



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EVALUACIÓN DEL MICROHÁBITAT EN LAS CÁMARAS DE INCUBACIÓN DE NIDOS DE TORTUGA LAÚD (*Dermochelys coriacea*) Y SU RELACIÓN CON LOS PARÁMETROS DE SOBREVIVENCIA EN CAMPAMENTOS TORTUGUEROS DE LA COSTA DE OAXACA

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA:

M. en C. JESÚS GARCÍA GRAJALES

DIRECTOR:

Dr. JUAN FRANCISCO MERAZ HERNANDO

Puerto Ángel, Oaxaca, México

Febrero, 2019

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia deseo agradecer a la Universidad del Mar por conducto de sus Vicerrectores (Académico y De Administración) por otorgarme el permiso para continuar con el estudio doctoral sin dejar mi ocupación académica dentro de la misma institución. Asimismo, agradezco al CONACyT por aceptarme como miembro del Sistema Nacional de Investigadores (SNI) (nivel: candidato) de enero de 2015 a diciembre de 2019, aún con mis estudios de Maestría en Ciencias y espero me permitan continuar dentro de sus filas por muchos años más.

Agradezco también la confianza del Dr. Juan F. Meraz Hernando (Director de esta tesis) al permitirme proponer y hacer las diferentes actividades que se plantearon en este proyecto doctoral. Al Dr. José Luis Arcos García por alentarme de manera constante y comprometerse con las revisiones de este trabajo de inicio a fin. De igual forma, al Dr. Eustacio Ramírez Fuentes por su tiempo, su ayuda inicial en el procesamiento de las muestras de suelo y sus comentarios a este trabajo.

A todos y cada uno de los restantes miembros del Jurado, Dr. Octavio Monroy Vilchis, Dr. Felipe Becerril Morales, Dr. Miguel Ángel Ahumada Sempoal y Dr. Francisco Benítez Villalobos, quienes en distintas etapas de esta tesis dieron atinados comentarios y me permitieron observar los errores que cometí al escribir este trabajo.

En especial, agradezco a los integrantes de los campamentos tortugueros San Juan Chacahua y a la agrupación ViveMar (Palmarito), quienes me apoyaron de manera desinteresada para realizar las distintas actividades que se describen en esta tesis y que, sin su ayuda y apoyo, no hubiera sido posible ejecutar. Asimismo, en el caso de Chacahua, mi eterno agradecimiento para Esteban Pacheco y familia por permitirme acampar en su casa y convivir con ellos, incluso en las horas de comida durante los días de mi trabajo de campo; en el caso de Palmarito, agradezco a Hugo Ibáñez las facilidades para trabajar en su campamento.

Finalmente, mi último agradecimiento es para mi familia (Ale, Quitzé e Iki) quienes han soportado mis ausencias y me han dado ánimo ante las adversidades, confiando en mis capacidades y han hecho de mi vida una maravilla.

A todos Ustedes, ¡Gracias!

DEDICATORIA

“Hace 25 años ni por error hubiera pensado en estar en donde estoy, de lo que único que estoy seguro es que en mi destino estaba el hacer lo que ahora hago como profesionista; sin embargo, del posible paso a ser médico general, diseñador grafico o soldado de las fuerzas armadas, las únicas personas que no me dejaron caer ante las vueltas que me daba el destino son las personas que me trajeron a la vida y a quien hoy les debo todo y más”...

Para mis papás (Felipe García Méndez y Teresa Grajales González) dedico todos mis logros, incluido el presente grado que estoy por obtener, mis artículos, mis enseñanzas como biólogo y mis andanzas, además de todo lo que me falta hacer en esta vida. Los tengo siempre presentes en mis pensamientos y continua vigente la frase que me inculcaron:

“el que es buen gallo donde quiera canta”

“Para mi niño de la dulce sonrisa (Quitzé) y para mi compañera eterna (Jandi) les dedico este logro que no es más que el reflejo de la fuerza de nuestra unión”

CONTENIDO

RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	x
1 — INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1 — Aspectos generales acerca de los factores que inciden en el proceso de incubación de la tortuga laúd.....	3
2 — ANTECEDENTES.....	5
2.1 — Situación actual de la investigación sobre tortugas marinas en México.....	5
2.2 — Determinación sexual por temperatura.....	6
2.3 — Factores de influencia sobre la temperatura y la humedad de incubación en nidos de reptiles.....	12
2.4 — Generalidades sobre <i>Dermochelys coriacea</i>	18
3 — JUSTIFICACIÓN.....	20
4 — PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	21
5 — HIPÓTESIS.....	22
6 — OBJETIVOS.....	22
7 — ÁREA DE ESTUDIO.....	24
8 — CAPÍTULO 1. Temperaturas de incubación, proporción sexual y éxito de eclosión de la tortuga laúd (<i>Dermochelys coriacea</i>) en dos campamentos protegidos en la costa central del Pacífico Tropical oriental.....	27
9 — CAPÍTULO 2. Influencia de la temperatura sobre la morfología de neonatos de <i>Dermochelys coriacea</i> incubados en campamentos protegidos de Oaxaca, México.....	47
10 — CAPÍTULO 3. Características del sedimento de los nidos de <i>Dermochelys coriacea</i> y sus efectos en el éxito reproductivo y duración de incubación en dos campamentos protegidos del Pacífico tropical, México.....	68
11 — DISCUSIÓN GENERAL.....	84
12 — CONCLUSIONES.....	90
13 — RECOMENDACIONES.....	92
14 — REFERENCIAS.....	93
15 — PRODUCTOS ACADÉMICOS GENERADOS EN LA TESIS.....	124

ÍNDICE DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN GENERAL

Figura 1.1 – Representación esquemática del periodo termosensible (PTS) dentro del periodo de incubación en los nidos de tortuga laúd.....	6
Figura 1.2. Poblaciones de tortuga laúd distribuidas en los océanos Índico, Pacífico y Atlántico. Los colores sólidos indican poblaciones con límites definidos y los colores en barras indican aquellas poblaciones en las que no están definidos sus límites de distribución (Tomado de Dutton 2006).....	19
Figura 1.3 - Ubicación de las playas seleccionadas para evaluar el microhábitat en las cámaras de incubación de nidos de tortuga laúd (<i>D. coriacea</i>).....	24

CAPÍTULO UNO

Figura 2.1. Temperatura de anidación promedio en el campamento San Juan Chacahua durante tres temporadas. Las barras oscuras negras dentro de las cajas representan la temperatura media. Las barras horizontales extremas representan los valores máximos y mínimos. La línea horizontal continua intermitente corresponde a la temperatura pivote propuesta para la tortuga laúd. R1= sensor de referencia 1, R2= sensor de referencia 2, R3= sensor de referencia 3.....	35
Figura 2.2 - Temperatura de anidación promedio en el campamento Palmarito durante dos temporadas reproductivas. Las barras oscuras negras dentro de las cajas representan la temperatura media. Las barras horizontales extremas representan los valores máximos y mínimos. La línea horizontal continua intermitente corresponde a la temperatura pivote propuesta para la tortuga laúd. R1= sensor de referencia 1, R2= sensor de referencia 2, R3= sensor de referencia 3.....	36
Figura 2.3 - Relación entre el periodo de incubación y: a) la temperatura promedio de anidación, b) la temperatura del periodo termosensible, obtenidas en 46 nidos en ambos campamentos. Los círculos representan los registros del campamento San Juan Chacahua y los triángulos representan los registros del campamento Palmarito.....	38
Figura 2.4 - Calor metabólico registrado durante el tercio final del periodo de incubación, y la relación con el número de huevos por nido. Los círculos en negro representan al campamento San Juan Chacahua y los círculos en blanco representan al campamento Palmarito.....	38

CAPÍTULO DOS

Figura 3.1 - Puntos anatómicos de referencia usados en el análisis de morfometría geométrica de la forma del caparazón de las crías <i>Dermochelys coriacea</i> (a) y el consenso generado por la superposición de los caparazones analizados (b). Los círculos en amarillo en "a" representan a los puntos de referencia anatómica tipo 1 y los círculos en azul representan a los puntos anatómicos de referencia tipo 2.....	53
Figura 3.2 - Mediciones estándar de las crías de <i>Dermochelys coriacea</i> utilizadas en la información morfológica. AC= Ancho de la cabeza, LC= Longitud de caparazón, ACa= Ancho del caparazón, AAD y AAI= Ancho de las aletas derecha e izquierda, LAD y LAI= Longitud de las aletas derecha e izquierda.....	56
Figura 3.3. Perfiles térmicos obtenidos en doce nidos de <i>Dermochelys coriacea</i> producidos en los campamentos protegidos (a= San Juan Chacahua, b= Palmarito) de Oaxaca, México. Las líneas negras dentro de las cajas representan la temperatura media. Las líneas horizontales extremas representan los valores de temperatura máximos y mínimos registrados. Los números dentro de las cajas representan el número de días del periodo de incubación y los números por encima de las líneas	

horizontales extremas representan el éxito de eclosión (%). El número de nido corresponde con el orden asignado en la tabla 1 del capítulo 1.....	57
Figura 3.4. Representación de los primeros ejes del análisis de componente principales de la forma del caparazón de las crías de <i>Dermochelys coriacea</i> . CLD= Crías de lento desarrollo, CMD= Crías de moderado desarrollo, CRD= Crías de rápido desarrollo. Las gradillas de deformación predicen a las CLD (arriba a la derecha) y a las CRD (arriba a la izquierda).....	59
Figura 3.5 - Relación entre las características morfológicas de las crías de <i>Dermochelys coriacea</i> (PC1= peso) y la temperatura promedio de incubación del campamento San Juan Chacahua (a) y el campamento Palmarito (b).....	62

ÍNDICE DE TABLAS

INTRODUCCIÓN GENERAL

Tabla 1.1. Temperatura pivote (TP) establecida para las diferentes especies de tortugas marinas que anidan en México.....	9
Tabla 1.2. Características de los sedimentos que influyen en los factores determinantes del proceso de incubación.....	14

CAPÍTULO UNO

Tabla 2.1. Proporción sexual de crías incubadas en dos campamentos protegidos de la costa central de Oaxaca, México.....	39
--	----

CAPÍTULO DOS

Tabla 3.1. Mediciones corporales y valores promedio de las crías de <i>Dermochelys coriacea</i> en dos campamentos protegidos de la costa de Oaxaca, México. DE = Desviación estándar.....	60
Tabla 3.2. Valores obtenidos del ACP realizados en el campamento San Juan Chacahua, Oaxaca. CP = Componente Principal; * denota significancia a un nivel de 0.05.....	61
Tabla 3.3. Valores obtenidos del ACP realizados en el campamento Palmarito, Oaxaca. CP = Componente Principal; * denota significancia a un nivel de 0.05.....	61

CAPÍTULO TRES

Tabla 4.1. Clasificación de los parámetros del tamaño de grano usando el logaritmo de Fol y Ward (1957).....	75
Tabla 4.2. Variación de los parámetros biológicos y físicos de los nidos de <i>Dermochelys coriacea</i> durante la temporada 2016-2017 en dos campamentos protegidos de Oaxaca. SD= Desviación estándar, * denota significancia al 0.05.....	77
Tabla 4.3. Comparación del tamaño de grano para los campamentos San Juan Chacahua y Palmarito. N= 10 para todas las muestras. PSJ= Playa San Juan, PMO= Playa Palmarito.....	78
Tabla 4.4 Regresión lineal múltiple para el éxito reproductivo de <i>Dermochelys coriacea</i> in ambos campamentos protegidos y de manera individual.....	79

