporales, apareciendo en cuerpos de agua efímeros, cuando éstos se encontraban en la proximidad de lagunas de régimen temporal más estable.

**Tabla 5. Número de puntos de muestreo ocupados por *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en cada subunidad geomorfológica en el Parque Nacional de Doñana.**

ZONA	n muestreados	<i>Mauremys leprosa</i>		<i>Emys orbicularis</i>	
		n ocupados	% ocupados	n ocupados	% ocupados
COR	5	1	20.0	2	40.0
MARL	17	6	35.3	5	29.4
ARE	32	9	28.1	30	93.8
PER	12	11	91.7	12	100.0
VER	17	6	32.3	9	52.9
MARM	23	2	8.7	0	0
<b>TOTAL</b>	<b>106</b>	<b>35</b>	<b>33.0</b>	<b>58</b>	<b>54.7</b>

COR = corrales de las dunas móviles; MARL = Marismillas; ARE = arenas estabilizadas; PER = lagunas peridunares; VER = Vera; MARM = marisma.

En Marismillas la presencia de ambas especies se comprobó en la mitad norte, en los zacallones asociados a los navazos. En la mitad sur, donde los abrevaderos no están asociados a formaciones palustres naturales no se encontró ninguna de las dos especies.

En los puntos muestreados en corrales, se ha comprobado la presencia de galápagos sólo en dos zacallones situados en el límite con la Vera (Fig.7).

De la misma forma, en la marisma se ha verificado la presencia de *M. leprosa* en puntos limítrofes con la Vera, caracterizados por un largo período de inundación o por su asociación con cuerpos de agua estables de la Vera.

**Tabla 6. Frecuencia de ocupación (%) por galápagos de cuerpos de agua de la zona de arenas estabilizadas asociados con la zona peridunar, la Vera e interiores**

Lagunas de las arenas	N	<i>M.leprosa</i>	<i>E.orbicularis</i>
próximas a la zona peridunar	12	41.6	100.0
próximas a la Vera	10	30.0	90.0
interiores	10	10.0	90.0

### 3.2. ESTIMACION DE LA ABUNDANCIA

#### MATERIAL Y METODOS

Las estimaciones de abundancia fueron realizadas para las lagunas marcadas en el área definida por la Fig. 4, a la cual nos referimos de ahora en adelante como el área de estudio.

En base a los resultados presentados en la Tabla 6 y por su proximidad física a otras zonas hemos agrupado algunas lagunas de las arenas estabilizadas como pertenecientes a la Vera y otras como pertenecientes a la zona peridunar. De este modo las zonas a que nos referimos de ahora en adelante son las siguientes: ZONA PERIDUNAR (lagunas peridunares y lagunas de las arenas cercanas a ellas), VERA (lagunas y charcas de la Vera y lagunas de las arenas cercanas a ellas) y ZONA INTERIOR (lagunas de las arenas localizadas en el interior del área de estudio)(Fig.4).

El cálculo de la estimación de densidad relativa requiere que las estimaciones del número de individuos que ocupan un determinado área o espacio sean comparables entre sí. En este estudio el esfuerzo de muestreo fué muy variable, no solo porque algunos cuerpos de agua fueron muestreados durante tres y otros durante cinco días, sino también porque frecuentemente se utilizó un número

reducido de trampas en relación a lo que hubiera sido necesario para muestrear toda la laguna (particularmente en las lagunas más grandes, cuyas dimensiones sobrepasaban el número de trampas y de personal disponible para un muestreo exhaustivo). Por este motivo los datos "brutos" del número de individuos capturados en cada muestreo no resultan comparables entre sí.

El modo más indicado para subsanar las diferencias entre esfuerzos de muestreo sería la estimación del tamaño poblacional de cada laguna a partir de los datos de captura-recaptura. Sin embargo los análisis exploratorios de los datos de recaptura intra-anales revelaron una respuesta general negativa en los días siguientes a la primera captura, originando sesgos positivos en las estimaciones. Esto quiere decir que nuestros datos no cumplen uno de los requisitos básicos para la aplicación de modelos matemáticos de estimación del tamaño poblacional a datos de captura-recaptura, el de que los individuos marcados y no marcados tengan la misma probabilidad de captura en todas las ocasiones de trapeo (Pollock et al., 1990). Aparte de este problema, en muchas de las lagunas los datos de captura y/o recaptura resultaron demasiado escasos como para permitir el cálculo de estimaciones fiables por el método de Lincoln-Petersen y similares (Krebs, 1994).

En vista de lo anteriormente expuesto optamos por utilizar un método más sencillo de extrapolación de los resultados obtenidos en cada muestreo, a lo esperado en caso de que el muestreo hubiera sido exhaustivo. Esto es, tratamos de estimar cuantos individuos de cada especie hubieran sido capturados en una determinada laguna si se hubiera empleado el número ideal de trampas en relación a sus dimensiones durante cinco días seguidos. A esta estimación la definimos como el tamaño poblacional mínimo.

### **Cálculo del tamaño poblacional mínimo**

Como primer paso se hace necesario definir qué es lo que entendemos por número "ideal" de trampas. Dos de las lagunas más grandes (la Dulce y el Sopotón, Fig. 4) fueron muestreadas exhaustivamente en reiteradas ocasiones, lo que equivale a decir que un número de nasas fueron instaladas a lo largo de todo su perímetro, a distancias suficientemente pequeñas como para que fuera probable que un galápagos que se acercara a la orilla acabara entrando en contacto con una u otra nasa. La media de la distancia entre nasas durante estos trapeos fué de 42 m, lo que definimos aquí como la distancia patrón para calcular el número ideal de nasas para cada laguna ( $n'$ ) en relación a su perímetro (P):

$$n' = \frac{P^*}{42}$$

\* según Bravo y Montes (1992)

Una vez calculado  $n'$ , hemos elaborado la siguiente fórmula para el cálculo del tamaño poblacional mínimo ( $N'$ ):

$$N' = N + \left[ \frac{(N) \cdot (n' - n)}{n} \right] + \left[ \frac{(\sum(C_{i+1} - R_{i+1})) \cdot (5 - d)}{d-1} \right]$$

donde

$N'$  = tamaño poblacional mínimo

$N$  = nº total de individuos capturados durante la serie de 3 o 5 días de trampeo

$n$  = nº de nasas empleadas

$n'$  = nº ideal de nasas para esta laguna

$C$  = nº de capturas en el día  $i+1$

$R$  = nº de recapturas en el día  $i+1$

$i = 1, 2, \dots, d-1$

$d$  = nº de días de trampeo

$5$  = constante (nº máximo de días de trampeo)

El segundo término de la ecuación actúa como un factor de corrección para el número de nasas empleadas. Si  $n$  es igual a  $n'$  este término será nulo. De la misma forma el tercer término es un factor de corrección para series de trampeo con  $d < 5$  y emplea el número medio de individuos no marcados capturados en cada día del trampeo. Si el número de capturas es siempre igual al de recapturas el término es nulo, de la misma forma que si  $d=5$ .

### **Cálculo de la densidad relativa**

En general se emplean unidades volumétricas cuando se trata de establecer densidades de ocupación para medios acuáticos. Como no disponíamos de datos precisos sobre el volumen de las cubetas de los cuerpos de agua de Doñana, hemos calculado un volumen hipotético para cada laguna muestreada a partir de su superficie y profundidad máxima conocidas, basado en la fórmula del volumen de un cono:

$$V = \frac{S \times p_{\max}}{2}$$

donde

V = volumen de la laguna\*

S = superficie de la laguna\*

p<sub>max</sub> = profundidad máxima de la laguna\*

\* datos de Bravo y Montes (1992)

Los volúmenes corresponden a los de máxima inundación de la cubeta, limitada por la orla de vegetación freatofítica (Bravo y Montes 1992). Los valores obtenidos son evidentemente una aproximación al volumen real de cada laguna, puesto que no tienen en cuenta la variación en la morfología de cada cubeta, de la misma forma que N' es tan solo una aproximación al tamaño de la población de cada especie en los distintos cuerpos de agua muestreados. Sin embargo estos índices pueden ser considerados adecuados para los fines comparativos que nos proponemos. La Tabla 7 presenta la media de los volúmenes de todos los cuerpos de agua muestreados en cada zona. Se aprecia la gran diferencia entre el volumen medio de las lagunas peridunares y las de las demás zonas. La laguna más grande es la de Santa Olalla, con 409.125 m<sup>3</sup>, y la laguna muestreada más pequeña fué la del Pinar del Raposo, con 40 m<sup>3</sup>.

A fin de facilitar los cálculos de densidad y reducir las diferencias de escala entre el número de individuos y el volumen de la laguna que ocupan, se han dividido todos los volúmenes por 1000. A la nueva unidad así obtenida la llamamos "unidad de hábitat" (u hab), siendo 1 u hab = 1000 m<sup>3</sup>.

En la Tabla 7 se presenta la conversión de los volúmenes medios para cada zona a unidades de hábitat.

Para el cálculo de las densidades (D) se ha empleado el tamaño poblacional mínimo (N') y el volumen (V) en u hab para cada laguna, relacionándolos de la siguiente forma:

$$D = \frac{N'}{V}$$

**Tabla 7. Volumen medio de los cuerpos de agua muestreados en el Parque Nacional de Doñana para las zonas peridunar, Vera e interior, en m<sup>3</sup> y en unidades de hábitat (ver texto). N = nº de lagunas.**

Zona	N	Volumen (m <sup>3</sup> )	Volumen (u hab)
Peridunar	21	29158	29.158
Vera	12	1347	1.347
Interior	5	4138	4.138

Para comparar N' y D entre lagunas, éstas se han agrupado de la siguiente forma: (1) por ZONA (peridunar, Vera e interior); (2) por TAMAÑO (grandes: superficie >1 ha; medianas: superficie entre 1 y 0.1 ha y pequeñas: superficie <0.1 ha) y (3) por REGIMEN HIDRICO (permanentes, semipermanentes y estacionales).

Obtuvimos una distribución aproximadamente normal para N' y D mediante la transformación logarítmica (ln) de las variables. Sin embargo, los residuos de la regresión de ambas variables sobre el volumen de las lagunas tuvieron distribución heteroscedástica, por lo que utilizamos los valores

transformados en rangos para comprobar la homogeneidad de las pendientes de regresión (ver material y métodos general). Se analizaron los efectos de ZONA, TAMAÑO y REGIMEN HIDRICO sobre N' y D mediante un ANOVA.

## RESULTADOS

### Tamaño poblacional mínimo

A lo largo del periodo de estudio se han capturado en total 2587 individuos de *M. leprosa* y 1099 de *Emys orbicularis* (considerando solo el área de estudios definido en la Fig. 4), siendo, por tanto, *M. leprosa* 2.5 veces más abundante que *E. orbicularis*. Esta razón se mantuvo constante a lo largo de los años. Se realizaron en total 5361 y 2377 capturas, respectivamente.

Las estimas de N' para las distintas zonas consideradas (PERIDUNAR, VERA e INTERIOR) indican que la mayor parte de las poblaciones de ambas especies se encuentran en las lagunas de la zona peridunar (Tabla 8). La segunda zona más importante en términos de efectivos numéricos, aunque muy por debajo de los valores estimados para la zona peridunar, es la Vera para *M. leprosa* y la zona interior para *E. orbicularis*, coincidiendo con el mayor porcentaje de ocupación de esta especie en esta zona (Tabla 5). *E. orbicularis* se caracteriza por poblaciones más pequeñas que *M. leprosa* en las zonas peridunar y Vera. En la Vera *M. leprosa* se concentra en la laguna del Sopotón y la cercana laguna del Galápagó (N'=236 y 73, respectivamente) y en el lucio del Bolín (N'=321) (Fig. 4), mientras *E. orbicularis* es habitante característica de las charcas de los caños y pequeñas lagunas asociadas a la Vera, con poblaciones estimadas alrededor de los 20 individuos. A pesar de estos contrastes, no se observaron diferencias significativas entre los valores medios de N' para cada especie, lo que se debe en parte al efecto de la transformación logarítmica de los datos, pero también al hecho de que la alta media de N' de *M. leprosa* está determinada mayoritariamente por las grandes poblaciones de las lagunas de Sta. Olalla y Dulce (Fig. 8).

*E. orbicularis* apareció en muchas lagunas estacionales de mediano o pequeño tamaño, mientras que *M. leprosa* estuvo prácticamente ausente de las lagunas pequeñas y fué mucho menos frecuente en las estacionales (Tabla 9). Para aquellas lagunas donde se encontraron las dos especies; la regresión entre N' de *M. leprosa* y *E. orbicularis* fué positiva y significativa ( $r=0.627$ ,  $p=0.0017$ ,  $N=22$ ) (Fig. 9). El modelo de homogeneidad de pendientes para la relación entre N' y el volúmen de las

lagunas indicó la ausencia de diferencias significativas entre las pendientes de regresión de las dos especies, a pesar de que *E. orbicularis* tiende a formar poblaciones menores en las lagunas grandes (Fig. 8).

Tabla 8. Tamaño mínimo de población (N') (total por zona y media  $\pm$  DT) y densidad relativa (media  $\pm$  DT) de galápagos en las lagunas peridunares, la Vera y la zona interior en 1991-1992 para algunos puntos. n = número de cuerpos de agua

ZONA	<i>Mauremys leprosa</i>				<i>Emys orbicularis</i>			
	n		N'	D	n		N'	D
PERIDUNAR	17	4350	256 $\pm$ 381	20.7 $\pm$ 20.1	21	1584	75 $\pm$ 81	33.0 $\pm$ 43.5
VERA	4	639	160 $\pm$ 144	54.2 $\pm$ 48.5	12	239	21 $\pm$ 15	46.0 $\pm$ 28.4
INTERIOR	1	13	13 $\pm$ 0	1.9 $\pm$ 0	5	310	60 $\pm$ 68	12.7 $\pm$ 4.6
TOTAL	22	5002	227 $\pm$ 343	25.9 $\pm$ 29.1	38	2133	56 $\pm$ 69	34.4 $\pm$ 37.1

Los resultados del análisis de la varianza de N' para las tres clases definidas anteriormente (ZONA, TAMAÑO y REGIMEN HIDRICO) se presentan en la Tabla 10. No hubo variación significativa entre zonas. El efecto más importante que se observó fue el del tamaño de las lagunas, que, como era de esperar, tiene una relación positiva con N', principalmente en el caso de *M. leprosa* (Fig. 8). En esta última especie el TAMAÑO explicó un 75% de la varianza entre los datos. El régimen hídrico también tuvo un efecto significativo, determinado en *M. leprosa* principalmente por las grandes poblaciones de las lagunas permanentes, y en *E. orbicularis* por las pequeñas poblaciones de las lagunas estacionales, en su mayoría de tamaño mediano y pequeño (Fig. 8, Tabla 9).



Tabla 9. Presencia de *Mauremys leprosa* (primera columna) y *Emys orbicularis* (segunda columna) en los 38 cuerpos de agua muestreados en el área de estudio, agrupados según su tamaño y régimen hídrico (para definiciones ver material y métodos).

TAMAÑO	REGIMEN HIDRICO					
	PERMANENTES		TEMPORALES		ESTACIONALES	
GRANDES	4	4	6	6	1	2
MEDIANAS	-	-	2	3	7	14
PEQUEÑAS	-	-	1	1	1	7

### Densidad relativa

Las mayores densidades relativas se observaron para la Vera, seguidas de la zona peridunar (Tabla 8). Nótese que los valores estimados de  $N'$  para *E. orbicularis* en la zona interior son similares a los de la zona peridunar, sin embargo la densidad media en aquella zona es mucho más baja. No se observaron diferencias significativas entre las densidades medias de las dos especies. La correlación entre los valores de densidad de *M. leprosa* y *E. orbicularis* para lagunas cohabitadas fué positiva, pero no significativa (Fig. 9), reflejando las densidades relativamente bajas de *E. orbicularis* en las lagunas de mayor tamaño y relativamente altas en las lagunas pequeñas (Fig. 10). El modelo de homogeneidad de pendientes para la relación entre D y el volúmen de las lagunas también indicó la ausencia de diferencias significativas entre las pendientes de regresión de las dos especies, a pesar de que *E. orbicularis* tiende a formar poblaciones más densas en las lagunas pequeñas (Fig. 10).

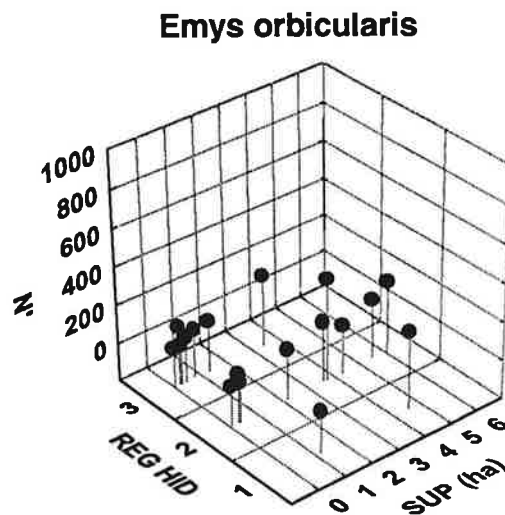
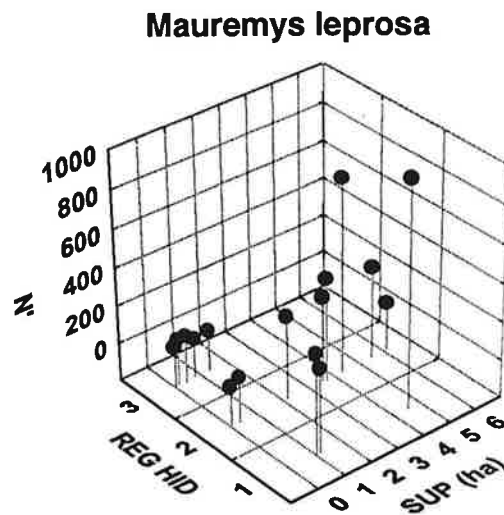


Figura 8. Relación del tamaño poblacional mínimo (N') de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* con el tamaño y el régimen hídrico de 22 y 38 cuerpos de agua de Doñana, respectivamente. Para el régimen hídrico 1=permanentes, 2=temporales, 3=estacionales. Se presenta N' en escala real (no logarítmica) para mejor visualización gráfica.

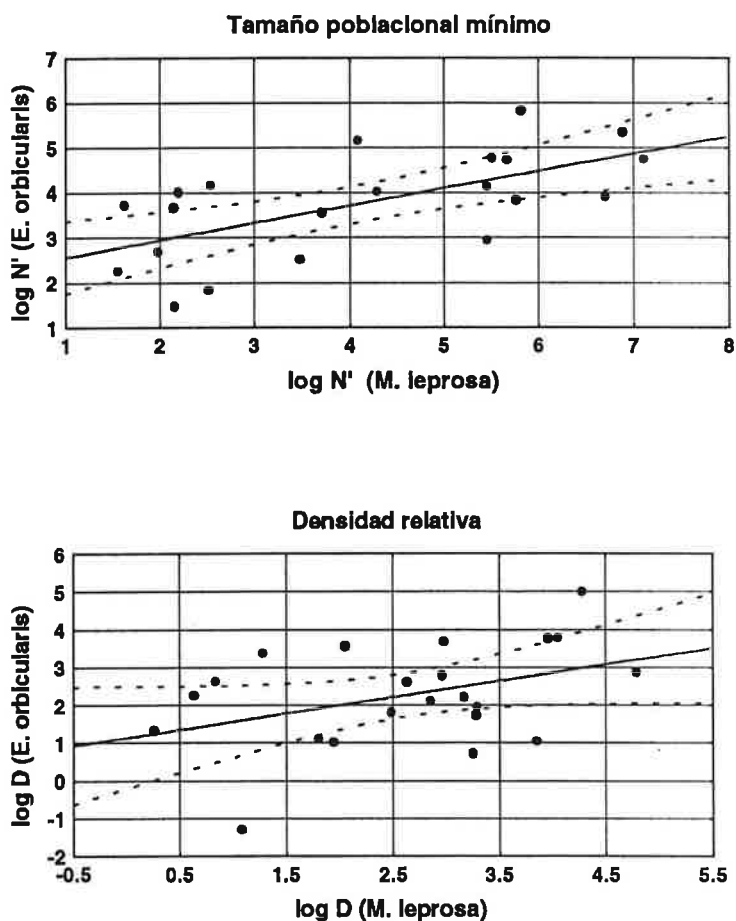
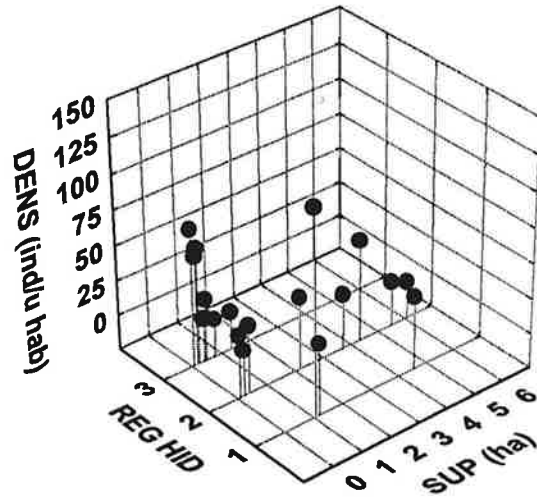


Figura 9. Relación entre los valores de tamaño poblacional mínimo ( $N'$ ) y densidad relativa ( $D$ ) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana (valores transformados logarítmicamente). Las líneas discontinuas indican el intervalo de confianza del 95% de la recta de regresión.

**Mauremys leprosa**



**Emys orbicularis**

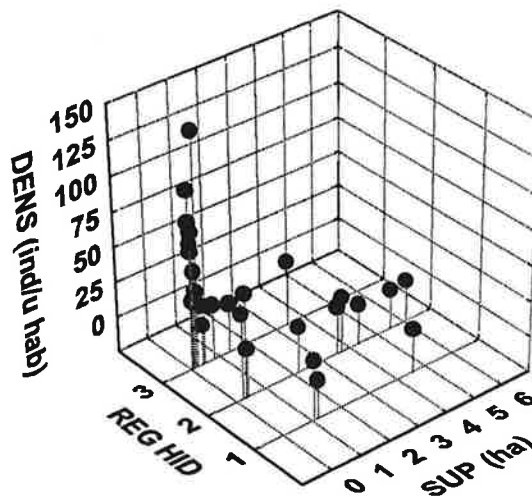


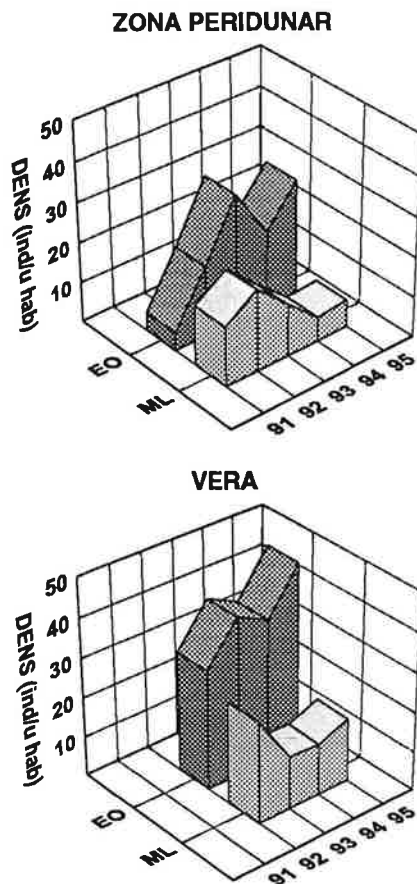
Figura 10. Relación de la densidad relativa (D) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* con el tamaño y el régimen hídrico de 22 y 38 cuerpos de agua de Doñana, respectivamente. Para el régimen hídrico 1=permanentes, 2=temporales, 3=estacionales. Se presenta D en escala real (no logarítmica) para mejor visualización gráfica.

El ANOVA para las densidades relativas, agrupadas según zona, tamaño y régimen hídrico de las lagunas se recoge en la Tabla 10. Tampoco en este caso hubo variación significativa entre zonas. Para *M. leprosa* tampoco se observó un efecto significativo del tamaño y del régimen hídrico, mientras que la densidad de *E. orbicularis* varió significativamente dentro de estas clases, en función de las densidades muy altas que presenta en las lagunas más pequeñas (de las cuales *M. leprosa* está prácticamente ausente) y en las lagunas estacionales (Fig. 10).

**Tabla 10. Resultados del análisis de varianza del tamaño poblacional mínimo (N') y de la densidad relativa (D) de *Mauremys leprosa* (MI) y *Emys orbicularis* (Eo), agrupados según zona, tamaño y régimen hídrico de las lagunas del área de estudio. Para *M. leprosa* no hubo datos suficientes para la zona interior y las lagunas pequeñas (ver Tabla 9). R<sup>2</sup> indica la proporción de la varianza entre los datos explicada por el modelo.**

	CLASE		GL	F	p	R <sup>2</sup>
N'	ZONA	MI	1,17	0.00	0.9818	0.001
		Eo	2,34	2.24	0.1224	0.116
	TAMAÑO	MI	1,17	51.49	0.0001	0.752
		Eo	2,34	19.87	0.0010	0.539
	REG HID	MI	2,19	10.40	0.0009	0.523
		Eo	2,34	4.87	0.0138	0.228
D	ZONA	MI	1,17	4.29	0.0538	0.202
		Eo	2,34	1.28	0.2902	0.070
	TAMAÑO	MI	1,17	0.14	0.7114	0.008
		Eo	2,34	17.14	0.0001	0.502
	REG HID	MI	2,19	0.34	0.7174	0.035
		Eo	2,34	8.76	0.0009	0.340

Obtuvimos series completas de seguimiento para todos los años de estudio en cuatro puntos de la zona peridunar (Lagunas de Sta. Olalla, Dulce, Hermanillos y Sanguijuela) y del 92 al 95 para tres puntos de la Vera (Laguna del Sopedón, de la Jabata, y Charca del Caño Martinazo). La Fig. 11 presenta la variación de la densidad media por zona a lo largo del periodo de estudio. Se observa que para *Emys orbicularis* la tendencia general es de un aumento acentuado de D a lo largo del periodo de estudio, mientras que la densidad de *M. leprosa* tiende a decrecer.



**Figura 11. Variación anual de la densidad relativa de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en la zona peridunar (datos para cuatro lagunas) y la Vera (datos para tres lagunas).**

Comparando la evolución de la densidad en las dos lagunas de mayor tamaño de la zona peridunar (Sta.Olalla y Dulce, que distan entre sí aproximadamente 100 m, Fig. 4) se observa que Sta. Olalla registra valores de densidad muy por debajo de la Dulce durante todo el periodo de estudio, particularmente en el caso de *E. orbicularis*, que desaparece de esta laguna a partir de 1993, mientras que su densidad aumenta en la Dulce (Fig. 12). La fuerte bajada en la densidad de *M. leprosa* registrada para la Dulce a partir de 1993 está relacionada con un aumento acentuado de la tasa de mortalidad de esta especie, que se analizará en el capítulo 4.

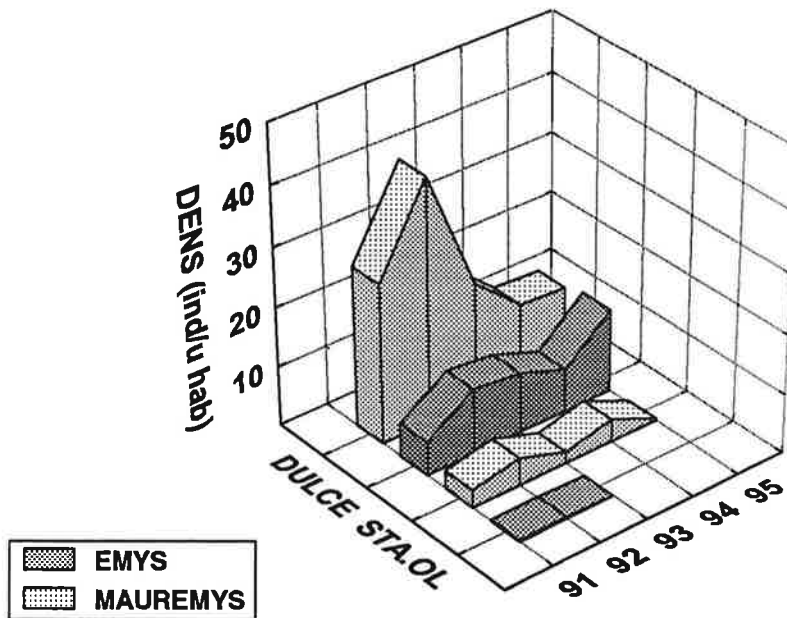


Figura 12. Variación anual de la densidad relativa de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en las lagunas de Santa Olalla y Dulce (zona peridunar).

## DISCUSION

Dentro de los límites del Parque Nacional de Doñana *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* ocupan preferentemente la zona de las lagunas peridunares y la Vera sur (por Vera sur entendemos la parte de la Vera que va desde la laguna de las Gangas hasta el Sopotón (Fig. 4). Los galápagos se extienden desde estas dos zonas por las lagunas que se forman sobre la zona de arenas estabilizadas, disminuyendo la densidad de ocupación desde las zonas de contacto con la Vera y con las lagunas peridunares hacia el interior. Es de esperar que en años lluviosos, cuando la disponibilidad de agua en la zona sea mayor, los galápagos se dispersen por un área más amplia a partir de las zonas de ocupación preferente.

El número relativamente elevado de galápagos capturados en los zacallones de la parte sur del Parque (Las Marismillas) hace suponer que esta zona alberga poblaciones permanentes de las dos especies, que deben mantener un grado elevado de aislamiento en relación a las poblaciones de la zona norte, debido a la extensa barrera impuesta por las cadenas de dunas móviles, que llegan desde el mar hasta la marisma al norte de las Marismillas. La ruta de dispersión más probable en este caso sería a través de la marisma inundada.

De modo general, las dos especies parecen estar ausentes de la marisma como ya afirmara Valverde (1960). Los crecientes valores de salinidad registrados hacia la parte sur de la marisma (Montes et al., 1982; Castroviejo, 1993; Montes et al., 1993) podrían ser la causa de la ausencia de las dos especies en su sector más meridional. Sin embargo, mientras que a *M. leprosa* solo se la cita en hábitats de agua dulce a oligosalina (Gasith y Sidis, 1983; Araújo et al., 1996), son frecuentes las citas de *Emys orbicularis* para hábitats de agua salobre (Shcherbak, 1966 in Fritz, 1994; Muskhelishvili, 1970 y Ataev y Shammakov, 1988 in Fritz, 1994; Lebboroni y Chelazzi, 1991; Fritz, 1995), incluyendo la península Ibérica (Habsburgo-Lorena, 1871 in Mayol, 1993; A. Bertolero, com.pers.). Por otro lado, las dos especies parecen estar igualmente ausentes de la zona de marisma dulce a oligosalina (sector noroeste), como atestiguan las escasas 9 capturas de *Mauremys leprosa* registradas durante controles de más de 10.000 nasas utilizadas por pescadores de cangrejo en aquel área durante los años de 1983 y 1987 (Molina y Cadenas, 1983; Domínguez, 1987). Parece más probable, por tanto, que la ausencia de galápagos de la marisma esté relacionada con otros factores ecológicos, posiblemente la marcada estacionalidad del ciclo de inundación, asociada a la ausencia de cobertura vegetal adecuada que pueda servir de refugio tras la desecación



de la marisma. Sin embargo, los galápagos (particularmente *M. leprosa*) parecen habitar la zona limítrofe con la Vera, ocupando especialmente las cercanías de cuerpos de agua extensos y permanentes como el Sopotón y el Lucio del Bolín (Fig. 4).

En números totales *Mauremys leprosa* es más abundante en Doñana que *Emys orbicularis*, lo que coincide con la tónica general de las dos especies en su área de distribución ibérica, siendo *M. leprosa* normalmente caracterizada como común y abundante, mientras que *E. orbicularis* es típicamente rara, encontrándose en poblaciones pequeñas y aisladas entre sí (Blanco y González, 1992; Araújo et al., 1996). Las observaciones puntuales realizadas en la región oriental de su zona de distribución, donde *Emys orbicularis* ocurre en simpatria con *Mauremys caspica*, una especie filogenéticamente cercana a *M. leprosa*, indicaron igualmente una predominancia numérica de *M. leprosa* sobre *E. orbicularis* (en Grecia: Crucitti et al., 1989; Podloucky y Fritz, 1994; en Georgia: Mushelisvili, 1970 in Fritz, 1994; y en Turkmenia: Shammakov, 1981; Atajew, 1985; Atajew y Shammakov, 1988, todos citados en Fritz, 1994).

De modo general en todos los cuerpos de agua donde se ha observado a *M. leprosa* también se ha registrado la presencia de *E. orbicularis*. La correlación significativa entre los valores de tamaño poblacional mínimo de las dos especies no confirma la idea de que exista alguna forma de interacción negativa entre ellas.

Las lagunas de mayor tamaño están habitadas por un mayor número de individuos, independientemente del régimen hídrico. La zona peridunar se destaca claramente como la zona que alberga los efectivos numéricos más importantes de ambas poblaciones, como era de esperar, teniendo en cuenta que las grandes lagunas de esta zona representan un volumen de agua muchas veces superior al de las otras dos zonas juntas (Tabla 7). Sin embargo, en el caso de *E. orbicularis* el mayor valor del tamaño poblacional mínimo total en la zona peridunar en relación a la zona interior se debe básicamente al mayor número de lagunas consideradas en aquella zona, ya que la media de  $N'$  es similar en ambas zonas (Tabla 8).

Mientras *M. leprosa* tiende a ser más abundante en un número más reducido de cuerpos de agua, particularmente los de mayores dimensiones de la zona peridunar y de la Vera, *E. orbicularis* se distribuye por un área más amplia y presenta menores tamaños poblacionales, habitando desde grandes cuerpos de agua permanentes hasta un gran número de lagunas pequeñas y estacionales en todas las zonas estudiadas. Esto explica la tendencia general al aumento en densidad relativa de *E.*

*orbicularis* observada en aquellos cuerpos de agua de la Vera y de la zona peridunar que se inundaron durante todos los años de estudio, ya que a ellos se han ido incorporando los individuos de las muchas lagunas estacionales que estuvieron secas desde 1992. Por otro lado, al estar ausente de Sta.Olalla, *E. orbicularis* se vió menos afectada por el fenómeno de mortalidad al que ya hicimos alusión, y que afectó de modo particularmente intenso a la población de *M. leprosa* de esta laguna.

En la península ibérica, única región de Europa donde las dos especies son simpátridas, ambas se citan como habitantes de ríos, arroyos, estuarios, lagunas, marismas, charcas, embalses y acequias (González de la Vega, 1989; Hernández-Gil et al., 1993; Araújo, 1996), pero *E. orbicularis* es típicamente menos abundante (p.ej. da Silva, 1993; Araújo, 1996). A lo largo de su enorme área de distribución *Emys orbicularis* ha sido citada para todos los tipos de hábitat, exceptuando grandes ríos de corriente rápida (Servan, 1986; Lebboroni y Chelazzi, 1991; Naulleau, 1991; Fritz, 1989, 1994, 1995). Se han documentado, sin embargo, diferencias en cuanto al hábitat preferido por distintas subespecies. Por ejemplo, mientras *E.o. galloitalica*, en el sur de Francia, y *E.o. capolongoi*, en la Cerdeña, viven en pequeños ríos, arroyos y charcas, *E.o. lanzai*, en Córcega, se encuentra tan solo en cuerpos de agua estancada (Fritz, 1995), y *E.o. fritzjuergenobsti*, en Valencia, parece restringirse a lagos y marismas (Arribas, 1991). La población de *E. orbicularis* de Doñana ha sido recientemente asignada a una nueva subespecie (*E.o. hispanica*) (Fritz et al., 1996). Su carácter subespecífico podría, por tanto, reflejarse también en particularidades en cuanto a la preferencia de hábitat. En la vecina región de Extremadura, por ejemplo, se ha observado que *E. orbicularis* prefiere zonas tranquilas, de medios poco transformados y aguas límpidas y escasa presencia humana, mientras *M. leprosa* se encuentra en todo tipo de hábitat (da Silva, 1993).

*Mauremys caspica* en Israel ha sido registrada en todo tipo de cuerpos de agua permanentes, pero muy raramente en cuerpos de agua temporales (Gasith y Sidis, 1983). Si *M. leprosa* tuviera la misma tendencia a asociarse a medios de agua permanente, ésto explicaría su marcada preferencia por las lagunas de mayor tamaño en Doñana. En contraste, *E. orbicularis* se encuentra frecuentemente asociada a medios temporales (Naulleau, 1991; Fritz et al., 1995).

*Emys orbicularis* resultó mucho más rara en Sta.Olalla que *M. leprosa* hasta 1992, pasando a desaparecer completamente de esta laguna a partir de 1993, mientras que se hacía cada vez más abundante en la Dulce. Sta.Olalla ha sido descrita como una laguna con un grado de eutrofización considerablemente más acentuado que el de las demás lagunas peridunares (Furest y Toja, 1982), un fenómeno que se ha visto incrementado a causa de la sequía durante nuestro periodo de estudio,

especialmente durante los tres últimos años, durante los cuales el agua de Sta. Olalla tenía un alto grado de turbidez y contenía grandes masas de algas filamentosas. Es posible que *E. orbicularis* tolere menos los efectos de la eutrofización acentuada, mientras que *M. leprosa* parece tolerar medios con cierto grado de contaminación (González de la Vega, 1989; da Silva, 1995) y en Portugal se encuentra asociada preferentemente a ambientes lénticos de aguas turbias (Araújo et al., 1996). Su congénere *Mauremys caspica* ha demostrado igualmente un alto grado de adaptación a cuerpos de agua altamente contaminados y eutrofizados (Gasith y Sidis, 1984).

Es de destacar también la densidad más alta registrada para ambas especies en la laguna Dulce en comparación con la contigua laguna de Sta. Olalla. Este fenómeno se puede deber en parte a la mayor dimensión de Sta. Olalla (32.7 ha), frente a la Dulce (4.5 ha). Sin embargo, ambas lagunas, a pesar de su proximidad, poseen características muy distintas. Las lagunas peridunares en general se clasifican como eutróficas de aguas mixo-oligosalinas, a excepción de la laguna Dulce, que, como su propio nombre indica, posee aguas más dulces, como consecuencia de su topografía y sistema de drenaje y de un mayor aporte de aguas del acuífero dunar (Montes et al., 1982). Estas características parecen conferir a la laguna Dulce la capacidad de mantener poblaciones más densas de galápagos, posiblemente en función de una mayor disponibilidad de recursos tróficos.

De la misma forma, los mayores índices de densidad relativa registrados para ambas especies en la Vera parecen indicar que los cuerpos de agua en esta zona poseen una capacidad de carga de poblaciones de galápagos relativamente más grande de galápagos que las demás zonas, lo que sugiere que estos medios posiblemente sean más productivos y que generan una mayor disponibilidad de recursos tróficos. Particularmente interesante sería evaluar el papel del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) en la dieta de los galápagos. Esta especie de crustáceo fue introducida en el Parque durante la década de los 70 y es muy abundante en la Vera (Montes et al., 1993), donde algunas especies de vertebrados lo han incorporado como parte relevante de sus dietas, por ejemplo, las aves que anidan en la pajarera de Doñana (L. García, com.pers.) y la nutria (Adrian y Delibes, 1987).

Poca información existe, en general, respecto a la dieta de *M. leprosa* y *E. orbicularis*. Ambas especies han sido descritas genéricamente como consumidoras de peces, renacuajos, insectos y carroña (Salvador, 1985; González de la Vega, 1989). Los juveniles de *E. orbicularis* y de *M. caspica* tienen una dieta predominantemente carnívora (Sidis y Gasith, 1985; Lebboroni y Chelazzi, 1991). La dieta de los adultos de *E. orbicularis* ha sido descrita como compuesta mayoritariamente

por insectos acuáticos, pero también gasterópodos y peces (Hilger, 1980; Lebboroni y Chelazzi, 1991), si bien se ha observado también un alto consumo de plantas acuáticas (Lebboroni y Chelazzi, 1991). Varios autores citan el consumo de insectos terrestres como habitual en la dieta de esta especie (Bannikov, 1951 in Fritz et al., 1995; Lebboroni y Chelazzi, 1991; Fritz et al., 1995). El análisis macroscópico de algunos excrementos de *M. leprosa* en Portugal indica un alto grado de consumo de materia vegetal (Araújo, 1996). Sidis y Gasith (1985) describen la dieta de *Mauremys caspica* como básicamente herbívora en la fase adulta, pudiendo, sin embargo, hacerse estrictamente carnívora y detritívora en ambientes contaminados.

Estos datos sugieren que *M. leprosa* tiende más a una dieta herbívora, mientras que *E. orbicularis* se decanta más hacia el consumo de materia animal, pero indican también que ambas especies son potencialmente omnívoras y oportunistas, lo cual se corrobora con nuestras observaciones puntuales en Doñana. La capacidad para adaptarse a una dieta detritívora, como la observada para *M. caspica* podría también explicar la permanencia de *M. leprosa* en un ambiente degradado como el de Sta. Olalla durante los últimos años de estudio. Por otro lado, el consumo de insectos terrestres por parte de *E. orbicularis* podría ser adaptativo en medios de régimen hídrico efímero, dado que normalmente implican considerables desplazamientos por tierra. La importancia de la dieta de las dos especies en relación a las diferencias de hábitat observadas deberían ser el objeto de estudios futuros.



## **4. ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES**

### **4.1. DIMORFISMO SEXUAL**

#### **INTRODUCCION**

En general los quelonios presentan algún grado de dimorfismo sexual, que facilita la distinción de los sexos en animales adultos. El dimorfismo se expresa generalmente en la aparición de caracteres sexuales secundarios en los machos (Gibbons y Greene, 1990). Las hembras generalmente no poseen caracteres sexuales secundarios obvios (Dunham et al., 1988). Como consecuencia, muchos machos juveniles o maduros, pero aún no bien diferenciados, pueden ser equivocadamente identificados como hembras, lo que, a su vez, puede producir errores en las estimas de la razón de sexos de la población.

En los estudios publicados sobre *Mauremys leprosa*, los caracteres usados para distinguir los sexos fueron el mayor tamaño alcanzado por las hembras, la mayor longitud total y de la región pre-anal de la cola y la concavidad del plastron en los machos (Perez et al., 1979; Busak y Ernst, 1980; Meek, 1987). En el caso de *Emys orbicularis*, además de los caracteres ya mencionados, se distinguen los sexos por una marcada diferencia en la altura del caparazón (Andreu, 1982; Silva et al., 1989; Mazzotti, 1995; Zuffi y Gariboldi, 1995). Todos éstos son caracteres comunes de dimorfismo sexual en quelonios (Graham, 1989). Sin embargo, en ningún caso hemos encontrado mención de la edad o talla mínimas a partir de las cuales se distinguen los sexos fiablemente.

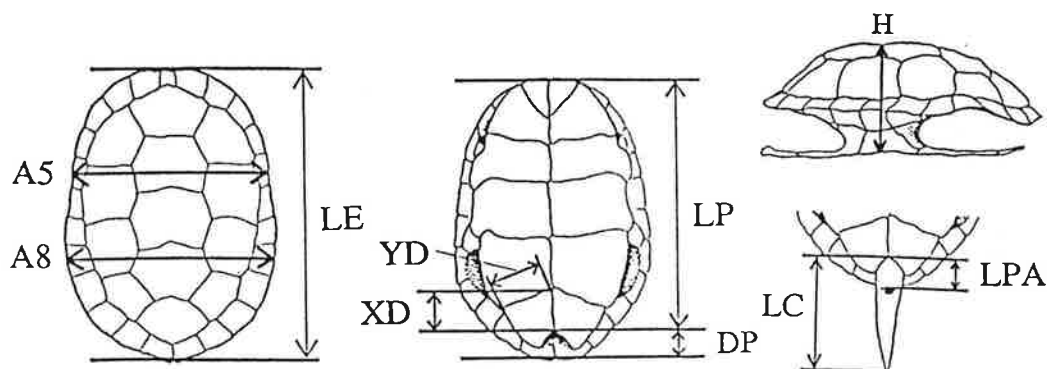
En Doñana se distingue el sexo en adultos de ambas especies con relativa facilidad y en base a los mismos criterios de morfología externa usados por los autores anteriormente citados, a excepción del tamaño en *E. orbicularis*, que, como veremos más adelante, no difiere significativamente entre los sexos. En este estudio todos los individuos de *M. leprosa* con 0 y 1 anillos de crecimiento (correspondiendo a tallas hasta más o menos 70 mm de LE) se han identificado sistemáticamente como juveniles. En individuos con 2 anillos (LE alrededor de 85 mm) normalmente ya se distinguen machos de hembras, pero una fracción de este grupo aún se clasifica como juvenil. A partir de los

3 anillos el 100% de los individuos han sido sexados. En *E. orbicularis* todos los individuos con hasta 2 anillos de crecimiento (tallas cercanas a los 95 mm de LE) se identificaron como juveniles o hembras, y a partir de los 3 anillos (LE mayor de 100 mm) todos los individuos son sexados.

En este apartado nos propusimos determinar qué variable o conjunto de variables corporales externas distinguen mejor entre los sexos, y cual es la talla o edad mínima a partir de la cual se discriminan de modo fiable los sexos en cada una de las especies.

### MATERIAL Y METODOS

Con objeto de establecer criterios cuantitativos de discriminación del sexo se aplicó un análisis discriminante a una muestra de individuos sexados en el campo mediante criterios visuales y para los cuales se disponía de una serie de medidas corporales: longitud del espaldar (LE), longitud del plastron (LP), altura del caparazón entre las segunda y tercera placa vertebral (H), anchura del caparazón a la altura del centro de la quinta y octava marginal (A5 y A8, respectivamente), distancia entre los bordes posteriores del espaldar y del plastron (DP), suturas media y anterior de la placa anal derecha (XD e YD, respectivamente), longitud total de la cola (LC) y longitud pre-anal de la cola, tomada hasta el borde anterior de la cloaca (LPA) (Fig. 13). El tamaño de muestra fué de 334 *M. leprosa* (186 machos y 148 hembras) y 190 *E. orbicularis* (124 machos y 66 hembras), comprendiendo todas las clases de edad y tamaño.



**Figura 13. Medidas corporales utilizadas en el análisis discriminante para la identificación del sexo en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana (ver Material y Métodos para definición de las medidas).**

Los datos fueron transformados logarítmicamente con el fin de reducir la influencia del tamaño corporal y de la relación alométrica entre las medidas. Para seleccionar las variables más relevantes para la distinción entre sexos se procedió a un análisis discriminante paso a paso, utilizando el valor más alto de la F como criterio de entrada (el proceso de selección se terminó cuando todas las variables presentaron valores de la F menores que 1). Las variables así seleccionadas se emplearon en la construcción de una función discriminante, utilizando para ello el grupo de individuos sexados en el campo, mencionado arriba. Se emplearon probabilidades de agrupación *a priori* proporcionales a los tamaños de muestra, ya que éstos fueron desiguales. La clasificación y las probabilidades de agrupación *a posteriori* - la probabilidad que tiene cada observación de pertenecer al grupo al cual fué asignado por la función discriminante - fueron calculados utilizando un procedimiento tipo *jackknife*. Todos los análisis fueron realizados con el PROC DISCRIM (SAS 6.03).

La bondad de la función discriminante obtenida se comprobó reclasificando una muestra de individuos de sexo conocido a través de la presencia de huevos oviductales en radiografías, cópulas, evaginación del pene durante la manipulación y/o caracteres sexuales secundarios muy marcados (no se sacrificó ningún individuo para la comprobación interna del sexo). Para *M. leprosa* se disponía, además, de datos de disección obtenidos para la misma población por Perez et al. (1979). Los tamaños de muestra fueron de 46 individuos para *M. leprosa* (15 machos y 31 hembras) y 34 para *E. orbicularis* (14 machos y 20 hembras), casi todos adultos.

La función obtenida fué entonces empleada para atribuir el sexo a una muestra de individuos que habían sido identificados en el campo como juveniles la primera vez que se capturaron: 64 *M. leprosa* (7 de 0, 47 de 1 y 10 de 2 anillos) y 21 *E. orbicularis* (5 de 0, 10 de 1 y 6 de 2 anillos). Los resultados de la clasificación discriminante fueron comparados con el sexo asignado en capturas sucesivas de los mismos individuos, recapturados de 1 a 4 veces durante los 4 años siguientes, suponiendo que a cada recaptura la identificación del sexo era más fiable, puesto que el individuo había pasado a una clase de edad superior. Es decir, hemos comprobado el grado de coincidencia entre sucesivas identificaciones del sexo de un individuo en el campo y el sexo asignado al mismo individuo por la función discriminante.



## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

El análisis discriminante paso a paso seleccionó LPA, H, DP, A5, LE e YD como las variables que mejor discriminan entre los dos sexos, absorbiendo un 72% de la varianza entre los grupos (Tabla 8). Empleando estas variables en el análisis discriminante se obtuvo una clasificación correcta al 100% para el grupo de sexo conocido. Sin embargo, los mismos resultados fueron alcanzados utilizando tan solo LPA y H (que absorbieron el 68% de la varianza entre grupos), con probabilidades *a posteriori* igualmente altas ( $\sigma\sigma$   $p = 0.9798 \pm 0.0382$ , rango: 0.8674 - 1.0000,  $n=15$ ;  $\text{♀♀}$   $p = 0.9484 \pm 0.1036$ , rango: 0.5936 - 1.0000,  $n=31$ ), por consiguiente, estas dos variables fueron las únicas empleadas para calcular la función discriminante:

$$\sigma\sigma \quad y = 6.06(\log LPA) + 52.54(\log H) - 107.16$$

$$\text{♀♀} \quad y = -10.83(\log LPA) + 70.95(\log H) - 124.30$$

Los valores de la función discriminante para machos y hembras de sexo conocido no mostraron ningún solapamiento a lo largo del eje de la función (Fig. 14).

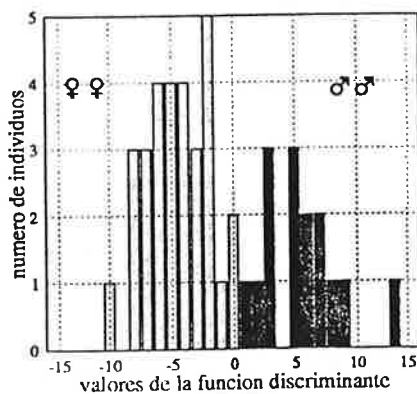


Figura 14. Distribución de los valores de la función discriminante para machos y hembras de *Mauremys leprosa* de sexo comprobado, utilizando la longitud pre-anal de la cola (LPA) y la altura del caparazón (H) como variables discriminantes.