RESUMEN

La abundancia de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) ha mostrado una declinación drástica en los últimos años y en consecuencia la protección de nidos en campamentos tortugueros federales y comunitarios ha sido la principal estrategia de conservación en México; sin embargo, las consecuencias en las alteraciones climáticas sobre la temperatura de incubación podrían estar generando proporciones sexuales naturalmente sesgadas hacia las hembras y una reducción de machos, cuyo efecto en el futuro provocaría una menor cantidad de individuos reproductores y la consiguiente pérdida de variabilidad genética, disminuyendo así la capacidad de las poblaciones para adaptarse y aumentando sus posibilidades de extinción. El presente trabajo busca entender los factores ecológicos que intervienen en el microclima de los nidos de la tortuga laúd y relacionarlo con los parámetros de sobrevivencia en dos campamentos protegidos de la costa central del estado de Oaxaca. Los resultados obtenidos muestran que la temperatura promedio de los nidos en el campamento San Juan Chacahua no mostró diferencias entre los nidos (ANDEVA $F_{25,584} = 147.4$, $p > 0.05$) y tampoco hubo diferencia entre los nidos del campamento Palmarito (ANDEVA $F_{19,367} = 118.7$, $p > 0.05$). La temperatura total promedio por temporadas fue similar (ANDEVA $F_{2,54} = 1.33$, $p = 0.083$) en el campamento San Juan Chacahua y de la misma forma fue similar (ANDEVA $F_{1,18} = 1.83$, $p = 0.076$) por temporadas para el campamento Palmarito. No existieron diferencias en la fluctuación térmica diaria entre temporadas para ambos campamentos (ANDEVA $F_{1,16} = 3.38$, $p > 0.05$). El calor metabólico fue evidente en todos los nidos monitoreados; no obstante, el calentamiento fue mayor durante el tercio final del periodo de incubación ($F_{2,45} = 7.41$, $P < 0.05$). La proporción sexual con base en la temperatura promedio durante el tercio intermedio del periodo de incubación fue de 96.3% hacia la generación de hembras; sin embargo, dicha proporción sexual entre los nidos no varió significativamente (Kruskal-Wallis, $H = 17.469$, $P = 0.13$). Por otro lado, la duración del periodo de incubación fue registrada entre los 50 y 62 días, con un promedio de 57.04 días \pm 2.7 (DE=desviación estándar). Se encontraron efectos significativos relacionados a la forma del caparazón de la crías y la duración del periodo de incubación (Wilk's λ : 0.794, $F_{23,678} = 80.53$, $p < 0.001$). En aquellas crías incubadas con un lento desarrollo (CLD), la región craneal del caparazón es más ancha, larga y la forma es más redonda, comparados con aquellas crías incubadas a velocidades rápidas de desarrollo embrionario (CRD) cuyas regiones caudales y craneales fueron mas comprimidas, cortas y cercanas a los oscículos dérmicos medios. Las crías que tuvieron desarrollo moderado mostraron más características relacionadas con el desarrollo embrionario rápido (CMD). El peso promedio entre los campamentos comunitarios varió entre 38.6 g (Chacahua) y 42.3 g (Palmarito); asimismo, respecto a la longitud del caparazón existió una ligera variación entre ambos campamentos. En el análisis de componentes principales realizado, la temperatura de incubación promedio tuvo una influencia significativa sobre el peso de los individuos con base en los puntajes obtenidos. En cuanto al análisis de sedimentos en las

cámaras de incubación, los campamentos San Juan Chacahua y Palmarito mostraron una dominancia de sedimentos de tamaño medio (arena media) con promedio de 86.25% y 76.25%, respectivamente. El tamaño de grano dominante para ambos campamentos se encuentra entre 0.25 mm (Arena media) y 0.125 mm (Arena fina). Para ambos campamentos, la fecha de anidación presentó una correlación negativa con la duración de incubación y en el mismo sentido el tamaño de nidada mostró una correlación negativa con la duración de incubación. En este trabajo se evidencia una fuerte correlación entre las temperaturas de incubación y el desarrollo embrionario, con consecuencias en la duración en el periodo de incubación, es decir, aquellas temperaturas de incubación altas generan periodos de incubación cortos y, por consecuencia, la producción de crías con medidas morfométricas más pequeñas, en contraparte, temperaturas bajas generan periodos de incubación más largos y producen crías con características morfométricas más grandes. Por otro lado, se ha documentado que el tamaño de los sedimentos juega un rol directo en la conductividad hidráulica, la porosidad, el espacio de aire entre granos, la salinidad y la transferencia de calor, con consecuencias en la sobrevivencia de los embriones. Finalmente, a pesar de la existencia de malla sombra en los corrales de protección para amortiguar los efectos de la temperatura, en este trabajo se muestra la existencia de posibles sesgos en la producción de un mayor número de hembras y, aunado a esto, los efectos sobre las características morfológicas, así como los efectos que las propiedades físicas de las cámaras de incubación pueden tener en el proceso del desarrollo embrionario.

Palabras clave: desarrollo, incubación, morfometría, temperatura, sedimentos.

ABSTRACT

The abundance of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) has shown a drastic decline in recent years and consequently the protection of nests in the federal and community turtle camps has been the main conservation strategy in Mexico; however, the consequences in climatic alterations on the incubation temperature could be generating sexual proportions naturally biased towards females and a reduction of males, whose effect in the future would result in fewer reproductive individuals and consequent loss of genetic variability, thus reducing the capacity of populations to adapt and increase their chances of extinction. This work seeks to understand the ecological factors involved in the microclimate of leatherback turtle nests and relate it to the parameters of survival in two camps protected from the Central Coast of the state of Oaxaca. The results show that the average temperature of the nests in the camp San Juan Chacahua showed no difference between the nests (ANOVA $F_{25, 584} = 147.4$, $p > 0.05$) and there was no difference between the nests of camp Palmarito (ANOVA $F_{19,367} = 118.7$, $p > 0.05$). The average total temperature per season was similar (ANOVA $F_{2,54} = 1.33$, $p = 0.083$) in the camp San Juan Chacahua and in the same way was similar (ANOVA $F_{1,18} = 1.83$, $p = 0.076$) for seasons for the camp Palmarito. There were no differences in the daily thermal fluctuation between seasons for both camps (ANOVA $F_{1,16} = 3.38$, $p > 0.05$). Metabolic heat was evident in all monitored nests; however, the warming was higher during the final third of the incubation period ($F_{2,45} = 7.41$, $P < 0.05$). The sexual proportion based on the average temperature during the intermediate third of the incubation period was 96.3% towards the generation of females; however, this sexual ratio between the nests did not vary significantly (Kruskal-Wallis, $H = 17.469$, $P = 0.13$). On the other hand, the duration of the incubation period was recorded between 50 and 62 days, with an average of 57.04 days \pm 2.7 (SD= Estandar Deviation). Significant effects related to the shape of the carcass of the offspring and the duration of the incubation period were obtained. (Wilk's λ : 0.794, $F_{23,678} = 80.53$, $p < 0.001$). In slow-developing broods (CLD), the cranial region of the carapace is wider, longer, and the shape is more round, compared to those hatched at rapid embryonic development speeds (CRD) whose caudal and cranial regions they were more compressed, short and close to the black scale bodies media. The offspring that had moderate development showed more characteristics related to rapid embryonic development (CMD). The average weight between the community camps varied between 38.6 g (Chacahua) and 42.3 g (Palmarito); also, with respect to the length of the shell there was a slight variation between the two camps. In the main component analysis performed, the average incubation temperature had a significant influence on the weight of individuals based on the scores obtained. As for the analysis of sediments in the incubation chambers, the camps San Juan Chacahua and Palmarito showed a dominance of medium-sized sediments (medium sand) with an average of 86.25% and 76.25%, respectively. The dominant grain size for both camps is between 0.25 mm (medium sand) and 0.125 mm (fine sand). For both camps, the

nesting date showed a negative correlation with the duration of incubation, and the brood size showed a negative correlation with the incubation duration. This work shows a strong correlation between incubation temperatures and embryonic development, with consequences on the duration of the incubation period, for example, high incubation temperatures generate incubation periods short and, consequently, the production of hatchlings with smaller morphometric measures, in counterpart, low temperatures generate longer incubation periods and produce offspring with larger morphometric characteristics. On the other hand, it has been documented that the size of the sediments plays a direct role in the hydraulic conductivity, the porosity, the space of air between grains, the salinity and the transfer of heat, with consequences in the survival of the embryos. Finally, despite the existence of shady mesh in the protective pens to dampen the effects of temperature, this paper shows the existence of possible biases in the production of a greater number of females and, the effects on the morphological characteristics, as well as the effects that the physical properties of the incubation chambers may have on the embryonic development process.

Keywords: development, incubation, morphometry, temperature, sediments.

1 — INTRODUCCIÓN GENERAL

Actualmente los reptiles experimentan una declinación en sus poblaciones a nivel mundial (Whitfield-Gibbons *et al.* 2000), debido principalmente a la degradación y pérdida del hábitat, la introducción de especies invasoras, la contaminación ambiental, las enfermedades, el aprovechamiento no sustentable y el cambio climático global (Hughes 2000, Whitfield-Gibbons *et al.* 2000, Hunter 2002, Hansen *et al.* 2006). Debido a estas amenazas, muchas poblaciones de reptiles se encuentran reducidas y aisladas, contribuyendo así a la disminución de la variabilidad genética y por consiguiente su capacidad de adaptación y evolución (Frankham *et al.* 2002, Whitfield-Gibbons *et al.* 2000). En este contexto, uno de los aspectos más importantes para la permanencia y conservación de estos organismos es la reproducción de los individuos que conforman a las poblaciones, ya que el éxito de reproducción, el reclutamiento, tasa de supervivencia y proporción sexual son parámetros fundamentales para entender la dinámica de cualquier población biológica (Nichols 1987).

Las tortugas marinas son consideradas un recurso natural que forman parte de la riqueza biológica de México (Anónimo 2000, Gaona Pineda y Barragán 2016); sin embargo, en la mayoría de las especies ha existido una notable disminución de sus poblaciones en todo el mundo y por ello se han convertido en objeto de estudio (Chacón *et al.* 2008). La razón de este declive se debe al incremento de las actividades antrópicas en los últimos tiempos, como la pérdida de hábitat por desarrollo turístico y urbano, la contaminación marina y el incremento del esfuerzo pesquero que ocasiona captura incidental; así como la pesca dirigida (Chacón *et al.* 2008). Ante esta situación, la estrategia nacional mexicana que se implementó fue la creación de campamentos tortugueros en varias regiones del país, cuyo objetivo es el traslado de nidadas completas a viveros con protección perimetral y vigilancia permanente. Esto ha permitido mitigar la pérdida por consumo humano, depredación por animales domésticos y silvestres, inundación o erosión de las playas (García *et al.* 2003, Patiño-Martínez *et al.* 2010, Patiño-Martínez 2013). El efecto positivo inmediato de la protección de nidos en corrales consiste fundamentalmente en garantizar la incorporación de un número importante de crías a la población (García *et al.* 2003, Patiño-Martínez *et al.* 2008).

En los últimos 30 años, la abundancia de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), ha mostrado una declinación drástica de hasta el 80% a nivel mundial (Sarti *et al.* 2007, Gaona Pineda y Barragán 2016). Por esta razón, se encuentra clasificada por la Unión Mundial de la Naturaleza (UICN) en Peligro Crítico de Extinción y en México es catalogada como “En Peligro de extinción” por la NOM-059-SEMARNAT (Sarti 2004).

Aunque se ha demostrado que los campamentos tortugueros han sido un acierto en el esfuerzo de conservación de las tortugas marinas a largo plazo (García *et al.* 2003), no se han realizado las adaptaciones locales pertinentes para poder mitigar los efectos del cambio climático como el manejo de sombra y la aspersión de agua, debido al desconocimiento que existe de las características propias de cada campamento en específico y que influyen en el desarrollo de los embriones (Hill *et al.* 2015).

Los corrales de incubación han sido una herramienta para la conservación de las tortugas marinas y su uso se justifica cuando no hay opciones para dejar los nidos en el sitio de postura (*in-situ*) en la playa (Celina-Dueñas 2010) debido a la vulnerabilidad de la misma. El corral de incubación más común es aquel que presenta una malla perimetral completa y cuenta con una ubicación temporal sobre un sustrato arenoso. El cerco perimetral tiene como objetivo impedir el acceso de personas y potenciales depredadores; además el uso de malla sombra sirve para atenuar la irradiación solar y con ello disminuir las altas variaciones de la temperatura de incubación de los nidos, protegiendo así las distintas fases del desarrollo embrionario e intentando asegurar el mayor porcentaje de eclosión de crías para su liberación al mar (Celina-Dueñas 2010).

1.1— Aspectos generales acerca de los factores que inciden en el proceso de incubación de la tortuga laúd

El cambio climático ha sido un tema discutido ampliamente en los últimos años y han aumentado las evidencias de su efecto detrimental de forma directa e indirecta tanto a nivel de especies como de ecosistemas (Currie *et al.* 2004, Harley *et al.* 2006). Si bien es cierto que el cambio climático es un proceso natural que se ha repetido con diferente magnitud desde hace millones de años, el proceso que actualmente vivimos tiene características particulares en el sentido de que se está presentando a una tasa de cambio mayor del 70%, principalmente debido al uso irracional de los recursos naturales por parte del ser humano (IPCC 2007). En este sentido, las especies de reptiles (por su condición ectotérmica) se distribuyen en intervalos de condiciones ambientales que son favorables para el desempeño biológico (Pounds y Puschendorf 2004); por lo que el efecto de la modificación en el régimen climático sobre estas especies y ecosistemas será consecuencia del lapso en que ocurra y la intensidad en que se manifieste a una escala de años y décadas, así como la capacidad de respuesta de cada especie (Patiño-Martínez *et al.* 2012a).

Por otro lado, la alteración de las condiciones climáticas podría afectar dramáticamente a las poblaciones de reptiles, cuya reproducción depende de factores ambientales, preponderantemente la temperatura y la humedad (Patiño-Martínez 2013). Una consecuencia probable del cambio climático sobre los ecosistemas costeros es la modificación de la frecuencia, intensidad, duración y distribución de las lluvias, aumento del nivel del mar y cambio en las temperaturas del aire y del agua (IPCC 2007). Asimismo, se esperaría que el éxito de anidación en poblaciones de reptiles que anidan en playas y dunas costeras disminuyan sensiblemente (Hawkes *et al.* 2009).

En muchas especies de reptiles el sexo de los embriones es determinado por la temperatura de incubación (Deeming 2004, Ewert *et al.* 2004, Harlow 2004, Nelson *et al.* 2004), fenómeno conocido como determinación sexual por temperatura (DST), misma que en condiciones naturales y en especies ovíparas, puede producir proporciones sexuales muy variables entre las nidadas (Ewert *et al.* 1994). Sin embargo, la proporción sexual en los nidos depende de varios factores que influyen sobre la temperatura del nido como la exposición solar (sitios fríos o calurosos), la fecha de oviposición (Doody *et al.* 2006) y las

características del suelo (Watson *et al.* 2015). Por tanto, es de esperar que las variaciones de las condiciones meteorológicas tanto a escala espacial (altitud y latitud) como temporal, incluso a nivel global, puedan tener un efecto sobre las proporciones sexuales de los neonatos en los reptiles ovíparos con DST (Standora y Spotila 1985, Janzen 1994, Matsuzawa *et al.* 2002, Miller *et al.* 2004, Doody *et al.* 2006).

La proporción sexual es un elemento crucial de la dinámica poblacional; por tanto, un sesgo hacia cualquiera de los sexos podría afectar a las poblaciones e incluso llevarlas a la extinción (Girondot *et al.* 2004), debido a que el sesgo hacia un sexo en las poblaciones disminuiría la reproducción de los individuos y provocaría su desaparición (Janzen 1994, Miller *et al.* 2004).

La temperatura y condición hídrica en el proceso de incubación de los reptiles ovíparos influyen en el desarrollo, supervivencia y tamaño de los embriones y neonatos, en la tasa de malformaciones, patrón de pigmentación, rapidez de crecimiento y comportamiento (Morris *et al.* 1983, Bardsley *et al.* 1995, Janzen 1994, Rhen y Lang 2004, Booth 2006, Hare *et al.* 2008), y a su vez, estos parámetros influyen en la supervivencia de los individuos y sus poblaciones.

2 — ANTECEDENTES

2.1 — Situación actual de la investigación sobre tortugas marinas en México

En México se han impulsado actividades dirigidas a la conservación, protección e investigación de las tortugas marinas desde hace más de tres décadas con el fin de entender su biología, movimientos migratorios y densidades poblacionales en las distintas playas a lo largo del país (Anónimo 2000, Gaona Pineda y Barragán 2016); sin embargo, se desconocían las actuales tendencias en la investigación sobre este grupo de organismos en lo referente a los procesos de incubación en los vivéros de protección. Por otra parte, las recientes contribuciones sobre tortugas marinas de México se han enfocado a mostrar los avances en las técnicas de investigación y las estrategias exitosas en su conservación y protección (Lara Uc *et al.* 2015, Gaona y Barragán 2016, Rodríguez-Barón *et al.* 2016).

En una revisión crítica respecto a la investigación y acciones de conservación sobre tortugas marinas de México (García-Grajales *et al.* 2017) se encontró una tendencia al aumento en el número de investigaciones en los últimos 26 años, destacando que *Lepidochelys olivacea*, *Dermochelys coriacea* y *Eretmochelys imbricata* son las especies en las que más se han enfocado las investigaciones. También destaca el hecho de que los principales temas abordados son conservación y manejo, ecología, anatomía, reproducción y genética, en tanto que el impacto ambiental en las áreas de anidación, los hábitos alimenticios, morfología y bacteriología son los temas menos estudiados. Asimismo, en cuanto a la localización de las investigaciones por estados se encontró que la mayoría de los estudios (67.9%) se han realizado en las costas del Pacífico mexicano en comparación con las costas del Golfo de México (32.1%), destacando los estados de Baja California Sur, Oaxaca, Michoacán y Jalisco como los que presentan el mayor número de estudios realizados en la vertiente del Pacífico mexicano, probablemente vinculado con la presencia de un mayor número de entidades educativas y de investigación situadas en este lado de la República Mexicana.

2.2 — Determinación sexual por temperatura

El sexo de los vertebrados es generalmente determinado genéticamente (DSG) a través de los cromosomas sexuales durante la fertilización (Ohno 1967); sin embargo, existen muchas especies de reptiles en los que la temperatura de incubación determina el sexo (DST, Determinación sexual por temperatura) de los embriones (Janzen y Paukstis 1991). En la DST, algunos intervalos de temperaturas producen solamente un sexo y algunos intervalos de temperaturas transicionales producen ambos sexos en diferentes proporciones (Ewert *et al.* 1994).

Durante el periodo de incubación de las tortugas marinas existe un periodo denominado termosensible (PTS) que ocurre en el segundo tercio del desarrollo embrionario, en donde la temperatura pivotal (TP) en un intervalo de 29° C a 30° C determinará el sexo de los neonatos en la mayoría de estas especies (Köhler 2005, Baker *et al.* 2009, Escobedo Galván 2013) con una proporción sexual 1:1, en tanto que temperaturas por arriba del mismo intervalo tienden a producir hembras y temperaturas menores a ese intervalo tienden a producir machos (Fig. 1.1; Mrosovsky *et al.* 1992, Davenport 1997, Hays 2004, Baker *et al.* 2009).

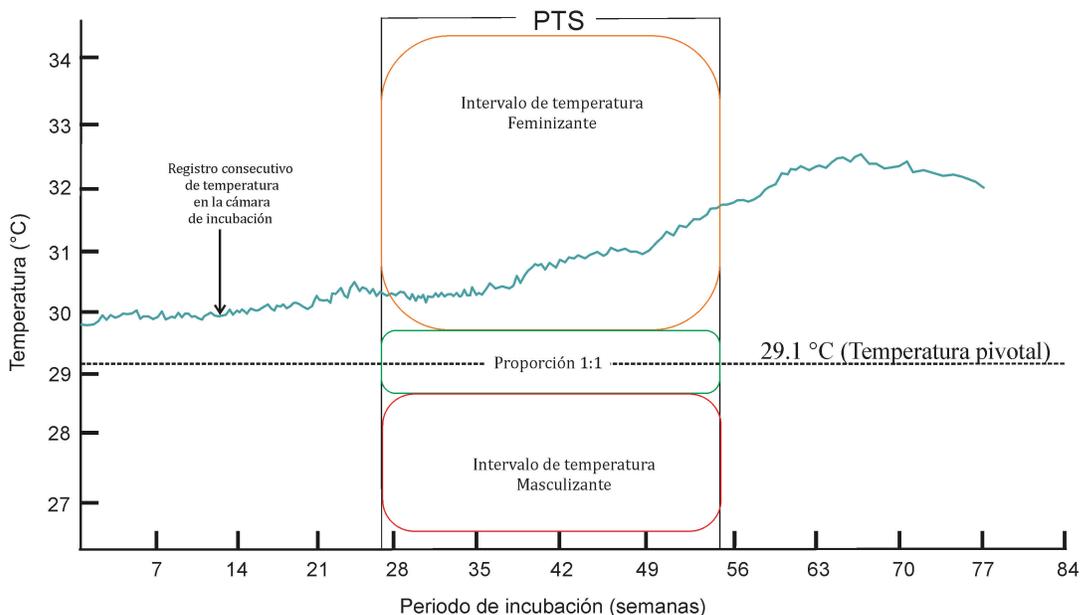


Figura 1.1 – Representación esquemática del periodo termosensible (PTS) dentro del periodo de incubación en los nidos de tortuga laúd.

Las consecuencias en las alteraciones climáticas sobre la temperatura de incubación podrían estar generando proporciones sexuales naturalmente sesgadas hacia las hembras y una reducción de machos, cuyo efecto en el futuro provocaría una menor cantidad de individuos reproductores y la consiguiente pérdida de variabilidad genética, disminuyendo así la capacidad de las poblaciones para adaptarse y aumentando sus posibilidades de extinción (Baker *et al.* 2009). No obstante, en las playas mexicanas se desconoce esta situación principalmente porque se requiere de series de tiempo muy extensas que permitan evidenciar los cambios o modificaciones en escalas geológicas o evolutivas, además de que existe una falta de estudios que aborden el monitoreo de los factores ambientales y su efecto sobre los nidos de estas especies.

El fenómeno de la DST fue descubierto por Charnier (1966) en una especie de lagartija (*Agama agama*) y desde entonces el conocimiento del número de especies de reptiles con DST ha aumentado considerablemente (Valenzuela y Lance 2004). Hasta ahora se ha demostrado la existencia de este fenómeno para 13 especies de cocodrilianos, dos especies de tuátaras, 64 especies de tortugas y cuatro familias de lagartijas (Janzen y Paukstis 1991, Aguilar-Miguel 1994, Cree *et al.* 1995, Piña *et al.* 2003, Ewert *et al.* 2004, Harlow 2004, Nelson *et al.* 2004).

Particularmente en las tortugas marinas se ha demostrado la ausencia universal de cromosomas sexuales (Hawkes *et al.* 2009), por lo que la determinación del sexo por temperatura ha sido demostrada para *Caretta caretta* (Yntema y Mrosovsky 1980), *Chelonia mydas* (Miller y Limpus 1981), *Lepidochelys olivacea* (Morreale *et al.* 1982), *Dermochelys coriacea* (Rimblot *et al.* 1985), *Eretmochelys imbricata* (Dalrymple *et al.* 1985) y *Lepidochelys kempii* (Shaver *et al.* 1988). Hasta el momento los mecanismos moleculares relacionados con la determinación sexual por temperatura no se conocen con exactitud; sin embargo, existe la evidencia de que algunos genes (Sox9, Dax1, Dmrt1) participan en el desarrollo gonadal en distintas etapas del desarrollo embrionario de la tortuga *L. olivacea* (Torres y Merchant 2006). Posteriormente, se ha evidenciado que la influencia del gen Sox9 podría ser regulada por estrógenos endógenos en la proliferación celular de las gónadas (Díaz-Hernández *et al.* 2017) y que termine incidiendo en la determinación del sexo.

2.2.1 — Patrones de determinación sexual por temperatura

A través de la experimentación con la incubación artificial a temperaturas constantes se han logrado describir tres patrones de DST, categorizados de acuerdo a la proporción de sexos producida a cada temperatura de incubación (Ewert y Nelson 1991). El primer patrón es llamado “Ia” o MH (Macho-Hembra) en el que las temperaturas bajas ($<29^{\circ}\text{C}$) producen una predominancia de machos y las temperaturas altas ($>30^{\circ}\text{C}$) producen una predominancia de hembras. El segundo patrón es llamado “Ib” o HM (Hembra-Macho) en el que las temperaturas bajas ($<29^{\circ}\text{C}$) producen una predominancia de hembras y las temperaturas altas producen una predominancia de machos ($>30^{\circ}\text{C}$). El tercer patrón se denomina “II” (Hembra-Macho-Hembra) caracterizándose porque las temperaturas bajas ($<29^{\circ}\text{C}$) y altas ($>30^{\circ}\text{C}$) producen una predominancia de hembras y las temperaturas intermedias (entre 29 y 30°C) producen una mayoría de machos. Cada patrón de DST tiene un intervalo transicional de temperaturas (ITT) en el que ambos sexos son producidos en proporciones diferentes, por lo que en cada ITT existe una temperatura pivote (TP), definida como la temperatura de incubación bajo la cual se define el sexo de los individuos en desarrollo y que ocurre específicamente durante el PTS (Patiño-Martínez *et al.* 2012a) y que produce 50% de cada sexo (Mrosovky y Pieau 1991).

De manera general, se ha establecido el patrón Ia (M-H) para las tortugas, (Ewert *et al.* 2004); sin embargo, en otros grupos de reptiles los patrones son variantes en función de las especies. En los cocodrilianos y las lagartijas se creía originalmente que seguían el patrón “Ib” (Ferguson y Joanen 1982); sin embargo, mediante experimentos posteriores con intervalos de temperaturas más amplios se identificó el patrón II en muchas especies (Tokunaga 1985, Viets *et al.* 1993, Lang y Andrews 1994, Deeming 2004, Harlow 2004).

Respecto a la tortuga laúd, Mickelson y Downie (2010) encontraron proporciones sesgadas (3:1) hacia la generación mayoritaria de hembras en la playa de Tobago, India, para la temporada 2008; de manera similar, en las playas de Panamá y Colombia en las costas del Caribe se han encontrado proporciones sesgadas (3:1) hacia la generación de hembras en temporadas de anidación consecutivas y las predicciones, con base en estos resultados, sugieren que en los próximos 50 años la producción de machos podría ser nula,

provocando un serio problema demográfico en las distintas poblaciones (Patiño-Martínez *et al.* 2012b).

2.2.2 — Periodo de termosensibilidad

El PTS se refiere al periodo crítico del desarrollo embrionario en el que la diferenciación de las gónadas en ovarios o testículos en los reptiles con DST depende de la temperatura de incubación. Este periodo se ha determinado de manera experimental en laboratorio con cambios en las temperaturas de incubación (Janzen y Paukstis 1991).

Como se ha mencionado, en el caso de las tortugas marinas el PTS se ha establecido alrededor del segundo tercio del periodo de incubación con una variación en el orden de días en cada especie (Mrosovsky y Yntema 1980, Pieau *et al.* 1995). Aunado a esto, también es de importancia el conocimiento de la temperatura pivote o umbral (TP) que varía también según la especie (Tabla 1.1).

Tabla 1.1 - Temperatura pivote (TP) establecida para las diferentes especies de tortugas marinas que anidan en México.

Especie	TP	Fuente
<i>Dermochelys coriacea</i>	29.1°	Binckley <i>et al.</i> 1998
<i>Lepidochelys olivacea</i>	29.1°	McCoy <i>et al.</i> 1983
<i>Chelonia mydas agassizzi</i>	29.5°	Diaz 1986
<i>Chelonia mydas</i>	28.7°	Godley <i>et al.</i> 2002
<i>Lepidochelys kempii</i>	32.5°	Shaver <i>et al.</i> 1988
<i>Caretta caretta</i>	29.5°	Yntema y Mrosovsky 1982
<i>Eretmochelys imbricata</i>	29.3°	Mrosovsky <i>et al.</i> 2009

2.2.3 — Predicción de la proporción de sexos

Bajo condiciones naturales, la temperatura de incubación de los nidos de las tortugas marinas puede variar durante el día y la temporada en función de muchos factores, entre ellos la irradiación solar (Patiño-Martínez *et al.* 2012a). Al respecto, en nidos de tortuga laúd en las playas de Panamá y Colombia por la vertiente del Caribe, se observó que la

máxima variación de temperatura dentro del nido fue de 1.6°C y que la temperatura en el centro de la cámara de incubación fue más alta (en 0.3°C) que la superficie y el fondo del mismo nido (Patiño-Martínez *et al.* 2012a).