**Tabla 8. Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para discriminación de sexos en *Mauremys leprosa*. Para descripción de las medidas ver texto. Las variables se relacionan por orden de entrada en el modelo. Los valores de F y R<sup>2</sup> son los del modelo final. La significación estadística de las probabilidades asociadas a cada valor están indicadas por asteriscos.**

Variable	R <sup>2</sup> parcial	F	Correlación canónica
LPA	0.238	46.64***	0.242***
H	0.071	11.36***	0.676***
DP	0.027	4.18*	0.690***
A5	0.036	5.53*	0.697***
LE	0.056	8.84**	0.710***
YD	0.017	2.62	0.715***

La función clasificó el 93.6% de los 186 machos y el 97.3% de las 148 hembras con el mismo sexo que les había sido asignado en el campo. Los 16 casos en que el sexo asignado por la función fué distinto del que había sido asignado en el campo se concentraron en las primeras clases de edad (Tabla 9), pero no fueron significativamente más altos que para las clases de edad superiores (todas las comparaciones por tests de la G fueron no significativas, con  $p > 0.05$ ). Las recapturas confirmaron la clasificación discriminante en 172 (94.5%) de 182 casos (10 de estos individuos habían sido reclasificados por la función discriminante, y la reclasificación fué confirmada en 8 (80.0%) casos). Los individuos identificados como juveniles fueron clasificados mayoritariamente como hembras (Tabla 9). El sexo atribuido en la recaptura (cuando estos individuos ya tenían 2 años o más) coincidió con el de la función discriminante en todos los casos de individuos de 2 anillos y en 6 (85.7 %) de los de 1 anillo. No hubo ninguna recaptura de individuos de 0 anillos.

Tabla 9. Resumen de los resultados del análisis discriminante para la identificación del sexo en *Mauremys leprosa* de Doñana y comparación con las recapturas efectuadas durante los 4 años sucesivos. ANIL=número de anillos de crecimiento; N=tamaño de muestra para cada clase; LE=longitud de espaldar; p=media aritmética de los valores de la probabilidad de agrupación *a posteriori* para cada clase (ver texto); reclasificación=frecuencia y número de individuos clasificados en cada sexo (en el caso de los juveniles) o en el sexo opuesto (en el caso de los individuos sexados como machos y hembras); n=número de individuos (pertenecientes a N) recapturados con posterioridad; n<sub>c</sub>=número de individuos para los cuales hubo coincidencia entre el sexo asignado en la recaptura y el de la clasificación discriminante.

ANIL	N	LE		reclasificación			recapturas	
		$\bar{x} \pm DT$	p	%	como ♂	como ♀	n	n <sub>c</sub>
juveniles								
0	7	31.3 ± 1.8	0.937	100	1	6	0	-
1	47	62.2 ± 10.1	0.921	100	7	40	7	6
2	10	87.7 ± 16.9	0.996	100	4	6	4	4
total	64	62.8 ± 10.2	0.936	100	12	52	11	10
machos y hembras								
2	57	86.1 ± 10.7	0.978	7.00	1	3	28	27
3	70	99.8 ± 10.2	0.965	7.14	2	3	34	32
4	47	120.4 ± 10.5	0.989	2.13	0	1	30	28
5	37	131.1 ± 10.4	0.977	8.11	0	3	21	20
6	28	149.8 ± 15.3	0.967	7.14	0	2	20	20
7	24	157.0 ± 14.0	0.996	0	0	0	9	9
8	12	167.1 ± 12.2	0.996	0	0	0	5	5
>8	59	174.3 ± 20.8	0.955	1.69	1	0	35	31
total	334	118.1 ± 12.4	0.967	4.79	4	12	182	172

*Emys orbicularis*

En esta especie el análisis discriminante paso a paso seleccionó LE, LP, H y LPA como las variables con mayor poder discriminante, particularmente LPA, que explicó un 62% de la varianza entre los grupos (Tabla 10). Con la función discriminante construida con estas variables se obtuvo un 100% de clasificaciones correctas del grupo de sexo conocido, con altas probabilidades *a posteriori* (♂♂  $p = 1.0000$ ,  $n=14$ ; ♀♀  $p = 0.9834 \pm 0.0567$ , rango: 0.8000 - 1.0000,  $n=20$ ). Los individuos pertenecientes a las clases de 0, 1 y 2 anillos identificados como juveniles fueron, sin excepción, clasificados todos como hembras, con probabilidades *a posteriori* relativamente altas (Tabla 11). Curiosamente, para todos los individuos con 2 a 4 anillos sexados en el campo las probabilidades *a posteriori* bajaron substancialmente, manteniéndose cercanas a 1 en las clases superiores. En las clases 2 a 4 se observa, asimismo, que el sexo asignado a individuos recapturados de uno a cuatro años más tarde, en muchos casos no coincidió con el de la función discriminante.

**Tabla 10. Estadísticos de las variables seleccionadas por el análisis discriminante paso a paso para discriminación de sexos en *Emys orbicularis*. Para descripción de las medidas ver texto. Las variables se relacionan por orden de entrada en el modelo. Los valores de F y  $R^2$  son los del modelo final. La significación estadística de las probabilidades asociadas a cada valor están indicadas por asteriscos.**

Variable	$R^2$ parcial	F	Correlación canónica
LPA	0.623	244.33***	0.623***
H	0.032	4.88*	0.635***
LE	0.173	30.51***	0.698***
LP	0.024	3.59 <sup>ns</sup>	0.705***

En la Tabla 12 se analiza más detenidamente los datos de recaptura de una muestra mayor de individuos (que no se incluyeron en el discriminante por falta de las medidas corporales). Se observa que los machos son identificados a partir de los 100 mm de LE y que muchos individuos

Tabla 11. Resumen de los resultados del análisis discriminante para la identificación del sexo en *Emys orbicularis* de Doñana y comparación con las recapturas efectuadas durante los 4 años siguientes. ANIL=número de anillos de crecimiento; N=tamaño de muestra para cada clase; LE=longitud de espaldar; p=media aritmética de los valores de la probabilidad de agrupación *a posteriori* para cada clase (ver texto); reclasificación=frecuencia y número de individuos clasificados en cada sexo (en el caso de los juveniles) o en el sexo opuesto (en el caso de los individuos sexados como machos y hembras); n=número de individuos (pertenecientes a N) recapturados con posterioridad; n<sub>c</sub>=número de individuos para los cuales hubo coincidencia entre el sexo asignado en la recaptura y el de la clasificación discriminante.

ANIL	N	LE $\bar{x} \pm DT$	p	reclasificación			recapturas	
				%	como ♂	como ♀	n	n <sub>c</sub>
juveniles								
0	5	29.8 $\pm$ 1.4	0.920	100	0	5	0	-
1	10	68.5 $\pm$ 3.5	1.000	100	0	10	5	2
2	6	87.7 $\pm$ 16.9	0.933	100	0	6	0	-
total	21	64.7 $\pm$ 7.3	0.962	100	0	21	5	2
machos y hembras								
2	12	86.1 $\pm$ 10.7	0.834	16.7	1	1	3	3
3	33	110.8 $\pm$ 6.6	0.825	30.3	6	4	14	9
4	27	118.3 $\pm$ 8.9	0.893	22.2	2	4	11	6
5	27	132.2 $\pm$ 10.9	0.970	3.7	0	1	6	6
6	27	134.6 $\pm$ 5.5	1.000	0	0	0	5	5
>6	64	142.5 $\pm$ 6.9	1.000	0	0	0	23	23
total	190	120.8 $\pm$ 8.3	0.932	10.0	9	10	62	52

capturados por primera vez con tallas entre 100 y 120 mm de LE son identificados como hembras, pero, más tarde, cuando son recapturados con tallas ya más elevadas, son reidentificados como machos. A partir de los 120-130 mm, los machos componen la parte más numerosa de la muestra. Esto indica claramente que los caracteres sexuales secundarios de los machos en *E. orbicularis* se manifiestan cuando éstos alcanzan tallas comprendidas entre los 100 y 120 mm.

**Tabla 12. Distribución de frecuencias de tamaño (longitud del caparazón, LE) de *Emys orbicularis* en Doñana. Las columnas indican el sexo asignado en la primera captura y el sexo atribuido en recapturas (se consideraron solo las recapturas con intervalo de más de un año). Cada individuo está clasificado según el tamaño que presentaba en la primera captura. Por ejemplo, la columna ♀-♂ indica que 13 individuos que medían entre 100 y 109 mm la primera vez que se capturaron fueron identificados entonces como hembras, y, en ocasiones posteriores de recaptura, fueron identificados como machos.**

LE (mm)	♀-♀	♀-♂	♂-♂	♂-♀
<80	6	2	-	-
80 - 89	6	2	-	-
90 - 99	11	2	-	1
100 - 109	22	13	5	1
110 - 119	44	21	26	2
120 - 129	26	2	51	1
130 - 139	54	4	161	2
140 - 149	75	-	121	1
150 - 159	38	-	47	-
>159	6	-	1	-

## DISCUSION

### *Mauremys leprosa*

La función discriminante clasifica machos y hembras correctamente a partir de la clase de 2 anillos (LE alrededor de 85 mm), especialmente teniendo en consideración que se obtuvo el 100% de clasificaciones correctas de la muestra de individuos de sexo conocido con una función construida a partir de una muestra compuesta de un 51% de individuos jóvenes (2-4 anillos de crecimiento)(ver tamaños de muestra en la Tabla 9). Además, las clases de 2 y 3 anillos tuvieron probabilidades *a posteriori* y coincidencia entre las recapturas y la clasificación discriminante tan altas como las obtenidas para las clases superiores. La utilización del análisis discriminante también fue razonablemente eficaz en la distinción del sexo en juveniles de *Gopherus polyphemus* con menos de 4 años de edad (Burke et al., 1994), con una función definida básicamente por la anchura y la altura del caparazón. En *M. leprosa* las variables empleadas no fueron útiles para identificar el sexo de los individuos de 0 y 1 anillos.

Dado que la morfología pre-anal de la cola tiene importancia fundamental en la identificación del sexo en esta especie, como es el caso en quelonios en general (Dunham et al., 1988), la identificación del sexo cuando solo se dispone del caparazón se hace más dificultosa. En este estudio los caparazones de individuos jóvenes encontrados en el campo frecuentemente fueron asignados a otro sexo que el asignado cuando se capturaron en vida. En vista de esto nuestros resultados no confirman los de Perez et al. (1979), que definen DP como muy fiable para la estimación del sexo cuando solo se dispone del caparazón.

### *Emys orbicularis*

En esta especie la función discriminante no se reveló de utilidad para la distinción entre sexos, puesto que es muy efectiva solo para las tallas adultas, en las cuales se distingue los sexos visualmente con facilidad. Para las clases por debajo de 5 anillos las medidas de las variables utilizadas definen a la gran mayoría de los individuos como hembras, es decir, la función discriminante clasifica a estos individuos con el mismo error que el de la identificación visual. Esto explica el gran número de hembras que se registraban entre los individuos jóvenes, lo cual no

concordaba con la proporción de sexos altamente sesgada hacia los machos registrada entre los adultos, como veremos más adelante. Rollinat (1934) también menciona la dificultad en distinguir machos de hembras por su morfología externa, en su caso, hasta los 6-8 años de edad.

Cabe la posibilidad de que, utilizando otras medidas, como las de las placas córneas del caparazón, que también se diferencian alométricamente entre los sexos (Andreu, 1982; Fritz, 1994; Silva et al., 1989) se pueda llegar a obtener una discriminación efectiva entre los sexos de individuos jóvenes. Por tanto, en este estudio, el sexo en *E. orbicularis* solo puede ser asignado con fiabilidad a partir de los 120-130 mm de LE (4-5 anillos). Andreu (1982), trabajando con individuos de la misma población, también encontró dificultades en identificar el sexo de individuos por debajo de los 110 mm LE.

## **4.2. ESTIMACION DE LA EDAD Y RELACION CON EL TAMAÑO**

### **INTRODUCCION**

Determinados parámetros demográficos como las tasas de reproducción y de supervivencia dependen de la edad de los individuos que componen la población en estudio. El único modo absolutamente fiable de establecer la edad real de un individuo consiste en su seguimiento desde el nacimiento hasta la muerte (Zug, 1991), lo que implicaría, en el caso de los quelonios, la necesidad de marcar un gran número de individuos desde la eclosión o emergencia del nido y recapturarlos a lo largo de un período de tiempo que puede llegar a ser de varias décadas, dada la longevidad que pueden alcanzar estos animales (Rollinat, 1934; Gibbons and Semlitsh, 1982; Congdon et al., 1993).

Existen, sin embargo, criterios indirectos de estimación de la edad, que en los quelonios se basan normalmente en la relación entre la edad y marcas de crecimiento o las medidas lineales del caparazón (Dunham et al., 1988). El método más frecuentemente empleado es el del conteo de los anillos de crecimiento impresos sobre las escamas del caparazón (Zug 1991), que indican períodos de reducción o parada del crecimiento, entre los cuales se sitúan zonas de crecimiento ininterrumpido (Graham, 1989). El mecanismo de formación de los anillos de crecimiento fué descrito en detalle



por Legler (1960) y Moll y Legler (1971). El método asume que (1) la formación de anillos sigue un patrón cíclico y regular, y que cada ciclo produce un anillo distinto y bien visible, y (2) el crecimiento cíclico está directamente relacionado con eventos climáticos regulares (Zug, 1991). Estas condiciones se cumplen para la mayoría de los quelonios que viven en zonas templadas (Zug, op.cit.), y la formación de un anillo por año ha sido comprobada por datos de captura-recaptura en varias especies (p.ej. Cagle, 1946; Gibbons, 1970; Galbraith y Brooks, 1987a; Germano, 1988). En otros casos el patrón de formación de anillos puede ser irregular, debido, por ejemplo, a fenómenos climáticos impredecibles o a enfermedades o daños físicos sufridos por el animal, dando origen a anillos de distinto tamaño y menos marcados que los que se forman durante los ciclos principales (Zug, op.cit.). Por otro lado el conteo de anillos normalmente pierde fiabilidad cuando el individuo alcanza la talla adulta, dado que la reducción o parada del crecimiento dificulta gradualmente el reconocimiento de los anillos de crecimiento. En algunos de estos casos, sin embargo, se ha observado una buena correlación entre la edad conocida y el número de anillos en individuos subadultos (p.ej. Sexton, 1959; Gibbons, 1983).

En este apartado evaluamos la utilización del método de conteo de los anillos de crecimiento como estimador de la edad en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana. Por un lado Doñana presenta un ciclo anual regular en lo que se refiere a la temperatura, pero por otro lado la marcada irregularidad pluviométrica en la zona y la importancia que ello supone en cuanto a la disponibilidad de habitat y alimento para los galápagos, hace suponer que el patrón de crecimiento y, por tanto, la formación de anillos sea también irregular. Tratamos, por tanto, de resolver las siguientes preguntas: (1) ¿Como se distribuye el número de anillos (GMP) en las poblaciones de *M. leprosa* y *E. orbicularis* en Doñana?; (2) ¿La formación de anillos de crecimiento en Doñana es anual? Es decir, GMP, por lo menos en individuos subadultos, corresponde a su edad en años?; (3) ¿La distribución de GMP es representativa de la distribución de edades en las poblaciones estudiadas?; (4) ¿Durante cuantos ciclos crecen los individuos hasta alcanzar la talla adulta? y (5) ¿Se detiene el crecimiento después de alcanzada la talla adulta ó continua indefinidamente, aunque más lentamente?

Los resultados de estos análisis se emplearon, en combinación con la información disponible sobre la identificación del sexo y la madurez sexual, para establecer las clases de edad que serán empleadas para cada especie en análisis posteriores.

## MATERIAL Y METODOS

Se contaron los anillos de crecimiento impresos sobre la escama pectoral izquierda del plastron en *Mauremys leprosa*, y sobre la escama humeral izquierda en *Emys orbicularis*. Se consideraron como anillos de crecimiento a las zonas de crecimiento continuo y no a las zonas de detención del crecimiento. Los anillos se clasificaron en grandes ( $\geq 3$  mm de anchura), medianos (1-3 mm de anchura) y pequeños ( $< 1$  mm de anchura). Como ya comentamos con anterioridad, nos referiremos al conteo total de anillos como GMP y al conteo de anillos grandes y medianos como GM.

A pesar de que GMP no sea repetible a nivel individual para tallas por encima de 130 mm (ver Material y Métodos General), se analizó la variación de las variables GM, LE y peso corporal para cada clase de GMP, puesto que, como se trataba de tamaños de muestra grandes, las medidas de tendencia central de las variables son indicativas de los patrones de crecimiento en cada especie. Los valores medios de LE entre clases y entre sexos dentro de cada clase se compararon mediante tests de la *t*. No se compararon los valores de peso entre los sexos debido al incremento que puede suponer la presencia de huevos durante la época de puesta al peso medio de la muestra de las hembras.

Para comprobar la formación anual de anillos se analizaron los conteos de anillos atribuidos a individuos recapturados a intervalos mínimos de un año a lo largo del periodo de estudio. Para ello se consideraron solo los individuos con tallas por debajo de 130 mm (GMP=1-6 en *M. leprosa*,  $n=200$ ; y GMP=1-4 en *E. orbicularis*,  $n=57$ ), puesto que, como vimos anteriormente, el conteo de anillos es generalmente poco repetible por encima de esta talla en ambas especies.

Se consideraron asimismo tres clases de incremento anual de tamaño (LE): ningún crecimiento,  $< 3$  mm y  $> 3$  mm.

A una muestra de individuos marcados entre los años 1965 y 1987 (Pérez et al., 1979; datos sin publicar de Handley y Elliot y A. Andreu) y recapturados durante el presente estudio, se les estimó la edad en base a los siguientes criterios: (1) si los anillos de crecimiento habían sido contados en la primera captura, éstos se añadieron al número de años pasados entre la primera y última captura; (2) si los anillos de crecimiento no habían sido contados en la primera captura se utilizó uno de los siguientes procedimientos: en *Mauremys leprosa* (a) se estimó el número de anillos a partir de la LE medida en la primera captura, de acuerdo con las medias de LE obtenidas para cada clase de edad (Tabla 14); en *Emys orbicularis* (a) para individuos que tenían tallas por debajo de las tallas

adultas mínimas presentadas en el apartado anterior se estimó el número de anillos de la misma manera que para *M. leprosa* (Tabla 15); (b) para individuos que tenían talla adulta en la primera captura, pero mostraron crecimiento entre la primera y última captura, se añadieron 4 y 6 años, respectivamente, para machos y hembras, al número de años pasados entre la primera y última captura, ya que éstos son el número de anillos que presentan machos y hembras, de media, en el momento de alcanzar las tallas adultas mínimas (Tabla 15); y (c) para individuos que tenían talla adulta en la primera captura, pero que no crecieron entre la primera y última captura, se añadieron 8 años al número de años pasados entre la primera y última captura, ya que a partir de esta clase de edad no se encontraron diferencias significativas con las medias de tamaño de clases superiores (Tabla 15).

Considerando que la mayoría de los individuos ya eran adultos cuando se capturaron por primera vez, principalmente los de *E. orbicularis*, no estimamos realmente su edad absoluta, sino que se aproxima una edad mínima, puesto que los criterios que utilizamos para asignar la edad en la primera captura son conservadores. Una vez calculada la edad mínima, esta se contrastó con el número de anillos que había sido contado para cada individuo. La continuación del crecimiento, una vez alcanzada la talla adulta, se comprobó en los individuos adultos de edad conocida mediante un análisis de homogeneidad de las pendientes de regresión de la talla (LE) sobre la edad mínima para cada sexo (PROC GLM, SAS 1994).

## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

Se contaron los anillos de crecimiento de 1709 *M. leprosa*. La mayoría de los individuos presentó entre 2 y 8 anillos (Fig. 15). El número máximo de anillos contados fue 16 para los machos y 22 para las hembras, observándose entre estas últimas un mayor número de individuos con GMP >8. No se ha podido estimar GMP para 540 individuos (31.6% de la muestra total), dado que los anillos se encontraban completamente borrados. Esta condición se observó en un mayor número de machos que de hembras (36.3% y 21.6% de la muestra total de machos y hembras, respectivamente).

El análisis de las recapturas, con intervalos de un año, de individuos menores de 130 mm de LE evidenció que, en la mayoría de los casos, se había producido un crecimiento superior a 3 mm. Si

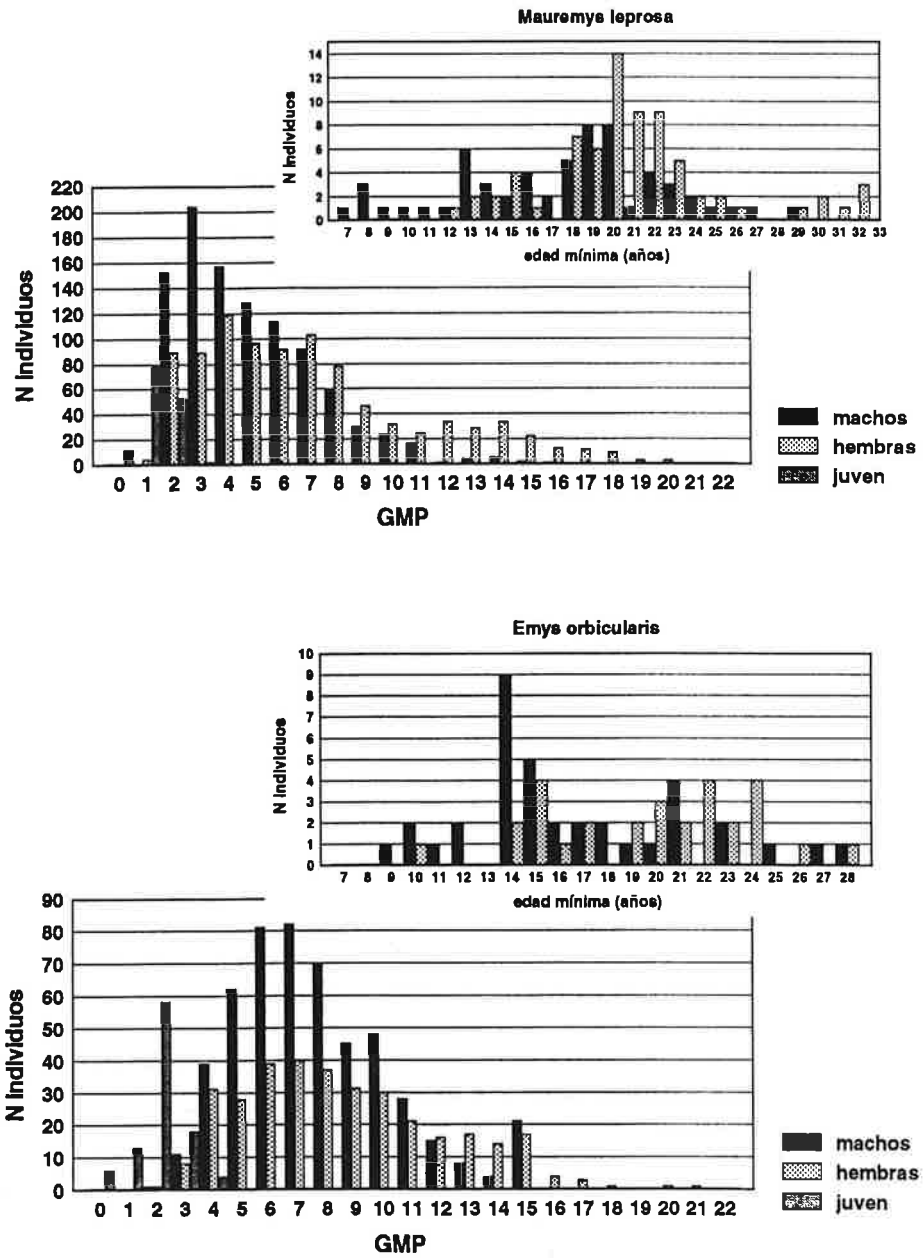


Figura 15. Distribución de frecuencias del número de anillos (GMP) y edades mínimas calculadas mediante recaptura para *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* (los histogramas de edades mínimas se encuentran aproximadamente sobrepuestos a la escala de los de GMP).

bien los conteos sucesivos correspondieron a un incremento anual de un anillo en gran parte de la muestra, en muchos casos se contó el mismo número de anillos o, en menor grado, dos o tres anillos más o uno menos (Fig. 16). Para la mayoría de los individuos que habían crecido menos de 3 mm o que no habían crecido se contó el mismo número de anillos.

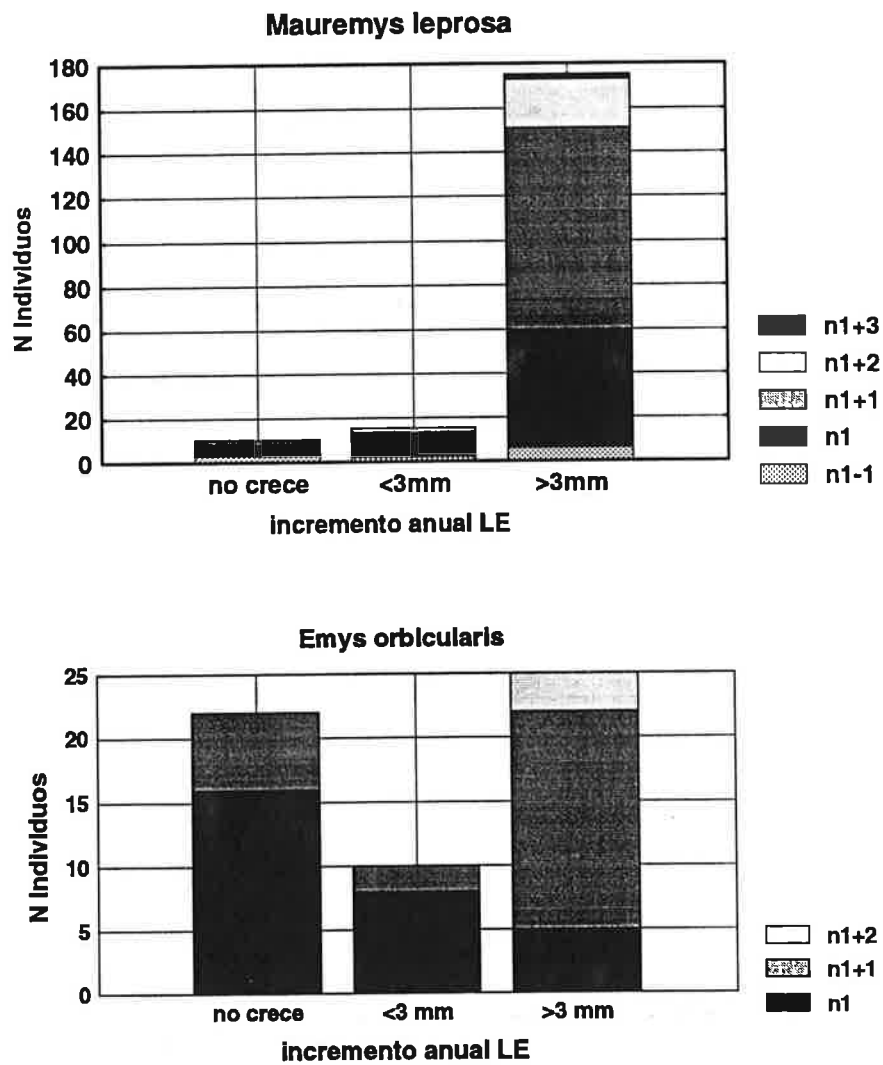


Figura 16. Número de individuos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* con LE <130 mm que presentaron incrementos de LE nulos, <3 mm y >3 mm al cabo de un año. Las áreas sombreadas indican el número de anillos que los individuos presentaban al final del mismo período, donde  $n_1$  es el número de anillos que se contaron en la primera captura.

La edad mínima en años de 142 individuos pudo ser comprobada mediante recapturas y osciló entre los 7 y 29 años para los machos y los 12 y 32 años para las hembras (Fig. 15). En la Figura 15, donde se observa la distribución de GMP y la de edades mínimas aproximadamente sobrepuesta a la de GMP, es evidente que la frecuencia de individuos con edades por encima de los 8 años es mucho mayor que la indicada por los conteos de anillos. Notese, sin embargo, que solo para 31 de los individuos de edad mínima conocida se disponía de medidas de GMP, dado que en los otros 111 casos los anillos se encontraban totalmente borrados, de modo que estos individuos no se encuentran representados en el histograma de distribución de GMP. En general se observa una relación positiva entre GMP y la edad mínima, si bien en prácticamente todos los casos la edad mínima del individuo fué mayor que el valor de GMP que le había sido asignado (Fig. 17). Esto puede ser así también en individuos jóvenes, en los que la edad puede ser superior al número de períodos de crecimiento que marcan los anillos. Por ejemplo, a dos machos les contamos 4 y 5 anillos, mientras que estos tenían por lo menos 8 años de edad. Para los machos no se contaron más que 11 anillos.

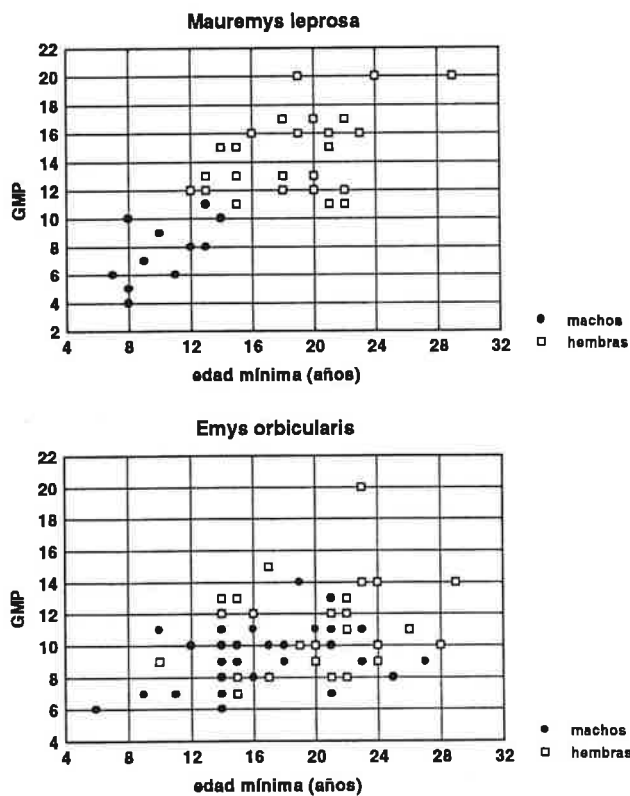


Figura 17. Relación entre el número de anillos (GMP) y la edad mínima calculada por recaptura en 31 *Mauremys leprosa* y 66 *Emys orbicularis*.

El número máximo de GM en *M. leprosa* se estabiliza alrededor de 9 anillos (Tabla 14). Las medias de LE difieren significativamente entre todas las clases. El incremento medio de LE de una clase a la clase siguiente es superior al 30% para ambos sexos hasta el segundo período de crecimiento. Los machos presentan incrementos superiores a los de las hembras durante el segundo y cuarto períodos de crecimiento, coincidiendo con diferencias significativas en los valores medios de LE entre los sexos. A partir del séptimo período las hembras son significativamente más grandes que los machos. Estos datos sugieren un patrón de crecimiento en que los machos mantienen tasas de crecimiento superiores a las de las hembras hasta el segundo o cuarto período de crecimiento, a partir de los cuales las hembras presentan tasas de crecimiento más elevadas, que se mantendrán a lo largo de todos los siguientes períodos de crecimiento.

Los análisis de regresión de LE sobre edad para los individuos adultos de edad mínima conocida revelaron un efecto significativo de la edad y del sexo sobre LE (EDAD:  $F_{(1,133)}=37.6$ ,  $p<0.001$ ; SEXO:  $F_{(1,133)}=14.1$ ,  $p<0.001$ ), lo que indica que el crecimiento en esta especie tiende a ser indefinido y confirma la tendencia a alcanzar una mayor talla para las hembras en todas las edades. Las pendientes de regresión no fueron homogéneas (EDADxSEXO:  $F_{(1,133)}=4.3$ ,  $p<0.05$ ), lo que indica tasas de crecimiento ligeramente más acentuadas para los machos (Fig. 18).

### *Emys orbicularis*

Se contaron los anillos de crecimiento de 1064 *Emys orbicularis*. En esta especie la mayoría de los individuos presentó entre 2 y 10-11 anillos (Fig. 15). El número máximo de anillos contados fué de 21 para las hembras y 15 para los machos, observándose también aquí de forma general un mayor número de anillos distinguibles en las hembras que en los machos, si bien esta característica no es tan acentuada como en *M. leprosa*. En este caso tan solo 12 individuos tenían los anillos completamente borrados (1.1% de la muestra total), 10 machos y 2 hembras (1.9% y 0.6% de la muestra total de machos y hembras, respectivamente).

El análisis de los conteos de GMP para recapturas con intervalo de un año reveló un incremento  $>3$  mm para gran parte de los individuos, si bien la mayoría crecieron menos de 3 mm o no presentaron crecimiento alguno (Fig. 16). En general se observó un incremento de 1 anillo para aquellos individuos que crecieron más de 3 mm, y se contó el mismo número de anillos para aquellos individuos que presentaron poco o ningún crecimiento. Se observó asimismo, como en la

Tabla 14. Valores medios de GM, LE y peso para cada clase de GMP de *Mauremys leprosa* de Doñana. Los valores son medias aritméticas  $\pm 1$  DT, y se detallan por separado para cada sexo. Para LE se detallan entre paréntesis los porcentajes medios de incremento de tamaño en relación a la clase anterior. Los asteriscos al lado del valor de GMP indican diferencias significativas entre las distribuciones generales de LE entre cada clase de GMP y la siguiente. Los asteriscos al lado de los valores de LE indican diferencias significativas entre los sexos dentro de cada clase.

GMP	N	Variables		
		GM	LE	PESO
0***	10	0	30.8 $\pm$ 2.5	6.8 $\pm$ 3.0
1***	81	0.9 $\pm$ 0.2	59.4 $\pm$ 10.3 (92.9%)	37.5 $\pm$ 15.5
2***	J 51	1.5 $\pm$ 0.5	71.7 $\pm$ 9.4	60.1 $\pm$ 19.1
	♂♂ 152	2.0 $\pm$ 0.2	84.5 $\pm$ 8.7 (42.3%)*	87.8 $\pm$ 24.4
	♀♀ 88	1.9 $\pm$ 0.2	80.3 $\pm$ 10.4 (35.2%)	82.1 $\pm$ 30.4
3***	♂♂ 203	2.9 $\pm$ 0.3	97.9 $\pm$ 8.8 (15.9%)	129.4 $\pm$ 32.8
	♀♀ 89	2.9 $\pm$ 0.3	98.6 $\pm$ 12.0 (22.8%)	147.9 $\pm$ 51.1
4***	♂♂ 157	3.9 $\pm$ 0.3	114.2 $\pm$ 11.3 (16.6%)*	197.1 $\pm$ 59.1
	♀♀ 119	3.7 $\pm$ 0.5	109.7 $\pm$ 10.9 (11.3%)	197.9 $\pm$ 54.2
5***	♂♂ 125	4.8 $\pm$ 0.5	125.7 $\pm$ 11.3 (10.1%)	258.7 $\pm$ 74.9
	♀♀ 95	4.9 $\pm$ 0.4	125.3 $\pm$ 11.0 (14.2%)	284.4 $\pm$ 71.7
6***	♂♂ 111	5.9 $\pm$ 0.4	140.0 $\pm$ 11.2 (11.4%)	341.9 $\pm$ 77.8
	♀♀ 90	5.8 $\pm$ 0.4	142.1 $\pm$ 15.3 (13.4%)	405.2 $\pm$ 121.2
7***	♂♂ 89	6.7 $\pm$ 0.5	145.3 $\pm$ 10.0 (3.8%)*	381.2 $\pm$ 71.5
	♀♀ 103	6.8 $\pm$ 0.5	155.8 $\pm$ 12.2 (9.6%)	531.4 $\pm$ 122.6
8*	♂♂ 59	7.5 $\pm$ 0.7	152.5 $\pm$ 9.5 (5.0%)*	431.2 $\pm$ 78.5
	♀♀ 78	7.5 $\pm$ 0.7	162.7 $\pm$ 9.1 (4.4%)	582.1 $\pm$ 109.1
9***	♂♂ 29	7.7 $\pm$ 1.1	156.6 $\pm$ 8.7 (2.7%)*	457.3 $\pm$ 72.4
	♀♀ 46	7.8 $\pm$ 1.0	164.9 $\pm$ 9.9 (1.4%)	603.8 $\pm$ 107.9
10***	♂♂ 23	8.4 $\pm$ 1.1	162.8 $\pm$ 9.0 (4.0%)*	487.5 $\pm$ 71.1
	♀♀ 31	8.3 $\pm$ 1.1	171.7 $\pm$ 9.6 (4.1%)	678.4 $\pm$ 110.7
>10	♂♂ 29	8.9 $\pm$ 1.5	163.2 $\pm$ 9.3 (0.2%)*	505.8 $\pm$ 76.4
	♀♀ 174	9.2 $\pm$ 1.8	181.8 $\pm$ 9.0 (5.9%)	806.7 $\pm$ 123.8



especie anterior, que, para muchos individuos que crecieron más de 3 mm se contó el mismo número de anillos o dos anillos más. También hubo casos en que se contó un anillo más al cabo de un año, a pesar de que los individuos presentaron poco o ningún crecimiento.

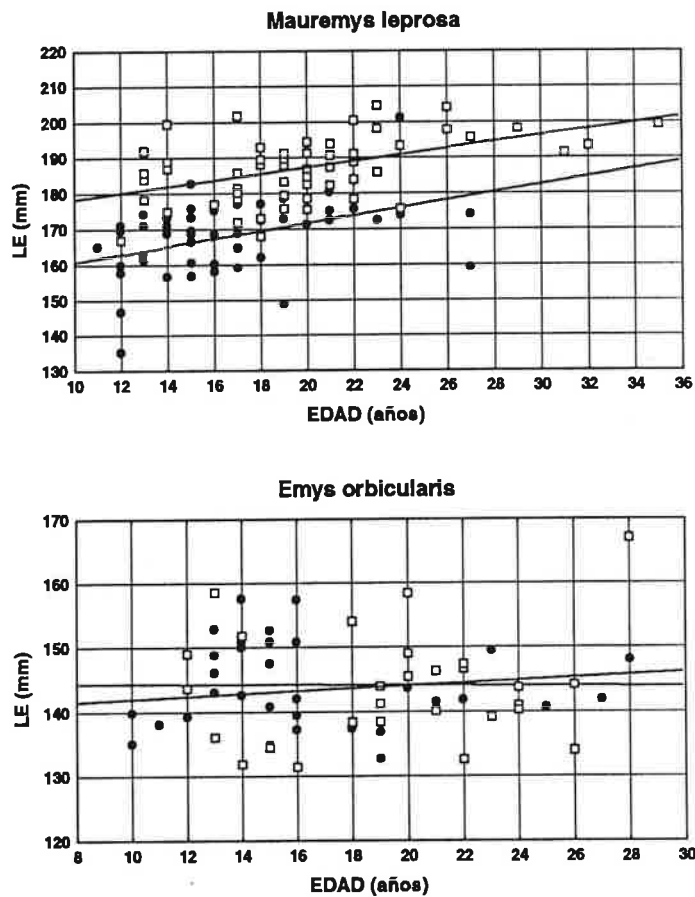


Figura 18. Relación entre la edad mínima calculada mediante recapturas y la longitud del espaldar (LE) para 142 *Mauremys leprosa* y 68 *Emys orbicularis*.

La edad mínima en años pudo ser comprobada por recapturas para 68 individuos, y varió entre los 9 y los 28 años para los machos y los 10 y los 28 años para las hembras (Fig. 15). Queda claro en este caso también que el número de individuos con edades superiores a los 10-11 años es mayor que lo indicado por el conteo de anillos. Sólo 2 de los 68 individuos de edad mínima conocida presentaban los anillos borrados, de modo que los restantes 66 individuos representados en la distribución de edades mínimas también se encuentran representados en el histograma de distribución

de GMP. En esta especie se observó también que, prácticamente en todos los casos, la edad mínima fué mayor al correspondiente valor de GMP (Fig. 17), si bien la relación positiva entre GMP y la edad mínima en años es menos evidente que en *M. leprosa*. En general no se contaron más de 14 anillos para machos y hembras de cualquier edad. Por ejemplo, se contaron 9 anillos para individuos de ambos sexos que tenían edades mínimas desde 10 hasta 27 años.

El número máximo de GM en *E. orbicularis* se estabiliza alrededor de los 7 anillos (Tabla 15). Se observaron medias de LE significativamente más altas para los machos en los períodos cuarto y quinto de crecimiento, mientras que la situación se invierte en el sexto período, presentando las hembras la media más alta. Esto indica que los machos mantienen tasas de crecimiento superiores a las de las hembras hasta el quinto período de crecimiento, ralentizando el crecimiento a partir de entonces, mientras que las hembras siguen creciendo a tasas superiores a las de los machos durante el sexto período. Por término medio ambos sexos dejan de crecer a partir del séptimo período.

La regresión de LE sobre la edad mínima no fué significativa ( $p > 0.05$ ) para ninguno de los términos del modelo (EDAD, SEXO, EDADxSEXO) (Fig. 18).

## DISCUSION

Los datos de recapturas con intervalos de un año no confirman la hipótesis de formación regular de un anillo por año en todos los galápagos de Doñana. Si por un lado gran parte de los individuos había crecido más de 3 mm al cabo de un año, con la correspondiente formación de un anillo de crecimiento, por otro lado se obtuvieron resultados distintos de lo esperado para un número considerable de individuos. Por tanto, y especialmente en *E. orbicularis* la formación de anillos de crecimiento no siempre es anual.

Los conteos de anillos que indican un anillo menos al cabo de un año y los que indican el aumento de un anillo para aquellos individuos que no crecieron sólo pueden explicarse como un error de interpretación por parte del observador, debido al patrón irregular de la anchura de los anillos de crecimiento y de la profundidad de las líneas de parada de crecimiento, que dificulta la interpretación de lo que corresponde a ciclos anuales o a distintas fases de crecimiento dentro de un mismo ciclo anual. Por ejemplo, en *Testudo graeca*, un testudínido terrestre que coexiste con

Tabla 15. Valores medios de GM y LE para cada clase de GMP de *Emys orbicularis* de Doñana. Los valores son medias aritméticas  $\pm 1$  DT, y se detallan por separado para cada sexo. Para LE se detallan entre paréntesis los porcentajes medios de incremento de tamaño en relación a la clase anterior. Los asteriscos al lado del valor de GMP indican diferencias significativas entre las distribuciones generales de LE entre cada clase de GMP y la siguiente. Los asteriscos al lado de los valores de LE indican diferencias significativas entre los sexos dentro de cada clase.

GMP	N	Variables		
		GM	LE	PESO
0***	6	0	29.4 $\pm$ 1.7	6.7 $\pm$ 1.4
1***	13	1	64.6 $\pm$ 10.1 (119.7%)	53.1 $\pm$ 20.2
2***	66	2.0 $\pm$ 0.1	82.9 $\pm$ 11.2 (28.3%)	100.6 $\pm$ 37.6
3***	79	2.9 $\pm$ 0.3	106.2 $\pm$ 12.3 (21.9%)	207.9 $\pm$ 64.6
4***	J 47	3.6 $\pm$ 0.7	107.4 $\pm$ 7.8	212.2 $\pm$ 41.1
	♂♂ 39	3.9 $\pm$ 0.3	125.1 $\pm$ 5.9 (17.8%)*	314.3 $\pm$ 48.5
	♀♀ 31	3.9 $\pm$ 0.2	119.3 $\pm$ 3.5 (12.3%)	289.9 $\pm$ 37.7
5***	J 15	4.6 $\pm$ 0.5	108.9 $\pm$ 4.6	222.5 $\pm$ 25.9
	♂♂ 62	4.7 $\pm$ 0.5	132.1 $\pm$ 8.5 (5.6%)*	367.6 $\pm$ 65.1
	♀♀ 28	4.9 $\pm$ 0.4	127.2 $\pm$ 8.1 (6.6%)	352.8 $\pm$ 74.9
6***	♂♂ 83	5.5 $\pm$ 0.7	133.6 $\pm$ 7.8 (1.1%)*	376.8 $\pm$ 64.2
	♀♀ 41	5.3 $\pm$ 0.7	136.9 $\pm$ 9.4 (7.6%)	456.3 $\pm$ 91.3
7*	♂♂ 82	5.7 $\pm$ 1.0	138.1 $\pm$ 6.8 (3.4%)	417.1 $\pm$ 62.7
	♀♀ 40	5.9 $\pm$ 0.9	139.3 $\pm$ 8.5 (1.8%)	475.1 $\pm$ 100.9
8 <sup>ns</sup>	♂♂ 70	5.6 $\pm$ 1.2***	140.7 $\pm$ 7.6 (1.9%)	445.1 $\pm$ 73.5
	♀♀ 36	6.5 $\pm$ 1.0	141.1 $\pm$ 8.9 (1.3%)	509.3 $\pm$ 93.0
9 <sup>ns</sup>	♂♂ 45	6.3 $\pm$ 1.1	142.7 $\pm$ 7.6 (1.4%)	456.3 $\pm$ 60.8
	♀♀ 31	6.5 $\pm$ 1.2	141.3 $\pm$ 7.9 (0.1%)	512.7 $\pm$ 101.1
10 <sup>ns</sup>	♂♂ 48	6.3 $\pm$ 1.3	143.3 $\pm$ 7.5 (0.4%)	473.9 $\pm$ 70.9
	♀♀ 30	6.4 $\pm$ 1.2	146.2 $\pm$ 7.2 (3.8%)	578.9 $\pm$ 84.3
>10	♂♂ 76	6.9 $\pm$ 1.7*	145.1 $\pm$ 7.5 (1.3%)	488.9 $\pm$ 70.6
	♀♀ 95	7.4 $\pm$ 1.5	144.5 $\pm$ 7.8 (-1.2%)	560.9 $\pm$ 83.5

*M. leprosa* y *E. orbicularis* en Doñana, hemos podido observar, mediante el seguimiento de individuos recién nacidos, que el anillo de crecimiento correspondiente al primer ciclo anual normalmente está formado por una serie de subanillos de distinta anchura (datos sin publicar). Si el mismo fenómeno ocurre también con los galapaguillos durante su primer año de crecimiento, ello seguramente dificultaría la interpretación de los conteos de anillos de individuos jóvenes.

El conteo de 2 ó 3 anillos más al cabo de un año también indica la posibilidad de que se pueda formar más de un anillo por año, lo que es teóricamente posible en el caso de que, por ejemplo, la primavera y el otoño sean favorables al crecimiento, separados por una época de parada de crecimiento en verano. En el presente estudio este fenómeno se registró para un número relativamente pequeño de individuos, y los otoños durante el período de estudio fueron generalmente secos, y, por tanto, desfavorables al crecimiento. Sin embargo, la formación de más de un anillo al año debería ser comprobada en años de mayor precipitación y disponibilidad de habitat.

En los casos en que se contó el mismo número de anillos para individuos que habían crecido más de 3 mm, si bien no se puede descartar que se trate de un error, también cabe la posibilidad de que se tratara de individuos que hayan sido capturados al principio de la fase de crecimiento en el primer año, y que hayan sido recapturados al principio de la primavera al año siguiente, antes de iniciar la formación de un nuevo anillo de crecimiento; el incremento de tamaño registrado al cabo del año, en este caso, se debería al período de crecimiento anterior, correspondiendo a un ensanchamiento del anillo que se encontraba en formación cuando la primera captura, y no a la formación de un anillo nuevo.

Los datos presentados en la Fig. 16 indican diferencias entre las dos especies en cuanto a la proporción de individuos que presentan crecimiento anual. La gran mayoría de los jóvenes de *Mauremys leprosa* creció todos los años, lo que coincide con análisis posteriores (Cap. 6), que indican que los individuos de *M. leprosa* tendieron a mantenerse activos durante todos los años de estudio, mientras las lagunas disponibles permanecieron inundadas. Es de esperar, por tanto, que en *M. leprosa* el número de anillos de los individuos jóvenes se aproxime más a la edad real de los mismos. En *Emys orbicularis* muchos individuos no crecieron de un año a otro, y los datos de recaptura indican una tendencia más acentuada a la inactividad prolongada (Cap. 6).

Las tasas de crecimiento en reptiles varían en función de factores extrínsecos e intrínsecos (Andrews, 1982). Por ejemplo, una relación directa entre la escasez de alimento y la reducción de las tasas de

crecimiento fué establecida para varias especies (Gibbons, 1970; Medica et al., 1975; Dunham, 1978; Ballinger y Congdon, 1980). La calidad de los recursos tróficos también puede afectar a las tasas de crecimiento (Gibbons, 1967; Parmenter, 1980). La irregularidad climática en Doñana en lo que se refiere a las tasas de precipitación afecta directamente a la disponibilidad de habitat y recursos tróficos para los galápagos y, consecuentemente, a la duración del periodo anual de actividad y crecimiento. Nuestros datos, que fueron tomados durante años de sequía, indican que el crecimiento de los galápagos se reduce o se inhibe totalmente en años secos. Este fenómeno se observa mucho más marcadamente en *E. orbicularis* que en *M. leprosa*, probablemente en función de que aquella especie tiende a ocupar en mayor proporción habitats de régimen hídrico estacional, que se secan antes y por más tiempo, forzando a los individuos a mayores períodos de inactividad o a desplazamientos en búsqueda de cuerpos de agua inundados, lo que debe reflejarse negativamente sobre las tasas de crecimiento. Por tanto, en Doñana, el número de anillos de crecimiento representa una medida del número de períodos de crecimiento, no correspondiéndose obligadamente con el número de años de vida del animal. La diferencia entre los dos valores está muy probablemente determinada por la frecuencia y distribución de los períodos lluviosos a lo largo de la vida del galápago, así como por otros factores más específicos, como por ejemplo, el régimen hídrico de la laguna que habita.

El patrón de crecimiento y la relación entre GMP y la edad, evidentemente, serán específicos para cada población y tipo de habitat a lo largo de la zona de distribución de cada una de las especies. Por ejemplo, Sergeev (1937) detectó un patrón de crecimiento regular, con formación de un anillo por año para *Emys orbicularis* en Rusia. Otros estudios en que GMP fué de uso limitado como estimador de la edad absoluta por los mismos motivos expuestos arriba incluyen Woodbury y Hardy (1948), Moll y Legler (1971), Dobie (1971), Brown (1974) y Shealy (1976).