En México muy pocos trabajos han contemplado el estudio de la relación de las temperaturas con las proporciones sexuales, destacan los trabajos de Díaz (1986) para la tortuga prieta (*Chelonia mydas*) en la playa de Colola, Michoacán y Garduño-Andrade y Cervantes-Hernández (1996) para la tortuga de carey (*Eretmochelys imbricata*) en Las Coloradas, Yucatán. Lo anterior justifica el esfuerzo de investigación para comprender mejor la variación de la temperatura para la DST en condiciones naturales y, por añadidura, estimar el grado de amenaza que significaría el calentamiento global sobre este grupo de reptiles.

La fluctuación térmica dentro de los nidos de los reptiles sugiere que los cambios de temperatura por encima o por debajo de la TP durante el PTS influye drásticamente en la conformación de las estructuras gonadales del embrión en desarrollo y, en consecuencia, alteran la proporción sexual de la nidada (Escobedo-Galvan *et al.* 2016, Laloë *et al.* 2016). Ante tal situación, la predicción de las proporciones sexuales puede basarse en el estudio de las fluctuaciones térmicas y su relación con el PTS, asociado con el implemento de tecnologías como los sensores térmicos, como un método no invasivo (García-Grajales y Meraz 2016).

2.2.4 — Supervivencia de los embriones

El efecto de la temperatura (T°) y la humedad relativa (HR) de incubación no sólo se restringen a la determinación del sexo de los individuos, sino que también ejercen una fuerte influencia en el desarrollo y la supervivencia de los mismos (Köhler 2005), es decir, si estas no ocurren en intervalos óptimos para el desarrollo embrionario puede suceder la generación de malformaciones (Miller *et al.* 2017) o la muerte de los embriones (Ferguson 1985). En las tortugas marinas, el intervalo normal de temperatura se extiende de 28 a 35 °C, las temperaturas de incubación bajas (≤ 28 °C) o altas (≥ 35 °C) generan alta mortandad en los embriones (Ferguson y Joanen 1982, Lang y Andrews 1994, Leslie 1997). Por otro lado, un alto grado de humedad puede generar condensación sobre la cáscara de los huevos,

lo que disminuye la conductividad de gases e inhibir totalmente la difusión de oxígeno (Ferguson 1985, Huchzermeyer 2003) llevando a los embriones a la muerte.

Patiño-Martínez *et al.* (2012b) en un experimento relacionado con los efectos de la temperatura y sus variaciones en diferentes nidos de tortuga laúd bajo condiciones de sombra, encontraron que los porcentajes de eclosión fueron significativamente más altos (más del 60%) que aquellos nidos incubados sin condiciones de sombra. Adicionalmente, en ese trabajo se demuestra que el manejo de sombra en nidos mejora el éxito de eclosión y la condición corporal.

2.2.5 — Características de los neonatos

La T° y la HR de incubación afectan también las características de los neonatos al final del proceso de incubación, de manera que las temperaturas extremas o las anomalías hídricas durante la incubación pueden provocar malformaciones en los embriones (Köhler 2005).

Se ha documentado que la temperatura y humedad de incubación pueden tener algún efecto sobre el peso y tamaño de los neonatos en diferentes especies de reptiles (Shine *et al.* 1997, Ji y Du 2001, Valenzuela 2001, Ji *et al.* 2002,); por ejemplo, en los huevos de la tortuga *Chinemys reevesii* incubados entre 24 y 27°C produjeron neonatos más grandes en peso, tamaño de caparazón y longitud de patas que los incubados con un intervalo entre 30 y 33°C (Du *et al.* 2006). Similarmente, las hembras de la lagartija *Anolis mississippiensis* producidas a 30°C son más grandes y más pesadas que machos obtenidos a 34°C (Ferguson y Joanen 1982).

Mickelson y Downie (2010) mostraron que la temperatura promedio de incubación (30°C) en nidos de tortuga laúd en las playas de Tobago, India; tuvo efecto sobre el tamaño, el peso y las características morfométricas de las crías que emergieron; los autores encontraron que, a temperaturas de incubación menor a 30°C se produjeron crías con mayor peso, aletas más grandes y angostas, y caparazones más estrechos, mientras que a temperaturas mayores a 30°C se produjeron crías de menor peso, aletas más pequeñas y caparazones más amplios. La importancia de lo anterior se relaciona con las características de locomoción de las crías en la arena; por tanto, individuos con aletas más grandes y

cuerpos menos pesados tendrán una mayor oportunidad de alcanzar el agua en menor tiempo, además de que tendrán una mayor potencia de propulsión en el mar (Mickelson y Downie 2010). Por lo anterior, la evaluación de las características de los neonatos en correlación a las T° en la que se desarrollan las tortugas sería un importante aporte en el entendimiento sobre el efecto de estos parámetros sobre las tortugas marinas en las latitudes a las que se encuentra la costa del estado de Oaxaca.

2.3 — Factores de influencia sobre la temperatura y la humedad de incubación en nidos de reptiles

Existen dos factores que influyen sobre la temperatura de incubación: 1) fuentes de temperatura que generan calor (por ejemplo: calor metabólico como producto del incremento metabólico) y 2) reguladores de temperatura que actúan sobre la fuente de calor y pueden reducir su influencia (por ejemplo: temperatura ambiental y características del sustrato) (Broderick *et al.* 2001, Ewert y Nelson 2003, Kaska *et al.* 2006). Adicionalmente, se ha propuesto que los huevos sin yema conocidos como glóbulos de albúmina con cáscara (SAGs, Shelled albumen globes, por sus siglas en inglés) que comúnmente acompañan a los huevos fértiles en una proporción del 30%, cumplen funciones relacionadas con el intercambio gaseoso y el mantenimiento de la humedad del nido (Dutton y McDonald 1995, Patiño-Martínez *et al.* 2010), y por lo tanto también incidirían en las variaciones de temperatura.

2.3.1 Calor metabólico

El calor metabólico (CM) es un importante factor en la variación de la temperatura de los nidos en el proceso de incubación y se define como el aumento de calor producido por el metabolismo embrionario y que se hace más evidente por el intercambio de gases entre los embriones y su microambiente (Broderick *et al.* 2001, Ewert y Nelson 2003). Este calor representa un incremento gradual de la temperatura durante el desarrollo embrionario y se correlaciona con la tasa de supervivencia de los embriones (Broderick *et al.* 2001, Ewert y Nelson 2003; Kaska *et al.* 2006). Aunque el CM se produce desde el inicio de la incubación, es más notorio al inicio del PTS con un incremento gradual hasta un

determinado pico, posteriormente ocurre una disminución gradual al final del periodo de incubación (Broderick *et al.* 2001, Ewert y Nelson 2003, Kaska *et al.* 2006).

En tortugas marinas, Broderick *et al.* (2001) estimaron que en diferentes nidadas de la tortuga marina *Chelonia mydas*, la fuente de CM pudo haber sido responsable del aumento de temperatura en más de 30% y por tanto en el incremento en la proporción de hembras producidas. Recientemente, en la tortuga laúd (*D. coriacea*) se demostró que el CM fue más evidente y significativo a partir del segundo tercio del periodo de incubación (Patiño-Martínez *et al.* 2012a).

2.3.2 Temperatura ambiental

La temperatura del ambiente, junto con el CM, son responsables del aumento de la temperatura en los nidos a lo largo de la incubación; sin embargo, la temperatura en el interior del nido se relaciona con la variación de la temperatura ambiental (Girondot y Kaska 2015). En el caso de las tortugas marinas, la época de oviposición varía en cada especie; no obstante, en la tortuga laúd se ha observado que su tendencia de anidación ocurre durante el periodo de sequía, lo que reduce la probabilidad de inundación de los nidos e incrementa la probabilidad de desecación por incremento de la temperatura (Patiño-Martínez 2013). Por tanto, los huevos pueden ser expuestos a regímenes de temperatura diferentes basados en el momento de la temporada en que fueron ovipositados (Matsuzawa *et al.* 2002, Doody *et al.* 2004).

2.3.3 Características del sustrato en la cámara de incubación

El suelo es un sistema dinámico, trifásico y heterogéneo, constituido por material mineral y orgánico, que conforma la capa no consolidada de la superficie de la corteza terrestre (Fitzpatrick 1984). Es originado por procesos intempéricos físico-químicos y biológicos que resultan de la interacción de los factores climáticos, topográficos y geológicos (Foth 1990). Es considerado un recurso natural que proporciona múltiples servicios ambientales como la regulación de los ciclos biogeoquímicos, almacenamiento y transferencia de nutrientes y agua, así como soporte de muchos procesos biológicos (Fitzpatrick 1984).

La importancia del suelo en las playas se relaciona con su influencia en la selección del sitio de anidación de las tortugas hembras, así como en el éxito de avivamiento de las crías que se desarrollan bajo este elemento vital (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995).

Las playas son acumulaciones de material suelto que se encuentran en los límites de la acción del oleaje (Foth 1990) y por ende son ambientes sujetos a una gran variabilidad de sedimentos (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995).

De manera general, las playas de anidación representan el ambiente de incubación de nidos de tortugas marinas que corresponde a ambientes sedimentarios del cordón litoral y presenta una serie de características físicas, químicas y mineralógicas que varían de playa en playa de acuerdo a las condiciones geográficas, biológicas y geológicas existentes en cada una de ellas (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995). Entre estas condicionantes se encuentran la proximidad a la desembocadura de ríos y zonas rocosas (acantilados), las corrientes marinas y presencia o ausencia de vegetación en las playas (Foth 1990).

Respecto a las características físicas, químicas y mineralógicas de los ambientes sedimentarios que reciben el efecto de las condicionantes antes descritas, se reconocen una serie de características por cada uno de estos grupos que se ilustran en el tabla 1.2.

Tabla 1.2 - Características de los sedimentos que influyen en los factores determinantes del proceso de incubación.

Físicas	Químicas	Mineralógicas
Granulometría	pH	Minerales presentes y su grado de alteración.
Densidad aparente	Conductividad eléctrica	
Densidad real	Concentración de iones	
Porosidad	Salinidad	
Color		

El sustrato en el microhábitat de incubación, se constituye por una fracción sólida (minerales), una fracción líquida (agua) y una fracción gaseosa (O₂, CO₂, etc); las dos últimas se encuentran contenidas en espacios conocidos con el nombre de “poros” y sus proporciones varían en los distintos tipos de sustrato (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995).

La porosidad del suelo determina en gran medida los procesos de infiltración y escurrimiento del agua que influye en la erosión hídrica y el transporte de agua en el suelo. De tal forma que el flujo de agua y aire se realiza a través de la porosidad del suelo, condicionada por el tamaño, abundancia y distribución de poros (Horowitz y Walling 2005). La clasificación de la porosidad, de acuerdo con sus características de conducción o almacenamiento, puede resumirse en tres categorías:

- a) Porosidad sub-microscópica, con poros demasiado pequeños que dificultan el agrupamiento de moléculas y por lo tanto tampoco permiten el flujo continuo.
- b) Porosidad microscópica o capilar, con poros dados por la matriz del suelo y la estructura entre agregados; su morfología depende de la génesis y del uso de suelo; el tamaño de los poros es de entre 15 y 30 μm .
- c) Macroporosidad, con poros grandes no capilares que pueden tener diferente origen: actividad microbiana, grietas, cambios volumétricos, contracción-expansión del suelo y efectos inducidos (como la labranza en el caso de los suelos agrícolas). Estos dependen también de la presencia de una cubierta vegetal y de las condiciones climáticas (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995, González-Cervantes *et al.* 2004).

La porosidad total depende, a su vez, de otros dos factores: la densidad aparente (peso por centímetro cúbico de suelo seco con sus espacios vacíos) y de la densidad real (peso por centímetro cúbico de la fracción mineral únicamente). Ambas densidades dependen de los minerales que constituyen las partículas de los sedimentos y del tamaño de los mismos (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995).

El tamaño de grano de arena depende principalmente de la energía de la corriente en el lugar del depósito y del tamaño original de las partículas, más que de la distancia de acarreo de su lugar de origen. Los tres principales tipos de sedimentos (Folk 1974) aportados a las playas son:

- 1) Gravas, derivadas de rocas macizas como afloramientos de granito, metacuarcitas, capas de calizas o masas de cuarzo de vetas. Partículas visibles y gruesas de tamaños superiores a los 2 mm.

- 2) Arenas y limos gruesos, producto de intemperismo de rocas granulares como granitos, esquistos, filitas, metacuarcitas o areniscas. El tamaño inicial de los granos corresponde al tamaño original de los cuarzos y feldespatos en las rocas desintegradas. Partículas visibles y finas de tamaños menores a 2 mm y ásperos al tacto.
- 3) Arcillas, producto de la descomposición química de los minerales inestables en los suelos. Pueden derivarse también de la erosión de lucitas y pizarras antiguas. Partículas no visibles y suaves al tacto menores a 0.002 mm.

Los minerales presentes en los ambientes sedimentarios se incluyen en dos fracciones de acuerdo a su densidad: fracción ligera y fracción pesada. La fracción ligera está compuesta en un 99% por cuarzos y feldespatos, la relación de estos permite conocer a su vez la etapa intempérica absoluta, ya que se toma al cuarzo como material estable y a los feldespatos como inestables (Folk 1974).