La utilidad de GMP como estimador de edad en individuos viejos es aún más limitada. Las edades mínimas estimadas mediante datos de recaptura son, frecuentemente, muy superiores a las que indica el número de anillos de crecimiento que se marcan en las escamas del caparazón. En ambas especies normalmente se distinguen hasta 14-15 anillos de crecimiento, no sobrepasando los 20, mientras que las edades mínimas llegan hasta los 30 años.

Son raros los datos de longevidad de quelonios para poblaciones estudiadas en condiciones naturales. Gibbons y Semlitsch (1982) estimaron que sólo el 1% de una población de *Pseudemys scripta* llega a los 20 años de edad, mientras que la longevidad máxima fué estimada en aproximadamente 30

años. Otros estudios basados en datos de recaptura obtenidos a largo plazo en poblaciones de galápagos en estado natural, determinaron edades mínimas de más de 35 años para *Chelydra serpentina* (Congdon et al., 1994), y *Kinosternon subrubrum* (Frazer et al., 1991), y de más de 60 años para *Emydoidea blandingii* (Congdon et al., 1993). Rollinat (1934) mantuvo individuos de *E. orbicularis* en condiciones de semi-libertad durante más de 20 años y cita una hembra que ya era vieja cuando la "heredó" de su padre, y que probablemente murió con una edad cercana a los cien años. Jablonski y Jablonska (1996) citan individuos en una población natural de *E. orbicularis* en Polonia marcados con fechas del final del siglo pasado por entalle en el caparazón (una practica aun común hoy en día en aquella zona), y que tendrían, por tanto, más de 100 años de edad. Por lo tanto, cabe la posibilidad de que muchos de los individuos de Doñana tengan edades muy superiores a las mínimas estimadas por nosotros.

En *M. leprosa* se observa que para los machos raramente se cuentan más de 11 anillos, mientras que para las hembras son más usuales los conteos cercanos a los 20. Esto refleja, muy probablemente, las tasas de crecimiento más altas de las hembras, que producen, por tanto, un mayor número de anillos que, aunque pequeños, se pueden distinguir a simple vista. Dado que en *E. orbicularis* no se observan diferencias entre las tallas adultas, tampoco se observan grandes diferencias entre los números máximos de anillos de crecimiento que se cuentan para machos y hembras, excepto una frecuencia mayor de valores altos de GMP para estas últimas, lo que se puede atribuir a la morfología del plastron de las hembras, que frecuentemente presenta una ligera convexidad, permitiendo que los anillos sean más visibles.

Una diferencia notable entre las dos especies es el número de individuos que presentan los anillos completamente borrados, el 32% de la muestra de *M. leprosa* y tan sólo el 1% de la muestra de *E. orbicularis*. Los anillos de crecimiento probablemente se borran como consecuencia de las ecdisis regulares sufridas por las escamas del caparazón (Zug, 1991). Mientras para *M. leprosa* hemos notado un patrón de ecdisis anual, normalmente al principio de la primavera, este fenómeno ha sido observado más raramente para *E. orbicularis*. Rollinat (1934) también observó que la ecdisis de las placas corneas del caparazón de *E. orbicularis* era muy infrecuente, lo que probablemente constituye la razón de que los anillos de crecimiento se mantengan visibles por más tiempo en esta especie.

Nuestros datos indican que en ambas especies los machos tienen tasas de crecimiento más acentuadas durante los primeros períodos de crecimiento. Andreu (1982) dedujo los tamaños corporales correspondientes a cada fase de crecimiento de una muestra de *Emys orbicularis* de

Doñana a partir de la relación entre la sutura de la placa ventral y LE, detectando también tasas de crecimiento significativamente más altas para los machos entre 65 y 95 mm de LE. Perez et al. (1979) encuentran que las tasas de crecimiento de *M. leprosa* son similares a las que presentamos aquí hasta el cuarto período de crecimiento. Tasas de crecimiento más rápido para los machos han sido observadas asimismo en algunas poblaciones de *Chrysemys picta* (MacCulloch y Secoy, 1983; St.Clair et al., 1994) y *Trachemys scripta* (Dunham y Gibbons, 1990).

Sergeev (1937) encontró tasas de crecimiento más elevadas para las hembras de *E. orbicularis* en Rusia, lo que explicaría el marcado dimorfismo sexual en la LE de aquellas poblaciones. Como también ya había observado Andreu (1982), las hembras de *E. orbicularis* de Doñana, por el contrario, tienen un periodo de crecimiento inicial menos acentuado que los machos, pero mantienen tasas relativamente más altas de crecimiento durante uno a dos periodos más, lo que da como resultado tallas adultas similares para ambos sexos.

Meek (1987) detecta tasas de crecimiento más altas para hembras de *M. leprosa* en Marruecos a partir del quinto al séptimo períodos de crecimiento, lo que coincide con nuestros datos.

El número máximo de anillos grandes y medianos para *E. orbicularis* en Doñana es de aproximadamente 7. Lukina (1971 in Bury, 1979) registró 5-6 anillos grandes para esta especie en el sur de Rusia y 7-9 en Ucrania, mientras Mazzotti (1995) encontró de 4 a 8 anillos de crecimiento acentuado en *E. orbicularis* en Italia. Para *M. leprosa* no disponemos de datos comparativos en lo que se refiere al número de períodos de crecimiento rápido.

La mayoría de los reptiles (y ectotermos en general) exhiben crecimiento asintótico una vez alcanzada la madurez sexual, es decir, maduran con tallas más pequeñas que su tamaño máximo (Moll, 1979; Stamps, 1993). Sin embargo, a pesar de que no cesen del todo, las tasas de crecimiento suelen disminuir con la madurez sexual en función de las demandas energéticas asociadas a la reproducción (Andrews, 1982). El crecimiento de *M. leprosa* sigue este patrón. Por el contrario, la práctica parada del crecimiento a edades relativamente tempranas en *E. orbicularis* constituye una diferencia notable entre las dos especies. Una pendiente de regresión entre la edad y el tamaño corporal cercana a cero como la observada para *E. orbicularis* indica que el crecimiento cesa poco tiempo después de la adquisición de la madurez sexual (Stamps, 1993).

Como ya hemos visto, la repetibilidad de los conteos de anillos de crecimiento es baja,

especialmente en los individuos adultos. Los anillos pequeños no se aprecian en los individuos más viejos (y se borran por completo en muchos individuos de *Mauremys leprosa*). Muchos individuos no crecen durante un número variable de años, particularmente en *Emys orbicularis*, de lo que resulta que el número de anillos de crecimiento puede ser menor que la edad real en años, incluso en individuos jóvenes. Todo esto hace que las clases de anillos de crecimiento no puedan considerarse buenos indicadores de la edad biológica de los galápagos en Doñana. Por tanto hemos considerado más indicado el empleo de clases de edad más amplias, las cuales se han elaborado en base a los resultados obtenidos en este apartado y teniendo en cuenta también la información sobre la madurez sexual en ambas especies (que se discute en el siguiente apartado). Las clases de edad y sus criterios de definición se resumen en las Tablas 17 y 18, y se emplearán en los análisis realizados a lo largo del estudio.

Para *M. leprosa* se han considerado como juveniles a los individuos de 0 y 1 anillos, en los cuales aún no se puede distinguir el sexo (ver apartado anterior). Los machos de 2 anillos y las hembras de 2-6 anillos y menores de 140 mm LE (ver siguiente apartado) se han considerado como subadultos. Machos de 3 ó más anillos y  $LE > 90$  mm (ver apartado anterior) y hembras con 7 ó más anillos y  $LE > 140$  mm se consideraron adultos. Individuos con más de 10 anillos o con anillos completamente borrados se consideraron como adultos viejos. Optamos por el valor de 10 anillos por ser un valor cercano al número máximo de anillos que se cuenta en los machos y por debajo del cual no se suele encontrar hembras con edad muy por encima del valor de GMP (ver Fig. 17).

Para *E. orbicularis* empleamos básicamente criterios de tamaño corporal. Todos los individuos por debajo de 115 mm de LE se consideraron como juveniles (ver apartado anterior). Los machos hasta 120 mm LE y las hembras hasta 130 mm LE (ver apartado siguiente) se consideraron subadultos, y por encima de estas tallas se clasificaron como adultos. Los machos y hembras con  $GMP > 6$  (el número mínimo de anillos que presentaron los individuos de edad mínima conocida) se consideraron como adultos viejos.



Tabla 17. Clases de edad definidas para *Mauremys leprosa* en Doñana en base a la información recogida en los apartados sobre distinción de sexos, edad y madurez sexual. Las clases fueron construidas utilizando GMP como variable básica de agrupación. Los individuos con GMP=2 que no pudieron ser sexados por la función discriminante fueron clasificados como juveniles. Las hembras con LE<140 mm y los machos con LE<90 mm fueron consideradas subadultos. Ver texto para más detalles.

MAUREMYS LEPROSA

CLASE	SX	GMP	LE (mm)	Características
JUVENILES		0-1		no se distinguen los sexos
SUBADULTOS	♂♂	2		transición a la madurez sexual
	♀♀	2-6	<140	
ADULTOS JOVENES	♂♂	3-10	>90	anillos claramente visibles; aún en fase de crecimiento rápido
	♀♀	7-10	>140	
ADULTOS VIEJOS	♂♂	>10		LE > media adultos; edad real puede ser bastante > GMP; indiv de anillos completamente borrados
	♀♀	>10		

Tabla 18. Clases de edad definidas para *Emys orbicularis* en Doñana en base a la información recogida en los apartados sobre distinción de sexos, edad y madurez sexual. Todos los individuos con GMP=0-2 y/o LE hasta 115 mm fueron clasificados como juveniles. Los individuos con GMP=3 y LE>115 mm y los restantes con LE<120 mm (machos) o LE<130 mm (hembras) se consideraron como subadultos. Los individuos con LE>120 mm (machos) y LE>130 mm (hembras), y GMP hasta 6 fueron clasificados como adultos jóvenes. Aquellos con GMP >6 se consideraron como adultos.

## EMYS ORBICULARIS

CLASE	SX	GMP	LE (mm)	Características
JUVENILES		0-5	<115	no se distinguen los sexos
SUBADULTOS	♂♂	3-5	115-120	transición a la madurez sexual
	♀♀	3-6	115-130	
ADULTOS JOVENES	♂♂	4-6	>120	número de anillos que normalmente no se confunden con indiv muy viejos; aún crecen
	♀♀	5-6	>130	
ADULTOS VIEJOS	♂♂	>6		LE >media adultos; edad real puede ser bastante >GMP; algunos indiv con anillos completamente borrados; normalmente ya no crecen
	♀♀			

### **4.3. MADUREZ SEXUAL**

#### **INTRODUCCION**

Los conocimientos que actualmente se tienen sobre la madurez sexual en galápagos indican que los machos frecuentemente maduran antes y con tallas más pequeñas que las hembras y que la madurez está más asociada a un tamaño que a una edad mínima (Bury, 1979). La edad y el tamaño de madurez sexual de los machos pueden ser identificados con mayor precisión que en las hembras, dado que, en muchos casos, se expresa mediante el desarrollo de caracteres sexuales secundarios, como el alargamiento de la región pre-anal de la cola (Gibbons y Greene, 1990), como ha sido comprobado, por ejemplo, en *Trachemys scripta*, mediante comparación con el desarrollo de las gónadas (Cagle, 1948). Las hembras pueden ser definidas como sexualmente maduras cuando empiezan a producir huevos, por lo que la presencia de huevos oviductales, así como de folículos pre-ovulatorios o de cuerpos luteos en los ovarios han sido utilizados como indicadores de madurez en hembras de galápagos (Gibbons y Greene, 1990).

Perez et al. (1979) determinaron, en base a disecciones, que la población de *M. leprosa* de Doñana alcanza la madurez sexual entre los 135-140 mm de LE en los machos y entre los 138-150 mm LE en las hembras. Para *E. orbicularis* no existen datos de referencia para este parámetro.

En el curso del presente estudio, como ya mencionamos en el apartado sobre determinación del sexo, hemos optado por no sacrificar animales para disección, para preservar la integridad de las poblaciones y no alterar artificialmente las tasas de mortalidad. Por tanto, en este apartado, examinamos todas las evidencias directas e indirectas que pueden ser indicativas de la madurez sexual en estas poblaciones.

#### **MATERIAL Y METODOS**

Hemos revisado los datos de disecciones de *M. leprosa* disponibles en Perez et al. (1979). Se trata de una muestra de 13 machos y 23 hembras procedentes de Doñana y su entorno. Todos los individuos fueron colectados entre marzo y mayo de 1977. Para los machos hemos multiplicado la

longitud y la anchura de cada testículo (medidas tomadas por Perez et al., 1979). En los análisis utilizamos la media de este valor para los testículos izquierdo y derecho.

La madurez sexual de las hembras ha sido estimada también mediante el análisis de los datos de 506 *M. leprosa* y 245 *E. orbicularis* radiografiadas para la detección de huevos oviductales calcificados durante la época de puesta a lo largo del periodo de estudio. Los detalles técnicos del método se encuentran descritos en el capítulo sobre reproducción. Se han incluido también aquellas hembras en que los huevos fueron detectados por toque inguinal. Se examinaron hembras a partir de tallas alrededor de los 130 mm de LE para *M. leprosa* y de los 115 mm para *E. orbicularis*.

También consideramos como indicador de madurez sexual el tamaño y la edad (número de anillos de crecimiento) a partir de los cuales se empiezan a desarrollar los caracteres sexuales secundarios, un tema del que ya tratamos en el apartado anterior.

## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

Perez et al. (1979) distinguieron machos maduros de inmaduros por las dimensiones y coloración de los testículos (amarillos en los individuos maduros y rosados en los inmaduros). Según estos criterios el individuo más pequeño con signos de madurez tenía 110.8 mm de LE y el individuo inmaduro más grande tenía 141.3 mm (Fig. 19). Los demás individuos clasificados como inmaduros presentaron tallas de 90.2, 115.2 y 128.8 mm.

En las hembras, Perez et al. (1979) contaron todos los folículos de cada ovario, clasificándolos en <3 mm, 3-10 mm y >10 mm. Los huevos oviductales aparecieron sólo en la segunda quincena de mayo (Fig. 20). Se encontraron hembras con folículos >3 mm (todas presentando también folículos >10 mm) ya en marzo, la más pequeña con 138.5 de LE. Hembras con todos los folículos <3 mm se encontraron en marzo y mayo (LE entre 120.4 y 150.0). Hembras con ovarios de dimensiones muy reducidas se observaron en marzo y abril, con LE entre 75.3 y 114.4.

La hembra de menor tamaño que presentó huevos en las radiografías o dió positivo en el toque inguinal medía 137.3 mm de LE. En la clase de tamaño de 130-140 mm de LE solo el 6% de las

hembras presentaron huevos, mientras que en las clases restantes el porcentaje se mantuvo por encima del 30% (Fig. 21). De las hembras con huevos, 57 tenían entre 7 y 12 anillos de crecimiento, mientras que 69 tenían  $GMP > 12$ .

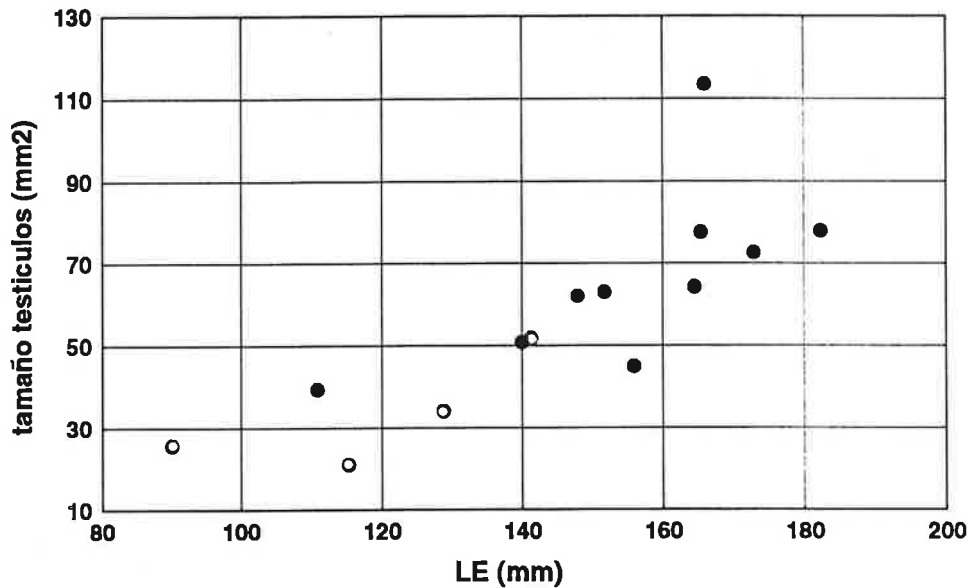


Figura 19. Tamaño medio de los testículos en relación a la longitud del espaldar (LE) para una muestra de machos de *Mauremys leprosa* colectados en Doñana entre marzo y mayo de 1977 (datos de Pérez et al. 1979). Círculos negros indican testículos de color amarillo; círculos blancos indican testículos de color rosado.

Como ya hemos visto anteriormente, los caracteres sexuales secundarios de los machos empiezan a desarrollarse durante su segundo periodo de crecimiento, cuando la LE media de los individuos es de 85 mm. La característica que más contribuye para la diferenciación entre los sexos es el ensanchamiento de la parte pre-anal de la cola (LPA), donde se aloja el órgano copulador. En la Fig. 22 se aprecia la clara diferencia en la dimensión de esta medida para cada sexo aproximadamente a partir de los 80 mm.

*Emys orbicularis*

La hembra más pequeña que presentó huevos calcificados en las radiografías o mediante toque inguinal medía 129.8 mm de LE. No se observaron huevos en hembras menores de 120 mm (Fig.21). En las clases de 120-130 y 130-140 los porcentajes de hembras con huevos fueron de un máximo de 5%. Para las clases más elevadas los porcentajes anduvieron alrededor del 20%. Once de las hembras con huevos contaban con 5 a 9 anillos de crecimiento, y 27 tenían GMP>10.

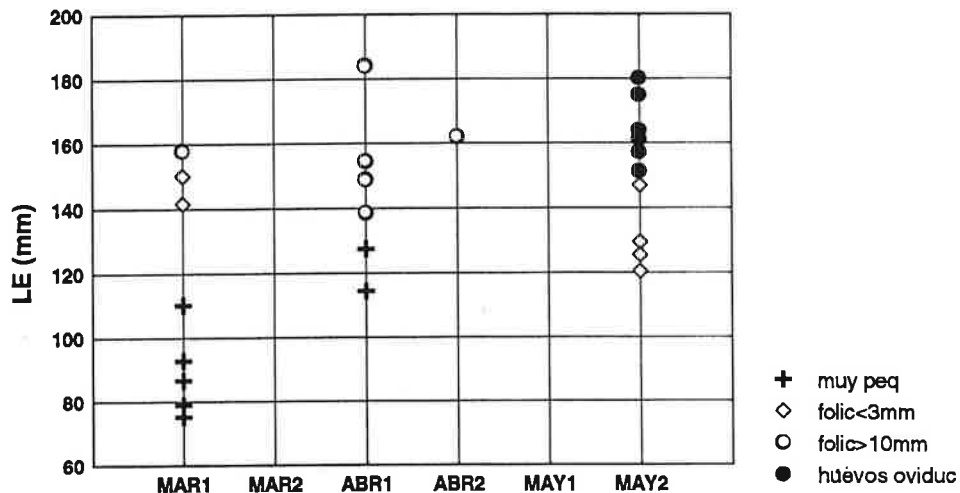


Figura 20. Desarrollo folicular de los ovarios y longitud del espaldar (LE) de una muestra de hembras de *Mauremys leprosa* colectadas en Doñana entre marzo y mayo de 1977 (datos de Pérez et al., 1979). MAR1 a MAY2 indican las quincenas de cada mes. Los grados de desarrollo que se indican son: ovarios muy pequeños, donde no se distinguen folículos (cruces); ovarios con folículos < 3 mm (rombos); ovarios con folículos > 10 mm (círculos blancos); presencia de huevos oviductales (círculos negros).

En el apartado sobre diferenciación de los sexos hemos comprobado que los machos empiezan a desarrollar los caracteres sexuales secundarios a partir de los 110-120 mm de LE (lo que corresponde al tercero o cuarto periodo de crecimiento). De la misma forma que en la especie anterior, el carácter morfológico externo que más contribuye a la diferenciación entre los sexos es la longitud de la región pre-anal de la cola (LPA) (Fig. 22).

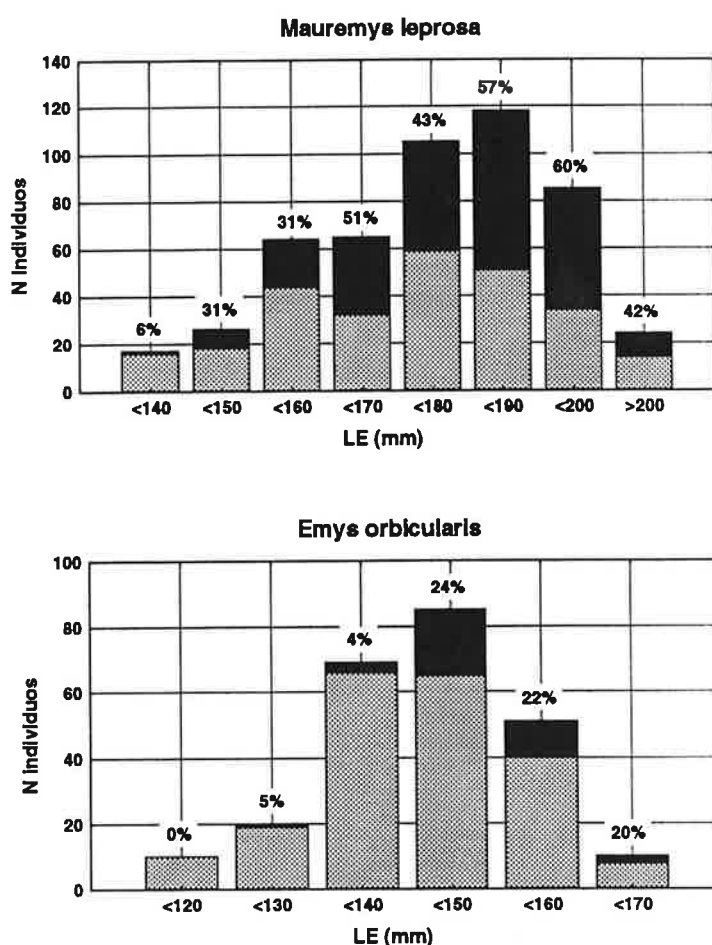


Figura 21. Porcentaje de hembras con huevos oviductales (parte negra del histograma) en relación a la clase de tamaño (LE) en hembras de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana examinadas por radiografía y/o toque inguinal.

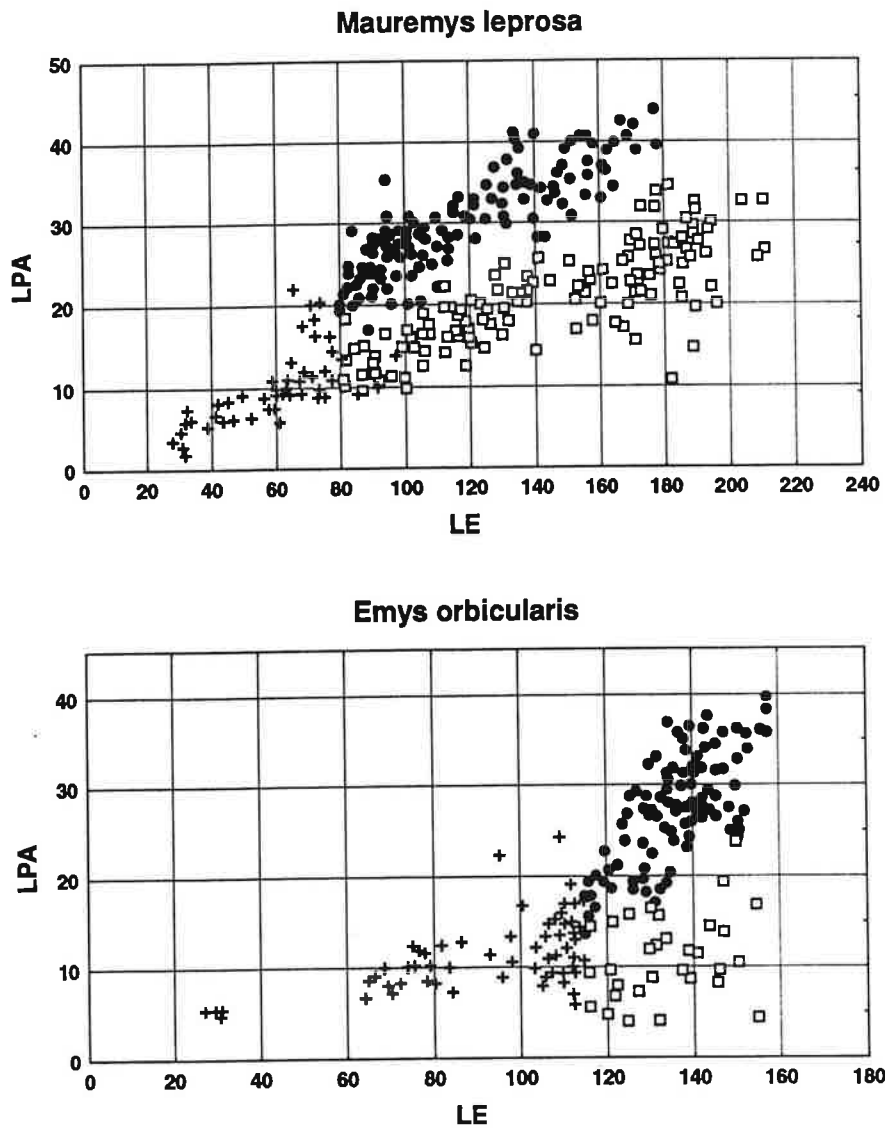


Figura 22. Relación entre la longitud pre-anal (LPA) y la longitud del espaldar (LE) para juveniles (cruces), machos (círculos negros) y hembras (cuadrados blancos) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana.



## DISCUSION

### *Mauremys leprosa*

Los datos de hembras de *M. leprosa* radiografiadas y diseccionadas indican una talla cercana a los 140 mm de LE como el tamaño mínimo con que las hembras de esta población desarrollan huevos oviductales. Andreu y Villamor (1989) también encontraron que la LE mínima de hembras con huevos calcificados fué de 139.2 mm, si bien estas autoras no examinaron individuos muy por debajo de los 140 mm. Silva et al. (1990), mediante examen macroscópico de las gónadas de una muestra de *M. leprosa* de Extremadura, también constataron que todas las hembras se encontraban maduras a partir de los 140 mm de LE, y que las gónadas de las hembras de 130 a 140 mm dejaban dudas en cuanto a su estado reproductor.

Combescot (1955a) describió en detalle las modificaciones morfológicas e histológicas que sufre el aparato genital de las hembras de *M. leprosa*, particularmente con referencia al oviducto, antes de alcanzarse la madurez sexual, que transcurre, en Argelia, cuando las hembras tienen entre 120 y 130 mm de LE. El tamaño medio registrado para poblaciones de *M. leprosa* del norte de Africa parece ser algo más bajo que el de las de la península ibérica (Combescot, 1955b; Meek, 1987; Silva, 1995; este estudio) lo que puede explicar el hecho de que la madurez en las hembras se dá entre los 120-130 mm de LE en las poblaciones africanas y los 130-140 mm en las españolas, como indican los datos de Pérez et al. (1979) y da Silva et al. (1990). En otras especies se ha observado que el tamaño de madurez sexual de las hembras varía positivamente con la latitud (Cagle, 1954; Tinkle, 1961; St.Clair et al., 1994; Edmonds y Brooks, 1996), probablemente en función de la posibilidad de producir mayores tamaños de puesta en climas que no permiten la realización de puestas múltiples, como más al sur. No sabemos, sin embargo, si las condiciones climáticas en el norte de Africa permiten a las hembras de *M. leprosa* compensar el menor espacio interno para la producción de huevos con un mayor número de puestas anuales.

Perez et al. (1979) clasifican las hembras con todos los folículos ováricos <3 mm como inmaduras y describen el desarrollo del aparato reproductor de las hembras diseccionadas solo en términos del tamaño de los folículos ováricos. En este género, sin embargo, el aparato genital sufre variaciones estacionales de tamaño (Lofts y Boswell, 1961). Mientras que en muchas especies de galápagos de climas templados el desarrollo folicular empieza durante el otoño anterior a la primavera en que va

a ser realizada la puesta (Moll, 1979), en *Mauremys caspica*, en Iraq, los folículos empiezan a desarrollarse al principio de la primavera y los folículos de hembras maduras en reposo tienen diámetros máximos muy por debajo de 5 mm (ver Fig. 1 de Lofts y Boswell, 1961). Combescot (1955b) también encontró que las hembras maduras de *M. leprosa* de Argelia tenían ovarios reducidos e inactivos al principio de la primavera. Estas observaciones podrían interpretarse como que las hembras de Perez et al. (1979) que tenían ovarios con folículos <3 mm al principio de la estación eran de individuos maduros que aún no habían empezado a desarrollar los folículos. Perez et al. (op.cit.) no definen la diferencia entre los ovarios que presentaron solo folículos <3 mm y aquellos para los cuales dan solo las dimensiones totales (donde los folículos presumiblemente eran demasiado pequeños para ser medidos), pero es posible que solo en estos últimos se tratara de hembras inmaduras, puesto que encajan en la descripción que hace Thomson (1932) de los ovarios de hembras inmaduras de *Testudo* como siendo pequeñas estructuras ovales y alargadas. En el caso de las hembras de Perez et al. que presentaron solo folículos <3 mm en mayo, ya en la época de puesta, podría tratarse de individuos maduros que no se reproducen durante un ciclo (como veremos más adelante, nuestros datos indican que no todas las hembras se reproducen todos los años), o, efectivamente, de individuos inmaduros, puesto que tres de estas hembras tenían tallas entre 120 y 130 mm. La presencia de cuerpos luteos en este caso no sirve de indicador de reproducciones anteriores, puesto que sólo se mantienen durante algunos meses después de la ovulación (Gibbons, 1968). Si por un lado las evidencias apuntan hacia los 140 mm como la talla alrededor de la cual la mayoría de las hembras empiezan a reproducirse, por otro lado es posible que muchas hembras maduren con tallas más elevadas, como parece ocurrir en *Trachemys scripta* (Gibbons y Greene, 1990). Esto podría explicar las bajas frecuencias de hembras con huevos detectadas por debajo de los 160 mm en el presente estudio (Fig. 21).

Entre las hembras grávidas para las cuales se pudo contar los anillos el 45% presentaba GMP<12. Como hemos visto también, en el apartado anterior, las hembras entre 140-160 mm de LE (entre las cuales por lo menos el 30% se reprodujeron) se encuentran más comunmente en las clases de GMP=6-7 (Tabla 14). Esto sugiere que las hembras de *M. leprosa* pueden alcanzar la madurez ya a los 6 ó 7 años, coincidiendo con el periodo en que el crecimiento se reduce marcadamente, y que buena parte de las hembras ya se reproduce antes de alcanzar los 12 años (siempre considerando que tengan buenas condiciones de crecimiento durante los primeros años de vida).

Los machos de *M. leprosa* se diferencian morfológicamente de las hembras a partir del segundo periodo de crecimiento (85-95 mm LE), mediante el desarrollo de una serie de caracteres sexuales

secundarios, lo que es generalmente asociado a la madurez sexual en machos de quelonios (Bury, 1979; Moll, 1979; Gibbons y Greene, 1990). Estos datos coinciden también con Silva et al. (1990) quienes encontraron que los machos de una población de Extremadura examinados por disección eran maduros sexualmente a partir de los 85 mm de LE. Combescot (1954) también encontró que en una población de *M. leprosa* en Argelia todos los machos con tallas cercanas a los 90 mm ya eran sexualmente maduros. De la misma forma, en la especie estrechamente relacionada *Mauremys caspica rivulata*, de Israel, machos de 2 a 4 años han sido descritos como maduros (Yawetz et al., 1983) y el macho más pequeño observado en cortejo tenía 80 mm de LE (Sidis y Gasith, 1988). Perez et al. (1979) también consideraron la posibilidad de que los machos maduren antes de los 135-140 mm, dado que uno de los individuos diseccionados era maduro con 110 mm de LE. Perez et al. (op.cit.) colectaron sus especímenes entre marzo y mayo, cuando la actividad espermatogénica de los testículos es nula o mínima (Combescot, 1954; Lofts y Boswell, 1961). La inactividad espermatogénica normalmente se acompaña de una reducción drástica de las dimensiones de los testículos (Gibbons, 1968; Moll, 1979), que puede ser de hasta el 60% de su volumen máximo (Moll, 1973). Es posible, por tanto, que los individuos clasificados por Perez et al. como inmaduros no hubieran empezado aun el ciclo espermatogénico y el correspondiente desarrollo testicular. Con referencia al color rosado descrito por los autores para los testículos clasificados como inmaduros, no hemos encontrado en la literatura ninguna referencia a cambios de color que puedan sufrir los testículos a lo largo del ciclo estacional.

### *Emys orbicularis*

Los datos más completos que han sido publicados acerca de la madurez sexual en *E. orbicularis orbicularis* son los de Rollinat (1934), quien crió un gran número de individuos de esta especie en condiciones de semi-libertad en el centro de Francia durante más de 20 años. Este autor observó que tanto los machos como las hembras, nacidos en cautividad, no empezaban a reproducirse antes de los 12-13 y 18-20 años, respectivamente. La hembra más joven contaba con 15 años cuando se reprodujo por primera vez. Si bien el citado autor registró intentos de cortejo en machos de 6-8 años de edad, la disección de individuos de estas clases de edad reveló que sus testículos eran aún inmaduros. Los individuos de 6-8 años criados por Rollinat (op.cit.) pesaban alrededor de 60-90 g, y los datos morfométricos aportados para individuos con edades comprendidas entre los 10 y 20 años se encontraban todos por debajo de la media del tamaño adulto que *E. orbicularis* presenta en estado natural en la región de Indre (Servan, 1988), de donde provenían la mayoría de los

ejemplares de Rollinat. *E. orbicularis* en Doñana presenta tamaños adultos similares a los de las poblaciones del centro de Francia (Servan, 1988; este estudio, apartado sobre estructura poblacional). Sin embargo, los individuos de Doñana alcanzan pesos medios cercanos a los 60 g ya durante el primer periodo de crecimiento, llegan a 90 g durante el segundo y alcanzan tallas adultas a partir del octavo (ver Tabla 15). También hemos visto que en Doñana se distingue con fiabilidad entre los sexos en *E. orbicularis* a partir de tallas entre los 110 y 120 mm, lo que corresponde, en general, a individuos con 3 a 5 anillos de crecimiento, mientras que Rollinat (op.cit.) aun no distinguía bien el sexo de sus *E. orbicularis* de 6-8 años. Estos datos sugieren que, en el caso de que la madurez sexual dependa de una talla mínima en esta especie, ésta se alcanza a edades más tempranas en Doñana (siempre que los individuos tengan buenas condiciones de crecimiento durante los primeros años de vida) que las registradas por Rollinat (op.cit.), por lo menos en lo que se refiere a los machos, puesto que es poco probable que exista un lapso de casi 10 años entre la manifestación de los caracteres sexuales secundarios de los machos y el principio de la producción de esperma.

Si bien las tasas de crecimiento más elevadas en las hembras de Doñana implican probablemente que maduren antes de los 18-20 años registrados por Rollinat (1934), la ausencia de caracteres morfológicos que indiquen la transición a la madurez sexual dificulta la interpretación de los datos de que disponemos. La hembra más pequeña de *E. orbicularis* con huevos oviductales midió 129.6 mm de LE, una talla cercana a las tallas mínimas registradas para las hembras de mayor edad conocida en Doñana (ver Fig. 18). La baja frecuencia de hembras con huevos en las clases de tamaño hasta 140 mm (Fig. 21) puede indicar que muchas hembras maduran con tamaños por encima de los 130 mm de LE. Hay que tener en cuenta, sin embargo, que la frecuencia reproductiva de las hembras en esta especie fue muy baja durante los años de estudio, como se verá más adelante, y que los factores que llevan a las hembras a no reproducirse pueden haber afectado de modo más acentuado a las hembras más jóvenes. Aunque no podemos afirmar lo contrario, nos parece poco probable que las hembras grávidas de nuestra muestra con  $GMP < 10$  tuvieran casi 20 años. Según Lukina (1971, citado en Bury, 1979) *E. orbicularis* de ambos sexos alcanza la madurez sexual entre 5 y 6 años de edad en el sur de Rusia y entre 7 y 9 años en Ucrania, si bien es bastante probable que este autor haya basado sus afirmaciones en conteos de anillos.

Seramour y Seramour (1979) encontraron que tres hembras de *E. orbicularis* de Francia con tallas comprendidas entre 113 y 115 mm de LP y 2 machos con LP 99 y 102 mm eran sexualmente maduros (estas medidas de LP equivaldrían en Doñana a valores de LE entre 117 y 123, y de 113 y 117 mm, respectivamente), sin embargo, las tallas adultas para ambos sexos en la subespecie a la

cual pertenecían estos individuos son más bajas que las encontradas en el centro de Francia (Fritz, 1995), por lo que cabría esperar que el tamaño de madurez sexual fuera igualmente más pequeño.

El hecho de que los machos en ambas especies alcancen la madurez sexual con tallas más reducidas que las hembras ocurre en la mayoría de las especies de la familia Emydidae (*sensu* Iverson, 1992b) en las cuales las exhibiciones de cortejo son una estrategia reproductiva más frecuentemente empleada que los combates entre machos (Berry and Shine 80). Dado que los machos no luchan entre sí por el acceso a hembras fértiles, el mayor tamaño corporal no aumenta la probabilidad de éxito reproductor en los machos de estas especies, mientras que el empezar a reproducirse en cuanto que alcancen una talla en que el riesgo de predación disminuya puede ser ventajoso (Wilbur, 1975). Las hembras, sin embargo, sufren la limitación impuesta por el tamaño mínimo requerido por los huevos para ser viables (Wilbur y Morin, 1988).

#### **4.4. ESTRUCTURA POBLACIONAL**

##### **INTRODUCCION**

A partir de los resultados y conclusiones discutidos en los apartados anteriores, hemos procedido al análisis de la estructura de las poblaciones estudiadas, en relación a la proporción relativa de cada clase de edad y la razón de sexos en cada especie, así como la evolución de estos parámetros a lo largo de los años de estudio. En vista de las diferencias detectadas entre la distribución y abundancia relativa de las dos especies en las distintas zonas estudiadas (ver Cap. 3), hemos analizado cada parámetro por separado para cada zona.

Hemos analizado asimismo la condición física de los individuos de cada especie en cada año y zona, ya que este índice, al igual que la densidad absoluta o relativa, es indicativo de la calidad y cantidad de recursos disponibles en el habitat. En principio, sería de esperar que el índice de condición física disminuyera de 1991 a 1995, como consecuencia de la pérdida de habitat y de la aglomeración de individuos y la probable degradación de la calidad de los habitats restantes en función de los efectos de la sequía. Sería de esperar, asimismo, que la condición física de los individuos capturados en lagunas de mayor tamaño y/o duración presenten mejores índices de condición física que los

ocupantes de zacallones o cuerpos de agua en vías de desecación.

## **MATERIAL Y METODOS**

Hemos utilizado las clases de edad definidas en las Tablas 17 y 18, que clasifican a todos los individuos en juveniles, subadultos, adultos jóvenes y adultos viejos. Hay que apuntar que cuando mencionamos los adultos sin adjetivarlos, nos referimos al conjunto de las dos clases adultas. Igualmente cuando nos referimos a hembras y machos sin mención a ninguna clase de edad, nos referimos al conjunto de subadultos y adultos de cada sexo, esto es, consideramos a todos los machos y hembras, a partir de las edades y/o tamaños en que se pueden identificar fiablemente (ver apartado sobre dimorfismo sexual). Por tanto, cuando nos referimos a machos y hembras en general, incluimos también a los individuos inmaduros, que, en este caso, componen la clase de subadultos.

Las comparaciones de distribuciones de las variables entre los sexos y las zonas de estudio se llevaron a cabo mediante ANOVA, tests de la *t* de Student (*t*) o su variante para casos de varianza no homogénea (*t<sub>s</sub>*) (ver Material y Métodos General para más detalles). Los datos de tamaño, que presentaron distribuciones truncadas en virtud de los criterios utilizados para establecer las clases de edad, fueron transformados a la raíz cuadrada, que resultó la mejor aproximación a una distribución normal. Además, de este modo también logramos eliminar la bimodalidad de la distribución de machos y hembras de *M. leprosa* (ver Fig. 26). En todos los casos, dado que se trataba de un número elevado de comparaciones, hemos aplicado el ajuste de Bonferroni (SAS, 1991). En todas las comparaciones de tamaño empleamos LE como la variable indicativa de la talla.

Las comparaciones entre zonas se llevaron a cabo solo entre la Vera y la zona peridunar, ya que para las lagunas interiores el tamaño de muestra fué demasiado bajo. Las comparaciones entre meses se realizaron dentro del periodo marzo-julio.

Para los cálculos de la razón de sexos se consideraron conjuntamente todas las clases de edad en que el sexo se distingue con fiabilidad (subadultos, adultos jóvenes y adultos viejos). Dentro del periodo considerado (periodo total de estudio, años o meses) no se han considerado las recapturas de un mismo individuo. Las comparaciones entre frecuencias de machos y hembras se realizaron con tests de la *G*, utilizando valores ajustados mediante el factor de corrección de Williams en todos los casos (Fowler y Cohen, 1990). La razón de sexos se expresa aquí como la frecuencia relativa de machos

y se define como  $(m/(m+h))$ , donde m y h son los tamaños de muestra de machos y hembras, respectivamente (Girondot et al., 1994). Por ejemplo, una razón de sexos de 0.6 indica que un 60% de la muestra está compuesta por machos y un 40% por hembras, y 0.5 indica la razón de sexos paritaria.

La condición física se calculó a partir de la regresión del peso sobre LE (valores transformados logarítmicamente), donde el valor residual (peso observado - peso esperado) se emplea como un índice de la condición física que es independiente del tamaño del individuo. Considerando que la relación alométrica entre el peso y LE varió significativamente en ambas especies tanto con la edad como entre los sexos, el índice fué calculado por separado para cada clase de edad y sexo.

Para comprobar el efecto de la presencia de huevos sobre la relación tamaño-peso, comparamos una muestra de hembras portadoras de huevos calcificados (comprobados mediante radiografía) con una de hembras capturadas fuera de la época de puesta (marzo, abril, julio). Las regresiones indican un efecto significativo de la presencia de huevos sobre el peso de las hembras de *Emys orbicularis*, mientras que las rectas de los dos grupos para *Mauremys leprosa* son idénticas (Fig. 23). En vista de estos resultados, se excluyeron todas las hembras adultas durante la época de puesta (mayo-junio) de los cálculos de condición física de *E. orbicularis*, mientras que para *M. leprosa* se incluyeron todas las hembras en el modelo de regresión.

## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

#### Estructura de tamaño y edad

A lo largo de los 5 años de estudio obtuvimos datos de un total de 2587 *Mauremys leprosa*. De éstos, el 67% fueron adultos, 27.2% subadultos y 5.7% juveniles (Fig. 24). La distribución general de tamaños fué bimodal, con un pico alrededor de los 110 mm de LE, compuesto por individuos subadultos y adultos jóvenes, y otro alrededor de los 170 mm, compuesto mayoritariamente por adultos viejos. Las características biométricas de la población de *M. leprosa* se encuentran recogidas en la Tabla 19.

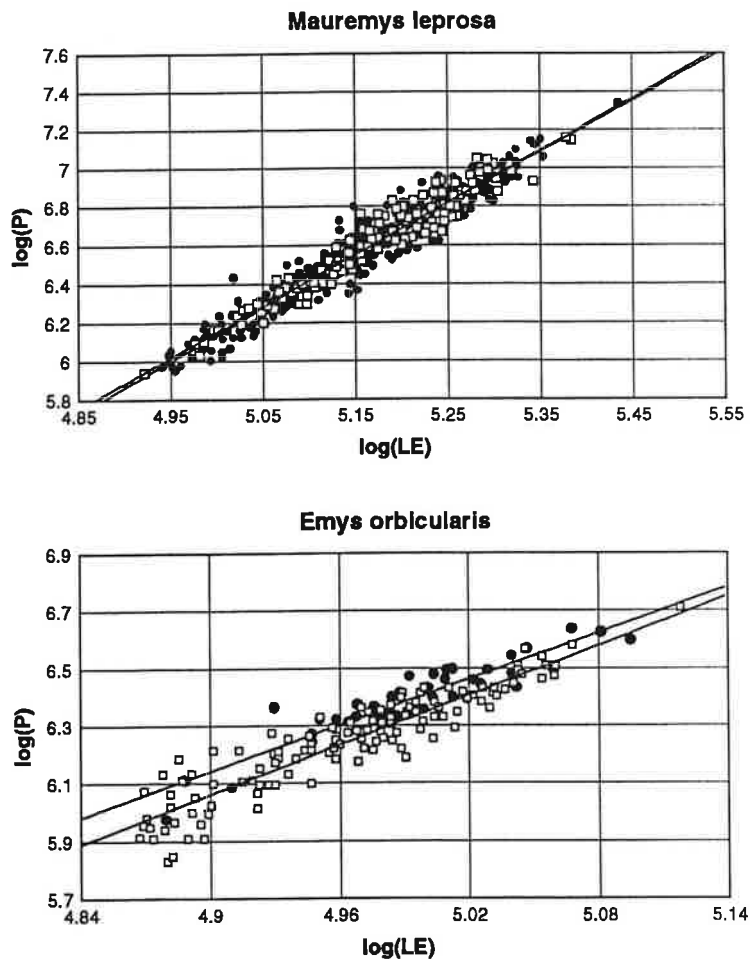


Figura 23. Regresión del peso (P) sobre la longitud del espaldar (LE) para hembras grávidas (hembras portadoras de huevos calcificados, comprobado mediante radiografía - círculos negros) y hembras no grávidas (capturadas fuera de la época de puesta - cuadrados blancos) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana. El análisis de homogeneidad de pendientes no indica diferencias significativas entre las líneas de regresión para *M. leprosa*, mientras que las de *E. orbicularis* difieren significativamente.



Tabla 19. Características biométricas del total y de la fracción adulta de las poblaciones de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana. N = tamaño de muestra; LE = longitud de espaldar tomada en línea recta (*straight carapace length*); P = peso. Los valores indican la media aritmética  $\pm$  1 DT, seguida del rango entre paréntesis.

		sexo	N	LE	P
<i>Mauremys leprosa</i>	población total		2580	133.3 $\pm$ 38.8 (26.4 - 228.0)	382.9 $\pm$ 257.2 (5.0 - 1615.0)
	adultos	♂♂	1066	136.2 $\pm$ 26.0 (90.0 - 200.6)	335.2 $\pm$ 160.0 (94.0 - 810.0)
		♀♀	660	176.0 $\pm$ 16.2 (131.5 - 228.0)	743.7 $\pm$ 189.1 (329.0 - 1615.0)
<i>Emys orbicularis</i>	población total		1094	129.1 $\pm$ 21.8 (27.2 - 167.0)	386.4 $\pm$ 152.4 (5.0 - 820.0)
	adultos	♂♂	503	138.9 $\pm$ 8.6 (119.5 - 163.6)	427.6 $\pm$ 78.1 (251.0 - 690.0)
		♀♀	275	142.6 $\pm$ 7.8 (129.0 - 167.0)	526.6 $\pm$ 93.6 (340.0 - 820.0)

Las hembras presentaron tallas medias significativamente más elevadas que los machos ( $t_s=14.02$ ,  $gl_{apr}=2248.7$ ,  $p<0.0001$ ). El tamaño de muestra de juveniles de la Vera fué demasiado pequeño como para permitir la comparación con los de la zona peridunar. Los machos y hembras de la zona peridunar tuvieron una media de LE significativamente más baja que los de la Vera ( $t_{s(\text{♂♂})}=7.92$ ,  $gl_{apr}=205.3$ ,  $p<0.0001$ ;  $t_{s(\text{♀♀})}=7.59$ ,  $gl_{apr}=350.3$ ,  $p<0.0001$ ). Una diferencia similar se registró para el total de los machos adultos ( $t_{s(\text{♂♂ adultos})}=6.35$ ,  $gl_{apr}=207.9$ ,  $p<0.0001$ ), pero considerando solo los machos adultos viejos no encontramos diferencias significativas entre tallas. Las hembras adultas

no difirieron en tamaño entre las dos zonas (Fig. 25). Las diferencias de tamaño registradas entre las dos zonas se debieron principalmente a la baja presencia de individuos de menor tamaño (y edad) en la muestra de la Vera (Fig. 26).

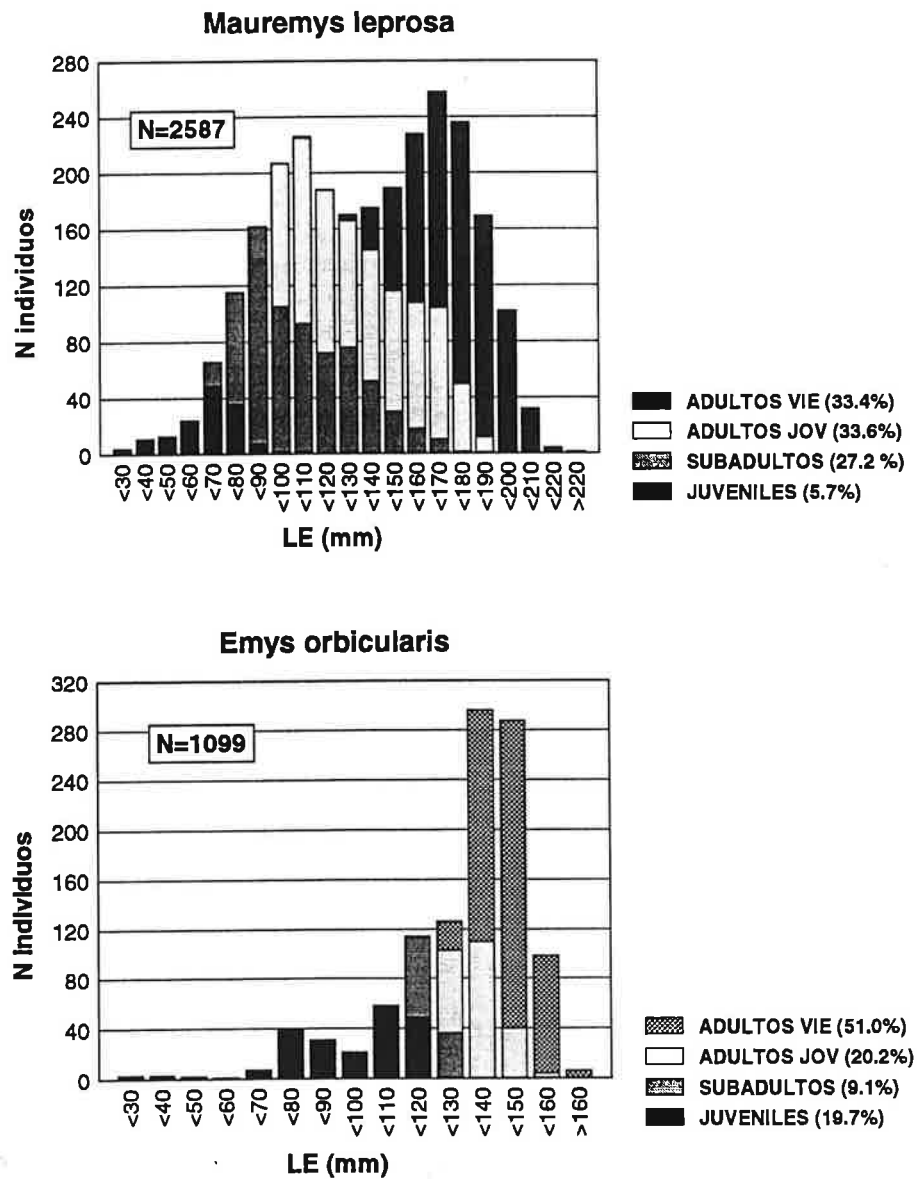


Figura 24. Distribución de frecuencias de tamaño (longitud del espaldar, LE) para cada clase de edad de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de Doñana (para definición de las clases de edad ver Tablas 17 y 18).

La proporción de juveniles, subadultos y adultos jóvenes decreció progresivamente de 1991 a 1995, llegando el porcentaje de adultos viejos a casi el 60% de la población mostrada en 1995, mientras que la proporción de juveniles (individuos con GMP= 0 y 1, en esta especie) decreció del 6% en 1991 al 0.3% en 1995 (Fig. 27).

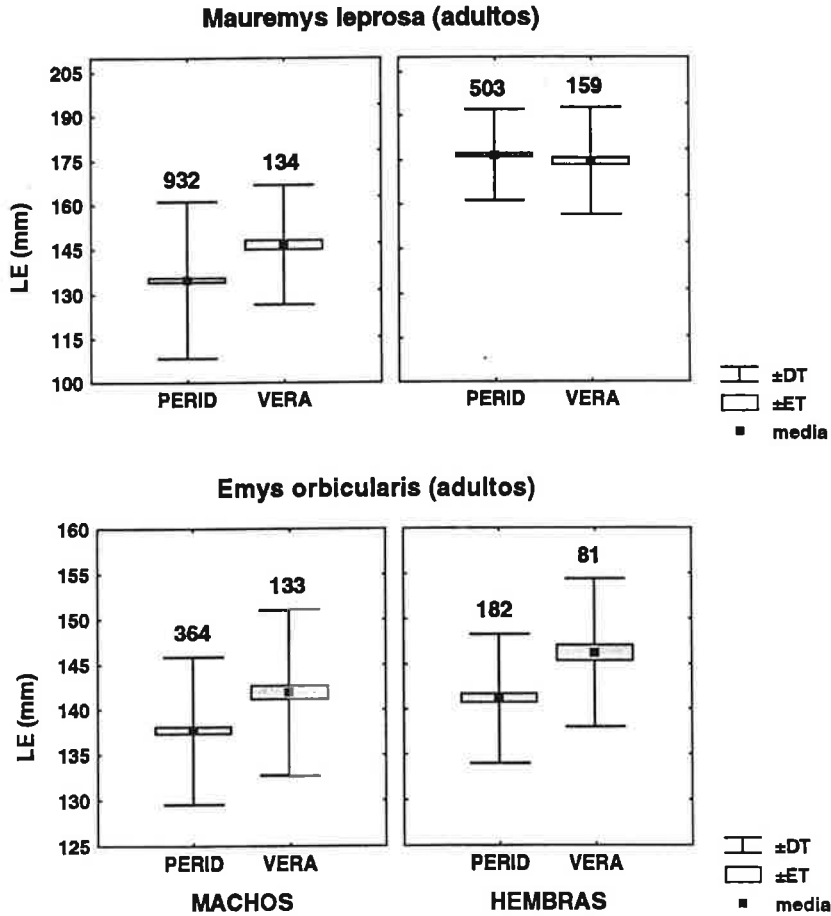


Figura 25. Comparación entre los tamaños (longitud del espaldar, LE) de machos y hembras adultos (incluyendo las clases de edad de adultos jóvenes y adultos viejos) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* entre las zonas peridunara y Vera de Doñana. El punto central representa la mediana, el rectángulo sombreado los límites de los percentiles de 25 y 75% y la barra marca los valores mínimo y máximo de la distribución.

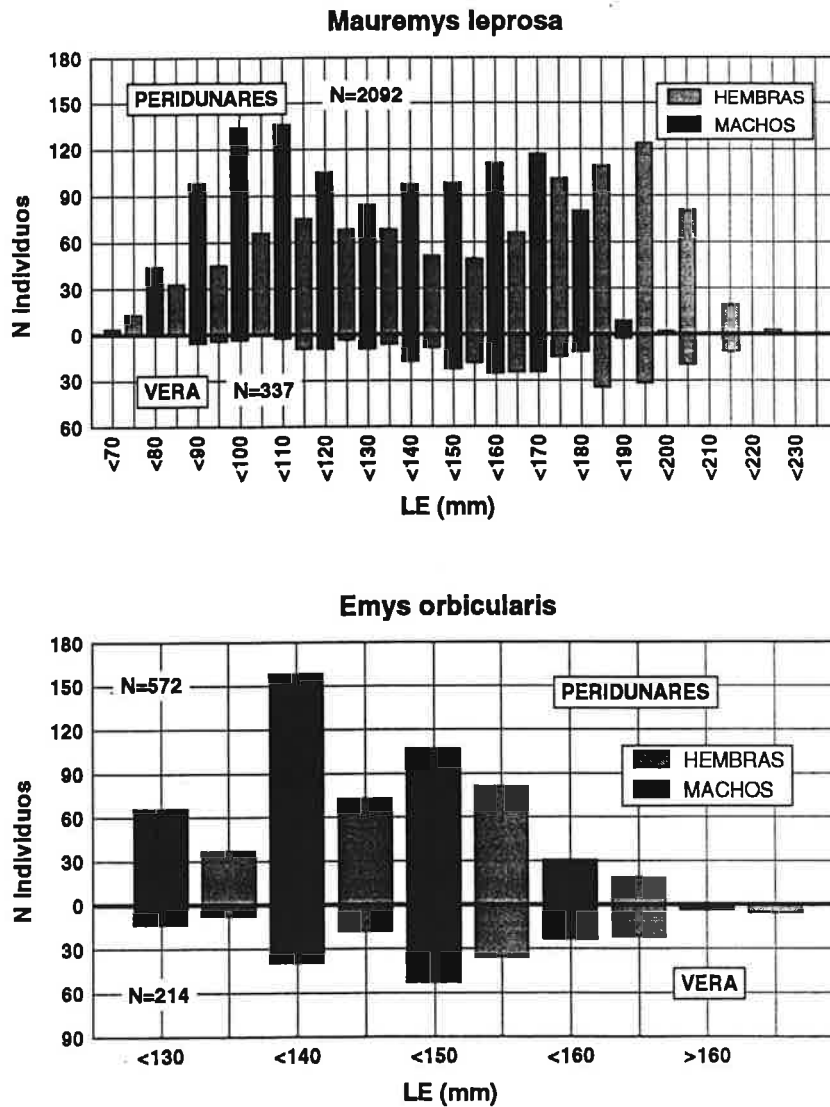


Figura 26. Distribución de frecuencias de tamaño (longitud del espaldar, LE) de machos y hembras de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en las zonas peridunar y Vera de Doñana. Se incluyen todas las clases de edad en que el sexo puede ser identificado fiablemente (subadultos, adultos jóvenes y adultos viejos) (para definición de las clases de edad ver Tablas 17 y 18).

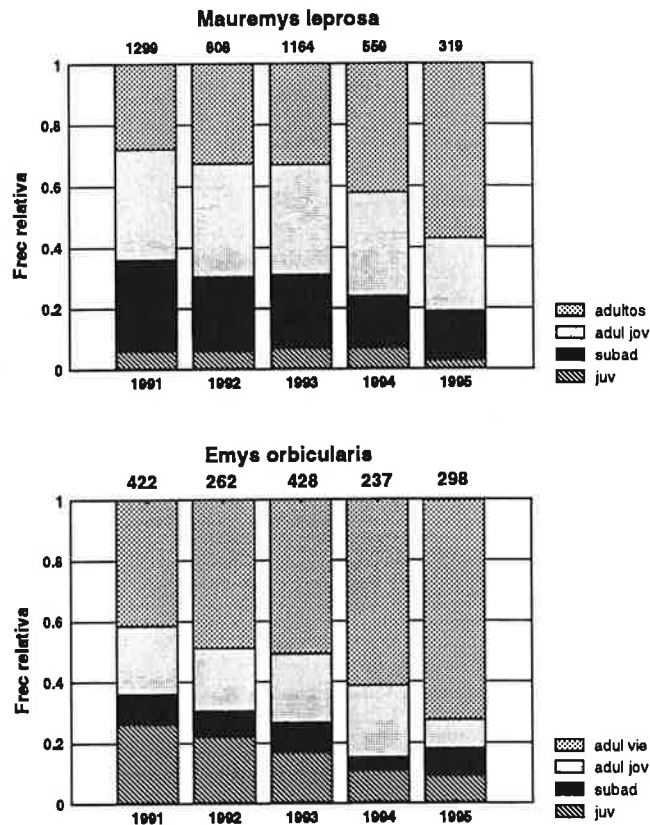


Figura 27. Frecuencia relativa de las clases de edad de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en cada año de muestreo en Doñana. Los números de arriba de cada columna indican el tamaño de muestra total para cada año. Para definición de las clases de edad ver Tablas 17 y 18.

Razón de sexos

En la mayoría de los meses la razón de sexos fué significativamente distinta de la paridad, desviándose en favor de los machos en marzo y en favor de las hembras en junio y julio (Fig. 28). Las razones de sexo obtenidas en cada muestreo mensual por zona y por año se presentan en la Tabla 20. Solo en 1991 y 1992 hubo variación significativa de la razón de sexos en los distintos meses muestreados. El único mes en que la razón de sexos no fué distinta de 0.5 en ningún año fué mayo.

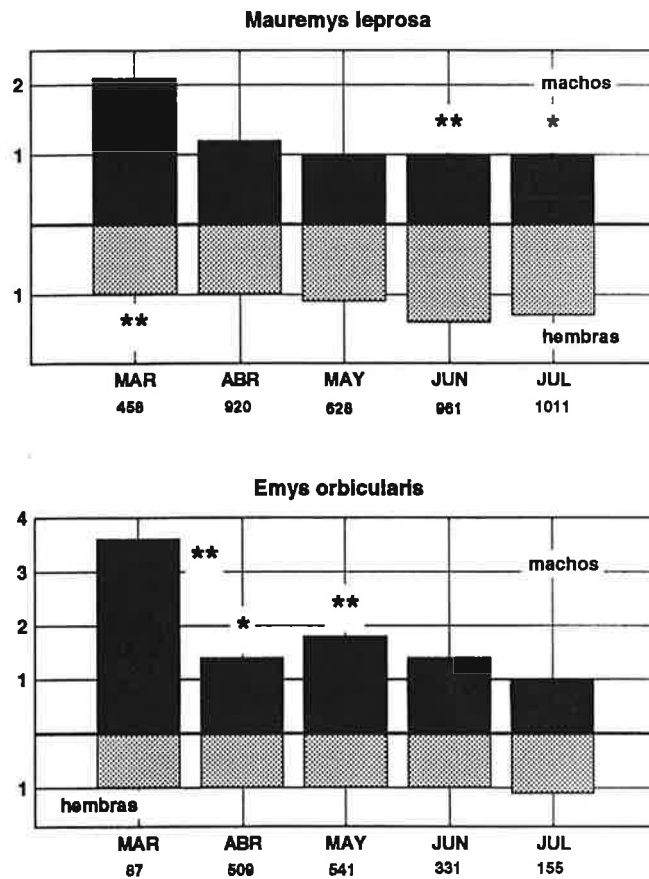


Figura 28. Razón de sexos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana para cada mes de la época principal de muestreo (juntando los datos de 1991 a 1995). Las barras negras indican machos, barras grises hembras. Los números indicados bajo los meses representan el tamaño de muestra total para cada mes. Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de machos y hembras de un determinado mes.

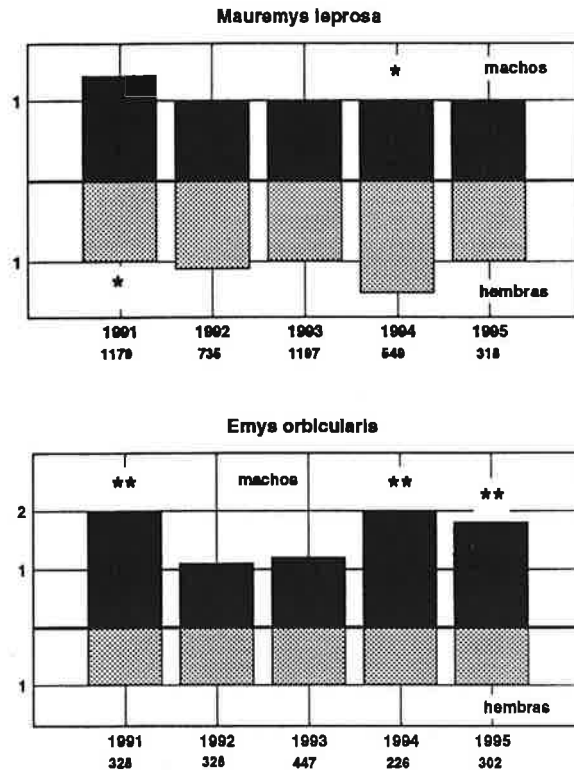
Por años, la razón de sexos fué significativamente distinta de la paridad en 1991 y 1994 (Fig. 29). La razón de sexos total de cada año se vió influenciada por las fechas de muestreo, con un predominio de machos en 1991, año en que se realizaron trampeos en marzo y abril, y un predominio general de hembras en 1994 en la zona peridunar y en todos los años en la Vera, cuando los trampeos se concentraron de mayo a julio.

Tabla 20. Razones de sexo para *Mauremys leprosa* por mes, año y zona. Los tamaños de muestra mensuales variaron de 33 a 454. Los valores señalados con asteriscos indican una desviación significativa de la proporción paritaria de sexos. Los meses señalados con asteriscos indican diferencias significativas entre las razones de sexo obtenidas en distintos años. Los años indicados con asteriscos señalan diferencias significativas entre las razones de sexo obtenidas en las distintas muestras mensuales.

zona	año	MARZO	ABRIL*	MAYO	JUNIO	JULIO	TOTAL
P E R I D U N A R	1991**	0.68**	0.69*	0.63	0.38*	0.45	0.57*
	1992**		0.55	0.50		0.36*	0.50
	1993		0.52	0.33	0.50	0.48	0.50
	1994			0.52	0.36	0.45	0.43
	1995			0.50			0.50
	<b>TOTAL</b>		<b>0.68</b>	<b>0.55</b>	<b>0.50</b>	<b>0.43*</b>	<b>0.43</b>
V E R A	1991						
	1992			0.37			0.37
	1993					0.40	0.40
	1994				0.27*		0.27*
	1995				0.50		0.50
	<b>TOTAL</b>			<b>0.37</b>	<b>0.4</b>	<b>0.40</b>	<b>0.40*</b>

En los tres meses (MAY 92, JUL 93 y JUN 94) en los cuales hubo tamaño de muestra suficiente para las dos zonas no se encontraron diferencias significativas entre las proporciones de machos y hembras de la Vera y de la zona peridunar. Considerando el periodo total de estudio, sin embargo, hubo diferencias significativas entre la razón de sexos de las dos zonas ( $G^2=24.95$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.0001$ ,  $N=3978$ ), con un sesgo significativo hacia las hembras en la Vera.

La razón de sexos para la muestra total de individuos muestreados fué de 0.52 y no fué significativamente distinta de la paridad. Sin embargo, si considerada por clases de anillos de crecimiento, la razón de sexos varía considerablemente (Tabla 20A), con un sesgo inicial acentuado hacia los machos y un sesgo hacia las hembras entre los adultos de más de 6 anillos.



**Figura 29.** Razón de sexos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana para cada año de muestreo (considerando todos los datos de marzo a julio). Las barras negras indican machos, barras grises hembras. Los números indicados bajo los meses representan el tamaño de muestra total para cada año. Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de machos y hembras de un determinado año.



**Tabla 20A. Razón de sexos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* por clase de edad (número de anillos de crecimiento, GMP) en Doñana en los años 1991 a 1995. La razón de sexos se representa como la proporción de machos en relación al número total de machos y hembras, con base en los tamaños de muestra presentados en las tablas 14 y 15. En la clase de edad de GMP >6 se incluyen los individuos adultos con todos los anillos borrados.**

	GMP						TOTAL
	2	3	4	5	6	>6	
<i>Mauremys leprosa</i>	0.63	0.69	0.57	0.57	0.55	0.43	0.51
<i>Emys orbicularis</i>	-	-	0.56	0.69	0.67	0.58	0.62

### Condición física

No hubo diferencias significativas entre la media del índice de condición física entre clases de edad, tampoco entre sexos, por lo que consideramos todos los datos conjuntamente en los análisis posteriores. Las comparaciones entre la zona peridunar y la Vera para aquellos meses en que dispusimos de un tamaño de muestra adecuado para ambas zonas (MAY 92, JUL 93 y JUN 94) tampoco revelaron diferencias significativas en la condición física, por lo que se han analizado conjuntamente los datos de las dos zonas.

En general la condición física varió significativamente entre meses a lo largo de la primavera ( $F_{(4,3973)}=54.187, p<0.0001$ ), siendo más alta en marzo y más baja en abril y mayo (Fig. 30). Las muestras mensuales están compuestas mayoritariamente por individuos capturados en las lagunas de Sta. Olalla y Dulce en dos o más años, a excepción de la muestra de marzo, constituida exclusivamente por individuos capturados en 1991. El análisis de la varianza de la condición física entre años indicó diferencias significativas para todos los meses (ABRIL<sub>(91-93)</sub>:  $F_{(2,927)}=6.585, p=0.0015$ ; MAYO<sub>(91-95)</sub>:  $F_{(4,609)}=2.430, p=0.0465$ ; JUNIO<sub>(91+93-95)</sub>:  $F_{(3,1898)}=14.020, p<0.0001$ ; JULIO<sub>(91-94)</sub>:  $F_{(3,990)}=15.637, p<0.0001$ ). En 1991, después de los altos índices registrados en marzo, la

condición física bajó y se mantuvo alrededor de cero durante el resto de la primavera, aunque en todos los meses las muestras estuvieron compuestas en gran parte por individuos de Sta.Olalla. En 1992 la tendencia fué negativa en todos los meses muestreados, mientras que de 1993 a 1995 se observa una subida de los índices de condición física hacia el final de la primavera.

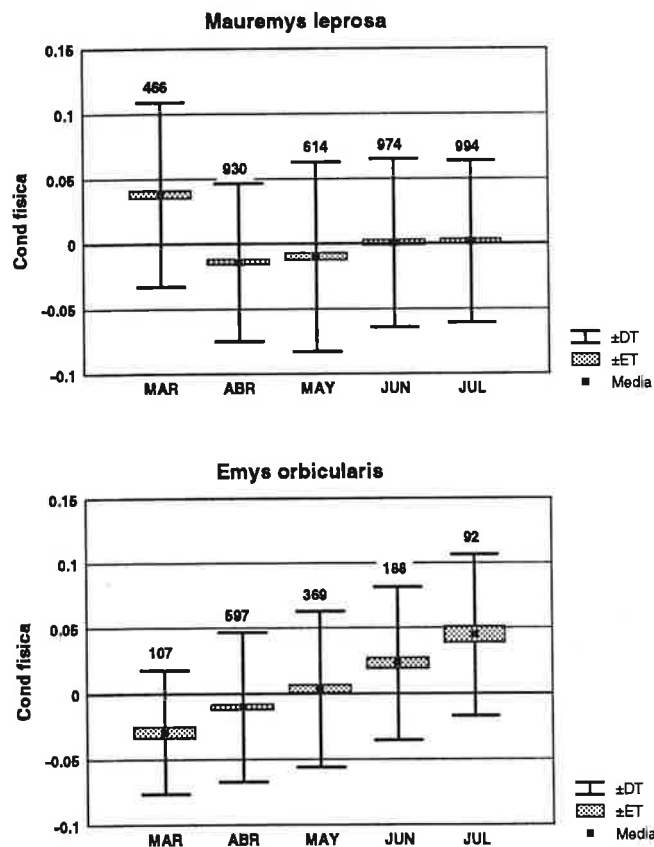


Figura 30. Comparación del índice de condición física de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* entre meses de muestreo en Doñana (considerando conjuntamente todos los años de muestreo de 1991 a 1995). El punto central indica la media aritmética, el rectángulo sombreado un error típico y la barra una desviación típica. Los números situados encima de las barras indican el tamaño de muestra para cada mes.

Las comparaciones entre las lagunas de Sta. Olalla y Dulce indicaron diferencias significativas entre las dos lagunas para las muestras de MAR 1991 ( $t=7.68$ ,  $gl=367$ ,  $p<0.0001$ ), mientras que en los demás meses para los cuales había muestras simultáneas de ambas lagunas (MAY-JUN 91 y ABR-MAY 92) no hubo diferencias significativas. No hubo correlación entre la condición física media y la densidad relativa o la estimación del tamaño mínimo de población para las lagunas muestreadas.

La condición física de hembras grávidas no varió significativamente entre los años de estudio. Tampoco se observaron diferencias entre meses de puesta (mayo x junio) o zonas (peridunar x Vera).

### *Emys orbicularis*

#### Estructura de tamaño y edad

En total se obtuvieron datos de 1099 *Emys orbicularis*, de los que el 71.2% fueron adultos, el 9.1% subadultos y el 19.7% juveniles (Fig. 24). La distribución de tamaños de *E. orbicularis* resultó unimodal con el pico alrededor de los 140 mm de LE, compuesto principalmente por adultos viejos. Las características biométricas de la población están resumidas en la Tabla 19.

La talla media de las hembras resultó más elevada que la de los machos (Fig. 26), pero la diferencia no fué significativa. En este caso el reducido tamaño de muestra de juveniles de la Vera tampoco permitió la comparación entre zonas. La talla media de los machos y hembras de la Vera fué más alta que en la zona peridunar ( $t_{(♂♂)}=5.87$ ,  $gl=521$ ,  $p<0.0001$ ;  $t_{(♀♀)}=4.37$ ,  $gl=329$ ,  $p<0.0001$ ), y la diferencia se mantuvo en la clase adulta ( $t_{(♂♂ \text{ adultos})}=4.84$ ,  $gl=495$ ,  $p<0.0001$ ;  $t_{(♀♀ \text{ adultas})}=5.02$ ,  $gl=261$ ,  $p<0.0001$ ), así como entre los adultos viejos ( $t_{(♂♂ \text{ ad viejos})}=4.34$ ,  $gl=324$ ,  $p<0.0001$ ;  $t_{(♀♀ \text{ ad viejas})}=4.60$ ,  $gl=213$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig. 25). En la Fig. 26 se puede apreciar el desplazamiento de los picos de distribución hacia las tallas más elevadas en la muestra de la Vera.

La reducción progresiva de la presencia de individuos jóvenes en las muestras anuales de *E. orbicularis* fué aún más drástica que la observada para *M.leprosa* (Fig. 27). La proporción de adultos viejos sufrió un incremento desde el 40% en 1991 a más del 70% en 1995. Analizando más detenidamente la fracción juvenil de la población, observamos que en 1991 ésta estaba compuesta por individuos con GMP de 0 a 4, pero que ya a partir de 1993 no se capturaron individuos de 0

y 1 anillos (Fig. 31). La fracción juvenil de 1994 y 1995 estuvo compuesta principalmente por individuos con GMP de 4 a 6.

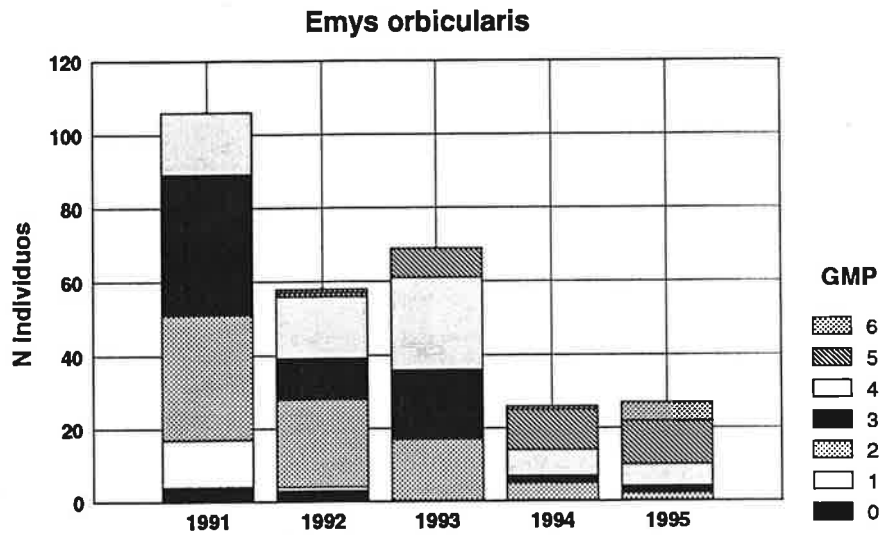


Figura 31. Variación de la composición de edades de la clase juvenil de *Emys orbicularis* de Doñana a lo largo de los años de muestreo. Para cada año se indica la frecuencia de individuos de cada clase de GMP (número de anillos de crecimiento).

### Razón de sexos

En *E. orbicularis* el sesgo hacia los machos fué mucho más acentuado que en *M. leprosa* y significativamente distinto de la paridad en marzo, abril y mayo (Fig. 28). La razón de sexos mensual fué bastante variable durante todo el periodo de estudio si bien solo en 1991 se registraron diferencias significativas entre los meses, y solo en mayo las razones de sexo variaron significativamente entre años (Tabla 21). Las hembras predominaron en todas las muestras únicamente en julio.

Tabla 21. Razones de sexo para *Emys orbicularis* por mes, año y zona. Los tamaños de muestra mensuales variaron de 22 a 234. Los valores señalados con asteriscos indican una desviación significativa de la proporción paritaria de sexos. Los meses indicados con asteriscos señalan diferencias significativas entre las razones de sexo obtenidas en distintos años (para mayo se indican diferencias significativas para la zona peridunar y no significativas para la Vera). Los años señalados por asteriscos indican diferencias significativas entre las razones de sexo obtenidas en las distintas muestras mensuales.

zona	año	MARZO	ABRIL	MAYO*/ns	JUNIO	JULIO	TOTAL
P E R I D U N A R	1991**	0.78**	0.70*	0.70*	0.55	0.38	0.67**
	1992		0.50	0.55			0.50
	1993		0.58	0.52	0.43	0.48	0.55
	1994			0.71*	0.75*		0.73**
	1995			0.70**	0.64		0.69**
	<b>TOTAL</b>		<b>0.78**</b>	<b>0.58</b>	<b>0.66**</b>	<b>0.60</b>	<b>0.57</b>
V E R A	1991						
	1992			0.60			0.60
	1993		0.64			0.50	0.55
	1994			0.57	0.57		0.57
	1995			0.58	0.57		0.57
	<b>TOTAL</b>		<b>0.64</b>	<b>0.58</b>	<b>0.57</b>	<b>0.50</b>	<b>0.57</b>

La razón de sexos total por año difirió significativamente de la paridad en 1991, 1994 y 1995, y en todos los años favoreció a los machos (Fig. 29). Por zonas la razón de sexos también favoreció a los machos (Tabla 21), si bien no significativamente en la Vera, probablemente como consecuencia del menor tamaño de muestra. No hubo diferencias significativas entre las dos zonas.

La razón de sexos para la muestra total fué de 0.61, y fué significativamente distinta de la paridad ( $G^2=41.0$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.0001$ ,  $N=889$ ). La razón de sexos favoreció a los machos en todas las clases de anillos de crecimiento (Tabla 20A).

### Condición física

En general no se observaron diferencias significativas entre la media del índice de condición física entre clases de edad, tampoco entre los sexos, por lo que consideramos todos los datos conjuntamente en los análisis posteriores. Las comparaciones entre la condición física de las muestras disponibles para un mismo mes (MAY 92, JUL 93, MAY 94, JUN 94, MAY 95) para la zona peridunar y la Vera no revelaron diferencias significativas entre zonas, por lo que se han analizado conjuntamente los datos de las dos zonas. La condición física general varió significativamente entre los meses a lo largo de la primavera ( $F_{(4,1348)}=33.35$ ,  $p<0.0001$ ), sufriendo incrementos paulatinos de marzo a julio (Fig. 30). En el caso de *E. orbicularis* la variedad de sitios de donde provenían las muestras mensuales fué más alta que para *M. leprosa*, exceptuando marzo, cuya muestra también proviene mayoritariamente de capturas en Sta. Olalla y la Dulce en 1991. Para *E. orbicularis* también se observaron variaciones significativas entre los distintos años para aquellos meses para los cuales se disponía de muestras para más de dos años (ABRIL<sub>(91-93)</sub>:  $F_{(2,581)}=4.43$ ,  $p=0.0123$ ; MAYO<sub>(91-95)</sub>:  $F_{(4,364)}=3.67$ ,  $p=0.0006$ ; JUNIO<sub>(91+93-95)</sub>:  $F_{(3,183)}=4.71$ ,  $p=0.0034$ ), pero no hubo diferencias significativas entre las muestras de 1991 y 1993 disponibles para julio. De modo general, a pesar de las variaciones registradas para un mismo mes, los índices tienden a aumentar progresivamente a lo largo de la primavera.

No hubo diferencias entre la condición física de los individuos capturados en Sta. Olalla y la Dulce (comparaciones de muestras de MAR 91 y ABR 92). También comparamos la condición física de individuos en dos años (ABR 93 y MAY 94) para la laguna Dulce, un zacallón en la zona peridunar cercana a la Vera (Los Hermanillos), una pequeña laguna cercana a la Dulce (Sanguijuela) y un zacallón situado en la parte alta de la zona peridunar (zac. Taraje), donde los cuerpos de agua

naturales se encontraban secos. Suponíamos que la condición física de los individuos que habitaban en zacallones, principalmente el del Taraje, tendría que ser más baja que la de los habitantes de la Dulce, más grande y presumiblemente más rica en recursos tróficos. Sin embargo, si bien la condición física de los individuos del zacallón del Taraje fué más baja en los dos años, no hubo diferencias significativas entre las 4 localidades. Tampoco hubo correlación entre la condición física media y la densidad relativa o el tamaño mínimo de población de las lagunas muestreadas.

La condición física de las hembras grávidas no varió a lo largo de los años. Tampoco se registraron diferencias significativas entre meses (mayo x junio) y zonas (peridunar x Vera).

## DISCUSION

### Estructura de tamaño y edad

*Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana se caracterizan por una distribución de tamaños marcadamente sesgada hacia las tallas superiores y, por tanto, hacia las clases de edad adultas. La distribución bimodal de las clases de tamaño en *M. leprosa* se debe a la notable diferencia que parece existir entre las tallas mínimas de madurez sexual en machos y hembras (90 y 140 mm de LE, respectivamente), lo que da origen a una ralentización del crecimiento de aquellos anterior a la que se produce en las hembras. En *E. orbicularis* la transición a la madurez sexual en machos y hembras parece ocurrir en clases de tamaño más próximas (a partir de los 120 y 130 mm de LE, respectivamente), por tanto la reducción de las tasas de crecimiento probablemente también se produce alrededor de tallas similares para ambos sexos, dando origen a la distribución unimodal de tallas adultas en esta especie. Hay que considerar asimismo los efectos de la acumulación de individuos en las clases de tamaño más altas como una consecuencia de la ralentización del crecimiento una vez alcanzada la madurez sexual. Se notan los efectos del crecimiento indefinido en *M. leprosa*, produciendo una caída más suave de la curva hacia las tallas extremas que en *E. orbicularis*, que, como hemos visto, deja de crecer casi totalmente después de alcanzado el tamaño adulto.

Los efectos discutidos anteriormente se acentúan aún más en función de la escasez de juveniles que se observó a lo largo del periodo de estudio. En general, los juveniles de quelonios son característicamente difíciles de encontrar (Wilbur y Morin, 1988). El resultado del método de

trampeo utilizado en este estudio puede estar influenciado por una serie de factores, tales como, por ejemplo, la temperatura del agua, la disponibilidad de alimento o el ciclo de actividad de los galápagos (Dunham et al., 1988), y el empleo de nasas cebadas puede producir muestras sesgadas en cuanto a sexo y/o edad (Ream y Ream, 1966; Wade y Gifford, 1965). Por otro lado los juveniles tienden a ocupar las partes significativamente más someras y con más vegetación de los cuerpos de agua (Congdon et al., 1992; Pappas y Brecke, 1992), de modo que la profundidad estándar en la cual se coloca la boca de las nasas podría situarse fuera de la zona preferente de actividad de los individuos más pequeños.

Sin embargo, aparte de la posibilidad de un sesgo muestral debido al tipo de trampa empleado, la reducción del porcentaje de individuos juveniles, subadultos y adultos jóvenes observada a lo largo de los años de estudio evidencia una disminución de la tasa de incorporación y/o aumento de la tasa de mortalidad juvenil. Este efecto es más extremo en *E. orbicularis*, cuya clase juvenil a partir de 1993 está representada solo por individuos de 2 ó más anillos que mantuvieron tallas reducidas en virtud del crecimiento más escaso registrado durante los años de sequía. Para *M. leprosa* se siguen registrando individuos de 1 anillo hasta 1995 (Fig. 31). La disminución del aporte de juveniles es esperable en años secos, como los que han caracterizado el período de estudio, en los cuales por un lado escasean los recursos tróficos y por otro las crías recién nacidas ven reducidas las probabilidades de encontrar cuerpos de agua inundados.

La presencia relativamente más escasa de juveniles de *E. orbicularis* en las muestras probablemente está relacionada con la menor frecuencia reproductiva registrada para esta especie, como veremos en el siguiente capítulo.

*Mauremys leprosa* tiende a un marcado dimorfismo sexual en el tamaño corporal, característico del género *Mauremys* en toda su área de distribución circunmediterránea (Busack y Ernst, 1980). Mientras *M. leprosa* en el norte de Africa tiende a tallas algo más reducidas (Combescot, 1955a; Meek, 1987) que en la península Ibérica (da Silva, 1995; este estudio), *Mauremys caspica* en Israel tiende a tamaños más elevados y a un dimorfismo menos marcado (Sidis y Gasith, 1988). En la población de Doñana encontramos evidencias de una tasa de supervivencia menor entre los machos más viejos que entre las hembras de misma edad (ver Cap. 6). Esto podría ser una causa del dimorfismo observado entre los adultos de más tamaño (ver Fig. 26). Considerando que en esta población el crecimiento es indefinido, los machos alcanzarían tallas medias más bajas, debido a una longevidad media más reducida. Sería interesante comprobar esta hipótesis en otras poblaciones de



*Mauremys* en las cuales se observó igualmente un dimorfismo del tamaño entre los sexos.

*Emys orbicularis* en Doñana también presenta tallas adultas intermedias dentro del rango total de la especie. Esta es, sin embargo, hasta el momento, la única población de la especie en que se ha descrito la ausencia de dimorfismo sexual de tamaño. En general las poblaciones que ocupan el área circunmediterránea de Francia a Turquía y hasta el sur del mar Caspio, pertenecientes a las subespecies *E.o. galloitalica* y *E.o. hellenica* (*sensu* Fritz, 1992, 1995) presentan tallas más reducidas y un dimorfismo sexual del tamaño más o menos marcado (Fritz, 1995; Fritz et al., 1995; Mazzotti, 1995; Zuffi y Gariboldi, 1995), mientras que las poblaciones de la subespecie nominal *E.o. orbicularis* (*sensu* Fritz, 1992), con una distribución más septentrional, presentan tallas más elevadas y un marcado dimorfismo sexual, que se acentúa hacia el este y norte del área de distribución (Fritz, 1992, 1995).

De modo general, las diferencias de tamaño observadas dentro de la especie se sobreponen con los grupos subespecíficos propuestos a partir de análisis morfológicos (Fritz, 1995) y genéticos (Lenk et al., 1996) lo que sugiere que las diferencias observadas son, en gran parte, determinadas genéticamente, y no ambientalmente, como observó Moll (1973) para *Pseudemys scripta*. Sin embargo, cabe también la posibilidad de que, en el caso de que el sesgo hacia los machos en la razón de sexos de *E. orbicularis* sea real, el mayor tamaño relativo de los machos en Doñana (cuando se compara con otras poblaciones de la especie) sea debido a un efecto de selección de mayores tallas, como consecuencia de la mayor competencia entre los machos por un menor número de hembras (Edmonds y Brooks, 1996).

En el tamaño corporal se detectaron también diferencias a nivel local, entre las zonas peridunar y la Vera. El tamaño mayor observado en *M. leprosa* en la Vera se explica por la menor presencia de individuos subadultos y adultos jóvenes en este área (Fig. 26). Ésto se debe a que los muestreos en esta zona se hicieron a partir de 1992, y principalmente en 1993, 1994 y 1995, cuando la presencia de individuos jóvenes en las muestras fué más escasa.

Sin embargo, *E. orbicularis* presenta sistemáticamente tallas adultas más elevadas en la Vera. La variación de tamaño entre poblaciones locales ha sido estudiada para varias especies de galápagos (p.ej. Congdon y Gibbons, 1983; Mitchell y Pague, 1990; Rowe, 1994), y parece reflejar un cierto grado de plasticidad fenotípica a la hora de adaptarse a condiciones ecológicas locales (Rowe, 1994). La diferencia observada entre las poblaciones de *E. orbicularis* de la Vera y de la zona peridunar,

que distan entre sí aproximadamente 2 km, se pueden deber al carácter más regular del patrón de inundación de los cuerpos de agua de la Vera (que normalmente se inundan todos los años y permanecen inundados por más tiempo que en las demás zonas). La disponibilidad más regular de agua en la Vera debe afectar positivamente a las tasas de crecimiento, al ser relativamente más alto el número de épocas de actividad favorables que experimentan los habitantes de esta zona. *E. orbicularis* se vería particularmente favorecida por este hecho, ya que su periodo de crecimiento es más limitado que el de *M. leprosa*, que, siendo de crecimiento indefinido, puede compensar épocas desfavorables para el crecimiento juvenil con épocas favorables posteriores, durante la fase adulta.

### **Razón de sexos**

En las dos especies la razón de sexos varía entre las distintas clases de anillos de crecimiento. Mientras que en las dos especies se observó un sesgo hacia los machos en las primeras clases en las que se diferencia fiablemente entre los sexos, en *E. orbicularis* este sesgo se mantiene entre los adultos de más edad, mientras que en *M. leprosa* el sesgo se invierte hacia las hembras entre las clases superiores. Esto explica la razón de sexos generalmente sesgada hacia las hembras obtenida en la Vera, donde se capturaron menos individuos jóvenes que en la zona peridunar, y donde los trampeos se concentraron al final de la primavera, cuando las hembras están más activas, como veremos más adelante. Nótese, por tanto, que en *M. leprosa* la razón de sexos paritaria para la muestra global resulta de los sesgos opuestos en las distintas clases de edad, y no de una proporción equilibrada entre los sexos en todas las clases. De hecho, entre los adultos se observa una predominancia importante de las hembras.

Las razones para una razón de sexos desequilibrada pueden ser: (1) sesgo muestral; (2) diferentes edades de madurez sexual; (3) sesgo en la razón primaria de sexos, esto es, la razón de sexos que se establece a nivel embrionario (Girondot et al., 1994); (4) mortalidad diferencial entre los sexos; (5) diferentes tasas de inmigración y/o emigración entre los sexos (Gibbons, 1989; Servan et al., 1989).

El sesgo muestral se puede producir si el método de trampeo utilizado favorece sistemáticamente la captura de un determinado sexo. En nuestro caso, el sesgo varió hacia uno u otro sexo en distintas ocasiones de captura (Tablas 20 y 21) siendo los machos generalmente más abundantes al principio de la primavera, mientras que las hembras tienden a serlo al final de ésta, especialmente en el caso

de *M.leprosa*. Ésto indica, más que una preferencia de uno de los sexos por las trampas que empleamos, que existen diferencias en el patrón de actividad de machos y hembras. Un desplazamiento de los picos de actividad de los sexos ha sido descrito para otras especies de quelonios (Morreale et al., 1984; Brown y Brooks, 1993; Díaz-Paniagua et al., 1995), y en todos los casos se relacionaba con diferencias sexuales en el ciclo reproductor: mientras la mayor actividad de los machos coincide con la época de mayor descarga de esperma de los testículos hacia los epidídimos, las hembras están más activas durante la época de puesta. En *M. leprosa* el ciclo de desarrollo gonadal de machos y hembras sigue este patrón (Combescot, 1955b; Lofts y Boswell, 1961; ver apartado sobre madurez sexual), lo que justifica las diferencias estacionales observadas.

Sin embargo, Rollinat (1934) relata que los machos de *E. orbicularis* mantenidos en condiciones de semi-libertad realizaban intentos de cortejo durante todo el período de actividad, observando asimismo, mediante disecciones, que los testículos de los machos se mantienen activos durante todo el año. Un período de celo más continuado en *E. orbicularis*, en contraste con el ciclo gonadal de carácter más estacional de *M. leprosa*, podría ser una de las razones del predominio de machos de *E. orbicularis* que se observa aún en junio, mientras que para *M. leprosa* la razón de sexos en este mes favorece a las hembras. Por otro lado, como veremos en el siguiente capítulo, la frecuencia reproductiva de las hembras de *E. orbicularis* fué mucho más baja que la de *M. leprosa*, lo que puede haber llevado a niveles de actividad más bajos a las hembras de *E. orbicularis*, reflejándose también en la razón de sexos.

Lebboroni y Chelazzi (1991) no encontraron diferencias en los patrones de actividad de *E. orbicularis* en Italia, pero la diferencia podría ser de naturaleza metodológica: mientras que en nuestro caso la mayor o menor actividad se considera en función de la movilidad de los individuos, aquellos autores consideraron actividad en función de tasas de avistamiento de individuos.

El predominio de los machos en las primeras clases de anillos de crecimiento, observado en las dos especies, puede deberse a que estos grupos están compuestos por machos que probablemente ya alcanzaron la madurez sexual, y por hembras que aún no se reproducen, como hemos visto anteriormente. En este caso los machos pueden presentar también distintos patrones de comportamiento y actividad, y, por tanto, de capturabilidad, en función de su participación en actividades reproductoras. Nótese que, en ambas especies, se observa una disminución del sesgo hacia los machos alrededor de la clase de 6 anillos, que corresponde a tallas en que las hembras alcanzan la madurez sexual (ver Tablas 14 y 15).

En Doñana la madurez sexual parece ocurrir antes en los machos que en las hembras en ambas especies, lo que podría originar sesgos en la razón de sexos, si se considera solo la fracción adulta de la población (Lovich y Gibbons, 1990). Sin embargo en este estudio consideramos a las hembras subadultas en los cálculos de la razón de sexos, lo que elimina el problema de la talla/edad diferencial de madurez.

La razón primaria de sexos equivale a la razón de sexos producida en el momento de la fecundación en organismos con determinación genotípica del sexo, y a la razón de sexos fenotípica producida durante el período termosensible de la incubación en organismos en que la determinación del sexo está influenciada por la temperatura de incubación (Girondot et al. 1994), como ocurre en muchas especies de reptiles (Bull, 1980; Pieau, 1985; Janzen y Paukstis, 1991). Esto ha hecho suponer que las temperaturas de incubación en ambientes naturales podrían favorecer la diferenciación de un determinado sexo (Tinkle, 1958; Moll y Legler, 1971; Vogt, 1980).

Mientras para *M. leprosa* no se han descrito los mecanismos de determinación del sexo, éstos han sido estudiados en detalle en *E. orbicularis*, en cuyo caso la determinación del sexo depende de la temperatura de incubación (Pieau, 1974), existiendo también un mecanismo de determinación genética del sexo, que se expresa dentro de un estrecho margen de  $\pm 1.5^{\circ}\text{C}$  alrededor de una temperatura determinada de incubación, dentro del cual resulta una proporción paritaria de sexos (Zaborski et al., 1988). En una población de *E. orbicularis* en Brenne (centro-oeste de Francia) la incubación de huevos en nidos naturales produjo machos y hembras en todos los casos (Pieau, 1982). Para la misma población se ha estimado una razón de sexos acentuadamente sesgada hacia las hembras (0.33), mientras que la razón primaria de sexos era paritaria (0.49) y el sexo fenotípico era idéntico al sexo genotípico en 91% de los individuos (Girondot et al., 1994). Estos resultados sugieren que en *E. orbicularis* de Brenne las fluctuaciones de temperatura alrededor del umbral térmico sin influencia en la determinación del sexo durante el período termosensible, en condiciones naturales de incubación, posibilitan la determinación genética del sexo en la mayoría de los individuos. Aunque en Doñana las condiciones de incubación fueran suficientemente distintas como para producir una razón de sexos fenotípica generalmente distinta de la genotípica, sería de esperar que la temperatura de incubación, que ocurre durante la misma época que en Francia (Rollinat, 1934; Pieau, 1982; Servan, 1988; este estudio), fluctúe más frecuentemente por encima de dicho umbral, que se centra sobre  $28.5^{\circ}\text{C}$  en esta especie (Pieau, 1976), lo que favorecería la diferenciación de hembras. Un sesgo en la razón primaria de sexos, por tanto, difícilmente explicaría la mayor proporción de machos observada en *E. orbicularis* y, posiblemente, en las primeras clases de edad

de *M. leprosa* en Doñana.

El sesgo hacia las hembras, observado en la población adulta de *E. orbicularis* de Brenne (Servan et al., 1989; Girondot et al., 1994), ha sido explicado como un resultado de mortalidad diferencial entre los sexos (Girondot et al., 1994), que es, posiblemente, el factor más importante en la determinación de la razón de sexos poblacional en especies longevas (Girondot y Pieau, 1993). Por tanto, los sesgos observados en la razón de sexos general de *E. orbicularis* y, particularmente, en la de los adultos de *M. leprosa* podrían ser el resultado de una tasa de mortalidad más acentuada en las hembras, en un caso, y de los machos en el otro. En el capítulo 6 veremos que esta hipótesis no se confirma en el primer caso, pero sí en el segundo.

La última posible causa de un sesgo en la razón de sexos es una tasa diferencial de migración entre los sexos. Nuestro área de estudio (Fig. 4) está limitada por las dunas móviles al sur y las naves al oeste, que, por la ausencia de cuerpos de agua, probablemente actúan como barreras permanentes de dispersión. Además, la marisma al este, y la zona más alta de monte al norte también están secas durante gran parte del año, de modo que tampoco es de esperar que muchos individuos se dispersen por estas zonas, ni tampoco tenemos razones para suponer que haya una mayor emigración o inmigración de hembras que de machos que justifique el sesgo observado en *E. orbicularis* (ver Cap. 6).

Lo que sí cabe esperar es que en años de sequía una parte cada vez más importante de la población se mantenga inactiva fuera de los cuerpos de agua por periodos prolongados. En este caso los individuos estarían presentes en el área de estudio, pero no habrían sido accesibles al método de muestreo. En el caso de que las hembras de *E. orbicularis* tuvieran una tendencia más acentuada a mantenerse inactivas, el resultado sería un sesgo hacia los machos en la población activa en los cuerpos de agua. El sesgo significativamente más alto hacia los machos en 1994 y 1995, cuando los trampeos se concentraron en épocas de actividad más alta de las hembras, frente a la razón de sexos paritaria observada en 1992 y 1993, sugiere igualmente que las hembras podrían haberse mantenido más inactivas conforme avanzaba el período de sequía.

### **Condición física**

Aparte de la condición física de *M. leprosa* en Sta. Olalla en marzo de 1991, se observó que la

condición física es generalmente más baja al principio de la primavera y va mejorando a lo largo de la estación, si bien el patrón es bastante más consistente en *E. orbicularis* que en *M. leprosa*. En varias especies de clima templado se ha observado un desfase entre el principio de la actividad primaveral y el principio de la ingestión de alimentos (Rollinat, 1934; Cagle, 1946; Ernst, 1972). Las temperaturas mínimas a las que se ha observado que los galápagos se alimentan en la naturaleza oscilan entre los 14 y los 19°C (Ernst, 1971, 1972; Shealy, 1976; Bury, 1979; Ernst, 1982, 1986). Estos valores no se conocen para *M. leprosa*, pero *Mauremys caspica* en Israel y *E. orbicularis* en Alemania se alimentan a partir de los 13°C (Sidis y Gasith, 1985; Hilger, 1990). La temperatura media del agua registrada en varias lagunas de Doñana durante marzo estuvo por encima de los 15°C, por tanto es probable que los individuos de ambas especies ya se alimentaran entonces. Sin embargo, la tasa de ingestión y metabolización del alimento en galápagos depende de la temperatura (Parmenter, 1980), de modo que es de esperar que ambos parámetros, y con ellos la condición física, aumenten con el aumento de la temperatura del agua a lo largo de la primavera. Combescot (1955b) observa que *M. leprosa* en Argelia se alimenta desde marzo, pero que la cantidad de alimento ingerido aumenta significativamente a partir de mayo. De la misma forma Lebboroni y Chelazzi (1991) y Rollinat (1934) observan un aumento considerable de la tasa de alimentación de *E. orbicularis* a partir de mayo.

Dentro de este cuadro destaca la alta condición física de *M. leprosa* en Sta.Olalla en marzo de 1991. En ningún otro muestreo, ni siquiera en esta misma laguna en los demás meses de la primavera del 91, obtuvimos índices parecidos. Hay por lo menos dos explicaciones posibles para este fenómeno, las cuales no son exclusivas.