Otros elementos presentes en los sedimentos son los iones, tanto cationes (Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ , etc.) como aniones (CO_3^- , HCO_3^- , Cl^-), su presencia modifica el pH del medio y afecta la movilidad de agua, ya que se encuentran como sales disociadas en esta misma y, por lo tanto, afectan su potencial hídrico. La cantidad de sales solubles presentes controla la presión osmótica del suelo (Ramírez-Tovar y Torres-Cornejo 1995).

2.3.4 Importancia del suelo en la cámara de incubación

Las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo que conforman la cámara de incubación intervienen sobre los parámetros como la temperatura, la humedad y el intercambio de gases; factores que pueden condicionar el proceso de incubación de los huevos. Estos parámetros están altamente influenciados por características específicas de los lugares de anidación como el tamaño del grano de arena, la distancia o altura del nido respecto al mar, la pendiente de la playa, la vegetación, la salinidad, la composición y compactación del sustrato (Mortimer 1990). En las tortugas marinas, el éxito de eclosión y la proporción sexual, así como el desarrollo embrionario y la eficacia biológica de las crías, están directamente afectadas por las características microambientales del lugar donde ocurre la incubación del nido (Packard y Packard 1988, Ackerman 1991).

La composición y textura del sustrato de anidación puede tener un efecto importante en el desarrollo embrionario, en la mortalidad de los huevos y posiblemente en las características biológicas de los neonatos (Sónmez *et al.* 2013). Los sustratos arcillosos y limosos pueden deshidratar los huevos debido al fuerte potencial hídrico que les caracteriza, al mismo tiempo que pueden retener una mayor cantidad de sal entre los pequeños espacios intersticiales en comparación con los sustratos arenosos (Mortimer 1990, Speakman *et al.* 1998, Wood *et al.* 2000). Por otro lado, los sustratos arcillosos y limosos podrían aumentar el riesgo de encharcamiento o el grado de humedad debido a una baja capacidad de drenaje (Huerta 1995, Hewavisenthi y Parmenter 2001, Glen *et al.* 2003).

El conocimiento de la textura, composición física y química del sustrato tanto en las playas como en los corrales de incubación, además del grado de protección a los nidos de tortuga laúd que ello implica, no han sido hasta el momento generados en la costa de Oaxaca. Morisso y Krause (2004) demostraron que existe un efecto negativo en el desarrollo embrionario durante las actividades y tiempo de traslocación de los nidos de tortuga laúd desde el sitio natural de oviposición hasta el sitio de incubación en los corrales de protección. Por lo anterior, el efecto del tipo de sustrato en las cámaras de incubación debe ser el principal factor a considerarse en la instalación de los corrales de protección con el fin de mitigar los efectos que se desencadenan por la T° y la HR.

La adaptación de las tortugas marinas al medio marino ha hecho que estos animales tengan alta tolerancia a la sal durante su vida; sin embargo, se desconoce si esta tolerancia se extiende en el microclima de la cámara de incubación de los huevos en desarrollo. El sustrato de incubación de los nidos pueden tener eventualmente una concentración de sales relativamente elevada a la cual podrían haberse adaptado estos animales para vivir en un medio totalmente marino y salado; o por el contrario, las sales del sustrato podrían afectar negativamente el desarrollo embrionario de los huevos de tortugas marinas que poseen membranas permeables (Patiño-Martínez *et al.* 2014). Adicionalmente, factores como la distancia a la orilla del agua, el tamaño del grano de arena del sustrato de incubación, la pluviosidad o la frecuencia de inundaciones tanto por esorrentía como por las mareas pueden afectar a la concentración de sales en el sustrato, que a su vez pueden

influir en la disposición de agua de los huevos durante el desarrollo embrionario por procesos de ósmosis (Yalçin *et al.* 2007).

Bustard y Greenham (1968) observaron una correlación negativa entre la concentración de sal en el sustrato de incubación y la supervivencia y desarrollo de huevos de tortuga verde (*Chelonia mydas*), la concentración de sal en el sustrato a nivel del agua de mar (36‰) provoca el 100% de mortalidad de huevos por deshidratación, sin determinar la concentración óptima de sales para el proceso de incubación.

2.4 — Generalidades sobre *Dermochelys coriacea*

La tortuga laúd es la única especie de la familia Dermochelyidae dentro del orden Testudines, se considera que esta especie divergió durante el periodo Cretácico o Jurásico hace 100 o 150 millones de años (Zangerl 1980), adquiriendo características anatómicas (como el caparazón y las aletas anteriores grandes) y fisiológicas (expresadas en los hábitos alimenticios y la capacidad de almacenamiento pulmonar) únicas en relación al resto de las tortugas marinas.

Hasta la fecha es la especie de tortuga de mayor tamaño, con peso de hasta 600 kg (Eckert *et al.* 2009), aunque existe el reporte de un individuo varado en la costa de Gales con un peso de 916 kg y una envergadura en las aletas anteriores de 240 cm (Eckert y Luginbhul 1988). La característica de la tortuga laúd es la ausencia de un caparazón queratinizado y por el contrario, la presencia de una piel gruesa que recubre un mosaico de osículos dérmicos conectados por cartílago (Wyneken 2003). El caparazón presenta siete quillas longitudinales y forma ahusada, lo que le proporciona una característica hidrodinámica que favorece la natación (Wyneken 2003).

Se considera que *Dermochelys coriacea* es endotérmica ya que es capaz de mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura del agua circundante (Frair *et al.* 1972), logrando esto gracias a un conjunto de adaptaciones morfológicas y fisiológicas como el gran tamaño corporal, una gruesa capa de grasa aislante y control del reflujo de sangre en las aletas anteriores (Greer *et al.* 1973), por lo que no está limitada por barreras climáticas y tiene un amplio intervalo de distribución en el mar; además, se caracteriza por realizar largas migraciones de miles de kilómetros a través del océano entre las áreas de

anidación y alimentación (Pritchard 1976, Benson *et al.* 2007), y cuenta con la capacidad de realizar largas y profundas inmersiones de hasta más de 1,000 m en la búsqueda de su alimento (Houghton *et al.* 2008).

A pesar de su amplia distribución en el mar, las áreas de reproducción se concentran en latitudes tropicales y subtropicales, entre los paralelos 40°N y 35°S (Lutz y Musick 1996), se considera que existen poblaciones asociadas a los océanos Índico, Pacífico y Atlántico (Marco *et al.* 2009) agrupadas en 10 poblaciones genéticamente distintas (Fig. 1.2). En el caso de las poblaciones del Pacífico, se considera que existen dos poblaciones: una población asociada al Pacífico oriental con áreas de anidación en México, Costa Rica y algunos países en Centro América y la población asociada al Pacífico occidental con áreas de anidación en Indonesia, Papúa Nueva Guinea y las Islas Solomon.

Las poblaciones del Pacífico oriental que anidan en la costa del Pacífico Mexicano fueron históricamente robustas y consideradas como las más grandes poblaciones a nivel mundial (Sarti *et al.* 2007); sin embargo, la anidación en México continúa disminuyendo alarmantemente en pocas décadas, lo que resulta en poco menos de 1,000 hembras por temporada (Tapilatu *et al.* 2013).

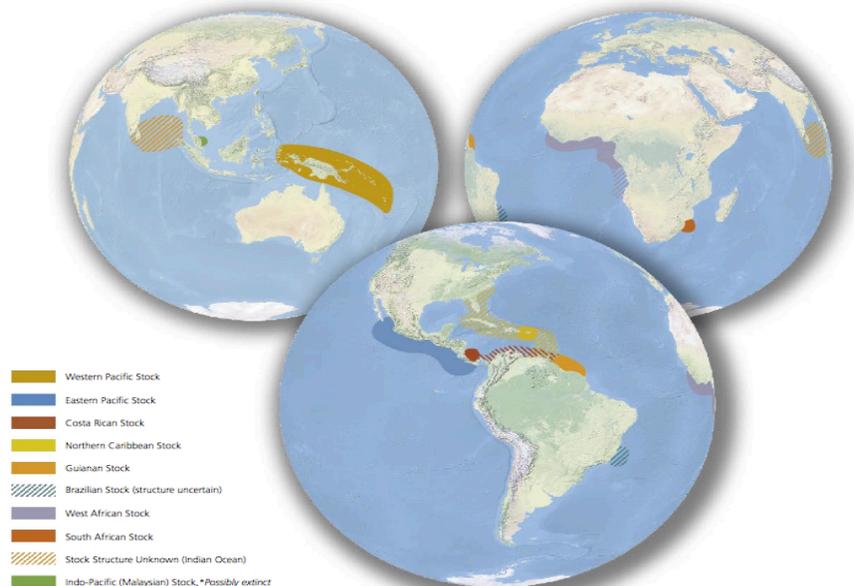


Figura 1.2 - Poblaciones de tortuga laúd distribuidas en los océanos Índico, Pacífico y Atlántico. Los colores sólidos indican poblaciones con límites definidos y los colores en barras indican aquellas poblaciones en las que no están definidos sus límites de distribución (Tomado de Dutton 2006).

3 — JUSTIFICACIÓN

Una de las prácticas más difundidas en programas de conservación de las tortugas marinas en las playas de anidación de todo el mundo, consiste en el traslado de los nidos a corrales vigilados y protegidos para mitigar la pérdida por consumo humano, depredación por animales silvestres y domésticos, por inundación o erosión natural (Chan *et al.* 1985, García *et al.* 2003, Baskale y Kaska 2005, Abella *et al.* 2007, Patiño-Martínez *et al.* 2010). De esta práctica, se considera que los resultados de la traslocación de huevos a corrales de protección han sido positivos para la conservación de las tortugas marinas, lo que resulta en la incorporación de un número importante de crías a la población (Patiño-Martínez *et al.* 2008, Tomillo *et al.* 2008); sin embargo, se han detectado algunos problemas asociados a los programas de traslocación de nidos a viveros, como la fluctuación intra e interanual de las tasas de eclosión (Piedra *et al.* 2007), la disminución del éxito de eclosión de los nidos (Pintus *et al.* 2009), sesgos en la proporción de sexos de las crías (Morreale *et al.* 1982, Chan y Liew 1995) y asincronía en la eclosión (Koch *et al.* 2008).

En la actualidad y bajo la perspectiva del calentamiento global, los programas de conservación de las tortugas marinas ya no son suficientes con las actividades de traslado de los huevos a corrales de protección, ahora resulta imprescindible monitorear constantemente la temperatura en playas y al interior de las cámaras de incubación para determinar las posibles causas y así contribuir a la disminución en el éxito de eclosión (Özdemir y Turkozan 2006). En este sentido, el presente trabajo busca entender los factores ecológicos que intervienen en el microclima de los nidos de la tortuga laúd en los corrales de protección de los campamentos tortugueros San Juan Chacahua y Plamarito en la costa central de Oaxaca.

4 — PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

A pesar del aumento en el interés por investigar los efectos del cambio climático sobre las tortugas marinas (Hawkes *et al.* 2010, Fuentes *et al.* 2011, Katselidis *et al.* 2012, Patiño-Martínez *et al.* 2012a, Rivas *et al.* 2015) aún hay vacíos de información en el conocimiento acerca de la dirección y magnitud de las respuestas de estos organismos a los factores climáticos. En el caso de México, se conoce la tendencia actual en la investigación sobre las tortugas marinas (García-Grajales *et al.* 2018) pero no se ha generado conocimiento sobre el efecto de los factores climáticos en el proceso de incubación de los nidos protegidos de la tortuga laúd; lo que nos conduce a plantear las siguientes preguntas:

- 1) ¿La influencia de la temperatura en el interior de las cámaras de incubación de la tortuga laúd está afectando negativamente el éxito de eclosión y la duración del periodo de incubación?
- 2) ¿De qué manera las fluctuaciones en la temperatura dentro de las cámaras de incubación en los campamentos tortugueros están afectando las características morfométricas de las crías eclosionadas y su éxito de eclosión?
- 3) ¿Las características del sustrato dentro de las cámaras de incubación de los nidos de tortuga laúd en los viveros de protección ejercen efecto sobre la T°?

5 — HIPÓTESIS

- 1) Se espera que la temperatura de incubación tenga un efecto negativo sobre el éxito de eclosión y en la duración del periodo de incubación en ambos campamentos de protección.
- 2) Las cámaras de incubación con las temperaturas más altas presentarán bajas tasas de eclosión, menor tiempo de incubación, mayor proporción de hembras y crías con características morfométricas más pequeñas en comparación con los nidos que presenten valores más bajos de temperatura y humedad.
- 3) Las características del sustrato en las cámaras de incubación presentarán dominancia de partículas de menor grosor y por tanto una predominancia de temperaturas altas que en consecuencia generará un bajo éxito de eclosión y diferentes tiempos de incubación.

6 — OBJETIVOS

6.1 Objetivo general

Evaluar el microhábitat de las cámaras de incubación en nidos de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) y relacionarlo con los parámetros de sobrevivencia en campamentos tortugueros de la costa de Oaxaca.

Para alcanzar dicho objetivo, el presente trabajo se subdividió en tres capítulos que intentan abordar una serie de objetivos particulares con el fin de aportar información al entendimiento del objetivo general.

6.2 Objetivos particulares

CAPÍTULO UNO

- Comparar las temperaturas de nidos de tortuga laúd en dos campamentos protegidos.
- Estimar la proporción sexual de las crías producidas en los campamentos protegidos.
- Comparar los parámetros en el periodo de incubación entre los campamentos.

- Determinar la información acerca de la relación entre las temperaturas de los nidos y el periodo de incubación.

CAPÍTULO DOS

- Evaluar la influencia de las temperaturas de incubación sobre la forma del caparazón y otras características morfológicas de los neonatos de *D. coriacea* incubados en campamentos protegidos.

CAPÍTULO TRES

- Evaluar las características del sedimento en nidos de *Dermochelys coriacea* en los campamentos protegidos, asociando las propiedades de los sedimentos de las cámaras de incubación con el éxito de eclosión y la duración de la incubación.

7 — ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en dos playas de anidación de la costa central del estado Oaxaca (San Juan del Arco y El playón de Palmarito; Fig. 1.3), mismas que son consideradas como playas secundarias para la anidación de la tortuga laúd (*D. coriacea*) y en las que también arriban otras especies de tortugas marinas como *Lepidochelys olivacea* y *Chelonia mydas agassizi*. Las playas fueron seleccionadas por presentar esfuerzos comunitarios independientes ligados a la conservación de estas especies y por tener corrales de protección para las nidadas de las tortugas marinas.

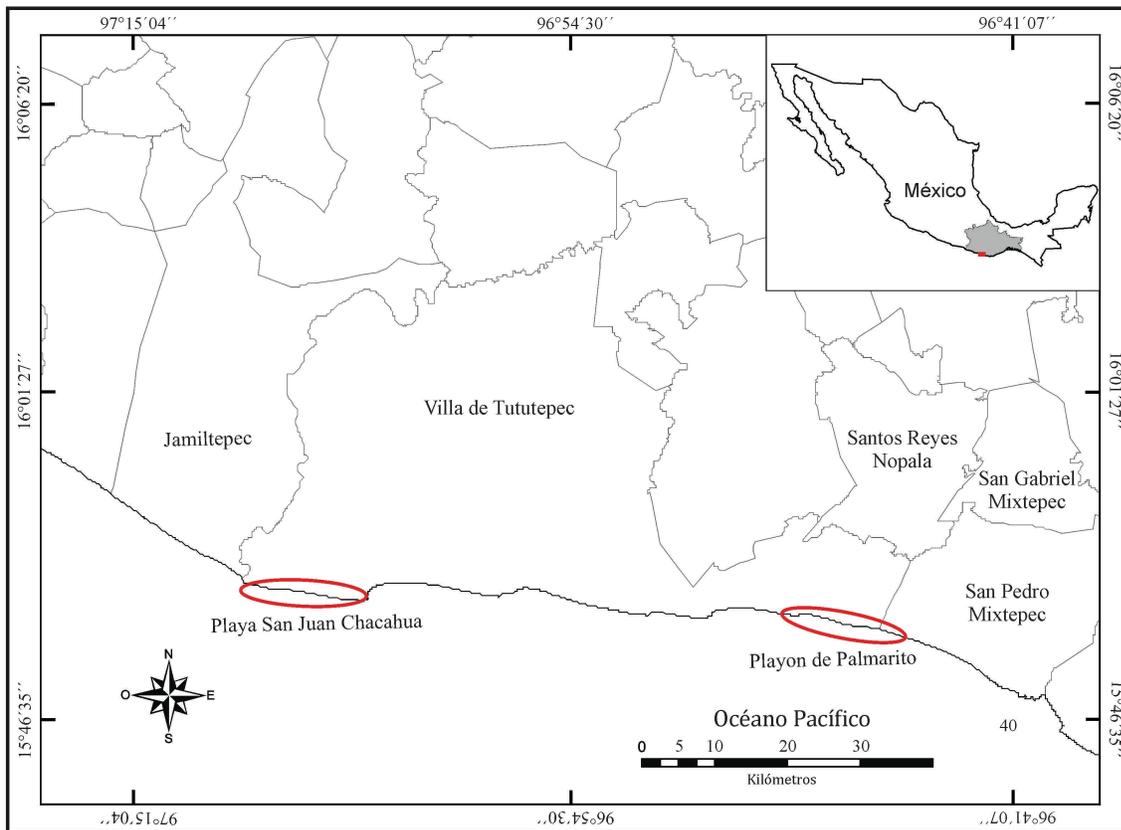


Figura 1.3 - Ubicación de las playas seleccionadas para evaluar el microhábitat en las cámaras de incubación de nidos de tortuga laúd (*D. coriacea*).

Ambas localidades de estudio se ubican en el sureste de la República Mexicana, en la región costa del Estado de Oaxaca que corresponden a la porción Este de la región oceánica del Pacífico Sur, así como a la provincia marina denominada Región Panámica del Océano Pacífico y específicamente a la Región Nerítica del Pacífico Transicional Mexicano, de acuerdo con la clasificación de ecorregiones nivel III de la Comisión de Cooperación Ambiental de América del Norte. Asimismo, pertenecen a una plataforma continental angosta delimitada por la Sierra Sur. Esta región costera es clasificada como área de emersión cuya génesis primaria ha sido definida por la colisión de las placas tectónicas y formación secundaria por oleaje y depositación de sedimentos marinos (Schwartz 2005).

La temperatura media anual en esta región es de 26°C. La temperatura media mínima durante la temporada de mayo a julio es mayor de 21°C y para la temporada de noviembre a enero es superior a los 18°C, la temperatura media máxima durante todo el año supera los 33°C (Pérez-Delgado 2002). La precipitación pluvial varía entre los 500 y 1500 mm, según la localidad y microclima de la región costera.

Respecto a las playas en estudio, éstas consisten en depósitos costeros de sedimentos que han creado una barra que separa los cuerpos lagunares del mar, presentan una configuración compuesta por diversos elementos cuya presencia depende de la temporada del año en que se observa. La vegetación forma parches circulares que tienden a construir montículos o lomas de arena. La colonización vegetal está compuesta de pastos y herbáceas, rastreras, enredaderas, cactáceas y matorrales espinosos, cuando hay lluvia suficiente la duna es colonizada por arbustos, árboles y eventualmente por vegetación tropical. A lo largo de las playas se pueden identificar diferentes tipos de vegetación, en algunas secciones de playa la hierba de tortuga o riñonina (*Ipomoea pes-caprae*) es la especie que predomina en algunas secciones de las playas al igual que pastos rígidos (*Jouvea pilosa*), aunque también está registrada la alfombrilla (*Abronia maritima*), la verdolaga (*Sesuvium portulacastrum*), el cruceto (*Randia sp.*) y nopal (*Opuntia sp.*). En un segundo cinturón se observaron hierbas anuales y algunos arbustos pequeños. Junto con estas especies se pueden encontrar algunos individuos bajos de especies arbóreas, como el espino blanco (*Acacia sp.*), el mezquite (*Prosopis juliflora*) y el zacate salado (*Distichlis spicata*) (SEMARNAT 2014).

De manera general se puede describir la zona costera en cuatro estructuras principales: la *Anteplaya* que es la sección que permanece seca, la *Postplaya* que es la sección intermareal delimitada por la bajamar y la pleamar. A partir de la bajamar se definen la *costa* que varía en amplitud dependiendo de las estructuras deposicionales formadas por las corrientes creando barras y canales de profundidad variada y posteriormente es seguido de la sección de *costa afuera* que corresponde a mar abierto. Considerando los procesos costeros presentes en el litoral es posible identificar estructuras específicas que varían a lo largo del año, de esta forma la playa presenta dos configuraciones: *la de verano* y *la de invierno*. En verano la energía de oleaje es menor y hay una mayor depositación de material que puede formar una o varias plataformas casi planas denominadas *Berma*, cada berma esta generalmente delimitado por un escarpe de playa llamado *cresta de la berma*. Seguido de la berma encontramos una pendiente que presenta oleaje activo y que es llamada *Cara de la playa*. En invierno los fenómenos hidrometeorológicos erosionan los depósitos sedimentarios reduciendo casi en su totalidad la playa (Schwartz 2005).

En cuanto a la dirección de los vientos, la costa del Pacífico mexicano se encuentra en el margen nor-oriental de la región conocida como Pacífico oriental tropical, al norte de la Zona de Convergencia Intertropical (Kessler 2006), lo que genera, como característica atmosférica particular, que el patrón medio anual de vientos siga una dirección sur-sureste (Amador *et al.* 2006). Adicionalmente, las condiciones oceanográficas están influenciadas por la corriente fría de California (CC) al norte, y la cálida corriente Costera de Costa Rica (CCCR, proveniente del Domo de Costa Rica) al sur y la corriente mexicana del Oeste (CMO), así como por el Tazón de Tehuantepec (TT) el cual es una depresión en la termoclina (Kessler 2006).

De manera general, en el Pacífico mexicano hay dos grandes masas de agua; una fría proveniente del norte, vía la CC que forma una surgencia al sur-oeste de cabo San Lucas, y otra cálida y de baja salinidad, conocida como Agua Tropical Superficial (ATS), influenciada por la contra corriente nor-ecuatorial (CCNE), que forma la alberca cálida del POT (Ferguson *et al.* 2006).

CAPITULO UNO

TEMPERATURAS DE INCUBACIÓN, PROPORCIÓN SEXUAL Y ÉXITO DE ECLOSIÓN DE LA TORTUGA LAÚD (*DERMOCHELYS CORIACEA*) EN DOS CAMPAMENTOS PROTEGIDOS DE LA COSTA CENTRAL DEL PACÍFICO TROPICAL ORIENTAL

Introducción

La tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), perteneciente a la familia Dermochelyidae, presenta una amplia distribución en aguas costeras y pelágicas de regiones tropicales y templadas. Esta especie se encuentra en ambos hemisferios, desde el Ecuador hasta las regiones sub-polares, aunque su actividad de anidación se restringe a las latitudes tropicales y subtropicales (Benson *et al.* 2015). Está categorizada globalmente como vulnerable bajo los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (Wallace *et al.* 2013), debido a que sus tendencias y estatus en la cuenca del Océano Pacífico han declinado precipitadamente durante las últimas décadas, incluyendo la declinación de más del 90% para las poblaciones en México (Sarti *et al.* 2007).

Por más de dos décadas se han realizado esfuerzos considerables e implementado amplias estrategias de conservación dirigidas a la protección de las tortugas marinas en México (García *et al.* 2003). Estos esfuerzos incluyen la protección de las playas de anidación a través de recorridos regulares para combatir la caza furtiva, implementando la traslocación de nidos a criaderos protegidos, y otras estrategias generales como la veda total de explotación de tortugas y sus huevos (García *et al.* 2003). Sin embargo, los esfuerzos de conservación específicos para la tortuga laúd han sido enfocados en cuatro playas índice (Mexiquillo, Tierra Colorada, Cahuitán y Barra de la Cruz) seleccionadas debido a su intensa actividad de anidación (Sarti *et al.* 2007, Santidrián *et al.* 2017). No obstante, existen playas secundarias donde las tortugas laúd anidan regularmente y que pueden ser considerados también como importantes sitios de anidación (Santidrián *et al.*

2017). En todas estas playas, los nidos recién puestos son reubicados hacia campamentos protegidos —una práctica común utilizada en sitios de anidación masivos de tortugas marinas alrededor del mundo— para incrementar el reclutamiento de crías a la población silvestre (Baskale y Kaska 2005, Maulany *et al.* 2012, Santidrán *et al.* 2017). En este contexto y con el conocimiento de que la temperatura tiene un papel importante en la historia de vida de las tortugas marinas (Binckley y Spotila 2015), es importante entender los regímenes de temperaturas en estos sitios bajo protección y las correspondientes proporciones sexuales y éxito de eclosión, debido a que hay pocos estudios detallados en estos tópicos, o sobre la efectividad del manejo de estos campamentos protegidos de tortuga laúd en playas secundarias en el Pacífico Mexicano (Vannini y Rosales 2009, Vannini *et al.* 2011).

Los objetivos de este estudio fueron 1) comparar las temperaturas de nidos de tortuga laúd en dos campamentos protegidos, 2) estimar la proporción sexual de las crías, 3) comparar los parámetros en el periodo de incubación entre los campamentos, y 4) determinar la información acerca de la relación entre las temperaturas de los nidos y el periodo de incubación en los campamentos de la Costa central de Pacífico tropical oriental.

Material y métodos

Trabajo de campo — El trabajo se realizó de octubre de 2014 a mayo de 2017, comprendiendo tres temporadas reproductivas anuales de la tortuga laúd (de octubre a mayo). En cada playa hay grupos comunitarios que protegen y traslocan a los nidos para incrementar el éxito de eclosión (García *et al.*, 2003; Vannini and Rosales, 2009; Vannini *et al.*, 2011). Los campamentos protegidos fueron construidos con un área total de 80 m² (10 X 8 m), el cual fue suficiente para acomodar entre 50 y 70 nidos y estuvieron lo suficientemente retirados para no ser inundados por las mareas. La distancia entre nidos fue de alrededor de 1 m, para reducir la interacción y permitir al personal de los campamentos caminar dentro del área sin pisar los nidos. Además, para proteger a los nidos de la intensidad del sol, ambos campamentos fueron protegidos con una malla sombra (polietileno al 85%) colocada a una altura de 1.50 m durante toda la época reproductiva. Los campamentos fueron movidos de lugar cada año para evitar la acumulación de bacterias y otro tipo de organismos.