(1) Los individuos de *M. leprosa* capturados en Sta.Olalla en MAR 91 presentaban altas concentraciones de algas filamentosas sobre el caparazón. Casi un 50% de la muestra tenía el plastron completamente tapizado por una espesa capa de algas, mientras que un 20% presentaba grados de cobertura del plastron entre 50 y 90%. Las algas retienen agua, lo que posiblemente se hizo notar en el peso de estos individuos. En la siguiente captura realizada en Sta.Olalla en MAY 91 muchos individuos habían sufrido ecdisis de las escamas del plastron y el grado de cobertura por algas ya era mucho menor. El fenómeno tampoco se repitió de modo tan fuerte en otros años. Por el contrario, solo un 16% de los individuos capturados en la contigua laguna Dulce en MAR 91 presentaron un 100% de adhesión de algas al plastron, y un 19% tenían entre 50 y 90% de algas, lo que podría explicar la condición física significativamente más alta de *M. leprosa* en Sta.Olalla que en la Dulce en este mes, pero no en otros meses. Curiosamente, ninguno de los individuos de *E.*

*orbicularis* capturados en Sta. Olalla en MAR 91 estaba infestado por algas, lo que puede indicar que *E. orbicularis* es menos propensa al ataque por estas algas o que, por otro lado, los individuos de esta especie no suelen quedarse por períodos prolongados en Sta. Olalla.

(2) Es posible que en Sta. Olalla hubiera una disponibilidad excepcional de recursos tróficos al principio de la primavera de 1991. Al tratarse de una laguna permanente durante la mayoría de los ciclos, probablemente permite la existencia de mayor cantidad de recursos tróficos, que se encuentran disponibles a lo largo de todo el año, mientras que en las lagunas temporales, la comunidad limnológica tiene que reestructurarse a cada nuevo ciclo de inundación. Nuestras observaciones indican que los galápagos en Doñana siguen una estrategia oportunista de aprovechamiento de determinados recursos que aumentan de modo rápido y efímero. Por ejemplo, en julio de 1993 se produjo la reproducción explosiva de un pequeño gasterópodo en Sta. Olalla y la Dulce, y en julio de 1994 una mortandad masiva de carpas en Sta. Olalla, siendo en ambas ocasiones estas presas consumidas en larga escala por los galápagos, lo que ciertamente habrá contribuido al aumento de la condición física de las muestras de estos meses. En otras ocasiones hemos registrado también la presencia de un gran número de larvas de anfibio (*Pelobates cultripes*) y de juveniles de cangrejo americano en distintas lagunas. Estas observaciones sugieren que la condición física de los galápagos en Doñana, además de depender directamente de las fluctuaciones del nivel de agua, también varía en función de eventos temporales, como estos aumentos repentinos en la oferta de alimento en algunas lagunas. Sucesos de este tipo podrían explicar, por ejemplo, los índices más altos de condición física al final de las primaveras de 1994 y 1995, así como los de Sta. Olalla en marzo de 1991.

De modo general no se observaron diferencias significativas entre la condición física de distintas zonas. Esto se puede deber, al menos en parte, a que la mayor disponibilidad de recursos que pueda existir en la Vera se vea contrarrestada por las mayores densidades de galápagos que se observan en esta zona. De la misma forma la falta de correlación entre los índices de abundancia relativa y de condición física para todas las lagunas analizadas sugiere que la densidad en cada cuerpo de agua está por debajo de la máxima para los recursos de que dispone la laguna, o bien, que la densidad se ajusta a los recursos disponibles. Por otro lado es posible que el índice empleado no haya sido suficientemente sensible como para detectar diferencias más sutiles.

Esperábamos, por ejemplo, que la condición física de los galápagos en el zacallón del Taraje fuera bastante más baja que la de las demás lagunas, considerando que en aquel momento era el único

cuerpo inundado en la zona peridunar al oeste de la laguna del Taraje (Fig. 4) y que actuaba como un refugio para muchos galápagos de las lagunas cercanas, que estaban secas. En este zacallón no hemos detectado la presencia de especies-presa, mientras que en el zacallón de los Hermanillos, a su vez el único cuerpo de agua inundado entre las Pajas y la Vera (Fig. 4), y donde también se refugiaban muchos individuos, hemos capturado un gran número de cangrejos rojos, que eran sistemáticamente consumidos por los galápagos dentro de las nasas. En la laguna de la Sanguijuela la densidad relativa de *E. orbicularis* fué aún más baja que en los dos zacallones anteriores, lo que puede ser debido a su localización cercana a la laguna Dulce (Fig. 4), que es probablemente preferida por los galápagos por su mayor extensión, duración y, presumiblemente, presencia de recursos tróficos.





## 5. REPRODUCCION

### INTRODUCCION

Una premisa clásica en biología reproductiva es que la cantidad de energía disponible para la producción de descendientes es limitada, dando origen a una relación inversa entre el número y el tamaño de las crías producidas (Williams, 1966; Stearns, 1976). En quelonios este axioma se refleja en una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y de los huevos, tanto entre especies (Elgar y Heaphy, 1989), como entre poblaciones de la misma especie (Iverson, 1991; Iverson y Smith, 1993).

Además, en quelonios la presencia de un caparazón rígido define un espacio interno limitado para el desarrollo de huevos, lo que determina una correlación positiva entre el tamaño de la hembra y el número de huevos producidos por puesta (p.ej. Congdon y Tinkle, 1982; Congdon y Gibbons, 1983; Congdon et al., 1983a, Schwarzkopf y Brooks, 1986, Brooks et al., 1992; Rowe, 1994).

Por otro lado, en organismos que no realizan cuidados parentales, como es el caso de los quelonios, donde la calidad de la cría está positivamente correlacionada con el tamaño del huevo (Lack, 1954), la selección natural opera en el sentido de favorecer un equilibrio entre el número máximo de huevos y el tamaño mínimo de descendientes viables (Smith y Fretwell, 1974). Según este mismo razonamiento se espera que, para una misma especie, la variación en el potencial reproductor ocurra principalmente en cuanto al número de huevos, mientras que el tamaño del huevo se mantiene más o menos constante alrededor de un tamaño óptimo.

Finalmente, en organismos muy longevos e iteróparos como son los quelonios, la teoría de estrategia vital (*life history strategy*) predice una baja frecuencia de hembras reproductoras, es decir, la reproducción no es necesariamente anual (Williams, 1966). Asimismo se prevé la reducción de la frecuencia de hembras reproductoras en ambientes con baja calidad en recursos (Bull y Shine, 1979).

En este capítulo se analiza el potencial reproductor de las hembras de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* durante los años de estudio. En un estudio anterior se apreció que no existía correlación

entre el tamaño de la puesta (número de huevos) y el tamaño de las hembras (LE) de *M. leprosa* en Doñana (Andreu y Villamor, 1989), mientras que en una población de Extremadura se encontró una correlación positiva y significativa entre las dos variables (da Silva, 1995). No encontramos información sobre este tema para *E. orbicularis*.

En el marco de las generalizaciones expuestas anteriormente, nos planteamos los siguientes objetivos: (1) estimar la frecuencia reproductora de las hembras de cada especie, esto es, qué porcentaje mínimo de las hembras adultas se reproduce a cada año; (2) comprobar la existencia de una limitación del tamaño corporal de la hembra sobre el tamaño de la puesta y/o del huevo; y (3) evaluar el efecto de las condiciones ambientales adversas registradas durante el periodo de estudio sobre el potencial reproductor de las hembras de galápagos.

## **MATERIAL Y METODOS**

Se examinaron hembras adultas y con tallas cercanas a la adulta (ver apartado sobre madurez sexual) mediante palpado inguinal (Andreu y Villamor, 1989), con el objetivo de detectar la presencia de huevos oviductales calcificados. Este fue el único método empleado en 1991, a excepción de 20 hembras, radiografiadas en instalaciones fuera de la Reserva Biológica de Doñana.

A partir de 1992, a raíz de la instalación de un equipo de radiografía en el laboratorio de la Reserva Biológica, se procedió también al examen radiográfico de las hembras, para detección de huevos calcificados (Gibbons y Greene, 1979), además del palpado inguinal. La radiografía de las hembras es un método frecuentemente empleado en estudios de reproducción de quelonios (p.ej. Gibbons, 1982; Congdon et al., 1983b; Congdon et al., 1987; Andreu y Villamor, 1989; Frazer et al., 1991; Rowe, 1994; Díaz-Paniagua et al., 1996). Para examinar los posibles efectos negativos de la radiación X sobre el éxito reproductor de las hembras radiografiadas, Gibbons y Greene (1979) compararon el éxito de eclosión y el porcentaje de anomalías físicas en crías de hembras radiografiadas y no radiografiadas, no encontrando diferencias significativas entre los dos grupos.

Para el presente estudio las radiografías se realizaron con un equipo convencional de uso veterinario con distancia focal fija de 1 m. Los parámetros de irradiación que dieron los mejores resultados en la identificación de huevos (incluso aquellos que se encontraban al principio del proceso de calcificación, como se ha podido comprobar mediante disecciones de material de colección - ver más

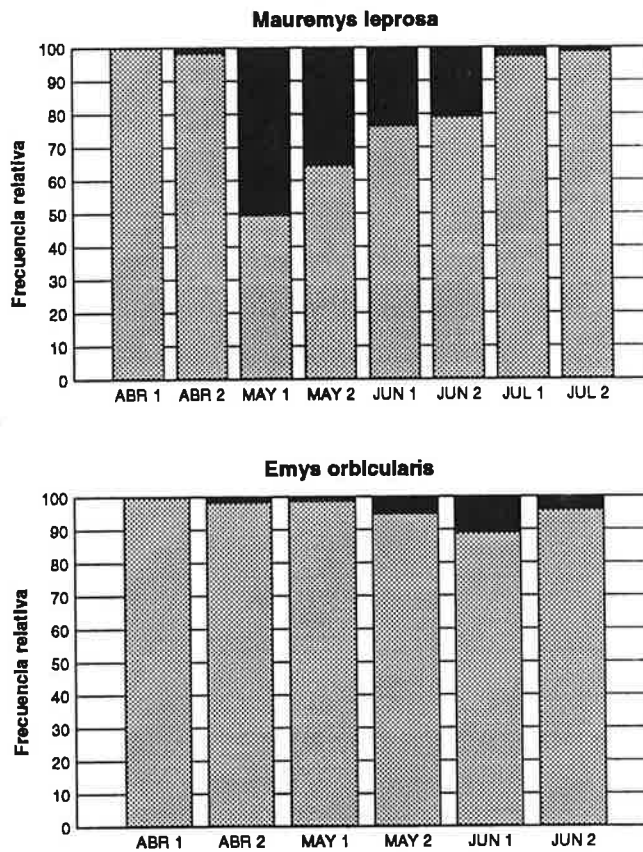
adelante) fueron 65 mA - 75 kW - 0.5 s.

A partir de los datos de los exámenes por palpado inguinal y por radiografía hemos podido estimar la frecuencia mínima de hembras reproductoras (el número mínimo de hembras que se reproduce en un año), y, solo para las radiografías, el tamaño de puesta (el número de huevos oviductales calcificados) y el tamaño de los huevos de las hembras examinadas.

Para los análisis de la frecuencia de hembras reproductoras se consideraron todas las hembras de *Mauremys leprosa* con  $LE \geq 140$  mm y de *Emys orbicularis* con  $LE \geq 130$  mm (ver apartado sobre madurez sexual). En 1991 se examinaron hembras de enero a julio, en septiembre y diciembre. En los años siguientes (1992-95) el examen radiográfico se limitó a abril-julio.

Andreu y Villamor (1989) encontraron que en el 10% de los casos positivos en radiografías no se habían detectado los huevos por palpado inguinal. Como para 1991 disponíamos sólo de exámenes por palpado inguinal, hemos procedido al análisis de los casos en que utilizamos los dos métodos simultáneamente (la mayoría de las hembras adultas examinadas de 1992 a 1995), para establecer la eficiencia relativa de los dos métodos en nuestros datos. Es decir, nos interesaba estimar cuántas de las hembras con resultado negativo por palpado inguinal en 1991 pudieran haber presentado huevos en un examen radiográfico. En general, los resultados de ambas técnicas coincidieron en un 74.3% de los casos, una frecuencia más baja que los 90.4% obtenidos por Andreu y Villamor (1989). La Fig. 32 presenta la frecuencia relativa de hembras con palpado negativo que presentaron huevos en radiografía para cada quincena de abril a julio (considerando conjuntamente los datos de todos los años). Dentro de la época de puesta, que, como veremos más adelante, ocurre principalmente en mayo y junio, se observa que la proporción de hembras con palpado negativo y radiografías positivas varía con el tiempo, siendo más alta al principio de la época de puesta, cuando el número de puestas en estadios muy tempranos de calcificación (con lo que los huevos son aún muy blandos como para ser reconocidos por palpación) probablemente es más alto. En base a estos resultados hemos corregido el número de palpados negativos para cada quincena en 1991 según la proporción de éstos que resultó ser positiva en las radiografías de cada quincena correspondiente en años posteriores. Los factores de corrección para ambas especies se recogen en la Tabla 24. Nótese que los factores son mucho más bajos para *E. orbicularis*, lo que se debe a la frecuencia más baja de hembras reproductoras detectada para esta especie.

El tamaño de puesta, así como las medidas de los huevos se registraron sobre las radiografías.



**Figura 32.** Tamaño de muestra de hembras de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* con palpado negativo para cada quincena de abril a julio y frecuencia relativa de hembras que presentaron huevos en exámen radiográfico (trama oscura). Se consideraron conjuntamente los datos de 1992 a 1995.

Puesto que la disposición de los huevos en el volumen del cuerpo materno es muy variable solo hemos medido el menor diámetro de cada huevo, al cual nos referimos como la anchura del huevo (AH). Hemos tomado asimismo una medida de referencia de la anchura pélvica de cada hembra, mediante la distancia entre los bordes postero-laterales del espacio de inserción muscular formado entre el pubis y el isquio, que aparece nítidamente en todas las radiografías. A esta medida nos referimos como anchura pélvica (AP).

**Tabla 24. Factores de corrección para resultados negativos del exámen por palpado inguinal para detección de huevos oviductales calcificados en hembras de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana. Los factores han sido obtenidos a partir de la comparación de individuos examinados por palpado inguinal y radiografía entre 1992 y 1995, y fueron empleados para hacer comparable la muestra de 1991, examinada solo por palpado inguinal.**

Quincena	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>
ABR 2	1.7%	1.6%
MAY 1	50.6%	1.4%
MAY 2	35.3%	5.1%
JUN 1	23.7%	10.9%
JUN 2	20.8%	4.0%
JUL 1	2.7%	-
JUL2	1.4%	-

En virtud de que la imagen de los huevos aparece ligeramente incrementada en las radiografías con relación a sus dimensiones reales (Graham y Petokas, 1989), hemos procedido a la comparación de las radiografías de 5 hembras grávidas de *Mauremys leprosa* y 2 de *Emys orbicularis* procedentes de la colección zoológica de la Estación Biológica de Doñana con las medidas reales de los huevos (N=25 y 9, respectivamente). Las medidas tomadas de las radiografías presentaron un incremento medio del 2.7% en relación a las medidas reales. Por tanto se consideró este valor para la corrección de todas las medidas hechas sobre radiografía. El valor corregido de AH (=AH') es el que se empleó en los análisis de la relación del tamaño del huevo con el tamaño de la madre. Se ha analizado asimismo la relación entre la anchura (AH) y la longitud (LH) de los huevos de los 7 individuos preservados en colección a los que nos referimos con anterioridad.

Para fines de comparación del tamaño de huevo entre las dos especies hemos calculado el volumen de los huevos medidos a los ejemplares de colección a partir de su anchura y longitud, según la siguiente fórmula (tomada de Wilbur et al., 1988):

$$V = 1.333 \times \pi \times LH \times AH^2$$

En todos los análisis referentes al tamaño de los huevos se emplearon las medias por puesta. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante tests paramétricos. Se han hecho comparaciones por quincenas a las que nos referimos como MAY1, MAY2, JUN1, JUN2, etc. No siempre dispusimos de datos completos para todos los años y/o quincenas (Tabla 25), por lo que los grados de libertad varían, dependiendo del test. El tamaño de puesta y del huevo se comparó para distintos años, quincenas y zonas (Vera y peridunar) mediante ANOVA o tests de la t de Student, según los criterios establecidos en Material y Métodos General. Puesto que tanto el tamaño de la puesta como el del huevo variaron con el tamaño de la hembra, LE fué usada como covariable en todos los modelos y se consideraron los niveles de significación de las sumas de cuadrado de tipo I. En virtud del número elevado de tests realizados hemos ajustado los niveles de significación de los resultados mediante el test de Bonferroni (SAS, 1991).

## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

#### Epoca de puesta y frecuencia de hembras reproductoras

En total se realizaron 1294 exámenes por palpado inguinal, y en 865 casos se hicieron también radiografías. El tamaño de las hembras grávidas fué de  $179.3 \pm 14.9$  mm de LE (rango 137.3 - 218.0; N=199). No encontramos diferencias significativas en la media de tamaño de hembras reproductoras entre años y quincenas, ni tampoco entre la zona peridunar y la Vera, si bien se observa que las hembras grávidas fueron más grandes en la Vera y en JUN2 (Fig. 33). Sin embargo esta diferencia se debió al hecho de que la muestra de la Vera estaba compuesta en un 50% de hembras capturadas en JUN2, mientras que solo un 8% de las hembras de la zona peridunar eran

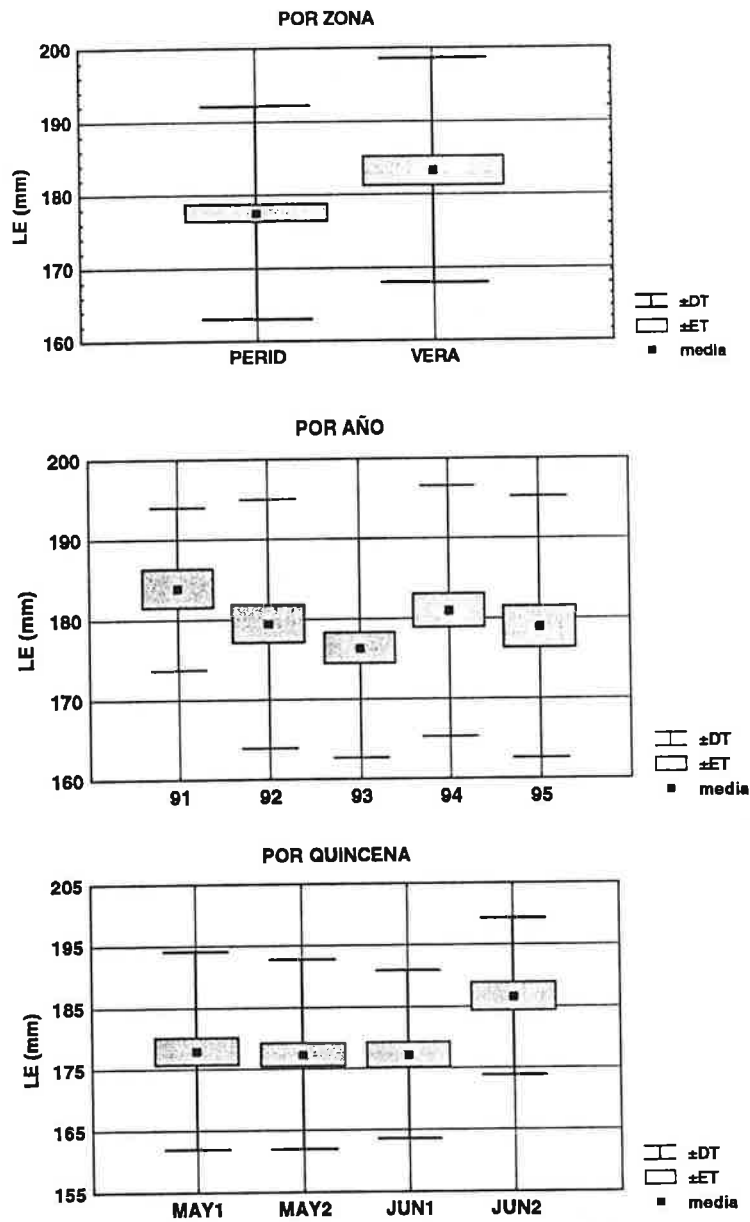


Figura 33. Variación del tamaño (longitud del espaldar, LE) de las hembras grávidas de *Mauremys leprosa* en Doñana por zona, año y por quincena de la época de puesta.

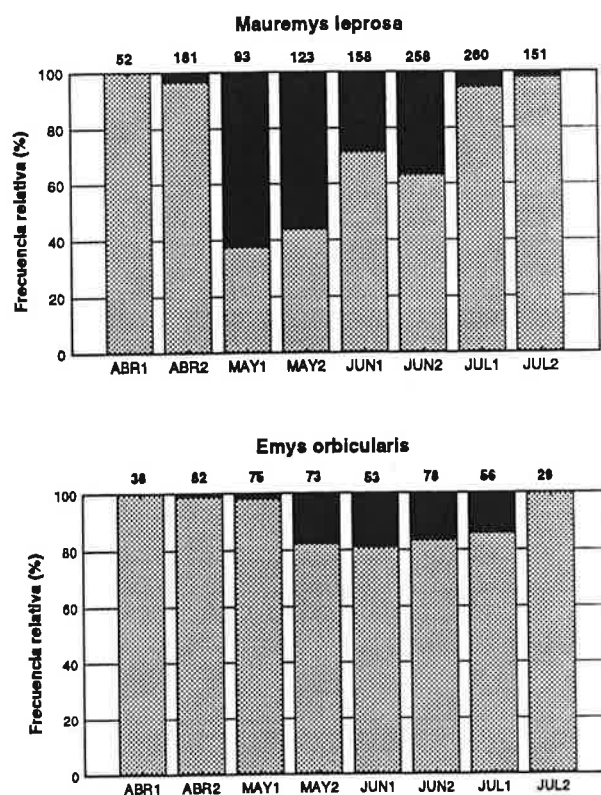


de JUN2. De hecho, eliminando las hembras de la Vera de la muestra de JUN2, las muestras de las cuatro quincenas resultan más homogéneas. Es decir, las hembras grávidas capturadas en la Vera en JUN2 fueron más grandes, aunque no significativamente, que las demás hembras grávidas capturadas durante el período de estudio.

**Tabla 25. Tamaños de muestra de hembras grávidas (sin contar los resultados positivos de palpado inguinal) obtenidas para cada quincena de la época de puesta a lo largo del periodo de estudio**

Año	<i>Mauremys leprosa</i>				<i>Emys orbicularis</i>			
	MAY1	MAY2	JUN1	JUN2	MAY1	MAY2	JUN1	JUN2
1991		10	7			1	2	
1992	4	34			1	7		
1993		17	13	10				1
1994	23		14	14		5	4	5
1995	26	2	6	7			3	3

Se detectaron huevos oviductales calcificados desde ABR2 hasta JUL2, pero en mayores proporciones entre MAY1 y JUN2, que viene a ser el periodo que definimos como la época de puesta en Doñana (Fig. 34). La frecuencia de hembras reproductoras fué más alta durante MAY1 y MAY2 (62.4 y 56.1%), bajando a 28.5 y 36.8% en junio (la media total para la época de puesta fué de 42.2%). En abril y julio la frecuencia de hembras reproductoras se mantuvo por debajo del 6%. El valor máximo registrado para la frecuencia de hembras reproductoras fué del 92% en MAY1 de 1994. Valores del 50% o superiores se registraron para MAY1 y MAY2 todos los años y para JUN1 en 1991 (sólo se consideraron aquellas quincenas para las cuales el tamaño de muestra fué  $\geq 10$ ).



**Figura 34.** Frecuencia relativa de hembras grávidas (trama oscura en el histograma) de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en cada quincena de abril a julio en Doñana. Se consideran conjuntamente los datos de 1991 a 1995. Los números situados encima de las columnas indican el tamaño de muestra para cada quincena.

La tendencia hacia valores más altos de la frecuencia de hembras reproductoras en mayo no fué significativa en 1991, mientras que si lo fué de 1993 a 1995 (1993:  $G^2=13.563$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.001$ ; 1994:  $G^2=32.703$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.001$ ; 1995:  $G^2=18.161$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ). Entre años, las diferencias no fueron significativas para MAY1, pero si lo fueron para las demás quincenas (MAY2:  $G^2=38.669$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ; JUN1:  $G^2=13.608$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.003$ ; JUN2:  $G^2=15.318$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.002$ ), habiendo, en general, un descenso de la frecuencia de hembras reproductoras de 1992 a 1995. Para la Vera no dispusimos de datos para MAY1 y JUL1, sin embargo para las demás quincenas no se observaron diferencias, si bien los valores de la frecuencia de hembras reproductoras observados para la Vera fueron, en general, más bajos (Fig. 35).

No registramos ningún caso de más de una puesta por hembra en un mismo año. Durante los cinco años de estudio detectamos 16 casos de dos y un caso de tres puestas de una misma hembra en distintos años. Solo en 7 casos las puestas fueron de dos años seguidos.

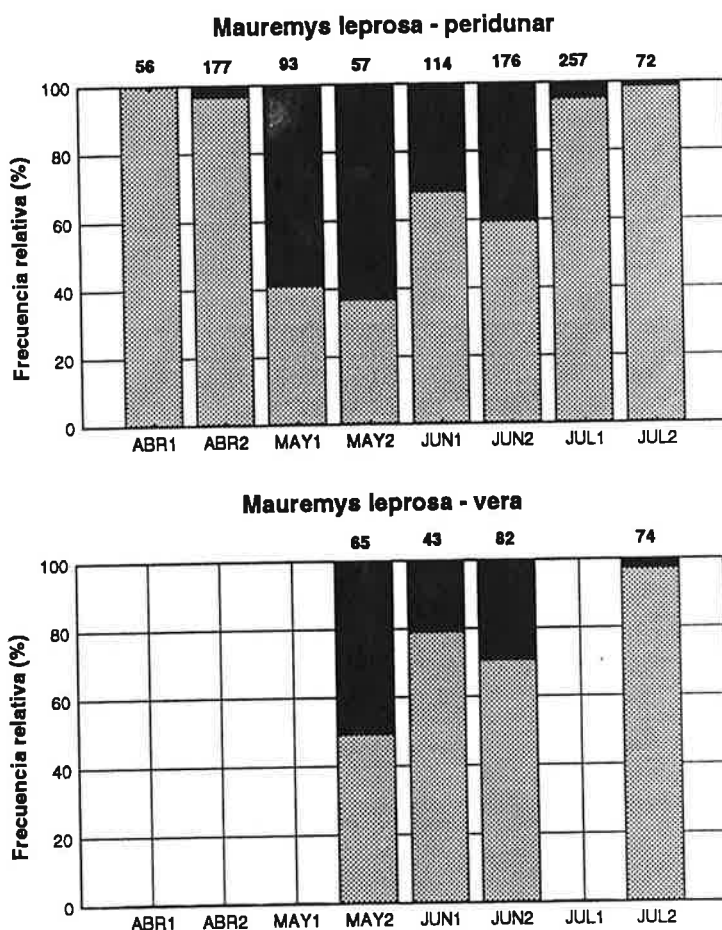


Figura 35. Frecuencia relativa de hembras grávidas (trama oscura en el histograma) de *Mauremys leprosa* en cada quincena de abril a julio en la zona peridunar y en la Vera. Se consideran conjuntamente los datos de 1991 a 1995. Los números encima de las columnas indican el tamaño de muestra para cada quincena.

**Tabla 26.** Tamaños de puesta registrados para *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en las distintas quincenas de la época de puesta en Doñana (los valores son medias  $\pm$  1 DT; los valores entre paréntesis indican el tamaño de muestra)

Quincena	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>
ABR2	4.8 $\pm$ 2.6 ( 4)	8.0 $\pm$ 0.0 ( 1)
MAY1	6.5 $\pm$ 1.4 ( 50)	7.0 $\pm$ 0.0 ( 1)
MAY2	6.8 $\pm$ 1.6 ( 63)	6.6 $\pm$ 1.0 (13)
JUN1	5.9 $\pm$ 1.8 ( 40)	5.6 $\pm$ 1.0 ( 9)
JUN2	6.8 $\pm$ 1.7 ( 31)	5.7 $\pm$ 1.2 ( 9)
JUL1	6.0 $\pm$ 1.2 ( 8)	7.0 $\pm$ 0.0 ( 1)
JUL2	1.0 $\pm$ 0.0 ( 1)	
TOTAL	6.4 $\pm$ 1.7 (197)	6.2 $\pm$ 1.3 (34)

### Tamaño de puesta

El tamaño de puesta medio fué de  $6.4 \pm 1.7$  huevos (rango 1 - 13, N=197), con un coeficiente de variación (CV) de 26.3%. El tamaño de puesta varió significativamente con el tamaño de la hembra ( $r=0.401$ ,  $p<0.0001$ , N=196) (Fig. 36). Una vez controlado el efecto del tamaño corporal de la madre no se observó variación significativa del tamaño de puesta entre quincenas (Tabla 26). Registramos, sin embargo, una variación significativa entre años ( $F_{(4,173)}=5.99$ ,  $p=0.0002$ ), siendo los tamaños de puesta de 1994 y 1995 más bajos que los de 1991 (Tabla 27). No hubo diferencias significativas entre los tamaños de puesta obtenidos para la Vera y la zona peridunar, una vez controlado el efecto del tamaño de la hembra.

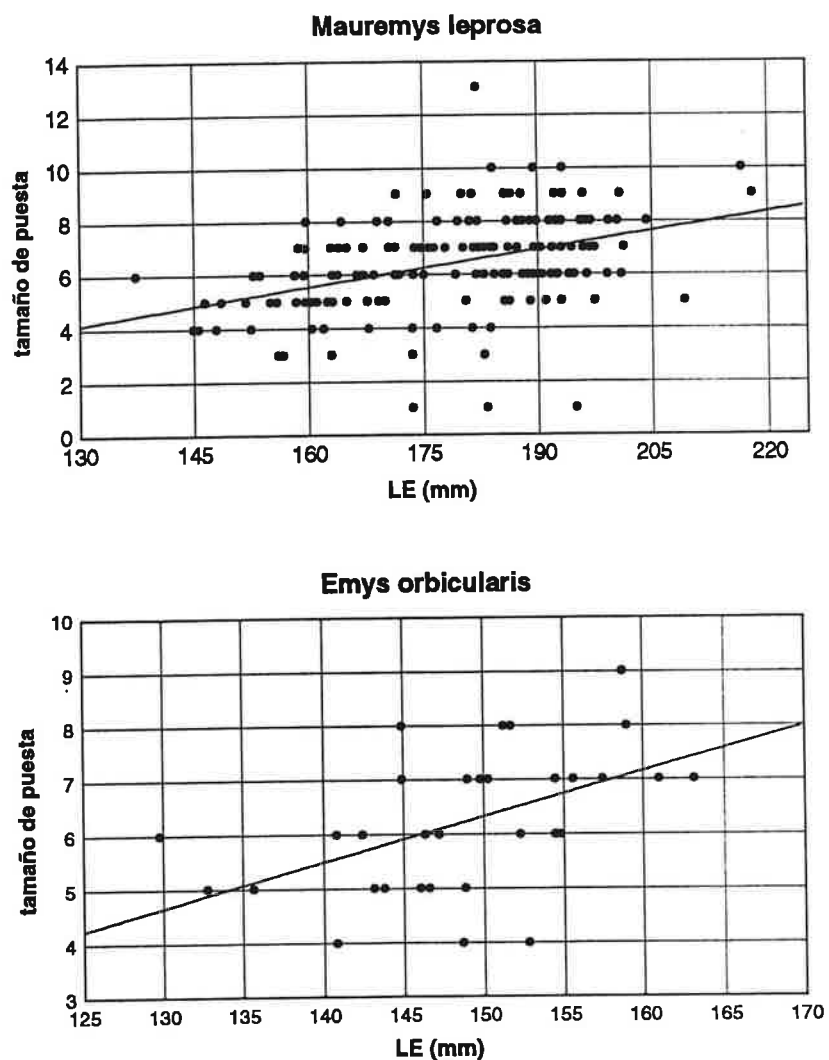


Figura 36. Relación entre el tamaño de puesta y el tamaño de la hembra (longitud del espaldar, LE) en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana.

**Tabla 27. Tamaños de puesta registrados para *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en los distintos años de estudio en Doñana (los valores son medias  $\pm 1$  DT; los valores entre paréntesis indican el tamaño de muestra)**

Año	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Emys orbicularis</i>
1991	7.5 $\pm$ 1.1 ( 17)	6.0 $\pm$ 1.0 ( 3)
1992	6.7 $\pm$ 2.0 ( 41)	7.0 $\pm$ 0.8 ( 8)
1993	6.5 $\pm$ 1.6 ( 50)	7.0 $\pm$ 2.6 ( 3)
1994	6.1 $\pm$ 1.5 ( 52)	5.9 $\pm$ 1.1 (14)
1995	6.1 $\pm$ 1.8 ( 37)	5.7 $\pm$ 1.2 ( 6)
TOTAL	6.4 $\pm$ 1.7 (197)	6.2 $\pm$ 1.3 (34)

Nota: las sumas para aquellos años que no coinciden con la Tabla 25 se deben a que algunas puestas se han registrado fuera del periodo principal de puestas

### Tamaño del huevo

La anchura media corregida (AH') de los huevos fué de 21.46  $\pm$  1.23 mm (rango 17.68 - 24.89, N=1251), CV=5.6%, mientras que AH para los huevos medidos a los ejemplares de colección fué de 20.05  $\pm$  1.30 (N=25), no habiendo diferencias significativas entre los dos grupos. La longitud (LH) media de los huevos de colección fué de 35.63  $\pm$  2.10 (N=25). No hubo correlación significativa entre las medias de AH y LH de las 5 puestas de colección. El volúmen medio de los huevos fué de 7.62  $\pm$  1.09 cm<sup>3</sup> (N=5). AH' estuvo significativamente correlacionada con el tamaño de la hembra (r=0.749, p<0.0001, N=187) y con su anchura pélvica (AP)(r=0.660, p<0.0001, N=190) (Fig. 37), pero las pendientes de regresión de AH' y AP sobre LE no fueron homogéneas

( $F_{(1,372)}=23.90, p<0.0001$ ) (Fig. 37). La variación debida al tamaño de puesta no fué significativa una vez eliminada la varianza debida al tamaño de la hembra.

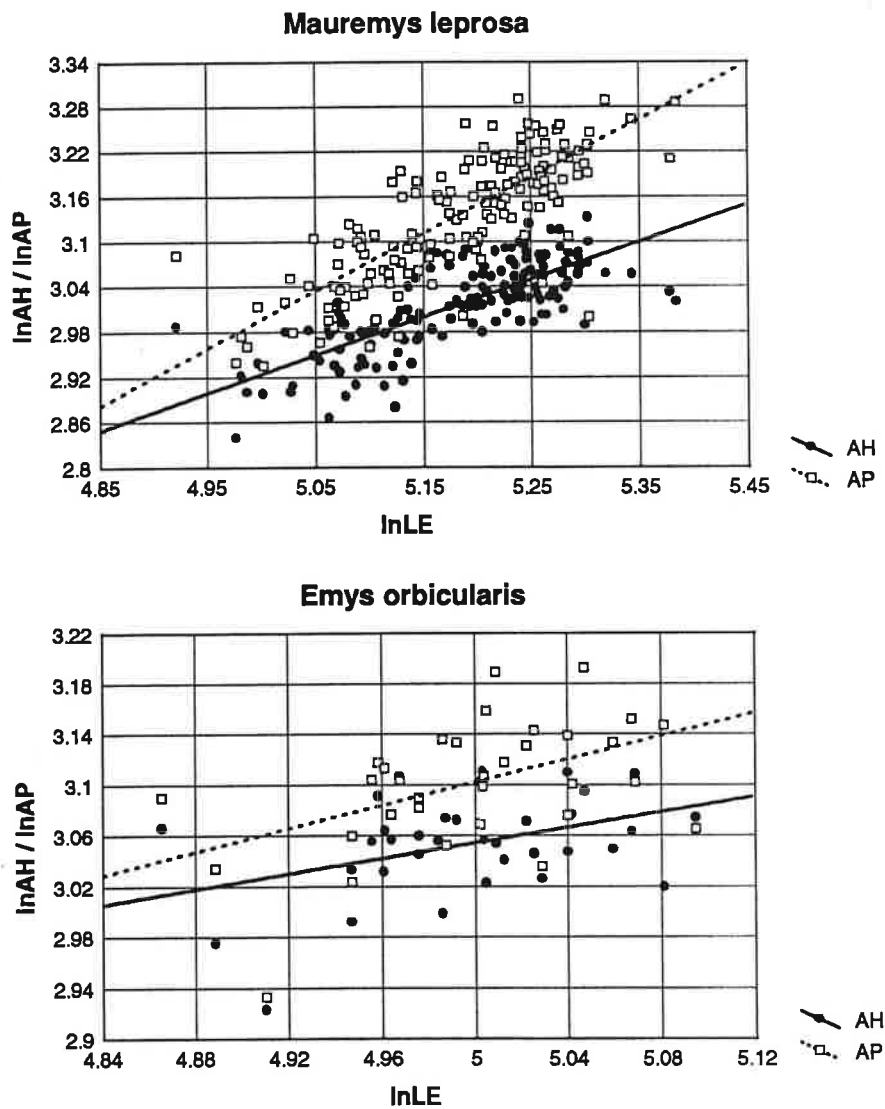


Figura 37. Relación de la anchura del huevo (AH) y la anchura pélvica (AP) con la longitud del espaldar (LE) en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana. Los valores de las variables se encuentran transformados logarítmicamente.

El tamaño del huevo (AH'), siempre corregido para el tamaño de la hembra, no varió significativamente entre quincenas de la época de puesta (Fig. 38), a pesar de que se observa un descenso en el tamaño de los huevos de MAY1 a JUN2, mientras el tamaño de las hembras aumenta en JUN2 (Fig. 33). Tampoco observamos una variación significativa entre años, correspondiendo la variación observada aproximadamente a la variación registrada en el tamaño de las hembras (compare Fig. 33 y 39). No hubo, tampoco, diferencias significativas entre zonas.

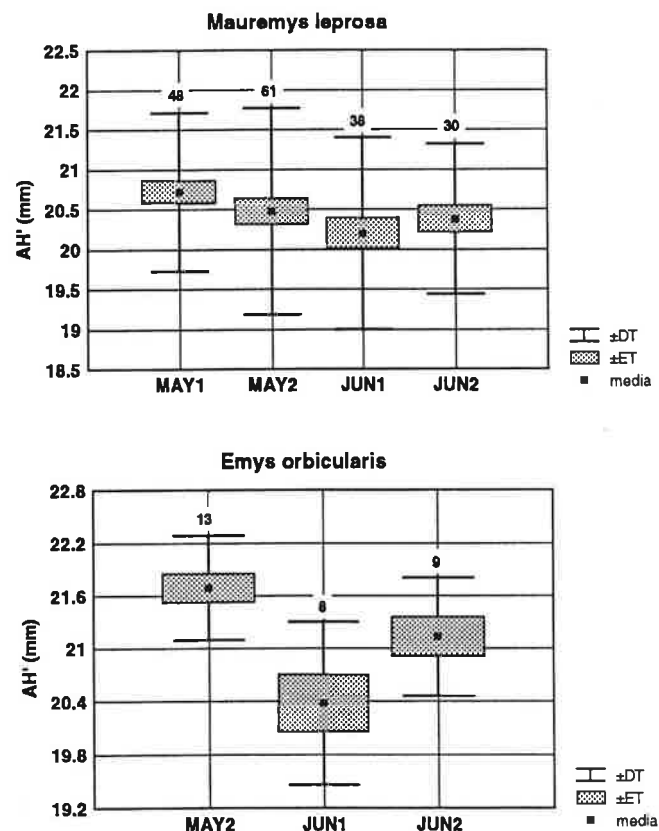


Figura 38. Variación de la anchura media del huevo (valores corregidos de las medidas sobre radiografías, AH') en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana por quincena de la época de puesta. Los números sobre cada barra indican el tamaño de muestra.



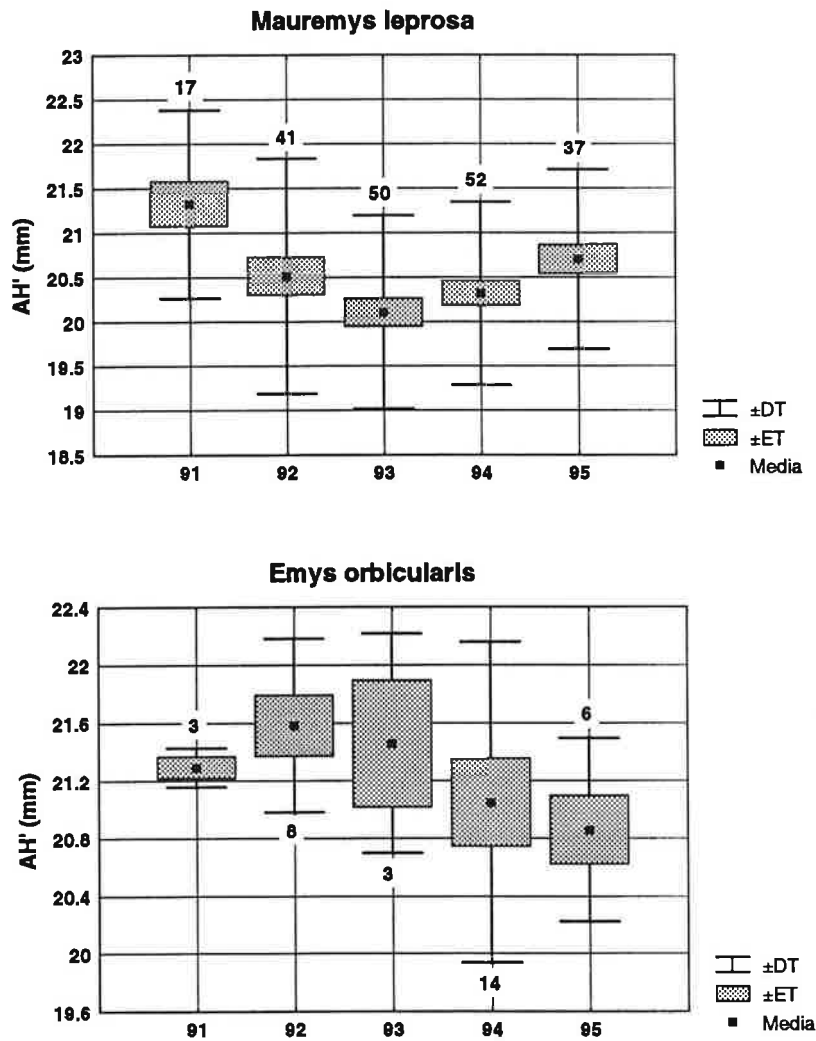


Figura 39. Variación de la anchura media del huevo (valores corregidos de las medidas sobre radiografías, AH') en *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana por año de muestreo (1991 a 1995). Los números sobre cada barra indican el tamaño de muestra.

*Emys orbicularis*Epoca de puesta y frecuencia de hembras reproductoras

Hemos procedido en esta especie a 530 exámenes por palpado inguinal, de los cuales 384 fueron acompañados de examen radiográfico. El tamaño de las hembras grávidas fué de  $148.1 \pm 7.5$  mm de LE (rango 129.8 - 163.2; N=37). No se encontró variación significativa del tamaño de hembras grávidas entre años, quincenas, ni entre las zonas peridunar y Vera. Considerando que la variación observada en el tamaño corporal de las hembras de *E. orbicularis* es generalmente menor que en *M. leprosa* (Fig. 40), los niveles más bajos de significación probablemente se deben al bajo tamaño de muestra de que disponíamos para *E. orbicularis*.

En tan solo 34 casos detectamos la presencia de huevos oviductales en radiografías (Tabla 25 + dos hembras radiografiadas en ABR2 y JUL1 1993, que se han incluido en los análisis). Se detectaron huevos desde ABR2 hasta JUL1, pero en mayores proporciones solo de MAY2 a JUL1. En las demás quincenas la frecuencia de hembras reproductoras estuvo por debajo del 2% (Fig. 34). Por tanto, el período principal de puesta para *E. orbicularis* en Doñana se define como entre MAY2 y JUL1, con un desfase de 15 días en relación a *M. leprosa*. Separando los datos por zonas observamos que esta diferencia fué aun mayor en la zona peridunar, donde prácticamente no se observaron hembras grávidas hasta JUN1, mientras que el 11.1% de las hembras de la Vera ya presentaban huevos en MAY1, siendo la frecuencia de hembras reproductoras generalmente más alta en esta zona (Fig. 41). Como no dispusimos de hembras suficientes para JUL2 en la zona peridunar, no sabemos si el periodo de puesta se prolonga hasta más tarde en esta zona, sin embargo esto parece poco probable, dado que el reducido tamaño de muestra para *E. orbicularis* se debe al hecho de que las lagunas ocupadas por esta especie generalmente ya se encontraban en avanzado estado de desecación por estas fechas. La frecuencia total de hembras reproductoras de *E. orbicularis* durante la epoca de puesta para el periodo total de estudio fué de 16.9%. El valor máximo registrado de la frecuencia de hembras reproductoras fué del 50% para MAY2 en 1992. En todas las demás quincenas en las cuales el tamaño de muestra fué  $\geq 10$  la frecuencia de hembras reproductoras estuvo por debajo del 30%.

Solo en JUN2 los tamaños de muestra fueron suficientes como para permitir comparaciones estadísticas entre años, no habiendo diferencias significativas. En ningún caso hemos registrado más de una puesta por hembra.

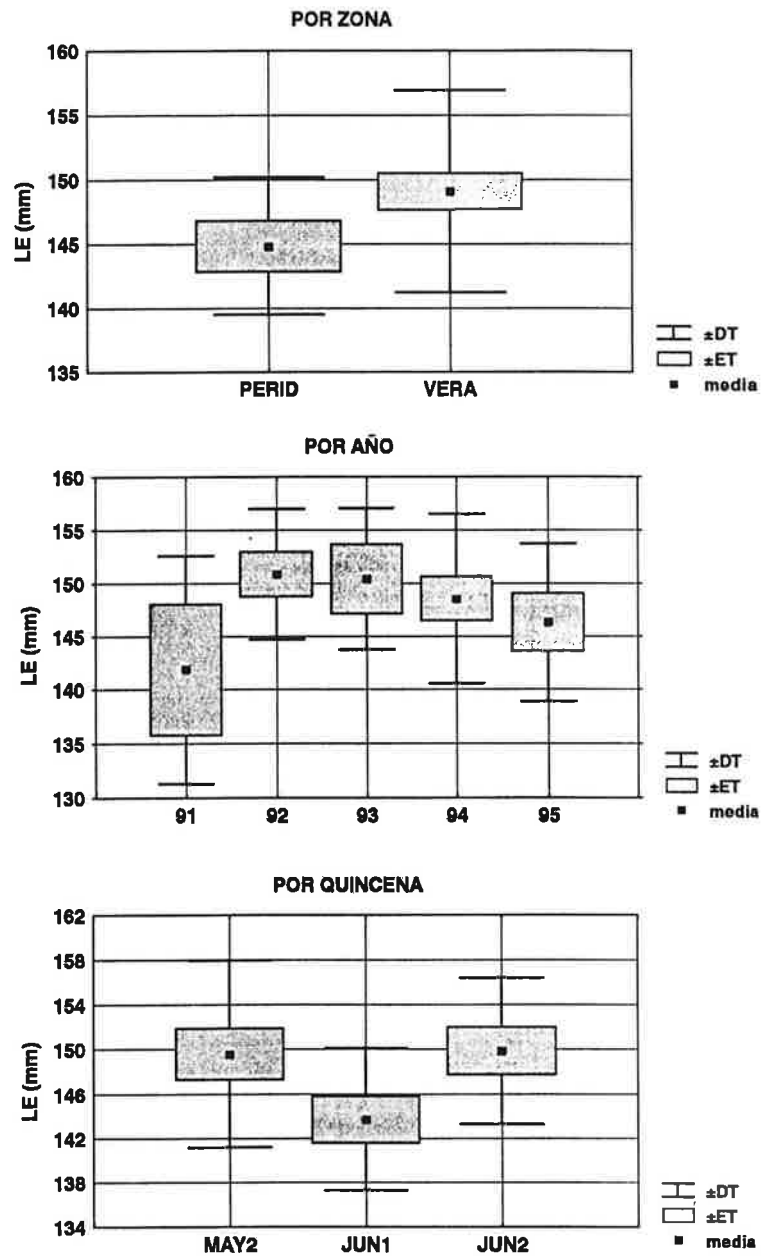


Figura 40. Variación del tamaño (longitud del espaldar, LE) de las hembras grávidas de *Emys orbicularis* en Doñana por zona, año y por quincena de la época de puesta.

Tamaño de puesta

El tamaño de puesta medio de *E. orbicularis* fué de  $6.2 \pm 1.3$  huevos (rango 4 - 9, N=34), CV=20.4%, y varió significativamente con el tamaño de la hembra ( $r=0.492$ ,  $p=0.0031$ ,  $n=34$ ) (Fig. 36). En aquellos casos en que la comparación fué posible (Tabla 25), y siempre controlando el

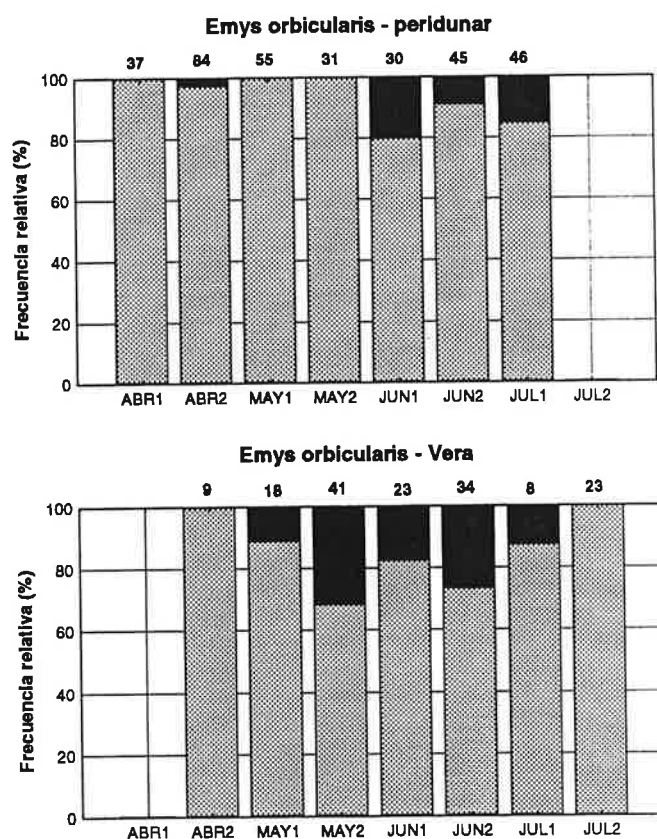


Figura 41. Frecuencia relativa de hembras grávidas (trama oscura en el histograma) de *Emys orbicularis* en cada quincena de abril a julio en la zona peridunar y en la Vera. Se consideran conjuntamente los datos de 1991 a 1995. Los números encima de las columnas indican el tamaño de muestra para cada quincena.

efecto del tamaño de la hembra, no se registraron diferencias significativas en el tamaño de puesta entre quincenas, ni entre años, a pesar de que la variación observada fué similar a la registrada para *M. leprosa* (Tablas 26 y 27). Tampoco se observaron diferencias en el tamaño de puesta entre la Vera y la zona peridunar.