Los grupos comunitarios patrullaron ambas playas durante las noches de la temporada reproductiva, entre las 21:00 h y las 06:00 h, se usaron cuatrimotos para registrar la actividad de anidación de las tortugas. Todos los nidos traslocados fueron enterrados en los campamentos a una profundidad de 80 cm, que es la profundidad promedio de la actividad de anidación reportada para la tortuga laúd en las poblaciones del Pacífico (Benson *et al.* 2015).

Todos los nidos registrados fueron colectados, numerados, contabilizados en el número de huevos y transportados en bolsas plásticas negras a los campamentos

protegidos. Dichos nidos permanecieron intactos desde esos momentos y hasta 24 horas posteriores a la emergencia del primer grupo de crías eclosionadas (Patiño-Martínez *et al.* 2010).

Para determinar los diferentes parámetros de temperatura en el microambiente de los nidos y su variación durante el periodo de incubación, se usaron 46 nidos de los dos campamentos en las temporadas 2014-2017. En cada nido se utilizó un sensor térmico colocado en el centro de la cámara de incubación. Dos tipo de sensores fueron utilizados en este trabajo, 1) HOB0® Pro v2 Temp/HR; Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) en seis nidos y 2) HOB0® UA-002-08 (Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) en 40 nidos de ambas playas. Todos los sensores térmicos fueron programados para registrar temperaturas cada 30 minutos.

Adicionalmente, para estudiar el efecto del calor metabólico, un sensor térmico fue colocado a la misma profundidad fuera de los campamentos (a una distancia aproximada de 10 m) y fue denominado como “R1” (referencia 1). Un segundo grupo de dos sensores térmicos fueron distribuidos en el interior de los campamentos: Uno fue enterrado en el sustrato a la misma profundidad que los nidos traslocados (denominado “R2”, referencia 2), y el otro fue colocado a nivel del ambiente bajo la malla sombra (denominado “R3”, referencia 3). Debido a situaciones logísticas, se colocaron los sensores de referencia solamente en las últimas dos temporadas del periodo de estudio y sólo se registraron las temperaturas de incubación de los nidos de la playa San Juan Chacahua en la primera temporada (2014-2015).

El número total de huevos (el número de huevos puestos por nido) y el éxito de eclosión fueron calculados por el conteo de huevos no eclosionados, crías muertas dentro del cascarón y crías muertas dentro del nido, excluyendo a los huevos coral (SAGs, por su siglas en inglés). El éxito de eclosión para cada playa fue calculado como el porcentaje de crías eclosionadas en el nido y el periodo de incubación por nido fue determinado como el número de días desde la fecha de oviposición hasta la fecha de la primera emergencia de la crías (Yalçin-Özdilek *et al.* 2007).

Análisis de la información — La fluctuación térmica diaria fue calculada por la diferencia entre las temperaturas diarias máximas y mínimas de cada nido. Después de realizar pruebas de normalidad y homocedasticidad de los datos, una prueba ANDEVA de tres vías fue utilizada para evaluar las diferencias en la temperatura diaria promedio y la fluctuación térmica diaria entre nidos, entre años y campamentos.

El calor metabólico fue obtenido de la diferencia entre la temperatura del nido y la temperatura del suelo (sin huevos) y fue definido como la diferencia entre las temperaturas del nido y las temperaturas registradas por el sensor térmico de referencia uno (R1) durante el periodo de incubación (Broderick *et al.* 2001). La prueba de t de Levene fue utilizada para comparar las diferencias entre las varianzas de las temperaturas de los nidos y las varianzas de las temperaturas de los sitios de referencia durante el tercio intermedio del periodo de incubación, el cual corresponde a la temperatura del periodo sensible (TSP) y la duración de incubación total. La prueba t de Welch fue utilizada para comparar las temperaturas entre los nidos y los sitios de referencia.

La temperatura promedio del tercio intermedio de cada nido monitoreado fue calculada individualmente. Se utilizó la temperatura promedio durante el tercio intermedio del periodo de incubación para estimar la proporción sexual, y se adaptó la ecuación de proporción sexual como una función de temperatura calculada por Mrosovsky *et al.* (2002): $Y = 100.06 / (1 + \text{Exp} (+188.78 - 6.37 * X))$; donde Y es la proporción sexual y X es la temperatura.

El éxito de eclosión fue determinado usando la siguiente fórmula: $[(\text{total de huevos} - \text{huevos no eclosionados}) / \text{total de huevos}] * 100$. El éxito de eclosión promedio fue calculado por campamento y por año. Debido a que el éxito de eclosión no es una variable continua se utilizó la transformación del arcoseno. Posteriormente, se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad a los datos y se evaluó la diferencia entre años y campamentos a través de una prueba de ANDEVA de una vía con un alfa de 0.05. Todos los análisis aquí mostrados fueron realizados con el paquete XLStat_{ecology} (Adinsoft Inc.).

Resultados

Tamaño de nidada y temperaturas de nidos

El tamaño de nidada promedio en los nidos de tortuga laúd evaluados fue de 84.1 ± 10.6 huevos (intervalo: 62—104 huevos), excluyendo a los huevos SAGs. El periodo de incubación fue registrado entre 52 y 62 días, con un promedio de $57.04 \text{ días} \pm 2.7 \text{ días}$. La temperatura promedio de los nidos en el campamento San Juan Chacahua no mostró diferencias entre los nidos (ANDEVA $F_{25, 584} = 147.4$, $p > 0.05$; Fig. 2.1) y tampoco hubo diferencia entre los nidos del campamento Palmarito (ANDEVA $F_{19,367} = 118.7$, $p > 0.05$; Fig. 2.2). La temperatura total promedio por temporadas fue similar (ANDEVA $F_{2,54} = 1.33$, $p = 0.083$) en el campamento San Juan Chacahua con valores de $31.01 \pm 0.46 \text{ °C}$ en 2014-2015, $30.74 \pm 0.96 \text{ °C}$ en 2015-2016, y $30.43 \pm 0.78 \text{ °C}$ en 2016-2017, en tanto que la temperatura total promedio fue similar (ANDEVA $F_{1,18} = 1.83$, $p = 0.076$) por temporadas para el campamento Palmarito con valores de $30.61 \pm 0.23 \text{ °C}$ en 2015-2016 y $30.53 \pm 0.41 \text{ °C}$ en 2016-2017.

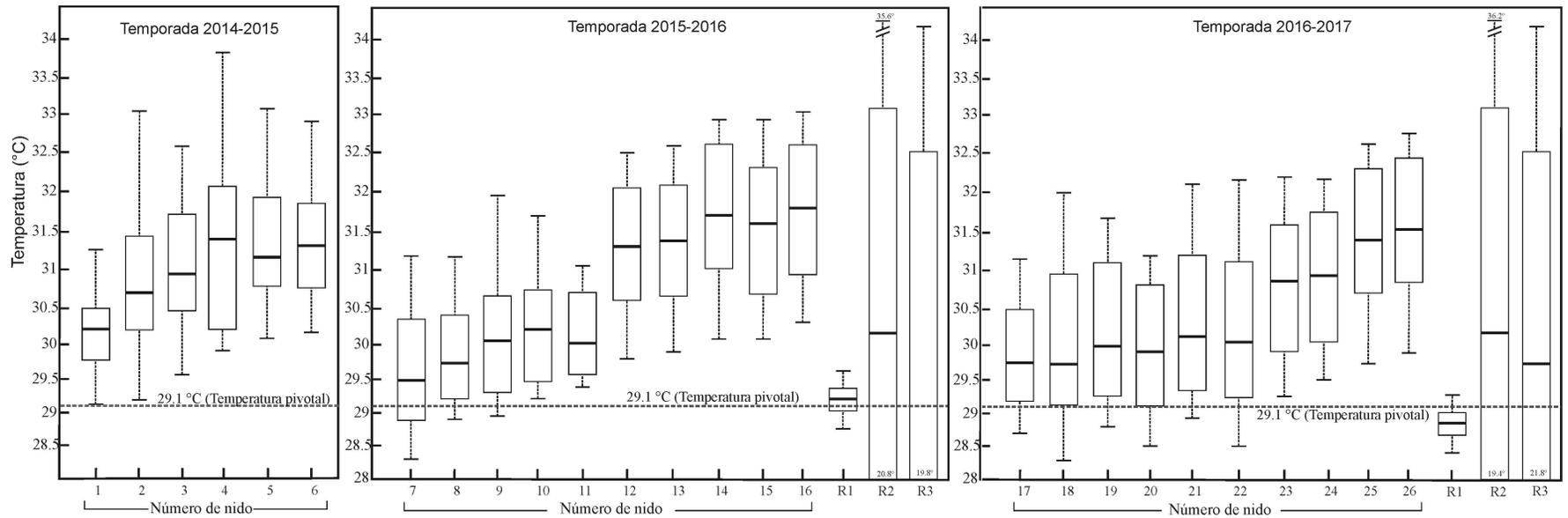


Figura 2.1 - Temperatura de anidación promedio en el campamento San Juan Chacahua durante tres temporadas. Las líneas horizontales oscuras negras dentro de las cajas representan la temperatura media. Las líneas horizontales en los bigotes representan los valores máximos y mínimos. La línea horizontal discontinua corresponde a la temperatura pivote propuesta para la tortuga láud. R1= sensor de referencia 1, R2= sensor de referencia 2, R3= sensor de referencia 3.

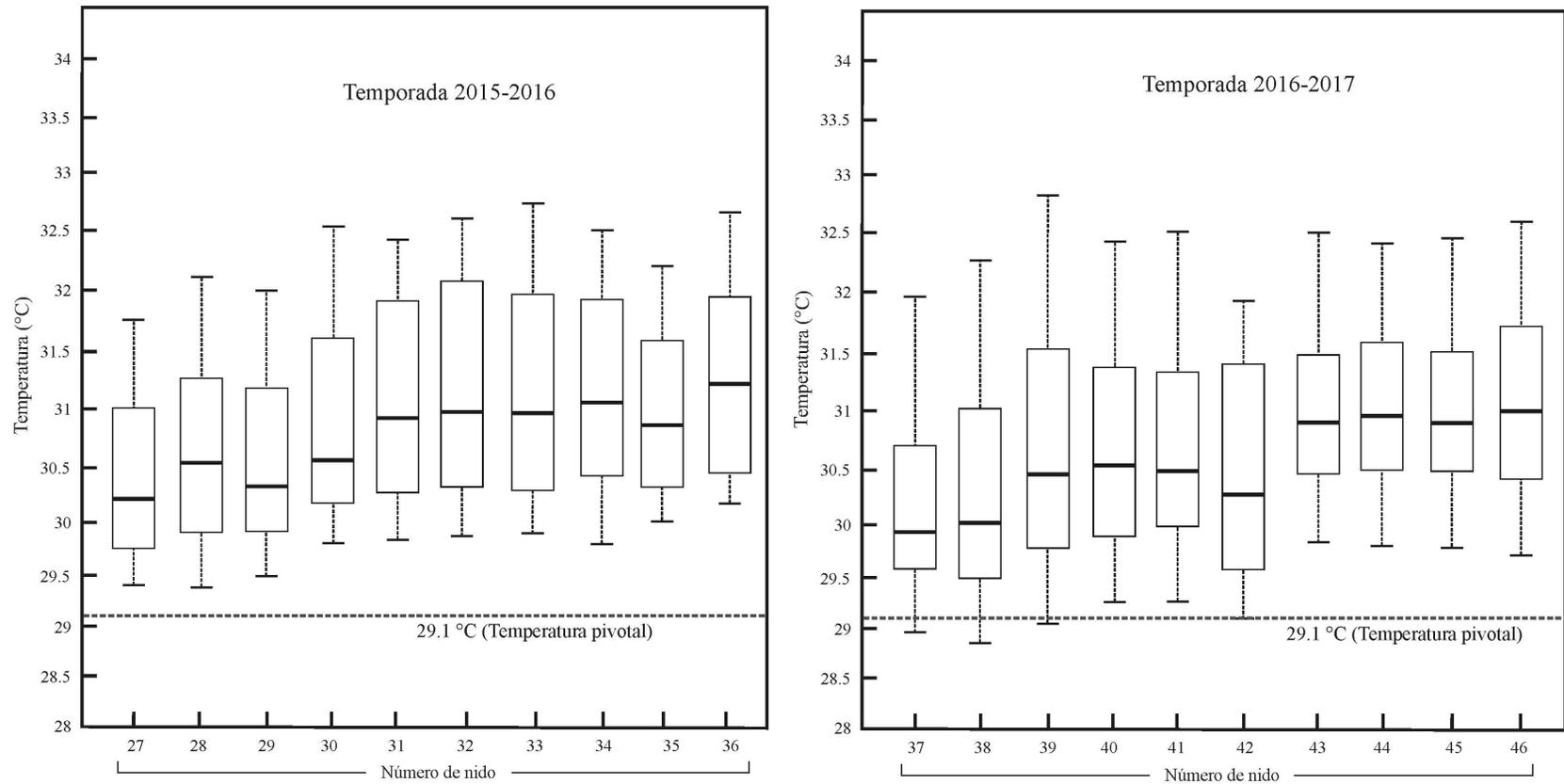


Figura 2.2 - Temperatura de anidación promedio en el campamento Palmarito durante dos temporadas reproductivas. Las líneas horizontales dentro de las cajas representan la temperatura media. Las líneas horizontales de cada bigote representan los valores máximos y mínimos. La línea horizontal discontinua corresponde a la temperatura pivote propuesta para la tortuga láud. R1= sensor de referencia 1, R2= sensor de referencia 2, R3= sensor de referencia 3.