#### Tamaño del huevo

La anchura media corregida (AH') de los huevos de *E. orbicularis* fué de  $21.46 \pm 1.23$  mm (rango 17.68 - 24.89, N=215), CV=4.9%, mientras que los huevos de individuos de colección midieron de media  $20.53 \pm 0.87$  mm (N=9), y no hubo diferencias significativas entre ambos grupos. En este caso no fué posible hacer la correlación entre AH y LH, dado que disponíamos solo de 2 puestas. El volúmen de los huevos fué de  $7.87 \pm 0.57$  cm<sup>3</sup> (N=2). La correlación entre AH' y el tamaño de la hembra no fué significativa, tampoco entre AH' y la anchura pélvica (AP) (Fig. 37). Las pendientes de regresión de AH' y AP sobre LE no fueron idénticas (Fig. 37), pero sí estadísticamente homogéneas ( $F_{(1,65)}=0.42$ ,  $p=0.5200$ ). El tamaño de puesta, una vez eliminado el efecto del tamaño de la hembra, no influyó sobre la variación observada para la anchura del huevo.

No hubo variación significativa de la anchura de huevo (AH') (ajustada para el tamaño de la hembra) entre años, ni entre quincenas, observándose variaciones similares a las que se registraron para el tamaño de las hembras (compare Fig. 38 y 39 con Fig. 40). Tampoco se observaron diferencias significativas entre los valores de AH' en la Vera y la zona peridunar.

#### **Comparación entre las especies**

Un test de muestras pareadas entre especies indicó, como era de esperar, un mayor tamaño medio de las hembras grávidas de *M. leprosa*, sin embargo, AH' ajustada al tamaño corporal materno, fué significativamente mayor para *E. orbicularis* ( $F_{(1,226)}=239.09$ ,  $p=0.001$ ). De la misma forma, después de eliminado el efecto del tamaño corporal, se observa que el tamaño de puesta es relativamente mayor para *E. orbicularis* que para *M. leprosa*. En cuanto al volúmen de los huevos, el tamaño de muestra (5 hembras de *M. leprosa* y 2 de *E. orbicularis*) no es suficiente para una comparación estadística. Sin embargo, los datos de que disponemos indican valores prácticamente idénticos para el volúmen de los huevos de las dos especies.

## DISCUSION

La época de puesta descrita para los galápagos de Doñana en este estudio coincide con los datos de otros autores, que encuentran hembras grávidas de *Mauremys leprosa* en Doñana en los meses de mayo y junio (Pérez et al., 1979; Andreu y Villamor, 1989) y corresponde a la época de puesta de la mayoría de especies de galápagos de zonas templadas septentrionales (Moll, 1979). González de la Vega (1989) cita puestas de ambas especies en agosto, pero los datos de este autor provienen de animales cautivos y, por tanto, pueden no corresponder al ciclo normal de las especies en condiciones naturales. Andreu y Villamor (1989) no encontraron evidencias de puestas en verano y otoño en Doñana, ni tampoco lo indican nuestros datos de 1991. Combescot (1954a,b) y Doumergue (1901) también citan solo una fase de celo primaveral para *M. leprosa* en el norte de Africa.

En general las puestas de *E. orbicularis* parecen empezar algo más tarde (principalmente en la zona peridunar) y extenderse por más tiempo que las de *M. leprosa*. Este desfase temporal puede deberse a diferencias en el ciclo gonadal de ambas especies, que, como hemos visto en el apartado sobre madurez sexual, no es conocido para las hembras de *E. orbicularis*.

El desfase puede originarse, asimismo, por diferencias en la época de celo de las dos especies: a lo largo de 10 años de estudio (1981-85 y 1991-95) se registraron 12 cortejos y/o cópulas de *M. leprosa* en otoño y 5 en primavera, mientras que para *E. orbicularis* se registraron 16 en primavera y 1 en otoño (Andreu y Villamor, 1989; datos sin publ.). Estas observaciones sugieren que el periodo otoñal de celo es más pronunciado en *M. leprosa* que en *E. orbicularis*, de modo que muchas hembras de *M. leprosa* ya dispondrían de esperma al principio de la primavera, puesto que lo permite la capacidad que tienen muchas especies de reptiles de almacenar el esperma por periodos largos de tiempo (Devine, 1984), mientras que en *E. orbicularis* la fecundación dependería más de las cópulas realizadas en la primavera. Esta hipótesis, sin embargo, va en contra de las ya mencionadas observaciones de Rollinat (1934), que registra cópulas de *E. orbicularis* mantenidos en semi-libertad durante todo el período de actividad.

Otra posible explicación puede residir en el hecho de que los costes energéticos asociados a la reproducción sean más altos para las hembras de *E. orbicularis* que para las de *M. leprosa*, tardando aquellas más tiempo en reunir energía suficiente para la producción de una puesta. Por ejemplo, para

*E. orbicularis* en Francia y Ucrania se han citado períodos de 30 a 40 días entre puestas sucesivas de una misma hembra (Rollinat, 1934; Kotenko y Fedorchenko, 1993), mientras que para *Mauremys japonica* se han observado de 15 a 20 días entre puestas sucesivas (Seo, 1926 in Moll, 1979). De forma similar, el inicio más tardío del período de puestas y la frecuencia ligeramente más baja de hembras reproductoras registrada en la zona peridunar para *E. orbicularis* sugieren que las hembras tardaron más en reunir condiciones suficientes para reproducirse en esta zona, posiblemente a causa de que esta especie ocupa los habitats más temporales en relación a los ocupados por *M. leprosa* (ver Cap. 3), lo que implica que deben sufrir períodos más largos de inactividad y un mayor número de desplazamientos hacia cuerpos de agua inundados.

No hemos registrado más de una puesta para el mismo individuo dentro de una misma temporada. Sin embargo, de 9 hembras de *Mauremys leprosa* diseccionadas por Pérez et al. (1979) entre el 15 y el 25 de mayo, 6 presentaban huevos oviductales, además de un número de cuerpos luteos equivalente a una puesta, indicando que ya estaban madurando su segunda puesta. Todas poseían, además, folículos ováricos mayores de 10mm, indicando la posibilidad de realización de una tercera puesta, lo que es teóricamente posible, si consideramos el periodo de puesta de aproximadamente 60 días y tomando como referencia el periodo medio entre puestas de 10-15 días registrado para *Mauremys japonica* (Seo, 1926 in Moll, 1979). La realización de múltiples puestas al año se ha observado en otro quelonio en el mismo área (Díaz-Paniagua et al., 1996).

Para *Emys orbicularis* en Doñana no se disponen de datos de disección. En Alemania y Polonia la especie realiza una única puesta anual (Fritz y Günther, 1996), mientras que en el centro de Francia y en Ucrania la frecuencia de puestas es de 1 a 2 (Rollinat, 1934; Kotenko y Fedorchenko, 1993), y de hasta 3 puestas en las poblaciones al oeste del mar Caspio (Bannikov, 1951). Dado que el número de puestas anuales en quelonios está negativamente relacionado con la latitud (Iverson, 1992a), cabría esperar que en Doñana se puedan realizar más de 2 puestas anuales. Por otro lado, el período de puesta observado en Francia para *E. orbicularis* por Rollinat (1934) se extiende desde los últimos días de mayo hasta julio, permitiendo la realización de una puesta, generalmente en junio, y de otra, menos frecuente, en julio. En Doñana se observa un período de puesta de extensión similar, que empieza con 15-30 días de antelación, lo que sugiere que, tampoco en España, *E. orbicularis* normalmente realiza más de dos puestas, especialmente teniendo en cuenta que los ya referidos períodos observados entre puestas por otros autores son de por lo menos un mes.

Nuestros datos indican que por lo menos el 40% de las hembras adultas de *Mauremys leprosa*

presentes en la población se reproducen por lo menos una vez en un año. Hay que tener en cuenta que las estimas basadas en muestreos puntuales y no en seguimientos continuos de los mismos individuos tienden a subestimar la frecuencia real de hembras reproductoras de la población, ya que una hembra que no presenta huevos al ser radiografiada puede haberse reproducido antes o reproducirse más adelante. En contraste con lo observado para *M. leprosa*, la frecuencia anual media de hembras reproductoras del 17% registrada para *Emys orbicularis* sugiere que menos hembras de esta especie se han reproducido durante los años de estudio o que, por otro lado, la frecuencia de puestas en esta especie fué más baja que en *M. leprosa*. El papel de la sequía como factor determinante de valores más bajos de frecuencia de hembras reproductoras puede haber sido importante. Sin embargo, el hecho de que la frecuencia de hembras reproductoras de *E. orbicularis* haya sido baja también en los primeros años de estudio, cuando la sequía aun no era drástica (mientras que para *M. leprosa* se registraron valores por encima del 50% incluso en años muy secos), parece indicar que la frecuencia de hembras reproductoras de *E. orbicularis* es habitualmente más baja que la de *M. leprosa* en Doñana. Hay evidencias de que en muchas especies de quelonios las hembras no se reproducen con frecuencia anual (p.ej. Bustard, 1979; Congdon y Tinkle, 1982; Congdon et al., 1983a), lo que está probablemente relacionado con el alto coste energético que supone el desarrollo de la puesta (Bull y Shine, 1979; Congdon y Tinkle, 1982; Congdon et al., 1983a).

Como era de esperar, el tamaño de puesta varió positivamente con el tamaño de la madre en ambas especies. Lo mismo fué observado para *Mauremys leprosa* de Extremadura (da Silva, 1995), mientras que Andreu y Villamor (1989) no encontraron correlación entre el tamaño de las hembras y sus puestas en Doñana, lo que muy probablemente se debió al reducido tamaño de muestra con que trabajaron estas autoras. Para *Emys orbicularis* no disponemos de datos respecto a la variación del tamaño de puesta con el tamaño de la hembra para otras poblaciones.

Estudios anteriores detectaron tamaños de puesta para *M. leprosa* en Doñana inferiores a los de este estudio:  $4.8 \pm 0.8$  (Pérez et al., 1979) y  $5.8 \pm 0.9$  (Andreu y Villamor, 1989), lo que posiblemente también se haya debido al menor tamaño medio de las hembras analizadas por estos autores. De la misma forma, el tamaño de puesta de  $4.8 \pm 0.8$  obtenido por Combescot (1954b) para las *M. leprosa* argelinas se debe a que el tamaño de las hembras analizadas (y de las hembras de la especie en general en esta zona) variaba entre 140 y 160 mm. Por otro lado, da Silva (1995) obtuvo un tamaño de puesta medio de  $9.6 \pm 0.4$  huevos para una muestra de *M. leprosa* de Extremadura, mientras que el tamaño medio de las hembras examinadas por este autor fué muy similar al nuestro. El potencial



reproductor aparentemente más reducido de las hembras de Doñana puede deberse a que esta población habita medios menos eutrofizados que la población extremeña (ver Cap. 3).

Para *Emys orbicularis* se han citado medias de tamaño de puesta de 3.8 en el sur de Francia (Seramour y Seramour, 1979), 8.6 (Rollinat, datos sin publ., en Servan y Pieau, 1984) y 8.3 (Servan y Pieau, 1984) en el centro-oeste de Francia, 10.4 en Ucrania (Kotenko y Fedorchenko, 1993), y 13.9 en Polonia (Zemanek, 1992), lo que concorda con un aumento general del tamaño corporal medio de las poblaciones de esta especie en latitudes más altas de su área de distribución (Fritz, 1995). Nótese, sin embargo, que la población de *E. orbicularis* de Doñana es la más meridional de todas las poblaciones citadas, pero tiene un tamaño medio de puesta de 6.2, mayor que el registrado en el sur de Francia. Esto se debe, sin duda, al menor tamaño de los individuos de la subespecie *E.o. hellenica*, que habita esta zona.

La teoría del tamaño óptimo del huevo asume que la selección natural actúa más directamente sobre el tamaño que sobre el número de descendientes (Lack, 1954; Smith y Fretwell, 1974), por lo que en general se observa una menor variación intraespecífica del tamaño que del número de crías (Lloyd, 1987). Esta premisa se cumple también en las poblaciones de *M. leprosa* y *E. orbicularis* de Doñana, observándose coeficientes de variación mucho menores para el ancho del huevo (alrededor del 5%) que para el tamaño de puesta (entre 20 y 26%). De modo similar, para otras poblaciones de *M. leprosa*, mientras se observaron diferencias considerables en el tamaño de puesta (a los que nos referimos anteriormente), los valores registrados para la anchura de los huevos fueron más similares entre sí y con los valores de Doñana: 16 - 21 mm en Argelia (Combescot, 1954a); 18.1 - 22.0 mm en Extremadura (da Silva, 1995). Andreu y Villamor (1989) dan un rango de 18.1 - 34.9 mm para el ancho del huevo, pero es muy probable que el valor máximo sea erróneo, puesto que, aún habiendo medido una cantidad mucho mayor de huevos de la misma población, nunca hemos encontrado un valor más alto de 24 mm para la misma medida. Lo mismo se observa para *E. orbicularis* para quien se registran anchuras de huevo de 17.5 - 20.5 mm en el sur de Francia (Seramour y Seramour, 1979), 20.0 - 22.0 mm (Rollinat, 1934) y 17.0 - 22.0 mm (Servan y Pieau, 1984) en el centro-oeste de Francia, 19.0 - 22.3 mm en Ucrania (Kotenko y Fedorchenko, 1993).

Nuestros resultados indican un efecto positivo del tamaño corporal sobre la anchura del huevo para *M. leprosa*, indicando que las hembras de mayor tamaño producen no solo un mayor número de huevos, sino también huevos más grandes, lo que está en desacuerdo con lo esperado desde el punto de vista de la teoría del tamaño óptimo del huevo. Una correlación positiva entre el tamaño del

huevo y el tamaño de la hembra ha sido observada también en otras especies de galápagos (p.ej. Congdon y Tinkle, 1982, Congdon y Gibbons, 1983; Congdon et al., 1983a; Brooks et al., 1992). En *E. orbicularis* la correlación no significativa de AH con el tamaño de las hembras (tanto con LE como con AP) refleja, por un lado, el menor tamaño de muestra para esta especie, pero también el hecho de que el rango de variación de tamaños de hembras grávidas en *E. orbicularis* es mucho menor que en *M. leprosa* (35 y 80 mm, respectivamente, ver Fig. 36), dando origen a una menor variabilidad en los datos de aquella especie.

Una de las causas de la correlación positiva entre el tamaño del huevo y el tamaño materno puede ser la limitación impuesta al tamaño del huevo por la apertura del canal pélvico (Congdon y Tinkle, 1982; Congdon et al., 1983a; Congdon y Gibbons, 1987; Hailey y Loumbourdis, 1988). Este no parece ser el caso en *M. leprosa*, pero sí se observa esta limitación en *E. orbicularis*, como indica la homogeneidad entre las pendientes de regresión de AH y AP sobre LE. Rollinat (1934) observó que, cuanto mayor era el número de huevos de las puestas de *E. orbicularis*, mayor era la tendencia de éstos a la forma esférica. Este fenómeno no se observó de forma tan acentuada en relación al tamaño de puesta en los *E. orbicularis* de Doñana, para las cuales no se observó una correlación significativa entre AH y el número de huevos, probablemente porque los tamaños de puesta registrados en Doñana son menores que los registrados en el centro-oeste de Francia, donde Rollinat (1934) registró puestas de hasta 16 huevos. Para *M. leprosa* tampoco se observó una dependencia entre AH y el tamaño de la puesta, y AH no está limitada por la apertura pélvica, lo que sugiere que en *M. leprosa* hay una menor limitación del espacio interno para la producción de huevos.

No se observaron diferencias entre años en los parámetros reproductivos de *E. orbicularis*, y sí en *M. leprosa*. Mientras el tamaño del huevo no varió significativamente, el tamaño de puesta fue significativamente menor en 1994 y 1995, los años más secos del período de estudio, indicando que en años desfavorables *M. leprosa* reduce su potencial reproductor mediante una disminución del número y no del tamaño de los huevos. Se observó asimismo una reducción significativa de la frecuencia de hembras reproductoras de *M. leprosa* de MAY2 a JUN2 en los años 1993, 1994 y 1995, lo que sugiere que en años de sequía se reduce el número de hembras que se reproducen, o bien se reduce el número medio de puestas realizadas por una misma hembra. Cabe mencionar también, que las muestras de hembras de la Vera que tuvieron mayor tamaño corporal en JUN2 constituyeron las únicas muestras de esta quincena para 1994 y 1995, lo que sugiere que en los años de sequía extrema las hembras más grandes y, probablemente, más viejas de *M. leprosa* (ver apartado 2.4) podrían tener una mayor capacidad para la realización de puestas múltiples. En el caso

de *E. orbicularis* el reducido tamaño de muestra que obtuvimos a lo largo de los 5 años de estudio parece indicar que la especie sufre una reducción drástica del potencial reproductor en años desfavorables, si bien no se puede afirmar con seguridad sin conocer los parámetros reproductores de una serie de años favorables.

Gibbons et al. (1983) también observaron que una temporada de sequía tuvo efectos diferenciales sobre la frecuencia de hembras reproductoras de varias especies de galápagos habitantes de la misma zona. Gibbons (1982) registró que la respuesta del potencial reproductor femenino de una población de *Pseudemys scripta* a condiciones ambientales adversas ocurre mediante una disminución de la frecuencia de hembras reproductoras, mientras que el tamaño de puesta no se alteró. De forma similar, nuestros datos indican que *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana reducen la frecuencia de hembras reproductoras (posiblemente de forma más acentuada en el caso de *E. orbicularis*), pero que en *M. leprosa* también se reduce el tamaño de puesta durante años secos.

Nuestros datos sugieren que el coste reproductivo puede ser mayor para *Emys orbicularis* que para *Mauremys leprosa* en Doñana: (1) En relación a su tamaño corporal, *E. orbicularis* produce más huevos y de mayor tamaño; (2) la comparación de las regresiones de AH y AP sobre LE indican que en el caso de *E. orbicularis* existe una limitación más acentuada del tamaño corporal sobre el tamaño del huevo; (3) la diferencia significativa entre las pendientes de regresión del peso de hembras grávidas y no grávidas sobre LE (ver Cap. 4) indican que el peso de la puesta representa un aumento más importante del peso relativo para las hembras de *E. orbicularis* que para las de *M. leprosa*, para las cuales no se observaron diferencias significativas entre las pendientes de regresión; (4) *E. orbicularis* empieza la época de puesta aproximadamente 15 días más tarde que *M. leprosa*, indicando que posiblemente tarden más tiempo en movilizar la energía necesaria para producir una puesta. Estos datos sugieren que existe una presión selectiva hacia un tamaño mínimo de huevo, y, probablemente, un tamaño mínimo de recién-nacido (notese que el volumen de los huevos en ambas especies aparentemente no difiere significativamente), que representa una inversión más grande para *E. orbicularis* y posiblemente para las hembras de menor tamaño de *M. leprosa*. Esto explicaría la mayor tendencia de *E. orbicularis* a no reproducirse en condiciones ambientales subóptimas y también la mayor frecuencia reproductiva de hembras de mayor tamaño de *M. leprosa* durante el periodo de sequía más fuerte.

## 6. SUPERVIVENCIA

### INTRODUCCION

Entre los métodos actualmente empleados para estimar la supervivencia en poblaciones de vertebrados los más frecuentemente empleados son el análisis de la distribución de las frecuencias de edad (p.ej. Frazer et al., 1991; Travaini, 1993; Andreu et al., en prensa), la diferencia entre el número de individuos marcados en determinado momento y el número de recapturas de individuos marcados (vivos o muertos) en un momento futuro (Cormack, 1964; Pollock et al., 1990; Lebreton et al., 1992), y los casos de mortalidad registrados durante seguimientos continuos de una serie de individuos (p.ej. Trent y Rongstadt, 1974; Ferreras et al., 1992; Hale y Fuller, 1996). Considerando que las estimas de la edad de los galápagos en Doñana son poco fiables, principalmente en las clases de edad superiores (ver Cap. 4), hemos optado por el análisis de la supervivencia y de las causas de mortalidad de las dos especies durante los años de estudio mediante la utilización de dos fuentes de información:

- (1) los restos de individuos muertos encontrados en el área de estudios entre 1991 y 1995;
- (2) los datos de recaptura de los individuos marcados a lo largo del periodo de estudio.

Puesto que en estudios de captura-recaptura normalmente no se recapturan todos los individuos vivos y marcados en todos los años del estudio, la estimación de la supervivencia a partir de datos de recaptura tiene que basarse en un modelo que posibilite la distinción entre las probabilidades de supervivencia y las de recaptura. De este modo se evitan los sesgos producidos por la variación en las tasas de recaptura en las estimaciones *ad hoc* de supervivencia, como, por ejemplo, la razón entre el número de individuos marcados y el número de individuos recapturados (Blondel et al., 1992).

El número de estimas de la tasa de supervivencia obtenido a partir de los cuatro años de recaptura de que disponemos (1992-1995) sólo nos permite una aproximación a los parámetros de supervivencia de las poblaciones de galápagos de Doñana, especialmente al tratarse de especies longevas como los quelonios. Inferencias más realistas con respecto a la dinámica de procesos biológicos como la supervivencia requieren la obtención de al menos 10-20 estimas (Lebreton et al., 1992), lo que supone un estudio a mucho más largo plazo que el presente.

A pesar de ello, un análisis comparativo de los resultados nos puede permitir hacer inferencias acerca del efecto relativo de las condiciones de sequía de los últimos años sobre las dos especies, así como entre sexos y/o clases de edad dentro de cada especie.

Se puede esperar, *a priori*, y de acuerdo con lo observado en otras especies, que las tasas de supervivencia para las clases juveniles sean más bajas que para las clases adultas en ambas especies. También esperamos que las estimas de supervivencia calculadas a partir de los datos de captura-recaptura sean más bajas para *Mauremys leprosa* que para *Emys orbicularis*, ya que detectamos una alta mortandad en los últimos años del estudio para aquella especie, como veremos a continuación. Por último, considerando los sesgos observados en la razón de sexos (hacia los machos en *E. orbicularis* y hacia las hembras en los adultos de *M. leprosa*), cabría esperar una menor tasa de supervivencia de las hembras de *E. orbicularis* y una menor tasa de supervivencia de los machos adultos de *M. leprosa*.

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Mortalidad**

A lo largo del periodo de estudio se recogieron todos los restos de galápagos muertos que se encontraron en el área de estudio. Por lo menos una vez al principio del estudio, recorrimos la orilla de todos los cuerpos de agua muestreados. Varios caparazones fueron encontrados además por otras personas trabajando en el mismo área. Las orillas de las lagunas de Santa Olalla y Dulce y sus alrededores se censaron exhaustivamente una vez al año, en primavera, desde 1991, y con más frecuencia, en primavera y verano, a partir de 1993, cuando se empezó a detectar una mayor mortandad de galápagos en estas lagunas. En 1993 y 1994 también se censaron exhaustivamente las inmediaciones de las demás lagunas peridunares y de todas las lagunas del área de estudio que aún estaban inundadas. Procedimos asimismo a la prospección de los lechos secos de todas las lagunas por lo menos una vez entre 1993 y 1995, en búsqueda de caparazones de individuos que hubieran muerto dentro de las lagunas.

Siempre que fué posible, se registraron el código de marcaje, el tamaño y el sexo de los individuos muertos. Los caparazones rotos y/o presentando marcas de uñas y dientes de carnívoros o jabalíes, o que fueron encontrados en nidos de rapaces fueron clasificados como casos de predación.

### Análisis de los datos de captura-recaptura

Los datos de captura-recaptura se analizaron mediante el programa SURGE 4.2 (Lebreton et al., 1992; Pradel y Lebreton, 1993), que utiliza como base el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965). El modelo CJS considera la dependencia temporal de las tasas de supervivencia y captura, lo que se indica por la notación  $\phi_t$ ,  $p_t$ , donde  $\phi$  es la estima de la supervivencia (que incluye los posibles efectos de la emigración permanente),  $p$  es la probabilidad de recaptura y  $t$  indica la dependencia temporal. En nuestro caso los intervalos de tiempo considerados fueron de un año, es decir, calculamos la probabilidad de supervivencia de un individuo desde la primavera de un año, hasta la primavera del año siguiente.

La aplicación del modelo CJS requiere que se cumplan los siguientes requisitos:

- (1) el marcaje debe permitir la identificación fiable de cada individuo en todas las ocasiones de recaptura;
- (2) el método de marcaje no debe afectar la probabilidad de supervivencia;
- (3) el destino de cada individuo debe ser independiente del de los demás;
- (4) la probabilidad de supervivencia y captura debe ser homogénea entre los individuos de la población o grupo en análisis.

Las estimas obtenidas se refieren solo a la fracción marcada de la población. Para que las inferencias puedan ser extensibles a la fracción no marcada, es necesario que los individuos marcados representen una muestra aleatoria de la población. En nuestro caso no tenemos razones para suponer que este requisito, así como los puntos (1) y (2) no se cumplan en las poblaciones estudiadas.

La validez de los puntos (3) y (4) puede ser comprobada mediante pruebas de bondad de ajuste que comparan la frecuencia de recapturas de individuos marcados y no marcados en todas las ocasiones de recaptura. Estas pruebas se llevaron a cabo con el programa RELEASE (Burnham et al., 1987).

El programa SURGE amplía las posibilidades de análisis a partir del modelo CJS mediante la consideración de factores (p.ej. tiempo, sexo, edad), que actúan como efectos principales y/o interacciones, de modo similar a un análisis de la varianza (Lebreton et al., 1992; Cezilly et al., 1993; Pradel y Lebreton, 1993). Los modelos se ajustan mediante el método de razones de máxima

verosimilitud (*maximum likelihood ratios*). Para cada modelo el programa calcula una desviación relativa (*deviance*, DEV), como una medida del ajuste relativo de cada modelo. La diferencia entre los valores de DEV de dos modelos equivale a una prueba de chi-cuadrado llamada prueba de razón de verosimilitud (*likelihood ratio test*, LRT), que permite la comparación entre un modelo aceptable y una versión más restringida del mismo. El método de selección de modelos sigue el principio de la parsimonia, favoreciendo al modelo final que produce un mejor ajuste de los datos con un número mínimo de factores (Lebreton et al., 1992).

Un segundo criterio de evaluación de modelos es el criterio de información de Akaike (*Akaike's information criterion*, AIC) (Akaike, 1973), que corrige DEV en función del número de parámetros estimables ( $np$ ) de cada modelo:

$$AIC = DEV + 2 np$$

La utilización de este criterio evita la utilización de un gran número de pruebas basadas en la DEV y posibilita restringir el análisis sobre el modelo de mejor ajuste y los modelos más cercanos a éste (Lebreton et al., 1992). Siguiendo el principio de la parsimonia, el modelo que mejor se ajusta a los datos es el que presenta el menor valor de AIC.

En el presente caso disponemos de una serie de 5 años de captura (1991-95) y cuatro años de recaptura (1991-94). Esto nos permite calcular 4 estimas de supervivencia, para los años 1991-94, y 4 estimas de capturabilidad, para los años 1992-95.

Hemos analizado los datos de captura-recaptura solamente para la zona peridunar, dado que en la Vera los trampeos en las dos lagunas principales (el Bolín y el Sopotón) no se realizaron durante todos los años de estudio.

Puesto que en el modelo CJS la tasa de supervivencia no es distinguible de la de emigración permanente, hemos evaluado la importancia de la emigración/imigración en el área de estudio mediante el análisis de los casos en que se registraron migraciones entre zonas (peridunar, Vera e interior). En la zona peridunar se consideraron además por separado los datos de los individuos capturados por primera vez en las lagunas localizadas a más baja altitud, alrededor de Sta. Olalla y Dulce (de la Sanguijuela hasta los Hermanillos, ver Fig.4) (lagunas orientales) y las localizadas a mayor altitud, más al noroeste (Taraje hasta Lagunita del Brezo, Fig.4) (lagunas occidentales). La

mayor distancia de estas últimas a las lagunas más orientales y el hecho de que se mantuvieron prácticamente secas ya a partir del segundo año de muestreo podría haber sido la causa de las distintas probabilidades de recaptura para los individuos de las lagunas occidentales y orientales.

Se consideraron los trameos realizados entre abril y julio de 1991 a 1995 (y también los de marzo, en 1991). La probabilidad de supervivencia de los individuos en el medio acuático se consideró homogénea durante este periodo, si se compara con el resto del año. Solo se consideró una captura de cada individuo por año.

Para cada especie se separaron los datos por grupos (g) de edad y/o sexo, según se define más adelante. Consideramos asimismo el efecto del tiempo (t), con el cálculo de un parámetro para cada año, y de forma más restringida, como una función de la sequía (s), con el cálculo de un parámetro para los años con mayor disponibilidad de hábitat (1991-92) y otro para los años de sequía más acentuada (1993-94). Esta restricción de efectos se obtuvo mediante la introducción de variables tipo *dummy* en el modelo (Pradel y Lebreton, 1993).

La selección de modelos se llevó a cabo en dos etapas. En la primera se modeló la tasa de recaptura, mientras que se mantuvieron los efectos sobre la tasa de supervivencia en su nivel más complejo, considerando todos los efectos y sus interacciones (Lebreton et al., 1992). Dado que en 1992 el esfuerzo de captura fué menos exhaustivo que en los demás años, hemos considerado un efecto que distingue entre los parámetros de recaptura de los individuos marcados en 1992 y los marcados en los demás años (e). En la segunda etapa, una vez seleccionado el modelo que mejor se ajusta a las tasas de recaptura, se procedió al modelado de la tasa de supervivencia.

Las tasas de supervivencia obtenidas para distintos grupos y/o años se compararon mediante el test de Wald (Blondel et al., 1992):

$$\frac{\phi_1 - \phi_2}{\sqrt{[\text{var}(\phi_1) + \text{var}(\phi_2)]}}$$

dónde var = varianza



Para *M. leprosa* dispusimos de un total de 3556 capturas de 2206 individuos. Inicialmente se consideraron los datos por clases de edad (g), según conteos de anillos de crecimiento (GMP) de 1 a 6 y >6 anillos. Los individuos en que todos los anillos estaban borrados se clasificaron en el grupo de >6 anillos. Dentro de cada clase de edad consideramos el efecto del sexo, excepto para los individuos de un año, en los cuales, como ya hemos visto, aún no se puede distinguir el sexo con fiabilidad.

Para *E. orbicularis* dispusimos de 1056 capturas de 769 individuos. Como en este caso disponíamos de menos datos, y considerando además que en esta especie se distinguen los sexos solo a partir de edades en que la fiabilidad de los conteos de anillos es más reducida, hemos considerado 3 grupos distintos: jóvenes (individuos con LE <115 mm, ver Cap. 4), machos adultos y hembras adultas.

## RESULTADOS

### *Mauremys leprosa*

#### Mortalidad

A lo largo del periodo de estudio se encontró un total de 581 restos de individuos muertos, la mayoría en la zona peridunar entre 1993 y 1995 (Tabla 28). De éstos, tres fueron atropellados, dos se encontraron recién muertos, sin causa externa aparente y en 19 casos, en 1991 y 1992, los restos eran demasiado antiguos como para inferir algo acerca de la causa de la muerte. En todos los demás casos la causa probable de muerte fué por predación. A partir de 1993 se observó un incremento espectacular en el número de individuos muertos encontrados a orillas de Sta. Ollalla y, en menor grado, de la Dulce. Prácticamente todos los restos se concentraron en la orilla sureste de estas lagunas, coincidiendo con la fase de desecación de las mismas, en agosto-septiembre en 1993 y 1994, y en junio-julio en 1995. Según observaciones de los guardas de la Reserva Biológica y nuestras propias, la mayoría de estas muertes se debieron a predación por jabalíes. No se encontraron caparazones en las prospecciones de los lechos de lagunas.

Entre aquellos individuos que pudieron ser sexados, la razón de sexos no difirió significativamente de la paridad en ningún año, excepto en 1995, en que hubo predominancia de machos (Tabla 29). La media de tamaño de los machos y hembras encontrados muertos fué significativamente más alta

**Tabla 28. Datos de mortalidad de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* para cada zona y año del periodo de estudio. Se indica el número de individuos muertos, caparzones o fragmentos de caparzones encontrados en cada caso. En la zona peridunar se indican por separado las lagunas de Santa Olalla y Dulce, donde se recogieron la mayor parte de los datos. La ausencia de datos se indica con un guión cuando no se realizaron censos exhaustivos alrededor de las lagunas muestreadas, y con un "0" si se realizó por lo menos un censo en el año respectivo.**

ZONA	<i>Mauremys leprosa</i>					<i>Emys orbicularis</i>						
	1991	1992	1993	1994	1995	TOTAL	1991	1992	1993	1994	1995	TOTAL
PERIDUNAR Sta.Olalla	2	9	97	173	210	491	3	0	1	1	1	6
Dulce	2	3	8	24	37	74	0	1	4	7	14	26
otras	0	2	0	2	1	5	3	5	7	1	7	23
VERA	0	3	2	3	1	9	0	3	3	1	1	8
INTERIOR	1	-	-	-	-	1	0	1	-	-	1	2
<b>TOTAL</b>	<b>6</b>	<b>17</b>	<b>107</b>	<b>202</b>	<b>249</b>	<b>581</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>16</b>	<b>10</b>	<b>23</b>	<b>66</b>

que la de los machos y hembras capturados vivos en 1993, 1994 y 1995 (prueba de la t,  $p < 0.001$  en todas las comparaciones).

Considerando sólo a los individuos marcados en la zona peridunar, la tasa de mortalidad mínima fué del 24.5% en el periodo 1991-95 (571 individuos muertos de 2243 marcados durante el periodo total de estudio). Los porcentajes no difirieron entre los sexos (Tabla 30), siendo la tasa máxima de supervivencia entre machos y hembras marcados de *M. leprosa* del 75.5%. Considerando sólo el periodo de 1991-94 (para el cual fué posible estimar la supervivencia mediante captura-recaptura), obtenemos una tasa de mortalidad mínima del 14.6% (323 individuos muertos de 2206 marcados), siendo la tasa máxima de supervivencia del 85.4%.

**Tabla 29. Datos de mortalidad de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* por sexo para cada año del periodo de estudio. En la columna de los machos se indica la razón de sexos obtenida (proporción de machos en relación al total de machos y hembras). Jov = individuos jóvenes (de 0 y 1 anillos para *M. leprosa* y con LE <115 mm para *E. orbicularis*). La columna "sin sexar" indica el número de casos en que no se encontraron partes suficientes del caparazón que permitiesen la identificación del sexo. Los asteriscos indican desviaciones significativas de la paridad en la razón de sexos encontrada.**

Año	<i>Mauremys leprosa</i>				<i>Emys orbicularis</i>			
	♂♂	♀♀	jov	sin sexar	♂♂	♀♀	jov	sin sexar
1991	2 (0.40)	3	2	0	2 (0.40)	3	0	1
1992	6 (0.43)	8	3	0	6 (0.55)	5	1	2
1993	44 (0.48)	47	1	15	9 (0.56)	7	0	0
1994	75 (0.51)	73	2	53	5 (0.56)	4	0	1
1995	135 (0.59)**	92	1	21	12 (0.57)	9	1	1
<b>TOTAL</b>	<b>262 (0.54)</b>	<b>223</b>	<b>9</b>	<b>89</b>	<b>34 (0.55)</b>	<b>28</b>	<b>2</b>	<b>5</b>

**Tabla 30. Proporción de individuos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* marcados durante el periodo de estudio y encontrados muertos entre 1991 y 1995. Jov = individuos jóvenes (de 0 y 1 anillos para *M. leprosa* y con LE <115 mm para *E. orbicularis*).**

Año	<i>Mauremys leprosa</i>			<i>Emys orbicularis</i>		
	marcados	recuperados muertos	%	marcados	recuperados muertos	%
MACHOS	1326	193	14.6	537	23	4.3
HEMBRAS	1225	178	14.5	344	16	4.7
JOVENES	97	2	2.1	216	0	-
<b>TOTAL</b>	<b>2595</b>	<b>418</b>	<b>16.1</b>	<b>1097</b>	<b>39</b>	<b>3.6</b>

#### Análisis preliminares de los datos de captura-recaptura

La proporción de individuos marcados en las muestras anuales de la zona peridunar fué mayor del 50% ya en 1993 y sobrepasó el 80% en 1994 y 1995 (Fig. 42), indicando un buen nivel de suficiencia de muestreo.

De los 2206 individuos capturados inicialmente en la zona peridunar hasta 1994, 7 (0.32%) fueron recapturados en la Vera - 5 hembras (3 subadultas y 2 adultas jóvenes) y 2 machos (un joven y un viejo). De los 345 individuos capturados inicialmente en la Vera, uno (0.3%) - una hembra vieja - se recapturó en la zona peridunar. Todos los intercambios se dieron entre las lagunas peridunares de Sta.Olalla y Dulce y la del Sopetón, en la Vera.

En total, 2024 individuos fueron capturados inicialmente en las lagunas orientales, de los cuales 969 (47.9%) fueron recapturados por lo menos una vez. En las lagunas occidentales se capturaron 182 individuos, de los cuales se han recapturado 29 (15.9%) en las lagunas occidentales y 34 (18.7%) en las lagunas orientales.

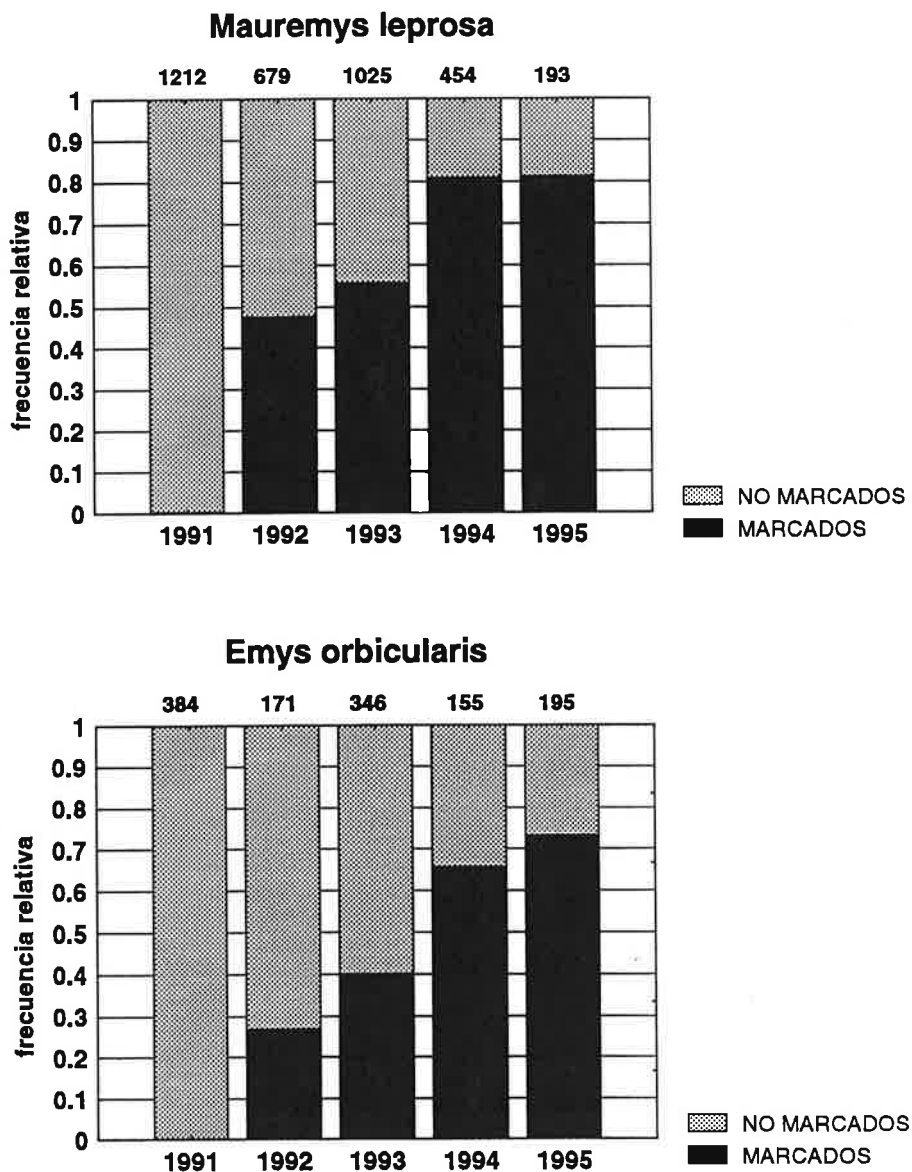


Figura 42. Frecuencia relativa de individuos marcados (negro) y no marcados (gris) en las muestras anuales de individuos de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* capturados en la zona peridunar de Doñana entre 1991 y 1995. Para cada individuo se ha considerado solo una captura por año.

### Pruebas de bondad de ajuste al modelo CJS

Teniendo en cuenta que el número de individuos capturados en las lagunas occidentales compone tan solo el 8.2% del total de individuos capturados en la zona peridunar (ver apartado anterior), hemos considerado conjuntamente los datos para toda la zona peridunar.

Los datos se ajustaron bien al modelo CJS para todas las clases de edad (Tabla 31), excepto la de 1 año, para la cual no obtuvimos datos suficientes de recaptura para la realización de las pruebas (Tabla 32). No hubo diferencias significativas entre la estructura de los datos de machos y hembras, excepto para el grupo de individuos con GMP >6 (Tabla 31). A continuación se comprobó el ajuste al modelo de varias agrupaciones de clases de edad (Tabla 33). Los grupos formados por las clases de 4, 5 y 6 anillos, y de éstas con la de 3 anillos revelaron un ajuste pobre de los datos al modelo. En base a estos resultados hemos agrupado los datos en cinco grupos que tuvieron buen ajuste (Tabla 34) en el análisis de supervivencia: (1) clases de edad 2+3, (2) clase de edad 4, (3) clases de edad 5+6, (4) machos de edad >6 y (5) hembras de edad >6. Hemos preferido el grupo de las clases 2-3 al de las clases 3-4 porque la combinación de los dos primeros produce un ajuste mucho mejor de los datos al modelo CJS. El tamaño de muestra y la media del tamaño para cada grupo se presentan en la Tabla 34.

### Modelado de la supervivencia

En la Fig. 43 se representan los pasos seguidos en el modelado de las tasas de recaptura (A) y de supervivencia (B) de *M. leprosa*. Las tasas de recaptura no variaron entre los grupos, ni tampoco se observó una influencia del esfuerzo de muestreo reducido en 1992. Sin embargo, la capturabilidad de los individuos varió significativamente con el tiempo, siendo éste el efecto con el cual se obtuvo el mejor ajuste de los datos.

Las tasas de supervivencia variaron significativamente entre los grupos - todos los modelos en que se suprimió el efecto debido a los grupos (g) tuvieron peor ajuste que los modelos que lo incluían. El modelo con menor valor de AIC fué el que consideró solo la variación entre grupos ( $\phi_g, p_t$ ). El segundo mejor ajuste se obtuvo para el modelo que consideraba distintas tasas de supervivencia para los años de sequía más y menos acentuada ( $\phi_{g*s}, p_t$ ).

Figura 43 (siguiente página). Selección de modelos de recaptura (A) y supervivencia (B) para *Mauremys leprosa* de la zona peridunar de Doñana entre los años 1991 y 1995. Los datos incluyen los historiales de recaptura de todos los individuos con más de 1 anillo de crecimiento, separados por grupos (ver Resultados para definición de los grupos). En cada cuadro se indica el modelo en la primera línea, la desviación relativa (DEV) y el número de parámetros estimables (np) en la segunda, y el criterio de información de Akaike (AIC) en la tercera. En la notación del modelo "+" indica un efecto aditivo, "\*" un efecto interactivo. Las variables explicativas son: g (grupo), t (tiempo = 5 años), e (considera el efecto del esfuerzo de captura más bajo en 1992) y s (considera el efecto de años de sequía menos acentuada - 1991/92 - y más acentuada - 1993/94). El proceso de selección empieza por el modelo más complejo. Si la comparación con un modelo más simplificado es no significativa, se elige el modelo más parsimonioso (la significación estadística de la comparación entre modelos se indica con asteriscos entre los cuadros de los modelos comparados). El modelo que mejor se ajusta a los datos es el que presenta el menor valor de AIC (en negrita). A continuación se detalla el significado de la notación de cada modelo.

La probabilidad de recaptura (p) y/o de supervivencia ( $\phi$ ) varía:

**g\*e\*t**: entre grupos, años y en función del menor esfuerzo de captura en 1992;

**g\*e**: entre grupos y en función del menor esfuerzo de captura en 1992;

**g\*t**: entre grupos y años;

**g+t**: entre grupos y años, pero de forma paralela (ver Fig. 46);

**g\*d**: entre grupos y en función de que los años sean de mayor o menor sequía;

**d**: sólo en función del grado de sequía, pero es homogénea entre los grupos;

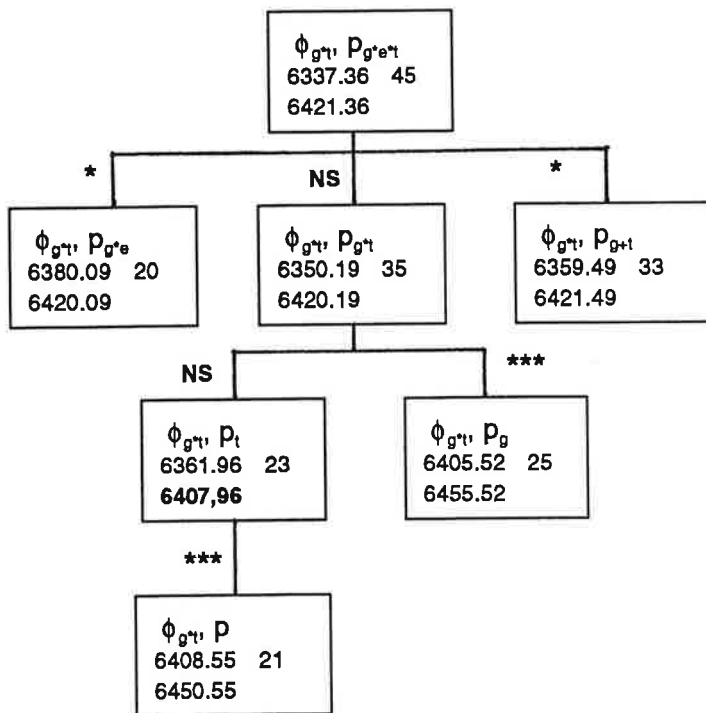
**t**: sólo entre los años, pero es homogénea entre los grupos;

**g**: sólo entre los grupos, pero es homogénea entre los años;

sin notación: es homogénea entre grupos y años;

MODELO  
DEV np  
AIC

(A) RECAPTURURA



(B) SUPERVIVENCIA

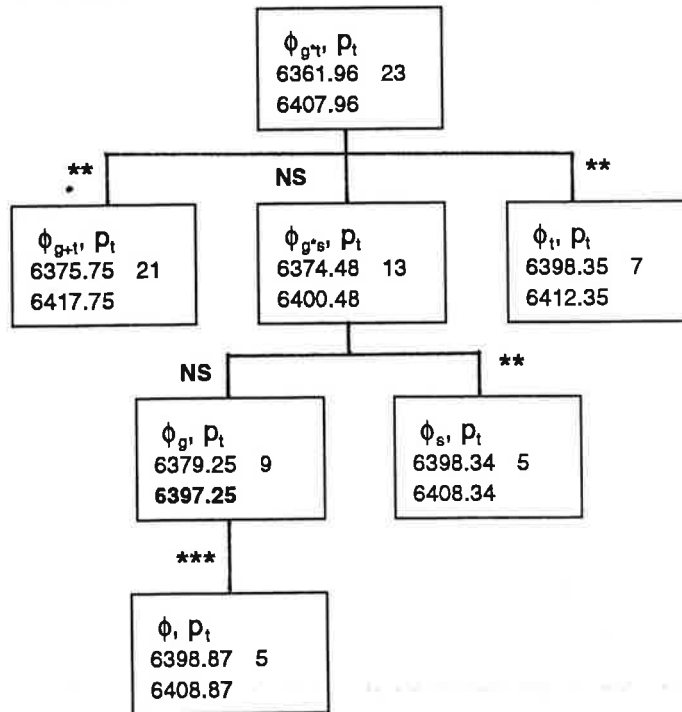




Tabla 31. Resultados de los tests de bondad de ajuste al modelo de Cormack-Jolly-Seber de los datos de captura-recaptura de *Mauremys leprosa* en la zona peridunar, agrupados por sexo dentro de cada clase de edad (GMP). Tests realizados con el programa RELEASE. Los Test 2 + Test 3 comprueban la hipótesis de homogeneidad intra-grupo de los historiales de recaptura entre individuos marcados y no marcados. El Test 1 comprueba la homogeneidad entre grupos. Sólo se consideran los componentes de cada test con datos suficientes para cálculos fiables.

EDAD	SEXO	TEST 2 + TEST 3			TEST 1		
		X <sup>2</sup>	gl	P	X <sup>2</sup>	gl	P
2	♂♂ x ♀♀	5.036	8	0.7537	3.484	7	0.8369
3	♂♂ x ♀♀	5.746	7	0.5697	7.891	6	0.2462
4	♂♂ x ♀♀	8.246	11	0.6911	11.799	7	0.1074
5	♂♂ x ♀♀	9.044	7	0.2469	6.741	7	0.4563
6	♂♂ x ♀♀	8.276	7	0.3089	5.668	7	0.5791
>6	♂♂ x ♀♀	25.246	18	0.1184	18.775	7	0.0089

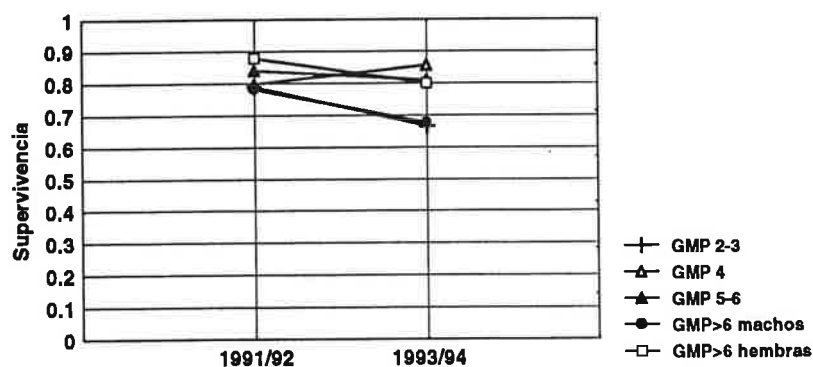


Figura 44. Tasas de supervivencia de *Mauremys leprosa* de la zona peridunar de Doñana en años menos secos (1991/92) y más secos (1993/94), calculadas según el modelo ( $\phi_{g,t}, p_t$ ) con el programa SURGE. Las diferencias entre las estimas para cada periodo son significativas para todos los grupos.

**Tabla 32. Datos de captura-recaptura de individuos de 1 año (edad en la primera captura) de *Mauremys leprosa* en la zona peridunar de Doñana entre 1991 y 1995.  $R_{(i)}$  = número de individuos marcados en la ocasión  $i$ ;  $m_{(i,j)}$  = número de individuos marcados en  $i$  recapturados en  $j$ ;  $r_{(i)}$  = número total de recapturas de individuos marcados en  $i$ .**

$R_{(i)}$	$m_{(i,j)}$				$r_{(i)}$
	1992	1993	1994	1995	
1991 70	2	5	4	0	11
1992 4		2	1	0	3
1993 11			0	1	1
1994 9				0	0
<b>TOTAL 94</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>15</b>

Las estimas de supervivencia variaron significativamente entre las clases de edad y también entre machos y hembras de más de 6 anillos (test de Wald,  $p < 0.0001$  en todos los casos) (modelo  $\phi_g, p_i$ ; Tabla 34). Como era de esperar, los individuos de 2-3 anillos tuvieron una supervivencia más baja. Destaca, sin embargo, la estima más baja de supervivencia para los machos de más de 6 anillos, en los cuales llega a ser más baja incluso que la del grupo de 2-3 anillos (nótese también que el intervalo de confianza del 95% no se sobrepone al de las hembras). Si consideramos las tasas de supervivencia estimadas para los años de mayor y menor sequía ( $\phi_{g^*s}, p_i$ ) (Fig. 44), observamos que la supervivencia de los jóvenes de 2-3 anillos y la de los machos  $>6$  anillos disminuye más acentuadamente durante los años de mayor sequía, seguidas de la de las hembras  $>6$  anillos. Los individuos cuyas estimas se alteran menos son los de 4 y 5-6 anillos. Las estimas de supervivencia son significativamente más bajas para el periodo 1993/94 para todos los grupos, excepto el de 4 anillos (test de Wald,  $p < 0.01$ ). Por tanto el modelo  $[\phi_{g^*s}, p_i]$  tiene una interpretación biológica más consistente. La supervivencia global para todos los grupos y años (modelo  $\phi, p_i$ ) se estimó en  $0.812 \pm 0.016$  (IC 95% = 0.778 - 0.842).

Tabla 33. Resultados de los tests de bondad de ajuste al modelo de Cormack-Jolly-Seber de los datos de captura-recaptura de *Mauremys leprosa* en la zona peridunar, agrupados por clase de edad (GMP). Tests realizados con el programa RELEASE. Los Test 2 + Test 3 comprueban la hipótesis de homogeneidad intra-grupo de los historiales de recaptura entre individuos marcados y no marcados. El Test 1 comprueba la homogeneidad entre grupos. Solo se consideran los componentes de cada test con datos suficientes para cálculos fiables.

EDAD	TEST 2 + TEST 3			TEST 1		
	X <sup>2</sup>	gl	P	X <sup>2</sup>	gl	P
6 x 5	14.594	12	0.2644	5.804	7	0.5629
6+5 x 4	23.522	16	0.1005	2.067	7	0.9560
6+5+4 x 3	26.574	16	0.0465	14.740	7	0.0395
6+5+4	16.547	9	0.0563			
4 x 3	21.211	15	0.1303	11.271	7	0.1272
3 x 2	12.144	13	0.5159	4.879	7	0.6747

Tabla 34. Estimaciones de supervivencia de *Mauremys leprosa* en la zona peridunar de Doñana entre los años 1991 y 1994, según el modelo que considera la supervivencia constante a lo largo del tiempo, pero variable entre grupos ( $\phi_g$ ,  $p_i$ ). Las estimaciones se calcularon con el programa SURGE. Se presentan el tamaño de muestra (N), la media de tamaño (LE  $\pm$  DT) y la estimación de la supervivencia ( $\phi \pm$  DT), seguida del intervalo de confianza del 95% para cada grupo.

GRUPO	N	LE $\pm$ DT	$\phi \pm$ DT	IC 95%
2-3 anillos	591	91.3 $\pm$ 1.0	0.771 $\pm$ 0.023	0.722 - 0.814
4 anillos	276	112.3 $\pm$ 11.1	0.827 $\pm$ 0.030	0.761 - 0.878
5-6 anillos	373	132.9 $\pm$ 12.3	0.845 $\pm$ 0.026	0.787 - 0.889
>6 anillos ♂♂	373	152.6 $\pm$ 9.1	0.767 $\pm$ 0.027	0.708 - 0.816
>6 anillos ♀♀	497	169.6 $\pm$ 9.7	0.871 $\pm$ 0.024	0.817 - 0.910

### *Emys orbicularis*

#### Mortalidad

Encontramos los restos de 66 individuos, también la mayoría en la zona peridunar y a partir de 1993, si bien no en las mismas proporciones que para *M. leprosa* (Tabla 28). Dos individuos fueron atropellados y en los demás casos la causa probable de muerte fue por predación. Tampoco se encontraron caparazones de individuos de esta especie en lechos de lagunas.

La proporción de machos y hembras entre los individuos muertos no difirió significativamente de la paridad en ningún año (Tabla 29). Considerando sólo a los individuos marcados en la zona peridunar, la tasa de mortalidad mínima para el periodo 1991-95 fue del 6.8% (56 individuos muertos de 821 marcados durante el periodo total de estudio). Los porcentajes no difirieron entre los sexos (Tabla 30), siendo la tasa máxima de supervivencia entre machos y hembras marcados de

*E. orbicularis* del 93.2%. Considerando sólo el periodo de 1991-94, la tasa mínima de mortalidad fué del 4.5%, resultando en una tasa máxima de supervivencia del 95.5%.

Considerando el total de individuos muertos la proporción entre especies fué de 8.8 *M. leprosa* por cada *E. orbicularis*, lo que difiere significativamente de la proporción de 2.35 *M. leprosa* por cada *E. orbicularis* encontrada para los individuos vivos (test de la  $G=126.68$ ,  $df=1$ ,  $p<0.0001$ ).

#### Análisis preliminares de los datos de captura-recaptura

La proporción de individuos marcados sobrepasó el 50% en 1994 y llegó a más del 70% en 1995, indicando igualmente que se alcanzó una buena suficiencia de muestreo (Fig. 42).

De los 769 individuos capturados inicialmente en la zona peridunar, 6 (0.8%) - 4 machos y 2 hembras - se recapturaron en la Vera, también siempre en la laguna del Sopetón. De los 238 individuos capturados inicialmente en la Vera, 2 machos (0.8%), procedentes del Sopetón y del caño del Peral, se recapturaron en la zona peridunar. De los 39 individuos capturados inicialmente en la zona interior, 2 juveniles (5.1%) se recapturaron en la zona peridunar.

En las lagunas orientales se capturaron 562 individuos, de los cuales se recapturaron 263 (46.8%) al menos una vez. En las lagunas occidentales se capturaron inicialmente 207 individuos, de los cuales 47 (22.7%) fueron recapturados en las lagunas occidentales y 17 (8.2%) en las lagunas orientales.

#### Pruebas de bondad de ajuste al modelo CJS

En el caso de *E. orbicularis* 207 (27%) de los 769 individuos capturados en la zona peridunar lo fueron en las lagunas occidentales. Los tests de bondad de ajuste revelaron una heterogeneidad significativa entre los historiales de recaptura entre los individuos capturados en las lagunas orientales y occidentales (Tabla 35), por lo que se eliminaron los individuos capturados en las lagunas occidentales de los análisis. Los tests para machos, hembras y jóvenes de las lagunas orientales revelaron un buen ajuste de los datos, pero también revelaron diferencias significativas entre machos y hembras. Por tanto, se emplearon los tres grupos (machos, hembras y jóvenes) en

el análisis de supervivencia. El tamaño de muestra y la media del tamaño para cada grupo se presentan en la Tabla 36.

**Tabla 35. Resultados de los tests de bondad de ajuste al modelo de Cormack-Jolly-Seber de los datos de captura-recaptura de *Emys orbicularis* en la zona peridunar. Tests realizados con el programa RELEASE. Los Test 2 + Test 3 comprueban la hipótesis de homogeneidad intra-grupo de los historiales de recaptura entre individuos marcados y no marcados. El Test 1 comprueba la homogeneidad entre grupos. Sólo se consideran los componentes de cada test con datos suficientes para cálculos fiables.**

GRUPO	TEST 2 + TEST 3			TEST 1		
	X <sup>2</sup>	gl	P	X <sup>2</sup>	gl	P
OCCID x ORIENT	21.104	12	0.0489	23.624	7	0.0013
LAGUNAS ORIENTALES						
♂♂ x ♀♀	12.490	12	0.4072	15.920	7	0.0258
JOVENES	10.264	6	0.1140			

#### Modelado de la supervivencia

En la Fig. 45 se resumen los pasos seguidos en el modelado de las tasas de recaptura (A) y de supervivencia (B) de *E. orbicularis*. Las tasas de recaptura revelaron un comportamiento complejo, variando significativamente con el tiempo y entre grupos, además de sufrir un efecto significativo del esfuerzo más bajo de capturas en 1992. Ningún modelo más simplificado tuvo mejor ajuste que el que considera todas las interacciones entre grupos, tiempo y esfuerzo de captura ( $p_{g \times t \times e}$ ).

En lo que se refiere al modelado de la supervivencia, en general no se observaron diferencias significativas entre los distintos modelos. Los dos modelos con mejor ajuste (menor valor de AIC)

fueron el que considera la variación temporal de la tasa de supervivencia ( $\phi_t, p_{g^*e^*t}$ ) y el que considera el efecto aditivo entre g y t, es decir, la variación paralela de las tasas de supervivencia entre los grupos ( $\phi_{g+t}, p_{g^*e^*t}$ ). En la Fig. 46 se observa el paralelismo en la variación de la supervivencia entre grupos. El valor más alto de la supervivencia en 1993 es consecuencia de la menor precisión de esta estima, puesto que las diferencias entre las estimas de supervivencia entre años no fueron significativas (test de Wald,  $p > 0.05$  en todas las comparaciones). Sin embargo, las tasas de supervivencia de los jóvenes fueron siempre significativamente más bajas que las de machos y hembras (test de Wald,  $p < 0.01$  en todas las comparaciones), mientras que las estimas de supervivencia fueron prácticamente idénticas para machos y hembras. Considerando estos resultados, el modelo que mejor refleja los patrones de supervivencia durante el periodo de estudio desde un punto de vista biológico es el que considera solo la variación entre grupos ( $\phi_g, p_{g^*e^*t}$ ) (Tabla 36). La supervivencia global (modelo  $\phi, p_{g^*e^*t}$ ) fué estimada en  $0.763 \pm 0.029$  (IC 95% = 0.701 - 0.815) y fué significativamente más baja que la de *M. leprosa* (Test de Wald,  $p < 0.0001$ ).

## DISCUSION

La metodología de análisis de los datos de captura-recaptura empleada en este estudio, a pesar de permitir que se consideren por separado los efectos de la capturabilidad, no permite distinguir entre los efectos de la mortalidad y de la emigración permanente. Los datos de que disponemos, sin embargo, no inducen a creer que el flujo migratorio haya sido muy intenso durante los años de estudio. Según los datos de recaptura, menos del 1% de los individuos de ambas especies se trasladó de una zona a otra en el área de estudio. Además, hemos analizado los datos de la zona peridunar, donde se ubicaban las lagunas más extensas y permanentes. Por tanto, es lógico suponer que la tendencia durante los años de muestreo haya sido la de una mayor inmigración desde otras zonas más afectadas por la sequía, lo que no afecta a los cálculos de las estimas de supervivencia, dado que se trabaja solo con la fracción marcada de la población. Sin embargo, es más difícil estimar el componente de la tasa de supervivencia que se debe a individuos que no han muerto, pero que se mantuvieron inactivos fuera de las lagunas y, por tanto, inaccesibles al método de muestreo empleado.

Para *Mauremys leprosa* la estima general de supervivencia, calculada a partir de los datos de captura-recaptura para todos los años y grupos, fué similar, pero algo más baja que la calculada a

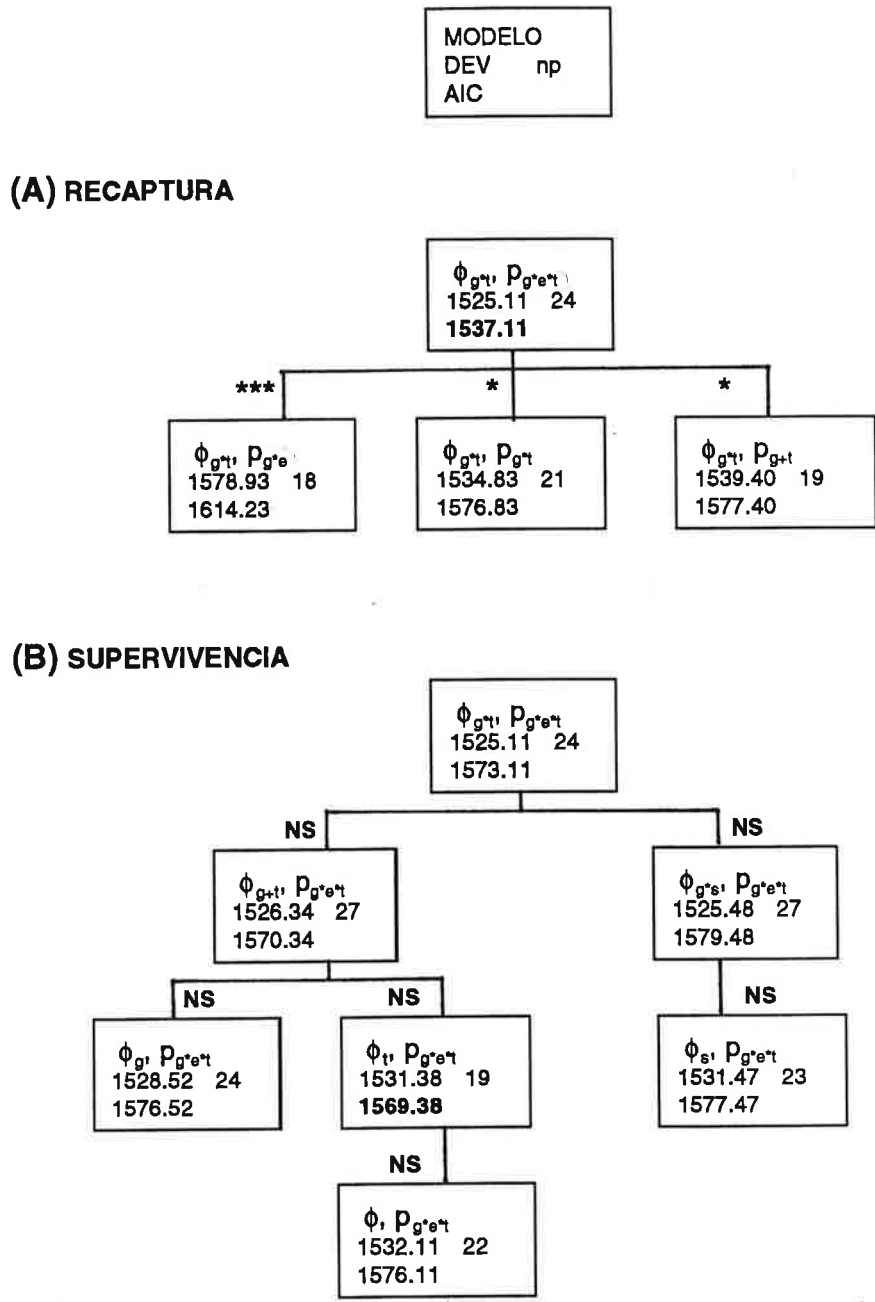


Figura 45. Selección de modelos de recaptura (A) y supervivencia (B) para *Emys orbicularis* de las lagunas orientales de la zona peridunar de Doñana (ver Resultados) entre los años de 1991 y 1995. Los datos incluyen los historiales de recaptura de todos los individuos, separados por grupos (jóvenes, machos adultos y hembras adultas). En cada cuadro se indica el modelo en la primera línea, la desviación relativa (DEV) y el número de parámetros estimables (np) en la segunda, y el criterio de información de Akaike (AIC) en la tercera. La notación y el significado de cada modelo se encuentran explicados en la Figura 43. El proceso de selección se empieza por el modelo más complejo. Si la comparación con un modelo más simplificado es no significativa, se elige el modelo más parsimonioso. El modelo que mejor se ajusta a los datos es el que presenta el menor valor de AIC (en negrita).



Tabla 36. Estimaciones de supervivencia de *Emys orbicularis* en las lagunas orientales de la zona peridunar de Doñana entre los años 1991 y 1994, según el modelo que considera la supervivencia constante a lo largo del tiempo, pero variable entre grupos ( $\phi_g, p_{g \cdot t}$ ). Las estimaciones se calcularon con el programa SURGE. Se presentan el tamaño de muestra (N), la media de tamaño (LE  $\pm$  DT) y la estimación de la supervivencia ( $\phi \pm$  DT), seguida del intervalo de confianza del 95% para cada grupo.

GRUPO	N	LE $\pm$ DT	$\phi \pm$ DT	IC 95%
JOVENES	216	93.4 $\pm$ 19.3	0.663 $\pm$ 0.043	0.573 - 0.741
MACHOS	537	135.1 $\pm$ 26.7	0.787 $\pm$ 0.037	0.707 - 0.850
HEMBRAS	344	137.5 $\pm$ 17.1	0.795 $\pm$ 0.067	0.634 - 0.896

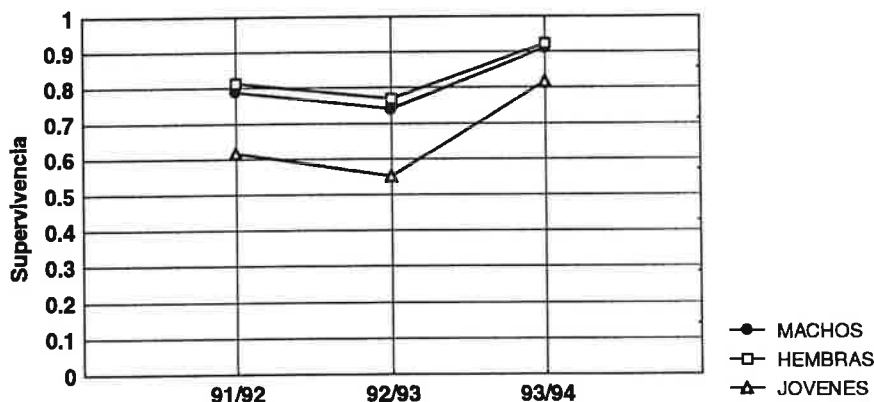


Figura 46. Tasas de supervivencia de *Emys orbicularis* de la zona peridunar de Doñana, calculadas según el modelo ( $\phi_{g+t}, p_{g \cdot t}$ ) con el programa SURGE. Las diferencias entre las estimaciones dentro de cada periodo son significativas entre jóvenes y machos/hembras, pero no entre machos y hembras. No hay diferencias significativas entre las estimaciones para los distintos periodos en ningún grupo.

partir del número de individuos marcados encontrados muertos durante el mismo periodo (0.812 y 0.854, respectivamente). Esto era de esperar, ya que es probable que no hayamos encontrado los restos de todos los individuos muertos, particularmente los más pequeños, que estuvieron menos representados en la muestra de individuos muertos (como indican las diferencias significativas entre la media de tamaño de individuos vivos y muertos en todos los años de muestreo). Por otro lado, la similitud entre las dos tasas de supervivencia permite inferir que no muchos individuos se mantuvieron inactivos fuera de las lagunas o que, más bien, la mayoría fué predada antes de lograr alcanzar refugios adecuados. Se confirma asimismo que la causa principal de mortalidad de *M. leprosa* durante los años de estudio fué por predación durante la época en que los individuos abandonan las lagunas, durante su fase final de desecación, particularmente en la laguna de Sta. Olalla.

Para *Emys orbicularis* las estimas de supervivencia por recapturas y a partir de los datos de mortalidad para el mismo periodo difirieron en mayor grado (0.763 y 0.955, respectivamente), y la primera fué significativamente más baja que la estima obtenida para *M. leprosa*. Si *E. orbicularis* hubiera sido víctima más frecuente de predación u otras causas de mortalidad, como, por ejemplo, enfermedades, es de suponer que se hubieran encontrado más caparazones de individuos muertos en los mismos censos en que se encontraron los de *M. leprosa*, especialmente considerando que, para *E. orbicularis*, se consideraron sólo los individuos capturados en las lagunas orientales de la zona peridunar, que fué la zona más intensamente censada durante el periodo de estudio. Sin embargo, la proporción significativamente más alta de *M. leprosa* que de *E. orbicularis* entre los individuos muertos que entre los individuos capturados vivos indica una mortalidad más alta en la primera especie.

Una explicación alternativa para la diferencia entre estimas de supervivencia observadas para *E. orbicularis* es que en esta especie un mayor número de individuos se mantuvo inactivo fuera de las lagunas, lo que se reflejaría en la estima de supervivencia calculada a partir de los datos de recaptura, pero no en la que se calcula a partir de los datos observados de mortalidad. En este contexto es interesante notar también que la proporción de individuos de *E. orbicularis* capturados inicialmente en las lagunas occidentales y recapturados posteriormente en las lagunas orientales de la zona peridunar fué bastante menor que la de *M. leprosa*. Este hecho sugiere igualmente que *M. leprosa* tiende más a buscar medios donde pueda seguir activa, mientras que *E. orbicularis* tiende en mayor grado a la inactividad, en espera de la mejora de las condiciones ambientales. Esta hipótesis explicativa se podría comprobar mediante trampeos realizados durante la época lluviosa

que sigue a los ciclos de sequía, cuando la probabilidad de que todos los individuos vivos estén activos en el agua es mucho más alta.

La pregunta que surge a raíz de la suposición de que una fracción relativamente mayor de la población de *E. orbicularis* se mantuvo inactiva es: por qué no constatamos un nivel de predación sobre *E. orbicularis* similar al que afectó a *M. leprosa*. En las lagunas de Sta. Olalla y Dulce se ha observado que los galápagos pueden quedar enterrados en el lecho de las lagunas incluso después de que éstas se hayan secado del todo (J.A. Valverde y A. Andreu, com. pers.), o entre las raíces de las manchas de juncos que crecen en algunos puntos de las lagunas (Handley y Elliot, datos sin publ.). Es posible que *E. orbicularis* prefiera mantenerse inactiva en estos sitios a buscar refugio fuera de las lagunas. Sin embargo, al seguir varios individuos de esta especie con radio-emisores, observamos que todos abandonaban las lagunas antes de que se llegaran a secar del todo y buscaban refugio bajo juncos o monte negro (C. Keller, datos sin publ.). Por tanto, una explicación más probable es que, primero, desde 1991, *E. orbicularis* se encontraba prácticamente ausente de Sta. Olalla, la laguna donde se registró el nivel más alto de predación, y, segundo, los individuos de *E. orbicularis* fueron abandonando la laguna Dulce, donde eran más abundantes, antes de que ésta se secase del todo. El abandono de las lagunas por parte de *E. orbicularis* ocurriría de forma menos sincronizada que *M. leprosa*, constituyendo, de esta forma, presas menos fáciles de encontrar. Además, en la laguna Dulce la franja de orilla desprovista de vegetación es mucho más estrecha que en Sta. Olalla, con lo que los galápagos tienen que recorrer una menor distancia a descubierto antes de alcanzar la cobertura adecuada y que les ofrezca más protección.

Como era de esperar, se registraron tasas de supervivencia más bajas para los individuos más jóvenes en las dos especies, lo que ha sido observado también para otras especies de quelonios (Mitchell, 1988; Iverson, 1991a,b; Frazer et al., 1991a,b). Hay que tener en cuenta, asimismo, que los individuos más jóvenes en nuestros análisis, para ambas especies, se encontraban ya en su segundo periodo de crecimiento, y que las estimas de supervivencia no incluyen a las clases de 0 y 1 año. Sin embargo, la escasez misma de los datos obtenidos para estas clases en el presente estudio (ver Tablas 16, 17, 32, y Fig. 31), sugiere que las tasas de mortalidad son probablemente mucho más altas entre éstos individuos más pequeños.

En el presente estudio no encontramos una proporción de individuos pequeños entre los restos de individuos muertos que justifique tasas de predación más altas para las primeras clases de edad. Es probable, sin embargo, que un predador como un jabalí o un zorro sea capaz de tragar enteros a los

individuos más pequeños. Se ha observado asimismo que aves acuáticas como las garzas capturan a galápagos pequeños (L. García, com.pers.), pero es poco probable que sean capaces de tragar a los individuos de mayor tamaño. Es posible también que los juveniles sean más afectados por la sequía, por tener menor capacidad de resistencia para permanecer largos periodos de tiempo en inactividad. En la misma línea de evidencia, Haskell et al. (1996) encontraron que, entre individuos de un año de *Pseudemys rubiventris*, los individuos más pequeños sobrevivían menos.

Particularmente en *M. leprosa* se observa que la probabilidad de supervivencia se incrementa generalmente con la edad. Frazer et al. (1990) observan también que la supervivencia anual en *Trachemys scripta* aumenta con la edad, y lo relacionan con el menor riesgo de predación de los individuos de mayor tamaño. Hay que tener en cuenta asimismo que, como hemos visto anteriormente, la edad en años de un individuo puede ser mayor que la indicada por el número de anillos. Por tanto, los grupos utilizados por nosotros en el análisis están compuestos por individuos con igual número de periodos de crecimiento (por tanto tamaño similar), pero posiblemente con edades variables.

No hubo diferencias significativas entre las tasas de supervivencia estimadas para machos y hembras de *Emys orbicularis*. Por tanto el sesgo hacia los machos en la razón de sexos, del que tratamos en el capítulo 4, tampoco parece ser el resultado de una mortalidad más elevada de hembras. Nótese, sin embargo, que las tasas de recaptura en esta especie variaron no solo en función del tiempo y del esfuerzo de captura, sino también de los grupos, lo que sugiere que el sesgo observado pueda ser debido a diferencias en la tendencia a mantenerse inactivos entre los sexos.

Para *Mauremys leprosa*, sin embargo, se observó una diferencia significativa en las estimas de supervivencia entre machos y hembras con más de 6 anillos de crecimiento, lo que puede ser una razón para el sesgo hacia las hembras observado en la razón de sexos de este grupo (ver Cap. 4). Los datos de que disponemos no sugieren que la tasa de emigración de los machos sea más alta que la de las hembras. De hecho, la mayoría de los individuos que se recapturaron en zonas distintas fueron hembras. Es posible que los machos presenten una mayor tendencia a la inactividad que las hembras, con lo que serían menos capturables. Sin embargo, las tasas de recaptura no variaron entre los grupos. Por otro lado, el predominio de machos en la muestra de individuos muertos en 1995 parece indicar que, al menos en condiciones ambientales ya muy deterioradas, los machos presentan una mayor tendencia a abandonar las lagunas. Es posible, por ejemplo, que las hembras escojan más frecuentemente enterrarse en el lecho de la laguna, como se ha descrito anteriormente, mientras que

los machos buscan refugio fuera de las lagunas, estando, así, más expuestos a la predación.

Otra posible explicación para una mortalidad más elevada entre los machos adultos más viejos está relacionada con el patrón de maduración sexual en *M. leprosa*. Como hemos visto anteriormente, los machos en esta especie muy probablemente alcanzan la madurez sexual durante el segundo periodo de crecimiento, mientras que las hembras alcanzan el tamaño de madurez sexual alrededor del sexto periodo de crecimiento. El hecho de que empiecen la actividad sexual mucho antes que las hembras probablemente implica una mayor inversión de energía por parte de los machos que, a largo plazo, puede reflejarse en una longevidad media más reducida. Por ejemplo, entre los individuos que tuvieron su edad mínima calculada mediante recapturas (Fig. 15, Cap.4), hay un predominio de hembras entre los individuos de mayor edad. De la misma forma, de un grupo de 163 individuos marcados en Sta.Olalla y la Dulce en 1965, entre los cuales se apreciaba una razón de sexos cercana a 0.5 (Handley y Elliot, datos sin publ.), hemos recapturado 3 machos y 11 hembras durante el periodo de estudio. Esto da como resultado una razón de sexos de 0.21, altamente sesgada hacia las hembras. Parker (1996) también obtuvo tasas de supervivencia a largo plazo más bajas para machos que para hembras de *Trachemys scripta*, una especie en la cual los machos también maduran varios años antes que las hembras (Gibbons y Greene, 1990).

Es interesante notar que en ninguna de las dos especies las tasas de supervivencia fueron más bajas para las hembras, lo que podría esperarse *a priori*, considerando que la predación durante los desplazamientos por tierra es una causa importante de mortalidad, y que las hembras tienen que abandonar el agua para la realización de las puestas, una actividad que no afecta a los machos. En el caso de *E. orbicularis* esto se podría explicar por el hecho de que la tasa de reproducción fue extremadamente baja durante los años de estudio, mientras que en *M. leprosa* la frecuencia reproductiva fue relativamente alta en todos los años. Sin embargo, no hemos encontrado muchas caparzones de hembras de *M. leprosa* durante la época de puesta, cuando se censaron con más detenimiento las zonas conocidas de puesta alrededor de Sta.Olalla. Una razón para la menor predación sobre hembras que salen a realizar la puesta reside probablemente en su salida asincrónica de las lagunas durante la época de puesta, que se extiende a lo largo de más de dos meses. Además, los sitios de puesta se distribuyen alrededor de las proximidades de las lagunas, lo que hace que disminuya la probabilidad de encuentro entre hembras grávidas que salen a ovopositar y predadores potenciales, en comparación con la mayor probabilidad de encuentro con galápagos que abandonan, de forma muy concentrada en el tiempo, los charcos en que se convierten las lagunas en época de sequía.

A pesar de que las estimas de supervivencia obtenidas en este estudio se pueden considerar precisas (puesto que están basadas en tamaños adecuados de muestra), y se confirmaron con otros aspectos de la estructura poblacional de las dos especies, así como con los datos de recaptura a largo plazo, aunque hay que tener en cuenta que no dejan de tener carácter preliminar. Solo con un mayor número de estimas de supervivencia anual, incluyendo datos de supervivencia de nidos y para las clases de 0 y 1 año, así como estimas para años favorables desde un punto de vista ambiental, el patrón de supervivencia de *M. leprosa* y *E. orbicularis* en Doñana podrá ser establecido con más fiabilidad.

Por último nos preguntamos qué importancia puede tener la mortandad registrada durante los últimos años de estudio para *Mauremys leprosa*. Esta especie fué claramente la más afectada por este fenómeno, como quedó reflejado en las estimas significativamente más bajas de supervivencia durante el periodo 1993/94 para casi todos los grupos considerados en el análisis. Nótese, también, en este contexto, que las estimas de supervivencia mediante datos de captura-recaptura no incluyeron 1995, mientras que la tasa mínima de mortalidad calculada a partir de los restos de individuos muertos para el periodo de 1991-95 fué del 0.755, un 10% más baja que la misma tasa calculada para 1991-94. Las mismas tasas, calculadas para *E. orbicularis* indican que la tasa mínima de mortalidad fué sólo 3% más baja al incluir los datos de 1995.

Los estudios demográficos realizados sobre varias especies de quelonios indican que la estabilidad poblacional depende de tasas altas y constantes de supervivencia adulta, mientras que las tasas de mortalidad actúan principalmente sobre las primeras clases de edad (Crouse et al., 1987; Galbraith y Brooks, 1987b; Frazer, 1992; Congdon et al., 1993, 1994; Cunnington y Brooks, 1996). En una población de *Chelydra serpentina* en Canadá se registró un aumento repentino de las tasas de predación sobre adultos (Brooks et al., 1991), similar al registrado en el presente estudio. El seguimiento de esta población durante los años siguientes reveló la ausencia de mecanismos de respuesta denso-dependiente en las tasas de reproducción y reclutamiento (Brooks et al., 1991). Lo mismo se ha observado también para *Emydoidea blandingyi* (Congdon et al., 1993). Estos resultados implican que la recuperación de poblaciones de quelonios (que ya de por sí tienen muy reducidas tasas de crecimiento intrínseco) afectadas por aumentos repentinos de la tasa de mortalidad adulta debe de ser extremadamente lenta.

La predación a larga escala que se observó en las lagunas Sta. Olalla y Dulce (pero principalmente en la primera) refleja un comportamiento no aleatorio por parte de los predadores, especialmente

los jabalíes, que en ocasiones eran observados "patrullando" el tramo de orilla de Sta. Olalla frente a los últimos charcos, donde se concentraban los galápagos. La desecación completa de Sta. Olalla es un fenómeno relativamente reciente en Doñana. Hay constancia de que esta laguna llegó a secarse durante el último ciclo de sequía, durante la década de los 80, pero según los antiguos moradores de la zona ésta solía ser de las únicas lagunas que no se secaban, incluso durante las sequías más rigurosas. Procesos como la colmatación de las lagunas peridunares y el continuo descenso del nivel del acuífero que alimenta las lagunas por sobreexplotación de origen antrópico (Vela et al., 1991; Serrano y Serrano, 1996) hacen prever que la desecación de Sta. Olalla ocurra cada vez con más frecuencia. Teniendo en cuenta que esta laguna alberga una parte importante de la población de *M. leprosa* de la zona peridunar, una mayor frecuencia del fenómeno de predación en larga escala como el que observamos durante el presente estudio, podría tener un impacto importante sobre la dinámica poblacional de esta especie, principalmente en ausencia de mecanismos de recuperación que actúen a corto o mediano plazo sobre las tasas de crecimiento poblacional.

## 7. DISCUSION GENERAL

El presente estudio se llevó a cabo desde 1991 a 1995 (ambos inclusive), caracterizándose el primer año por las condiciones relativamente normales de inundación de los cuerpos de agua muestreados, mientras que durante los cuatro años siguientes se observó una reducción progresiva de la disponibilidad de hábitat acuático, como consecuencia de las bajas tasas de precipitación y del descenso progresivo del nivel de la capa freática. Por tanto, las tasas de reproducción y de supervivencia de *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* estimadas para estos años reflejan, muy probablemente, las distintas respuestas demográficas de las dos especies estudiadas a condiciones ambientales subóptimas.

Durante una sequía prolongada, Gibbons et al. (1983) observaron distintas respuestas en 5 especies sintópicas de galápagos norteamericanos, de acuerdo con las características comportamentales y ecológicas de cada especie: *Sternotherus odoratus* y *Deirochelys reticularia*, las especies más acuáticas, no abandonaron las lagunas que estaban desecándose, se enterraron en el lodo del fondo y redujeron considerablemente su potencial reproductor; *Pseudemys scripta* y *P. floridana*, también altamente dependientes del medio acuático, emigraron en masa a otras lagunas y también redujeron su tasa reproductiva; y *Kinosternon subrubrum*, la especie de hábitos terrestres más pronunciados, no alteró sus tasas de migración ni de reproducción.

Los resultados de Gibbons et al. (1983) se basaron en conocimientos previos de las tasas de reproducción y migración de estas especies durante años favorables. Aunque no dispongamos de esta información para *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana, las diferencias observadas entre las dos especies nos permiten hacer algunas inferencias acerca de sus hábitos y de los factores que condicionan su estrategia de vida.

En términos generales *M. leprosa* y *E. orbicularis* son sintópicas en Doñana, estando ambas asociadas a las áreas de mayor disponibilidad de hábitat, tanto en términos del número como de la duración de los cuerpos de agua. Se observa, sin embargo, que, en una escala más reducida, cada especie prefiere tipos distintos de laguna: mientras *M. leprosa* concentra elevados efectivos en las grandes lagunas permanentes o temporales, *E. orbicularis* se encuentra más frecuentemente en



pequeños grupos, ocupando un gran número de pequeñas lagunas temporales o estacionales. Esta diferencia en la preferencia de hábitat puede reflejar diferencias a nivel trófico o fisiológico entre las dos especies, y, por otro lado, probablemente reduce la presión sobre los recursos disponibles limitados, como, por ejemplo, el alimento (Krebs, 1994).

Nuestros datos sugieren que *M. leprosa* tiene un mayor grado de dependencia del medio acuático que *E. orbicularis*, como indican su asociación con hábitats permanentes, su mayor tendencia a emigrar de las lagunas secas que aún están inundadas (según indican los datos de recaptura) y su mayor resistencia a abandonar la laguna de Sta. Olalla en su fase final de desecación. Por otro lado, la asociación de *E. orbicularis* con medios estacionales y la mayor tendencia que parece tener a abandonar el medio acuático en condiciones desfavorables, sugiere que esta especie tiene una mayor capacidad de mantenerse inactiva en tierra durante períodos prolongados de tiempo.

Durante el período de estudio un mínimo de un 42% de las hembras de *M. leprosa* y un 17% de las de *E. orbicularis* se reprodujeron al menos una vez. Si bien estos datos no son conclusivos con respecto a la frecuencia reproductiva anual real de las hembras, es bastante probable que reflejen un esfuerzo reproductor relativamente bajo por parte de ambas especies, especialmente de *E. orbicularis*.

La mayoría de los modelos teóricos sobre evolución de estrategias vitales están basados en la existencia de un compromiso (*trade-off*) entre las tasas actuales y futuras de reproducción (p.ej. Tinkle y Hadley, 1975; Pianka y Parker, 1975, Pianka 1976; Stearns, 1976; Shine, 1980). Este concepto deriva del trabajo de Williams (1966), quien postula que los parámetros vitales de una especie deben evolucionar en el sentido de maximizar la suma de los éxitos presentes y futuros de reproducción.

Entre las especies iteróparas más longevas, como son los quelonios, este *trade-off* se traduce frecuentemente en una tendencia a no reproducirse todos los años (Bull y Shine, 1979). Es lógico suponer, por tanto, que durante los años de sequía en Doñana una reducción de las tasas de reproducción se manifieste primordialmente mediante una disminución del número de hembras que se reproducen y/o del número de puestas realizadas por una misma hembra.

Aparte de la opción energéticamente menos costosa de no reproducirse, aquellas hembras de *M. leprosa* que se reprodujeron han producido puestas con un menor número medio de huevos en los

años más secos, lo que está de acuerdo con lo observado para otras especies en condiciones similares (Gibbons et al., 1983).

Las hembras de *E. orbicularis* tendieron mucho más claramente que las de *M. leprosa* a no reproducirse, lo que no sería de esperar, *a priori*, tratándose de una especie aparentemente más adaptada a condiciones de temporalidad del hábitat. Sin embargo, la explicación de este hecho puede radicar en limitaciones que afecten a otros aspectos de la estrategia vital de *E. orbicularis*. Las hembras de esta especie empiezan la época de puesta más tarde y producen puestas y huevos relativamente más grandes que *M. leprosa* y que representan una carga adicional significativa para las hembras grávidas. Estas evidencias indican que la producción de una puesta conlleva un mayor gasto energético en *E. orbicularis*, lo que explicaría una reducción relativamente mayor de la tasa reproductiva en relación a *M. leprosa* durante años desfavorables.

En general, es muy poca la información que obtuvimos para las clases de 0 y un año (y la de 2 años para *E. orbicularis*), como ocurre en la mayoría de los estudios de quelonios (Wilbur y Morin, 1988). La baja frecuencia de capturas puede haberse debido (1) a un muestreo sesgado, es decir, que no se hayan muestreado los microhábitats más frecuentemente ocupados por estas clases (Pappas y Brecke, 1992), o que los individuos más pequeños tiendan a mantenerse ocultos y a moverse poco, un comportamiento que tiene valor adaptativo en algunas especies en términos de supervivencia (Janzen, 1995); o (2) a una baja frecuencia real de individuos de 0 y un año, como consecuencia de bajas tasas de reproducción y/o supervivencia de juveniles. Si bien no se pueda descartar la primera posibilidad, la disminución de la frecuencia relativa de estas clases de edad a lo largo de los años de estudio sugiere que hubo un aporte decreciente de recién-nacidos a la población y/o que la mortalidad juvenil haya sido cada vez más alta. De la misma forma, la frecuencia relativamente menor de juveniles hasta dos años en las muestras de *E. orbicularis* puede reflejar una diferencia en el patrón comportamental o de utilización del hábitat por parte de los juveniles de las dos especies, o, más bien, una tasa de reclutamiento relativamente más baja en la población de *E. orbicularis* que en la de *M. leprosa*. Esta posibilidad concuerda con la frecuencia de hembras reproductoras más baja registrada para *E. orbicularis*.

Los quelonios en general se caracterizan por altas tasas de mortalidad de huevos, recién-nacidos y juveniles, y por altas tasas de supervivencia de adultos (Wilbur y Morin, 1988; Iverson, 1991b). Los datos de captura-recaptura para los individuos jóvenes de mayor tamaño y los adultos en Doñana indican tasas relativamente altas de supervivencia para estas clases en ambas especies. Es de esperar

que la supervivencia sea bastante más baja entre las clases de 0 y 1 año, considerando que las observaciones de puestas predadas de galápagos son relativamente frecuentes (F. Palomares y A. Andreu, com. pers.; obs. pers.) y que los individuos muy pequeños son más fácilmente predados por rapaces y aves acuáticas (L. García, com. pers.). Además, de acuerdo con los períodos de incubación observados para *E. orbicularis* en Francia (Pieau, 1982), para *M. leprosa* en Huelva (González de la Vega, 1989), las crías de galápago en Doñana deben eclosionar a finales del verano, lo que coincide con el período más seco del ciclo anual. Esto implica que las crías emergidas de los nidos en esta época tienen que realizar largos desplazamientos hasta encontrar su hábitat acuático, siendo esta una fase durante la cual la mortalidad de recién-nacidos es alta (Janzen, 1993). Por tanto, cabe esperar, también, que la mortalidad de recién-nacidos sea más alta en Doñana durante los años de sequía.

En ambientes en que la supervivencia juvenil es típicamente baja e impredecible, la selección natural debe favorecer el bajo esfuerzo reproductivo anual y favorecer la longevidad de los individuos (Stearns, 1976, 1977). Este modelo, conocido como *bet hedging* (Stearns, 1976), predice que el esfuerzo ejercido en cada evento reproductor se reduce en favor de un mayor número de intentos de reproducción, para maximizar la probabilidad de producir descendientes durante épocas favorables a la supervivencia de las crías (Congdon y Tinkle, 1982).

Por tanto, desde un punto de vista teórico, es probable que las tasas de reproducción observadas para las dos especies en Doñana sean bajas en relación a las que se registran en años de mayor disponibilidad de hábitat. Esta suposición ha de comprobarse, sin embargo, en años en que las condiciones ambientales sean favorables.

Las tasas de supervivencia registradas para los adultos y jóvenes a partir de 2 años de *M. leprosa* oscilaron alrededor del 80%, mientras que para *E. orbicularis* la de los jóvenes fue del 66%, y la de los adultos cercana al 80%. Los modelos demográficos realizados para otras especies de quelonios indicaron que la supervivencia de jóvenes y adultos tiene un efecto importante sobre la tasa de crecimiento poblacional, mientras que la variación en las tasas de supervivencia en las clases de edad de 0 a un año tiene un efecto reducido sobre este parámetro (Crouse et al., 1987; Congdon et al., 1993, 1994; Cunnington y Brooks, 1996). No es infrecuente, de hecho, que se registren tasas de supervivencia por encima del 90% para los adultos de galápagos (Galbraith y Brooks, 1987b; Congdon et al., 1993). Es decir, en quelonios la evolución de las estrategias vitales favorece la selección de mecanismos en que la estabilidad poblacional depende del parámetro menos susceptible

a variaciones: la supervivencia de las clases adultas (Cunnington y Brooks, 1996). En el caso de los galápagos de Doñana, hay que tener en cuenta que las estimas de supervivencia reflejan tan sólo el comportamiento de este parámetro en años desfavorables, y que la supervivencia media a largo plazo probablemente es más alta que la registrada en este estudio. Cabe resaltar, una vez más, la importancia del fenómeno de mortalidad observado para *M. leprosa* durante los años de mayor sequía, desde el punto de vista de la conservación de la especie, y también, como una oportunidad de medir la capacidad de respuesta demográfica de la especie a la perturbación de uno de los factores determinantes de la estabilidad poblacional.

La frecuencia de hembras reproductoras más baja registrada para *E. orbicularis* durante los años de estudio sugiere que esta especie sigue una estrategia vital más próxima a lo que postula la teoría de *bet hedging*. Una de las razones de la mayor tendencia de las hembras de *E. orbicularis* a no reproducirse puede ser, como se ha visto anteriormente, el mayor coste energético implicado en la producción de la puesta.

El parámetro demográfico que define el grado de *bet hedging* de una especie o población, sin embargo, es la tasa de supervivencia adulta (Cunnington y Brooks, 1996). Esto implica que las tasas de supervivencia de *E. orbicularis* deberían haber sido más altas que las registradas para *M. leprosa*, lo que se cumple con relación a los datos observados de mortalidad (96% y 85%, respectivamente), pero no a las estimas por captura-recaptura (76% y 81%, respectivamente). Es probable, sin embargo, que en la tasa de supervivencia por captura-recaptura de *E. orbicularis* esté incorporado un número no identificado de individuos que se mantuvieron inactivos, pero que sobrevivieron hasta el final del período de estudio (ver discusión del capítulo 6), y que contribuirían a disminuir la tasa de supervivencia estimada.

Otra posible evidencia indirecta de que la longevidad en *E. orbicularis* es posiblemente mayor que la de *M. leprosa* reside en las diferencias observadas en cuanto a la edad/tamaño de madurez sexual. La edad de madurez sexual y la longevidad están no sólo correlacionadas positivamente, sino que varían de acuerdo con una constante de proporcionalidad (Charnov y Berrigan, 1990; Charnov et al., 1993; Shine y Iverson, 1995). En el caso de que las edades de madurez sexual de *E. orbicularis* observadas por Rollinat (1934) en semi-libertad (10-12 años para machos y 18-20 años para hembras) se aproximen a los parámetros de maduración en poblaciones naturales, implicaría un retraso considerable de la madurez sexual de *E. orbicularis* en relación a *M. leprosa*. En esta última los machos alcanzan la madurez sexual alrededor del segundo año y las hembras del sexto año de

vida (ver Cap. 4).

La especie filogenéticamente más próxima a *E. orbicularis* posiblemente sea *Emydoidea blandingii*, del noreste de los Estados Unidos (Gaffney y Meylan, 1988; Bickham et al., 1996), de donde los ancestros de *E. orbicularis* se dispersaron hacia Asia, cruzando el estrecho de Behring, durante el Terciario (Hutchinson, 1981). Son varias las similitudes que aún se observan hoy en día entre los parámetros vitales de las dos especies: *E. blandingii* es siempre mucho menos abundante que otras especies sintópicas (Gibbons, 1968), en algunos casos manifiesta preferencia por hábitats poco alterados, de dimensiones reducidas, y/o de aguas limpias y con abundante vegetación (Kofron y Schreiber, 1985; Ross y Anderson, 1990) y su crecimiento cesa poco tiempo después de la adquisición de la madurez sexual (Congdon y Van Loben Sels, 1991). Además, los individuos juveniles son raros (Gibbons, 1968; Graham y Doyle, 1979; Petokas, 1986; Ross y Anderson, 1990) y la frecuencia de hembras que se reproducen en un determinado año varía entre el 23 y el 48% (Congdon et al., 1983). La longevidad en esta especie puede sobrepasar los 60 años y la edad media de madurez sexual de las hembras es de 18 años (Ross, 1989; Congdon y Van Loben Sels, 1993).

Esto refuerza nuestra suposición de que, de hecho, *E. orbicularis* alcanza la madurez sexual a una edad tardía, presenta un esfuerzo reproductivo generalmente bajo y dependiente de años favorables, con una tasa de incorporación de individuos jóvenes a la población correspondientemente baja, y mantiene la estabilidad poblacional en función de una alta tasa de supervivencia adulta.

En base a estas comparaciones se podría hipotetizar que las similitudes observadas entre las dos especies reflejan un patrón genético conservador, que condiciona la evolución de la estrategia vital en estas especies.

En este contexto el patrón de utilización del hábitat de *E. orbicularis* en Doñana, con una mayor dispersión de los individuos en pequeños grupos, puede ser un importante factor de reducción de la presión de predación, que, como hemos visto, es una causa importante de mortalidad de galápagos en Doñana.

*Mauremys leprosa* parece ser una especie de hábitos más acentuadamente acuáticos, encontrándose más estrechamente asociada a los medios permanentes, al igual que su congénere *M. caspica*. En Doñana, este comportamiento confiere a *M. leprosa*, por un lado, las ventajas de habitar los medios más estables y predecibles, posibilitando un patrón más regular de crecimiento y de reproducción, mientras que, por otro lado, la expone a un mayor riesgo de predación en años de sequía acentuada,

como hemos podido comprobar durante este estudio. A diferencia de *E. orbicularis*, se estimaron diferencias considerables entre las tasas de supervivencia de hembras y machos adultos, presentando estos últimos una supervivencia bastante más baja. Esto se puede deber, como hemos argumentado en el Cap. 5, a la diferencia entre el tamaño y edad de madurez sexual que se aprecia en esta especie. Otra diferencia notable en relación a *E. orbicularis* es que *M. leprosa* sigue creciendo después de alcanzada la madurez sexual. Considerando que tanto el tamaño de puesta como el tamaño del huevo aumentan con el tamaño de la hembra, el potencial reproductor de las hembras más viejas y, por tanto, más grandes, debe ser mayor que el de las hembras más jóvenes.

En suma, nuestros resultados sugieren que *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* en Doñana presentan diferencias en cuanto a sus respuestas adaptativas a las condiciones ambientales fluctuantes e impredecibles que caracterizan esta zona. Sus estrategias vitales están determinadas por la expresión de los distintos parámetros demográficos y, probablemente, fisiológicos, que son producto, a su vez, de la historia evolutiva de cada especie. Se dejan abiertas algunas cuestiones demográficas, que sólo podrán resolverse en estudios de mayor duración de los que pueda obtenerse una idea más precisa de la amplitud de variación de los parámetros poblacionales de las dos especies.



## 8. CONCLUSIONES

### Distribución y abundancia

1.- En el Parque Nacional de Doñana *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* se encuentran principalmente en la zona peridunar y la Vera, en su porción meridional (desde la laguna del Sopotón hasta la laguna de las Gangas). La presencia de ambas especies al norte de la Reserva Biológica de Doñana ha sido muy escasa, y su distribución en esta zona debería confirmarse en años de mayor pluviosidad que los de este estudio. Las dos especies parecen encontrarse habitualmente en la zona de Las Marismillas, lo que también requiere confirmación en años de mayor disponibilidad de hábitat. Las dos especies probablemente están ausentes de la marisma.

2.- La zona peridunar alberga el mayor número de efectivos poblacionales de las dos especies. *Mauremys leprosa* tiende a concentrarse en cuerpos de agua de gran porte y régimen hídrico permanente, mientras que *Emys orbicularis* demuestra una preferencia por cuerpos de agua pequeños y medianos de régimen temporal o estacional.

3.- *Mauremys leprosa* muestra un cierto grado de tolerancia a condiciones ambientales subóptimas, como las que se observaron en la laguna de Sta. Olalla a lo largo del período de estudio, y ha sido observada por otros autores para la especie y el género. *Emys orbicularis* aparentemente evita determinados ambientes (probablemente los de inferior calidad de hábitat y recursos), dado que desaparece de Sta. Olalla ya a partir del segundo año de estudio.

### Estructura poblacional

4.- En las poblaciones de Doñana se distinguen los sexos con fiabilidad en *Mauremys leprosa* a partir de los 85 mm de LE y del segundo periodo de crecimiento, y en *Emys orbicularis* a partir de los 115 mm de LE, coincidiendo en ambos casos con la etapa de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y muy probablemente de la madurez sexual por parte de los machos.



5.- Las tallas mínimas de hembras maduras en Doñana son de alrededor de 130 mm de LE para *Emys orbicularis* y 140 mm de LE para *Mauremys leprosa*.

6.- Los anillos de crecimiento impresos sobre las placas del caparazón son indicadores de la edad mínima, ya que no se marcan o son demasiado pequeños en los individuos más viejos y no se registran en años en que no ocurre crecimiento. El conteo de anillos es más fiable en los individuos jóvenes hasta los 130 mm de LE, y se relaciona, en este grupo, más estrechamente con la edad real de los individuos, particularmente en *Mauremys leprosa*.

7.- En ambas poblaciones se detecta un predominio de individuos adultos. El porcentaje de jóvenes disminuye a lo largo del estudio, de modo mucho más acentuado en *Emys orbicularis* que en *Mauremys leprosa*.

8.- La razón de sexos general observada para *Mauremys leprosa* es paritaria, pero como resultado de un sesgo hacia los machos en las primeras clases de edad y de un sesgo hacia las hembras entre los adultos de más de 6 anillos de crecimiento. En *Emys orbicularis* se observó un sesgo hacia los machos en todas las clases de edad.

### **Reproducción**

9.- La época principal de puesta se extendió desde la primera quincena de mayo a la segunda de junio para *Mauremys leprosa* y desde la segunda de mayo hasta la primera de julio para *Emys orbicularis*.

10.- El tamaño de puesta aumentó significativamente con el tamaño de la hembra en ambas especies. Lo mismo se ha observado para la anchura del huevo en *Mauremys leprosa*.

11.- En *Mauremys leprosa* se observa una disminución de la frecuencia de hembras reproductoras y del tamaño de puesta en los años de sequía más acentuada, lo que indica que, en condiciones ambientales adversas, en esta especie el potencial reproductor femenino decrece mediante una disminución del número de hembras que se reproducen y/o del número medio de puestas realizadas por una misma hembra, así como del número medio de huevos producidos por puesta.

12.- El tamaño de la puesta y el tamaño del huevo (medido a partir de su menor diámetro) fueron relativamente más grandes en *Emys orbicularis* que en *Mauremys leprosa*, y el tamaño del huevo parece estar limitado por la apertura pélvica en aquella especie. Estas observaciones sugieren que el coste energético asociado a la reproducción es más alto en *Emys orbicularis*, lo que puede explicar la menor frecuencia de hembras reproductoras registrada para esta especie a lo largo del periodo de estudio.

13.- El tamaño del huevo (medido a partir de su menor diámetro) varió menos que el tamaño de puesta en ambas especies, y la reducción del potencial reproductor se dió a nivel del número y no del tamaño del huevo, como prevé la teoría del tamaño óptimo del huevo (*optimal egg size theory*). Sin embargo, se observó una variación positiva del tamaño del huevo con el tamaño de la hembra en *Mauremys leprosa* en contra de lo esperado desde un punto de vista teórico.

### Supervivencia

14.- La principal causa de mortalidad de galápagos registrada durante el periodo de estudio fué la predación durante los desplazamientos por tierra en el momento de abandonar las lagunas en fase final de desecación. Este fenómeno se observó de modo más acentuado para *Mauremys leprosa* en la laguna de Sta. Olalla.

15.- Para *Mauremys leprosa* se observa que las tasas de supervivencia anual aumentan generalmente con la edad y/o tamaño de los individuos. Se registró asimismo una tasa menor de supervivencia para los machos que para las hembras entre los individuos con más de 6 anillos de crecimiento, lo que probablemente explica el sesgo hacia las hembras en la razón de sexos de esta clase de edad. La supervivencia de *Mauremys leprosa* fué generalmente más baja en los años en que la sequía fué más acentuada.

16.- En *Emys orbicularis* las tasas de supervivencia resultaron más bajas para los juveniles, pero similares para machos y hembras. La supervivencia no varió a lo largo del periodo de estudio. Las tasas de recaptura variaron significativamente con el tiempo y entre los grupos, de modo que posiblemente un componente no identificado de la tasa de supervivencia sea debido a individuos que se mantuvieron inactivos fuera de las lagunas. Este fenómeno podría explicar también el sesgo observado hacia los machos en la razón de sexos de *Emys orbicularis*.



## BIBLIOGRAFIA

- ADRIAN, M.I. y M. DELIBES. 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool.* 212:399-406.
- ALLIER, C., F. GONZALEZ-BERNALDEZ y L. RAMIREZ. 1974. Mapa Ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. CSIC, Sevilla.
- AKAIKE, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. in: Petran, B.N. and Csáki, F. (eds.). *International Symposium on Information theory*. 2nd. ed. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary. pp. 267-281.
- ANDREU, A. 1982. Quelques données biométriques sur *Emys orbicularis* en Doñana (Huelva, Espagne). *Bull Soc Herp Fr*, 22:49-52.
- ANDREU, A., C. DÍAZ-PANIAGUA y C. KELLER. La tortuga mora, *Testudo graeca*, en Doñana. Monografías de la AHE. en prensa.
- ANDREU, A. y M.C.VILLAMOR 1989. Calendario reproductivo y tamaño de la puesta en el galápago leproso, *Mauremys leprosa* (Schweiger, 1812), en Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vertebr.* 16:167.
- ANDREWS, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. in: GANS, C. y F.H. POUGH (eds). *Biology of the Reptilia - Physiology D: Physiological Ecology*. Acad. Press, New York. Vol.13, pp.273-320.
- ARAÚJO, P.R. 1996. Contribuição para o estudo do comportamento do cágado mediterrânico, *Mauremys leprosa* (Schweiger 1812). Tesis de maestrado. ISPA, Lisboa. 69 pp.
- ARAÚJO, P.R., P. SEGURADO y N. RAIMUNDO. 1996. Avaliação da situação das tartarugas de água doce em Portugal. Res. IV Congr. Luso-Espanhol Herpetologia, Porto. pp. 86-87.
- ARRIBAS, O. Estatus y distribución del galápago europeo (*Emys orbicularis*) en Cataluña. *Porv. VIII Trobada Joves Nat. Catalunya*. pp.35-39.
- ATAEV, C.A. 1985. *Presmykajuscijesja gor Turkmenistana*. Aschhabad. 344 pp.
- ATAEV, C.A. y S. SHAMMAKOW. 1988. O bolotnoj cerepache (*Emys orbicularis*) na ozerach zapadnogo Uzboja. *Izv. Akad. Nauk Turkmensk. SSR, Ser. Biol. Nauk, Aschhabad* (5):74.
- BALLINGER, R.E. y J.D. CONGDON. 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris*. *Copeia* 1980:921-923.
- BANNIKOW, A.G. 1951. Materialy k poznaniyu biologij kawkazskich cerepach. *Ucenyje Zapiski, Moskowsk. Gorod. Pedagog. Inst. W.P. Potemkina, Moskau* 18:131-166.
- BERRY, J.F. y R. SHINE. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles. *Oecologia*

44:185-191.

- BICKHAM, J.W., T. LAMB, P. MINX y J.C. PATTON. 1996. Molecular systematics of the genus *Clemmys* and the intergeneric relationships of emydid turtles. *Herpetologica* 52:89-97.
- BLANCO, J.A. y J.L. GONZÁLEZ. 1992. Libro Rojo de los Vertebrados de España. Min.Agric.Pesca y Alim. ICONA. 714pp.
- BLONDEL, J., R. PRADEL y J.-D. LEBRETON. 1992. Low fecundity insular blue tits do not survive better as adults than high fecundity mainland ones. *J. Anim. Ecol.* 61:205-213.
- BOAG, P.T. 1983. The heritability of external morphology in Darwin's ground finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos. *Evolution* 37:877-894.
- BONS, J. y P. GENIEZ. 1996. Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris). Atlas biogéographique. AHE. 319 pp.
- BOUR, R. 1989. *Mauremys leprosa*. in: CASTANET, J. et R. GUYETANT (eds.). Atlas de repartition des amphibiens et reptiles de France. SHF. 109 pp.
- BRAVO, M.A. y C. MONTES. 1992. Inventario de las formaciones palustres del manto eólico del Parque Nacional de Doñana (SW España). Actas VI Congr Esp Limnol, Granada.
- BROOKS, R.J., G.P. BROWN, y D.A. GALBRAITH. 1991. Effects of a sudden increase in natural mortality of adults on a population of the common snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.* 69:1314-1320.
- BROOKS, R.J., C.M. SHILTON, G.P. BROWN y N.W.S. QUINN. 1992. Body size, age distribution, and reproduction in a northern population of wood turtles (*Clemmys insculpta*). *Can. J. Zool.* 70:462-469.
- BROWN, G.P. y R.J. BROOKS. 1993. Sexual and seasonal differences in activity in a northern population of snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Herpetologica* 49:311-318.
- BROWN, W.S. 1974. Ecology of the aquatic box turtle, *Terrapene coahuila*, in northern Mexico. *Bull. Fla. St. Mus. Biol. Sci.* 19:1-67.
- BULL, J.J. 1980. Sex determination in reptiles. *Quart. Rev. Biol.* 55:3-21.
- BULL, J.J. y R. SHINE. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *Am. Nat.* 114:296-316.
- BURKE, R. L., E. R. JACOBSON, M. J. GRIFFITH, Y L. J. GUILLETTE. 1994. Non-invasive sex identification of juvenile gopher and desert tortoises (genus *Gopherus*). *Amphibia-Reptilia* 15:183-189.
- BURNHAM, K.P., D.R. ANDERSON, G.C. WHITE, C. BROWNIE y K.H. POLLOCK. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. American Fisheries Society Monograph 5.

- BURY, R.B. 1979. Population ecology of freshwater turtles. in: M. Harless y H. Morlock (eds.). Turtles: perspectives and research, pp. 73-95. R. Krieger Publ, Malabar, Florida.
- BUSACK, S.D. y C.H.ERNST. 1980. Variation in Mediterranean populations of *Mauremys* Gray 1869 (Reptilia, Testudines, Emydidae). *Ann Carnegie Mus Nat Hist* 49:251.
- BUSTARD, H.R. 1979. Population dynamics of sea turtles. in: M. Harless y H. Morlock (eds.), Turtles: perspectives and research, pp. 523-540. R. Krieger Publ, Malabar, Florida.
- CAGLE, F.R. 1939. A system for marking turtles for future identification. *Copeia* 1939:170.
- CAGLE, F.R. 1946. The growth of the slider turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Am. Midl. Nat.* 36:685-729.
- CAGLE, F.R. 1948. Sexual maturity in the male turtle *Pseudemys scripta troosti*. *Copeia* 1948:108-111.
- CAGLE, F.R. 1954. Observations on the life cycles of painted turtles. *Am. Midl. Nat.* 52:225-235.
- CASTROVIEJO, J. 1993. Mapa del Parque Nacional de Doñana. Memoria. CSIC/AMA, Madrid.
- CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of Vertebrate Populations. Wiley & Sons, New York.
- CEZILLY, F., R. PRADEL, A. VIALLEFONT et J.-D. LEBRETON. 1993. Working with CR. CNRS, Montpellier, France.
- CHARNOV, E.L. y D. BERRIGAN. 1990. Dimensionless numbers and life history evolution: age of maturity versus the adult lifespan. *Evol. Ecol.* 4:273-275.
- CHARNOV, E.L., D. BERRIGAN y R. SHINE. 1993. The M/k ratio is the same for fish and reptiles. *Am. Nat.* 142:707-711.
- COMBESCOT, C. 1954. Sur le cycle sexuel mâle, et notamment la spermatogénèse, chez la tortue d'eau algérienne (*Emys leprosa* Schw.). *Bull. Soc. Biol. d'Alger* 1954:2021-2023.
- COMBESCOT, C. 1955a. Données histophysiological sur l'oviducte de la tortue d'eau algérienne (*Emys leprosa* Schw). *Bull Soc Biol d'Alger* 1955:92-95.
- COMBESCOT, C. 1955b. Sexualité et cycle génital de la tortue d'eau algérienne, *Emys leprosa*. *Bull Soc Hist Nat Afr Nor (Alger)* 45:366-377.
- CONGDON, J.D., G.L. BREITENBACH, R.C. VAN LOBEN SELS y D.W. TINKLE. 1987. Reproduction and nesting ecology of snapping turtles (*Chelydra serpentina*) in southeastern Michigan. *Herpetologica* 43:39-54.
- CONGDON, J.D., A.E. DUNHAM y R.C. van LOBEN SELS. 1993. Delayed sexual maturity and demographics of Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*): implications for conservation and management of long-lived organisms. *Conserv. Biol.* 7:826-833.
- CONGDON, J.D., A.E. DUNHAM y R.C. van LOBEN SELS. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): implications for conservation and management of long-

- lived organisms. *Amer. Zool.* 34:397-408.
- CONGDON, J.D. y J.W. GIBBONS. 1983. Relationships of reproductive characteristics to body size in *Pseudemys scripta*. *Herpetologica* 39:147-151.
- CONGDON, J.D. y J.W. GIBBONS. 1987. Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proc. Nat. Acad. Sci.* 84:4145-4147.
- CONGDON, J.D., J.W. GIBBONS y J.L. GREENE. 1983a. Parental investment in the chicken turtle (*Deirochelys reticularia*). *Ecology* 64:419-425.
- CONGDON, J.D., S.W. GOTTE y R.W. McDIARMID. 1992. Ontogenetic changes in habitat use by juvenile turtles, *Chelydra serpentina* and *Chrysemys picta*. *Can. Field Nat.* 106:241-248.
- CONGDON, J.D. y D.W. TINKLE. 1982. Reproductive energetics of the painted turtle (*Chrysemys picta*). *Herpetologica* 38:228-237.
- CONGDON, J.D., D.W. TINKLE, G.L. BREITENBACH y R.C. VAN LOBEN SELS. 1983b. Nesting ecology and hatching success in the turtle *Emydoidea blandingii*. *Herpetologica* 39:417-429.
- CONGDON, J.D. y R.C. van LOBEN SELS. 1991. Growth and body size in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*): relationships to reproduction. *Can. J. Zool.* 69:239-245.
- CONGDON, J.D. y R.C. van LOBES SELS. 1993. Relationships of reproductive traits and body size with attainment of sexual maturity and age in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*). *J. Evol. Biol.* 6:317-327.
- CONOVER, W.J. y R.L. IMAN. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and non parametric statistics. *The Amer. Stat.* 35:124-129.
- CONVENIO DE BERNA. 1979. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Secretaría General del Consejo de Europa. Berna.
- CORBETT, K.F. (ed). 1989. *Conservation of European Reptiles and Amphibians*. Council of Europe. C. Helm, London.
- CORMACK, R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429-438.
- CROUSE, D.T., L.B. CROWDER, y H. CASWELL. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.
- CRUCITTI, P., A. CAMPESE y M. MALORI. 1989. Coexistence and sympatry of *Emys orbicularis* and *Mauremys caspica* in Tracia, Eastern Greece. *Proc I World Congr Herpetology*, Kent, England.
- CUNNINGTON, D.C. y R.J. BROOKS. 1996. Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Can. J. Zool.* 74:291-296.

- DA SILVA, E. 1993. Distribución de los emídidos *Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis* de la provincia de Badajoz. Factores que pudieran influir en sus áreas de ocupación. Doñana Acta Vert. 20:260-266.
- DA SILVA, E. 1995. Notes on clutch size and egg size of *Mauremys leprosa* from Spain. J. Herpetol. 29:484-485.
- DA SILVA, E., M. BLASCO, J.M. SÁNCHEZ, C. CRUZ y F. LOPE. 1990. El ciclo gonadal de *Mauremys caspica leprosa*. Res I Congr Luso-Esp Herp, Lisboa.
- DA SILVA, E., C. CRUZ, J.M. SANCHEZ, F. LOPE y M. BLASCO. 1989. Patrón del crecimiento estructural del caparazón del galápagos europeo *Emys orbicularis*. Res. III Congr. Luso-Esp. Herpet., Madrid.
- DEVINE, M.C. 1984. Potential for sperm competition in reptiles: behavioral and physiological consequences. in: R.L. SMITH (ed.). Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press. pp. 509-521.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., C. KELLER y A. ANDREU. 1995. Annual variation of activity and daily distances moved in adult spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. Herpetologica 51:225-233.
- DÍAZ-PANIAGUA, C.D., C. KELLER y A. ANDREU. 1996. Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. Can. J. Zool. 74: 560-564.
- DÍAZ-PANIAGUA, C.D., C. KELLER y A. ANDREU. Hatching success, delay of emergence and hatchling biometry of the spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. J. Zool. en prensa.
- DOBIE, J.L. 1971. Reproduction and growth in the alligator snapping turtle, *Macrolemys temmincki*. Copeia 1971:645-658.
- DOMÍNGUEZ, L. 1987. Impacto de la pesca del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) en el Parque Nacional de Doñana durante la temporada de 1987. ICONA, Informe interno. 26pp.
- DOUMERGUE, F. 1899. Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie. Orán. Imprimerie L. Fouque.
- DUNHAM, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. Ecology 59:770-778.
- DUNHAM, A.E. y J.W. GIBBONS. 1990. Growth of the slider turtle. in: GIBBONS, J.W. (ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C. pp. 135-145.
- DUNHAM, A.E., P.J. MORIN y H.R. WILBUR. 1988. Methods for the study of reptile populations. in: GANS, C. y R.B. HUEY (eds). Biology of the Reptilia - Defense and Life History. Alan Liss Inc., New York. Vol.16, p.331.
- EDMONDS, J.H. y R.J. BROOKS. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). Can J. Zool. 74:918-925.



- ELGAR, M.A. y L.J. HEAPHY. 1989. Covariation between clutch size , egg weight and egg shape: comparative evidence for chelonians. *J. Zool.* 219:137-152.
- ERNST, C.H. 1971. Population dynamics and activity cycle of *Chrysemys picta* in southeastern Pennsylvania. *J. Herpetol.* 5:151-160.
- ERNST, C.H. 1972. Temperature-activity relationships in the painted turtle *Chrysemys picta*. *Copeia* 1972:217-222.
- ERNST, C.H. 1982. Environmental temperatures and activities in wild spotted turtles, *Clemmys guttata*. *J. Herpetol.* 16:112-120.
- ERNST, C.H. 1986. Environmental temperatures and activities in the wood turtle, *Clemmys insculpta*. *J. Herpetol.* 20:222-229.
- FERRERAS, P., J. ALDAMA, J.F. BELTRÁN y M. DELIBES. 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx *Lynx pardina*. *Biol. Conserv.* 61:197-202.
- FOWLER, J. y L. COHEN. 1990. Practical statistics for field biology. Wiley & Sons.
- FRAZER, N.B. 1992. Sea turtle conservation and halfway technology. *Conserv. Biol.* 6:179-184.
- FRAZER, N.B., J.W. GIBBONS y J.L. GREENE. 1990. Life table of a slider turtle population. in: J.W. Gibbons (ed.). Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C., USA. pp. 183-200.
- FRAZER, N.B., J.W. GIBBONS y J.L. GREENE. 1991a. Life history and demography of the common mud turtle *Kinosternon subrubrum* in South Carolina, USA. *Ecology* 72:2218-2231.
- FRAZER, N.B., J.W. GIBBONS y J.L. GREENE. 1991b. Growth , survivorship and longevity of painted turtles *Chrysemys picta* in a southwestern Michigan marsh. *Amer. Midl. Natur.* 125:245-258.
- FRITZ, U. 1989. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 1.Eine neue Unterartder Europäischen Sumpfschildkröte aus Kleinasien, *Emys orbicularis luteofusca* subsp.nov. (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Salamandra* 25:143.
- FRITZ, U. 1992. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 2.Variabilität in Osteuropa und Redefinition von *Emys orbicularis orbicularis* (Linnaeus, 1758) und *E.o.hellenica* (Vallenciennes, 1832) (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Zool. Abh. Staat. Mus. Tierk. Dresden* 47:37.
- FRITZ, U. 1994. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 4. Variabilität und Zoogeographie im pontokaspischen Gebiet mit Beschreibung von drei neuen Unterarten (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Zool Abh Staat Mus Tierk Dresden* 48:53.
- FRITZ, U. 1995. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 5a. Taxonomie in Mittel-Westeuropa, auf Korsika, sardinien, der Apenninen-Halbinsel und Sizilien und Unterarten Gruppen von *E. orbicularis* (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Zool Abh Staat Mus*

- Tierk Dresden* 48:185-242.
- FRITZ, U. 1996. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis*. 5b. Intraspezifische Hierarchie und Zoogeographie. *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden* 49:31-71.
- FRITZ, U. und R. GÜNTHER. 1996. Europäische Sumpfschildkröte - *Emys orbicularis*. in: R. GÜNTHER (ed.) *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Fischer, Jena. pp. 519-534.
- FRITZ, U., C. KELLER und M. BUDDE. 1996. Eine neue Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte aus Südwestspanien, *Emys orbicularis hispanica* subsp. nov. *Salamandra* 32:129-152.
- FRITZ, U., P. LENK und S. LENK. 1995. Sumpfschildkröten (*Emys orbicularis galloitalica*) aus Südfrankreich und Latium. *Herpetofauna* 17:13-20.
- FUREST, A. y J. TOJA. 1982. Reconocimiento limnológico de lagunas andaluzas. Las zonas húmedas andaluzas. *Monografías de la Dirección general del medio Ambiente - MOPU*, pp. 177-188.
- GAFFNEY, E.S. y P.A. MEYLAN. 1988. A phylogeny of turtles. in: BENTON, M.J. (ed.). *The phylogeny and classification of the Tetrapods. vol. 1: Amphibians, reptiles, and birds*. Oxford. pp.157-219.
- GRAHAM, T.E. y T.S. DOYLE. 1979. Dimorphism, courtship, eggs and hatchlings of the Blanding's turtle, *Emydoidea blandingii* in Massachusetts. *J. Herpetol.* 13:124-127.
- GALBRAITH, D.A. y R.J. BROOKS. 1987a. Addition of annual growth lines in adult snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *J. Herpetol.* 21:359-63.
- GALBRAITH, D.A. y R.J. BROOKS. 1987b. Survivorship of adult females in a northern population of common snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Can. J. Zool.* 65:1581-1586.
- GARCÍA, L., J. CALDERÓN y J.J. CHANS. 1994. Censos Aéreos de Aves Acuáticas en Doñana y las Marismas del Guadalquivir, Margen Derecha. Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- GASITH, A. y I. SIDIS. 1983. The distribution and nature of the habitat of the Caspian terrapin (*Mauremys caspica rivulata*) in Israel. *Israel J. Zool.* 32:91.
- GASITH, A. y I. SIDIS. 1984. Polluted water bodies, the main habitat of the Caspian terrapin (*Mauremys caspica rivoluta*) in Israel. *Copeia* 1984:216.
- GASITH, A. y I. SIDIS. 1985. Sexual activity in the Caspian terrapin (*Mauremys caspica rivoluta*) in Israel, in relation to the testicular cycle and climatic factors. *J. Herpetol.* 19:254.
- GERMANO, D.J. 1988. Age and growth histories of desert tortoises using scute annuli. *Copeia* 1988:914-920.
- GIBBONS, J.W. 1967. Variation in growth rates in three populations of the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Herpetologica* 23:296.
- GIBBONS, J.W. 1968. Reproductive potential, activity and cycles in the painted turtle, *Chrysemys picta*.

Ecology 49:399-409.

GIBBONS, J.W. 1970. Reproductive dynamics of a turtle (*Pseudemys scripta*) population in a reservoir receiving heated effluent from a nuclear reactor. Can. J. Zool. 48:881-885.

GIBBONS, J.W. 1982. Reproductive patterns in freshwater turtles. Herpetologica 38:222-227.

GIBBONS, J.W. 1983. Reproductive characteristics and ecology of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum*. Herpetologica 39:254-271.

GIBBONS, J.W. 1990. Sex ratios and their significance among turtle populations. in: J.W. GIBBONS (ed). Life History and Ecology of the Slider Turtle. Smithsonian Inst. Press, Washington. pp.157-163.

GIBBONS, J. W., y J. L. GREENE. 1979. X-ray photography: a technique to determine reproductive patterns of freshwater turtles. Herpetologica 35:86-89.

GIBBONS, J. W., y J. L. GREENE. 1990. Reproduction in the slider and other species of turtles. in: J.W. Gibbons (ed.), Life History and Ecology of the Slider Turtle. Smithsonian Inst. Press. pp.124-134.

GIBBONS, J.W., J.L. GREENE y J.D. CONGDON. 1983. Drought-related responses of aquatic turtle populations. J. Herpetol. 17:242-246.

GIBBONS, J.W. y R.D. SEMLITSCH. 1982. Survivorship and longevity of a long-lived vertebrate species: how long do turtles live? J. Anim. Ecol. 51:523-527.

GIBBONS, J.W., R.D. SEMLITSCH, J.L. GREENE y J.P. SCHUBAUER. 1981. Variation in age and size at maturity of the slider turtle (*Pseudemys scripta*). Amer. Nat. 117:841-45.

GIRONDOT, M. y C. PIEAU. 1993. Effects of sexual differences of age at maturity and survival on population sex ratio. Evol. Ecol. 7:645-650.

GIRONDOT, M., P. ZABORSKI, J. SERVAN y C. PIEAU. 1994. Genetic contribution to sex determination in turtles with environmental sex determination. Genet. Res. 63:117-127.

GONZÁLEZ DE LA VEGA, J.P. 1989. Anfibios y Reptiles de la Provincia de Huelva. Impr. Jimenez, Huelva.

GRAHAM, T. E. 1989. Life history techniques. in: M. Harless y H. Morlock (eds.). Turtles: perspectives and research, pp. 73-95. R. Krieger Publ, Malabar, Florida.

GRAHAM, T.E. y P.J. PETOKAS. 1989. Correcting for magnification when taking measurements directly from radiographs. Herp. rev. 20:46-47.

GUILLEN, A. 1996. Ecolocación en murciélagos - estudios desde una perspectiva ecológica y evolutiva. Tesis doctoral. Univ. Complut. Madrid.

HABSBURGO-LORENA, L.S. 1871. Las Baleares por la palabra y el grabado. Ed. Caja de Baleares, 1985, tomo IV, p.82.

- HAILEY, A. y N.S. LOUMBOURDIS. 1988. Egg size and shape, clutch dynamics, and reproductive effort in european tortoises. *Can. J. Zool.* 66:1527-1536.
- HALE, M.B. y T.K. FULLER. 1996. Porcupine (*Erethizon dorsatum*) demography in central Massachusetts. *Can. J. Zool.* 74:480-484.
- HASKELL, A., T.E. GRAHAM, C.R. GRIFFIN y J.B. HESTBECK. Size related survival of headstarted redbelly turtles (*Pseudemys rubriventris*) in Massachusetts. *J. Herpetol.* 30:524-527.
- HERNÁNDEZ GIL, V., F.D. LÓPEZ-HIGUERA, F. ROBLEDANO AYMERICH, M.L. GARCÍA MARTÍNEZ, M.A. ESTEVE SELMA y L. RAMÍREZ DÍAZ. 1993. Anfibios y reptiles de la región de Murcia. Cuadernos de Ecología y Medio Ambiente, Univ. Murcia.
- HILLGER, D. 1990. Untersuchungen zur Ernährungsbiologie der Europäischen Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*). Tesina. Univ. Hannover.
- HONEGGER, R.E. 1981. Threatened amphibians and reptiles in Europe (supplementary volume to the Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas). Böhme Akad. Vlg., Wiesbaden.
- HUTCHINSON, J.H. 1981. *Emydoidea* (Emydidae, Testudines) from the Barstovian (Miocene) of Nebraska. *Paleo Bios* 37:1-6.
- IVERSON, J.B. 1991a. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47:371-393.
- IVERSON, J.B. 1991b. Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Can. J. Zool.* 69:385-391.
- IVERSON, J.B. 1992a. Correlates of reproductive output in turtles (order Testudines). *Herp. Mon.* 6:25-42.
- IVERSON, J.B. 1992b. A Revised Checklist with Distribution maps of the Turtles of the World. Privately printed, Richmond, USA.
- IVERSON, J.B. y G.R. SMITH. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. *Copeia* 1993:1-21.
- JABLONSKI, A. y S. JABLONSKA. 1996. Egg-laying of the European pond turtle, *Emys orbicularis*, in Leczynsko-Wlodawskie Lake district (eastern Poland). Abs. Intern. Symp. on Biology, Conservation, Ecology, y Systematics of *Emys orbicularis*. Dresden, Germany. p. 19.
- JANZEN, F.J. 1993. An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology* 74:332-341.
- JANZEN, F.J. 1995. Experimental evidence for the evolutionary significance of temperature-dependent sex determination. *Evolution* 49:864-873.
- JANZEN, F.J. y G.L. PAUKSTIS. 1991. Environmental sex determination in reptiles: ecology, evolutionary, and experimental design. *Quart. Rev. Biol.* 66:149-179.
- JOHNSON, D.H. 1995. Statistical sirens: the allure of nonparametrics. *Ecology* 76:1998-2000.

- JOLLY, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- KOFRON, C.P. y A.A. SCHREIBER. 1985. Ecology of two endangered aquatic turtles in Missouri: *Kinosternon flavescens* and *Emydoidea blandingii*. *J. Herpetol.* 19:27-40.
- KOTENKO, T.I. y A.A. FEDORCHENKO. 1993. Reproductive cycle of *Emys orbicularis* in the Danube Delta. Proc 7th Ord Meet SEH, Barcelona, Spain.
- KRAMER, C.Y. 1956. Extension of multiple range tests to group means with unequal numbers of replications. *Biometrics* 12:307-310.
- KREBS, C.J. 1994. *Ecology*. Harper & Collins.
- KREBS, C.J. y G.R. SINGLETON. 1993. Indices of condition for small mammals. *Austr. J. Zool.* 41:317-323.
- LABOUYSSE, A. 1857. Lettre sur le Moers et les habitudes des tortues d'eau douce et des tortues terrestres de l'Algerie. *Ann. Sci. Phys. Nat. Agric. Indust.* 1:83-98.
- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press.
- LAMBERT, M.R.K. 1984. Amphibians and reptiles. in: CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (ed.). *Sahara Desert*. Pergamon Press, Oxford. pp. 205-227.
- LEBBORONI, M. y G. CHELAZZI. 1991. Activity patterns of *Emys orbicularis* L. (Chelonia, Emydidae) in central Italy. *Ethol. Ecol. Evol.* 3:257.
- LEBRETON, J.-D., K.P. BURNHAM, J. CLOBERT y D.R. ANDERSON. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62:67-118.
- LEGLER, J.M. 1960. Natural history of the ornate box turtle, *Terrapene ornata ornata*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 11:527-669.
- LENK, P., U. JOGER, U. FRITZ, P. HEIDRICH y M. WINK. 1996. Phylogeographic patterns in the mitochondrial cytochrome b gene of the European pond turtle, *Emys orbicularis*. *Abstracts Int. Symp. Biol. Cons. Ecol. Syst. of Emys orbicularis*, Dresden. p. 7.
- LLOYD, D.G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *Am. Nat.* 129:800-817.
- LOFTS, B. y C. BOSWELL. 1961. Seasonal changes in the distribution of testis lipids of the caspian terrapin *Clemys caspica*. *Proc Zool Soc London* 136:581.
- LORTET, L. 1887. Observations sur les tortues terrestres et paludines du Bassin de la Méditerranée. *Arch. Mus. Hist. Nat.* 4:1-26.
- LOVICH, J.E. y J.W. GIBBONS. 1990. Age at maturity influences adult sex ratio in the turtle *Malaclemys terrapin*. *Oikos* 59:126-134.

- LUKINA, G.P. 1971. Reproductive physiology of the pond tortoise in the eastern Azov region. *Sov. J. Ecol.* 2:99-100.
- MAC CULLOCH, R.D., y D.M. SECOY. 1983. Demography, growth, and food of western painted turtles, *Chrysemys picta belli*, from southern Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 61:1499-1509.
- MARTÍNEZ-RICA, J.P. 1989. El atlas provisional de los anfibios y reptiles de España y Portugal. Presentación y situación actual. *Mon. Herpetol. AHE*, 72 pp.
- MATEO, J.A. 1995. Distribución de anfibios y reptiles españoles e inventario de sus principales áreas de interés (listado de áreas de interés para anfibios y reptiles dentro de la red Europea de espacios Naturales, Natura 2000). Informe técnico, ICONA, Madrid. 165 pp.
- MAYOL, J. 1993. Concentración de nidos de *Emys orbicularis* en el Parque Natural de S'Albufera de Mallorca. *Bol. Esp. Herpetol. Esp.* 4:21-23.
- MAZZOTTI, S. 1995. Population structure of *Emys orbicularis* in the Bardello (Po Delta, Northern Italy). *Amphibia-Reptilia* 16:77-85.
- MEDICA, P.A., R.B. BURY y F.B. TURNER. 1975. Growth in the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in Nevada. *Copeia* 1975:639-643.
- MEEK, R. 1983. Body temperatures of a desert population of the striped-necked terrapin, *Mauremys caspica*. *Br. J. Herpetol.* 6:335.
- MEEK, R. 1987. Aspects of the population ecology of *Mauremys caspica* in Northwest Africa. *Herpetol. J.* 1:130.
- MILIKEN, G.A. y D.E. JOHNSON. 1984. Analysis of messy data. Vol. 1: designed experiments. VanNostrand Reinhold, New York.
- MITCHELL, J.C. 1988. Population ecology and life histories of the freshwater turtles *Chrysemys picta* and *Sternotherus odoratus* in an urban lake. *Herpetol. Monogr.* 2:40-61.
- MITCHELL, J.C. y C.A. PAGUE. 1990. Body size, reproductive variation, and growth in the slider turtle at the northeastern edge of its range. in: GIBBONS, J.D. (ed.) Life history and ecology of the slider turtle. Smithsonian Inst. Press. pp. 146-151.
- MOLINA, F. y R. CADENAS. 1983. Impacto de la pesca del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) en los ecosistemas marismos del Parque Nacional de Doñana durante la campaña de 1983. ICONA, Informe interno. 35pp.
- MOLL, E.O. 1973. Latitudinal and intersubspecific variation in reproduction of the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Herpetologica* 29:307-318.
- MOLL, E.O. 1979. Reproductive cycles and adaptations. In M. Harless y H. Morlock (eds.), *Turtles: perspectives and research*, pp. 305-332. (Eds.). R. Krieger Publ, Malabar, Florida.
- MOLL, E.O. y J.M. LEGLER. 1971. The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta*, in Panama. *Bull. L.A. Co. Mus. Nat. Hist., Sci.* (11):1-102.

- MONTES, C., J.A. AMAT y L. RAMÍREZ-DÍAZ. 1982. Ecosistemas acuáticos del bajo Guadalquivir (SW España). I. Características generales, físico-químicas y biológicas de las aguas. *Studia Oecologica* III:129-158.
- MONTES, C., M.A. BRAVO, A. BALTANÁZ y M. GUTIÉRREZ. 1993. Bases ecológicas para la gestión del cangrejo rojo en el Parque Nacional de Doñana. Informe final de proyecto. UAM/ICONA.
- MORREALE, S.J., J.W. GIBBONS y J.D. CONGDON. 1984. Significance of activity and movement in the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*). *Can. J. Zool.* 62:1038-1042.
- MUSKHELISHVILI, T.A. 1970. Presmykajuscijesja Wostocnoj Gruzij. Tiflis (Metsnierba). pp. 241.
- NAULLEAU, G. 1991. Adaptations écologiques d'une population de cistudes (*Emys orbicularis* L.) (Reptilia, Chelonii) aux grandes variations de niveau d'eau et à l'assèchement naturel du milieu aquatique fréquenté. *Bull Soc Herp Fr* 58:11.
- NAULLEAU, G. 1992. Study of terrestrial activity and aestivation in *Emys orbicularis* (Reptilia: Chelonia) using telemetry. in: KORSÓS, Z. y I.KISS (eds). Proc Sixth Ord Gen Meet SEH, Budapest, Hungary, 1991. pp.343-346.
- PAPPAS, M.J. y B.J. BRECKE. 1992. Habitat selection of juvenile Blanding's turtles, *Emydoidea blandingii*. *J. Herpetol.* 26:233-234.
- PARKER, W.S. 1996. Age and survivorship of the slider (*Trachemys scripta*) and the mud turtle (*Kinosternon subrubrum*) in a Mississippi farm pond. *J. Herpetol.* 30:266-268.
- PARMENTER, R.G. 1980. Effects of food availability and water temperature on the feeding ecology of pond sliders. *Copeia* 1980:503-514.
- PAUL, R. 1996. Radio telemetry of female European pond turtles (*Emys orbicularis*) in Brandenburg. Abs. Int. Symp. Biol. Conserv. Ecol. Syst. of *Emys orbicularis*, Dresden (Germany). p. 22.
- PEREZ, M., E. COLLADO y C. RAMO 1979. Crecimiento de *Mauremys caspica leprosa* (Schweiger, 1812) (Reptilia, Testudines) en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana Acta Vertebr.* 6:161.
- PETOKAS, P.J. 1986. Patterns of reproduction and growth in the freshwater turtle *Emydoidea blandingii*. Tesis doctoral, State Univ. New York at Binghamton.
- PIANKA, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Amer. Zool.* 16:775-784.
- PIANKA, E.R. y W.S. PARKER. 1975. Age specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109:453-464.
- PIEAU, C. 1974. Différentiation du sexe en fonction de la température chez les embryons d'*Emys orbicularis* L.: effets des hormones sexuelles. *Ann. d'Embr. et Morph.* 7:365.
- PIEAU, C. 1976. Données récentes sur la différenciation sexuelle en fonction de la température chez les embryons d'*Emys orbicularis*. *Bull. Soc. Zool. France* 101, suppl. 4:46-53.

- PIEAU, C. 1982. Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis*. J. Exp. Zool. 220:353.
- PIEAU, C. 1985. Determinisme du sexe chez les reptiles: influence de facteurs epigenetiques. Bull. Soc. Zool. Fr. 110:97-111.
- PIEAU, C. y M. DORIZZI. 1981. Determination of temperature sensitive stages for the sexual differentiation of the gonads in embryos of the turtle *Emys orbicularis*. J. Morphol. 170:373.
- PODLOUCKY, R. und U. FRITZ. 1994. Zum Vorkommen von *Emys orbicularis hellenica* auf Zakynthos (Ionische Inseln, Griechenland). Herpetofauna 16:28-30.
- POLLOCK, K.H., J.D. NICHOLS, C. BROWNIE y J.E. HINES. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. Wildlife Monographs 107.
- PRADEL, R. y J.-D. LEBRETON. 1993. User's manual for program SURGE version 4.2. Centre d'Ecol. Fonct. et Evol., CNRS, Montpellier, France.
- REAM, C. y R. REAM. 1966. The influence of sampling methods on the estimation of population structure in painted turtles. Am. Midl. Nat. 75:325-338.
- ROLLINAT, R. 1934. La vie des reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris. (reeditado 1980 por la Soc. Herpétologique de France). 340 pp.
- ROSS, D.A. 1989. Population ecology of painted and Blanding's turtles (*Chrysemys picta* and *Emydoidea blandingii*) in central Wisconsin. Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Lett. 77:77-84.
- ROSS, D.A. y R.K. ANDERSON. 1990. Habitat use, movements and nesting of *Emydoidea blandingii* in central Wisconsin. J. Herpetol. 24:6-12.
- ROWE, J.W. 1994. Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*). Oecologia 99:35-44.
- SALVADOR, A. 1985. Guia de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Ed. Santiago García, León.
- SAS Institute. 1991. SAS User's Guide, Release 6.03. SAS Institute Inc., Cary, USA.
- SCHNEEWEISS, N., N. JENDRETZKE y B. ANDREAS. 1996. Reproductive ecology of *Emys orbicularis orbicularis* in Brandenburg (NE Germany). Abs. Int. Symp. Biol. Conserv. Ecol. Syst. of *Emys orbicularis*. Dresden (Germany). p.24.
- SCHWARZKOPF, L. y R.J. BROOKS. 1986. Annual variations in reproductive characteristics of painted turtles (*Chrysemys picta*). Can. J. Zool. 65:1148-1151.
- SEBER, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. Biometrika 52:249-259.
- SEO, H. 1926. Turtles. In Dobutsu kyôsai no kompon feki kenkyu. Bunyosha, Tokyo. pp. 201-232.



- SERAMOUR, C. et C. SERAMOUR. 1979. Note concernant des pontes et des eclosions de cistudes (*Emys orbicularis*) obtenues en captivité. Bull Soc Herp Fr 12:1.
- SERGEEV, A. 1937. Some materials to the problem of the reptilian post-embryonic growth. Zool. J. Moscow 16:723-735.
- SERRANO, L. 1992. Efecto de los Compuestos Polifenólicos, Taninos y Ligninas sobre las Comunidades Planctónicas de Lagunas Peridunares del Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral. Univ. Sevilla.
- SERRANO, L. y L. SERRANO. 1996. Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National park (SW Spain). J. Env. Manage. 46:229-238.
- SERVAN, J. 1983. Emergence printenaire de jeunes cistudes en brenne. Bull Soc Herp Fr 28:35.
- SERVAN, J. 1986. Action concertée de recherche sur les marais de l'Ouest. La cistude dans les marais de l'Ouest. Muséum Nat. d'Hist. Nat pp. 25.
- SERVAN, J. 1987. Use of radiotelemetry in an ecological study of *Emys orbicularis* in France. First results. in: GELDER, J.J. et al (eds). Proc 4th OGM of the SEH, Nijmegen, Netherlands. p.357.
- SERVAN, J. 1988. La cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, dans les étangs de Brenne, France. Mesogée 48:91-95.
- SERVAN, J. 1989. Usage particulier et traditionnel des étangs: impact de la mise en assec d'un an sur une population de Cistudes. SRETIE, 13pp.
- SERVAN, J. et C. PIEAU. 1984. La cistude d'Europe (*Emys orbicularis*): mensuration d'oeufs et de jeunes individus. Bull. Soc. Herp. Fr. 31:20-26.
- SERVAN, J., P. ZABORSKI, M. DORIZZI y C. PIEAU. 1989. Female-biased sex ratio in adults of the turtle *Emys orbicularis* at the northern limit of its distribution in France: a probable consequence of interaction of temperature with genotypic sex determination. Can. J. Zool. 67:1279-1284.
- SHAMMAKOV, S. 1981. Presmykajuscijesja rawninngo Turkmenistana. Aschhabad (Ylym). p.308.
- SHCHERBAK, N.M. 1966. Zemnowodnyje i presmykjuscijesja Kryma. Herpetologia Taurica. Kiew (Naukowka Dumka). p.240.
- SHEALY, R.M. 1976. The natural history of the Alabama map turtle, *Graptemys pulchra*, in Alabama. Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 21:47-111.
- SHINE, R. 1980. Costs of reproduction in reptiles. Oecologia 46:92-100.
- SHINE, R. y J.B. IVERSON. 1995. Patterns of survival, growth and maturation in turtles. Oikos 72:343-348.
- SIDIS, I. y A. GASITH. 1985. Food habits of the Caspian Terrapin (*Mauremys caspica rivoluta*) in unpolluted and polluted habitats in Israel. J. Herpetol. 19:108.

- SIDIS, I. y A. GASITH. 1988. Sexual behavior of the caspian terrapin, *Mauremys caspica rivulata*. *Herp. Rev.* 19:7-8.
- SILJESTRÖM, P.A., A. MORENO, L.V. GARCIA y L.E. CLEMENTE. 1994. Doñana National Park (south-west Spain): geomorphological characterization through a soil-vegetation study. *J Arid Env* 26:315.
- SIMBERLOFF, D. 1990. Hypotheses, errors, and statistical assumptions. *Herpetologica* 46:351-357.
- SMITH, C.C. y S.D. FRETWELL. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Amer. Nat.* 108:499-506.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1995. *Biometry*. 3rd. ed. Freeman, San Francisco.
- STAMPS, J.A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50:123-145.
- ST.CLAIR, R., P.T. GREGORY, y J.M. MACARTNEY. 1994. How do sexual differences in growth and maturation interact to determine size in northern and southern painted turtles? *Can. J. Zool.* 72:1436-1443.
- STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51:3-47.
- STEARNS, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:145-172.
- STEMMLER-MORATH, C. 1952. Biologische Beobachtungen an *Clemmys leprosa* in Südmarokko. *DATZ* 5:217-218.
- STEWART-OATEN, A. 1995. Rules and judgments in statistics. *Ecology* 76:2001-2009.
- STUBBS, D.(ed). 1989. *Tortoises and Freshwater Turtles - An Action Plan for their Conservation*. IUCN/SSC Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland.
- STUMPEL, A., R. PODLOUCKY, K. CORBETT, C. ANDRÉN, A. BEA, G. NILSON y M.E. OLIVEIRA. 1992. Threatened reptiles in Europe requiring special conservation measures. in: KORSÓS, Z. y I. KISS (eds). *Proc Sixth Ord Gen Meet SEH*, Budapest, Hungary, 1991. pp.25-34.
- TARRAJAT, A. 1962. La tortue borbeuse, *Clemmys leprosa*. *Bull. Mens. Soc. Linn.* 31:185-189.
- TENAJAS, J. 1984. Contribución a la Hidrogeología y a la Hidrogeoquímica de la Marisma del Parque Nacional de Doñana con Aplicación del Análisis de Imágenes Landsat. Tesis de Licenciatura. Fac. Geociencias, Univ. Complutense Madrid. 240pp.
- THOMSON, J.S. 1932. The anatomy of the tortoise. *Scient. Proceed. Royal Dublin Soc.* 28:359-461.
- THORNWAITE, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geogra. Rev.* 38:55.

- TINKLE, D.W. 1958. The systematics and ecology of the *Sternotherus carinatus* complex. *Tulane Stud. Zool.* 6:1-56.
- TINKLE, D.W. 1961. Geographic variation in reproduction, size, sex ratio and maturity of *Sternotherus odoratus*. *Ecology* 42:68-76.
- TINKLE, D.W. 1979. Long-term field studies. *Bioscience* 29:717.
- TINKLE, D.W. y N.F. HADLEY. 1975. Lizard reproductive effort: caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56:427-434.
- TRAVAINI, A. 1993. Demografía del zorro, *Vulpes vulpes* en el Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral, Univ. Sevilla.
- TRENT, T.T. y O.J. RONGSTADT. 1974. Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* 38:459-472.
- VALVERDE, J.A. 1960. Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir. *Arch Inst Acclim* IX
- VELA, A., J. RODRÍGUEZ y J.L. TENAJAS. 1991. Análisis de los efectos de la explotación del acuífero costero en las proximidades del P.N. de Doñana. XXIII I.A.H. Congress "Aquifer Overexploitation". Spain. Vol.1:179.
- VOGT, R.C. 1980. Natural history of the map turtles *Graptemys pseudogeographica* and *Graptemys ouachitensis* in Wisconsin. *Tulane Stud. Zool. Bot.* 22:17-48.
- WADE, E.S. y C. GIFFORD. 1965. A preliminary study of the turtle population of a northern Indiana lake. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 74:371-374.
- WILBUR, H.M. 1975. A growth model of the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia* 1975:337-343.
- WILBUR, H.R. y P.J. MORIN. 1988. Life history evolution in turtles. in: GANS, C. y R.B. HUEY (eds.). *Biology of the reptilia - defense and life history*. Vol. 16. pp. 387-439.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press.
- WOODBURY, A.M. y R. HARDY. 1948. Studies of the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Ecol. Mon.* 18:145-200.
- YAWETZ, A., I. SIDIS, y A. GASITH. 1983. Metabolism of parathion and brain cholinesterase inhibition in aroclor 1254-treated and untreated caspian terrapin (*Mauremys caspica rivulata*), in comparison with two species of wild birds. *Comp. Biochem. Physiol* 75 C:377-382.
- ZABORSKI, P., DORIZZI, M. y PIEAU. 1988. Temperature-dependent gonadal differentiation in the turtle *Emys orbicularis*: concordance between sexual phenotype and serological H-Y antigen expression at threshold temperature. *Differentiation* 38:17-20.
- ZEMANEK, M. 1991. Występowanie żółwia błotnego, *Emys orbicularis*, w Polsce i zagrożenia jego ochrony. *Przegląd Zool.* 35:337-347.

ZEMANEK, M. 1992. Rezerwat przyrody Borowiec w dolinie Zwolenki. Ochr. Przyr., Warszaw. 50, cz.II:173-195.

ZUFFI, M. y A. GARIBOLDI. 1995. Sexual dimorphism in Italian populations of the european pond terrapin, *Emys orbicularis*. Proc 7th Ord Meet SEH, Barcelona, Spain.

ZUG, G.R. 1991. Age determination in turtles. SSAR Herpetological Circular n° 20. 28 pp.