La fluctuación térmica diaria varió (ANDEVA $F_{25,38} = 3.72$, $p < 0.05$) entre nidos del campamento San Juan Chacahua, y también varió (ANDEVA $F_{19,36} = 3.16$, $p < 0.05$) entre nidos del campamento Palmarito; pero no hubo diferencias (ANDEVA $F_{2,19} = 4.41$, $p > 0.05$) en la fluctuación térmica diaria entre temporadas en el campamento San Juan y el campamento Palmarito (ANDEVA $F_{1,16} = 3.38$, $p > 0.05$).

Duración del periodo de incubación

La duración del periodo de incubación fue de 57 días en promedio (con valor de 51 días, mínimo y 63 días, máximo). Existe una relación negativa ($r = -0.97$; $F_{1,47} = 22.260$; $p < 0.05$; Fig. 2.3a) entre la duración del periodo de incubación y la temperatura promedio de los nidos, así como entre la duración del periodo de incubación y la temperatura promedio durante el periodo termosensible ($r = -0.86$; $F_{1,53} = 24.75$; $p < 0.05$; Fig 2.3b).

Calor metabólico

El calor metabólico fue evidente en todos los nidos monitoreados y más evidente durante el periodo termosensible en cada uno de los nidos. Sin embargo, para todos los nidos, el calentamiento fue mayor durante el tercio final del periodo de incubación ($F_{2,45} = 7.41$, $P < 0.05$; Fig. 2.4), seguido de una declinación gradual en la temperatura hacia el final de dicho periodo, comparado con el primer tercio y el tercio intermedio (Tabla 2.1). La temperatura promedio durante el periodo de incubación total fue diferente entre los nidos y los sitios de referencia ($t = 0.847$, $p = 0.035$). La intensidad del calor metabólico presentó un incremento de $0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ a 3.2

°C, con un promedio de $1.88^{\circ}\text{C} \pm 0.52^{\circ}\text{C}$ para el periodo de incubación total (ver tabla 1).

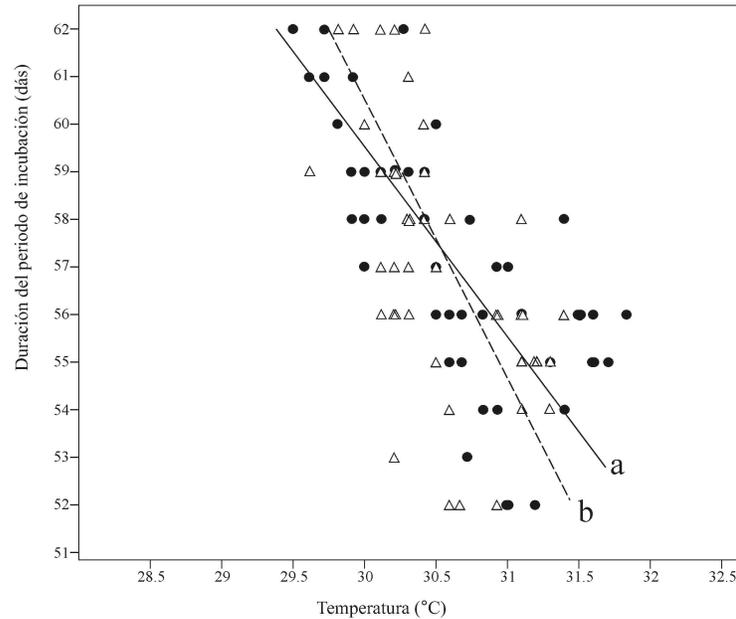


Figura 2.3 - Relación entre el periodo de incubación y: a) la temperatura promedio de anidación, b) la temperatura del periodo termosensible, obtenidas en 46 nidos en ambos campamentos. Los círculos representan los registros del campamento San Juan Chacahua y los triángulos representan los registros del campamento Palmarito.

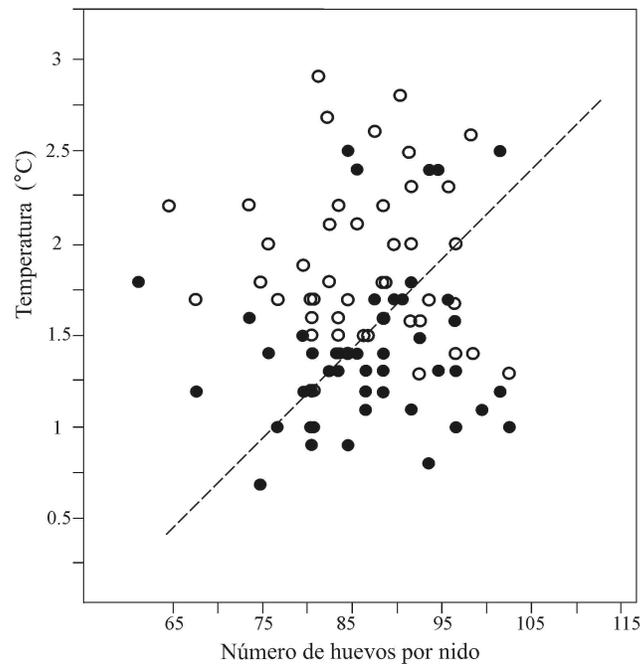


Figura 2.4 - Calor metabólico registrado durante el tercio final del periodo de incubación, y la relación con el número de huevos por nido. Los círculos en negro representan al campamento San Juan Chacahua y los círculos en blanco representan al campamento Palmarito.

Tabla 2.1 - Relación de nidos evaluados, temperaturas de incubación y éxito de eclosión por temporada reproductiva y campamento en la costa central de Oaxaca, México. TI= Temperatura de incubación, PTS= Periodo termosensible. * denota la producción mayoritaria de machos.

Campamento	Temporada	No. de nido	Fecha postura	No. de huevos fértiles	No. de SAG's	Número total de huevos	Duración de incubación (días)	Temperatura de incubación (°C) en nidos				Temperatura (°C) en arena				Calor metabólico (°C)	Éxito de eclosión núm (%)	Proporción Sexual
								TI total	Primer tercio	Segundo tercio (PTS)	Último tercio	Primer tercio	Segundo tercio (PTS)	Último tercio				
San Juan Chacahua	2014-2015	1	13/10/14	86	24	110	62	30.3	29.7	30.4	30.9	29.1	29.7	30.2	0.7	35 (40.7)	99.3	
		2	28/10/14	78	18	96	58	30.7	29.8	31.1	32.1	29.5	29.9	30.3	1.8	28 (35.9)	100	
		3	05/11/14	92	16	108	57	30.9	29.8	30.3	31.7	29.6	30.1	30.4	1.3	34 (37)	98.6	
		4	07/11/14	81	12	93	56	31.5	30.1	31.1	32.3	29.6	30.1	30.6	1.7	36 (44.4)	100	
		5	18/11/14	87	15	102	55	31.3	30.1	31.3	32.2	29.5	29.9	30.1	2.1	46 (52.9)	100	
		6	05/12/14	69	28	97	54	31.4	30.3	31.1	31.7	29.8	30.2	30.5	1.2	32 (46.4)	100	
	7 *	08/11/15	68	31	99	62	29.5	28.9	29.8	30.9	28.2	28.5	28.8	2.1	57 (83.8)	74		
	8	12/11/15	94	14	108	61	29.7	29	30.3	31.3	28.3	28.5	29	2.3	75 (79.8)	98.6		
	9	23/11/15	79	26	105	59	30	29	29.6	30.9	28.2	28.4	28.7	2.2	63 (79.7)	44.4		
	10	09/12/15	85	21	106	58	30.1	29.6	30.4	31.1	28.4	28.7	29.1	2	68 (80)	99.3		
	11	13/12/15	79	25	104	58	29.9	29.5	30.3	31.6	28.3	28.6	29	2.6	57 (72.2)	98.6		
	12	24/12/15	93	18	111	56	31.5	30.1	30.9	32.1	28.5	28.5	29.3	2.8	71 (76.3)	100		
	13	27/12/15	103	15	118	56	31.6	30.1	31.1	32	28.7	28.6	29.1	2.9	76 (73.8)	100		
	14	03/01/16	65	37	102	55	31.7	30.5	31.2	32.4	28.5	28.8	29.4	3	52 (80)	100		
	15	05/01/16	89	21	110	55	31.6	30.7	31.2	32.4	28.6	28.8	29.3	3.1	64 (71.9)	100		
	16	13/02/16	78	23	101	56	31.8	30.8	31.4	32.6	28.7	28.9	29.4	3.2	59 (75.6)	100		
2016-2017	17	28/10/16	97	15	112	62	29.7	28.7	30.2	31.3	28.3	28.5	29	2.3	71 (73.2)	97.4		
	18	02/11/16	84	12	96	61	29.6	28.6	29.9	30.8	28.1	28.4	28.9	1.9	69 (82.1)	84.4		
	19	05/11/16	72	18	90	61	29.9	28.8	30.1	31.1	28.3	28.5	28.9	2.2	58 (80.6)	95.1		
	20	16/11/16	96	17	113	60	29.8	28.7	30	31.1	28.5	28.7	29.1	2	68 (70.8)	91.1		
	21	27/11/16	101	18	119	59	30.1	28.9	30.2	31	28.4	28.7	29.2	1.8	82 (81.2)	97.4		
	22	07/12/16	69	31	100	58	30	29.1	30.1	31.3	28.6	28.8	29.1	2.2	53 (76.8)	95.1		
	23	09/12/16	73	19	92	57	31	29.2	30.3	31.2	28.5	28.9	29.2	2	58 (79.5)	98.6		
	24	05/01/17	87	18	105	56	31.1	29.1	30.2	31.1	28.6	28.8	29.3	1.8	62 (71.3)	97.4		
	25	10/01/17	95	13	108	56	31.5	29.4	30.3	31.2	28.7	28.6	29.2	2	74 (77.9)	98.6		
	26	08/02/17	62	7	69	55	31.6	29.7	30.5	31.6	28.4	28.7	29.4	2.2	49 (79)	99.7		
2015-2016	27	03/11/15	82	23	105	59	30.2	29.9	30.4	31.1	28.8	29.1	29.5	1.6	68 (82.9)	99.3		
	28	09/11/15	65	32	97	56	30.5	29.7	30.2	31.1	28.9	29	29.4	1.7	51 (78.5)	97.4		
	29	24/11/15	86	13	99	58	30.4	29.9	30.6	31.2	28.9	29.2	29.4	1.8	67 (77.9)	99.8		
	30	07/12/15	76	21	97	57	30.5	30.1	30.4	31.2	29.1	29.4	29.7	1.5	62 (81.6)	99.3		
	31	15/12/15	84	19	103	52	31	30.2	30.7	31.5	29.3	29.6	30	1.5	68 (81)	99.9		
	32	08/01/16	79	21	100	56	30.6	30.5	31.1	31.8	29.5	29.7	30.1	1.7	58 (73.4)	100		
	33	13/01/16	94	17	111	56	30.7	30.2	30.9	31.7	29.4	29.6	30.2	1.5	73 (77.7)	100		
	34	26/01/16	75	22	97	55	30.7	30.6	31.2	31.7	29.5	29.8	30	1.7	63 (84)	100		
	35	06/02/16	86	17	103	55	30.6	30.4	31.1	31.6	29.7	29.9	30.1	1.5	73 (84.9)	100		
	36	12/02/16	92	31	123	54	30.9	30.5	31.3	31.8	29.4	29.7	30.1	1.7	76 (82.6)	100		
Palmarito	2016-2017	37	13/10/16	84	13	97	59	29.9	29.7	30.1	30.9	28.8	29.1	29.7	1.2	72 (85.7)	95.1	
		38	17/10/16	97	22	119	57	30	29.6	30.1	30.8	28.9	29.1	29.5	1.3	81 (83.5)	95.1	
		39	10/11/16	73	11	84	59	30.4	29.8	30.2	31.1	28.7	29	29.4	1.7	59 (80.8)	97.4	
		40	18/11/16	88	15	103	60	30.5	29.8	30.4	31.1	28.7	29.1	29.5	1.6	71 (80.7)	99.3	
		41	13/12/16	96	19	115	58	30.4	29.7	30.3	31	28.9	29.2	29.6	1.4	83 (86.5)	98.6	
		42	28/12/16	78	23	101	59	30.3	29.7	30.2	31.1	28.9	29.3	29.7	1.4	65 (83.3)	97.4	
	43	05/01/17	104	9	113	53	30.7	29.8	30.2	31.2	28.9	29.2	29.8	1.4	74 (71.2)	97.4		
	44	13/02/17	83	18	101	52	31	30.1	30.6	31.4	29	29.2	29.7	1.7	69 (83.1)	99.8		
	45	28/01/17	96	22	118	54	30.8	30.2	30.6	31.5	29.1	29.4	29.9	1.6	77 (80.2)	99.8		
	46	08/02/17	89	16	105	52	31.2	30.2	30.9	31.6	29.1	29.3	29.8	1.8	73 (82)	100		

Proporción sexual y éxito de eclosión

La proporción sexual estimada de las crías para todos los nidos, a partir de la ecuación de Mrosovsky *et al.* (2002) se muestra en la tabla 2.1. La proporción sexual con base en la temperatura promedio durante el tercio intermedio del periodo de incubación (T°) fue de 96.3%; sin embargo, dicha proporción sexual entre los nidos no varió significativamente (prueba de Kruskal-Wallis, $H= 17.469$, $P=0.13$). De los 46 nidos, solamente uno (nido 7, ver tabla 2.1) predijo la producción mayoritaria de machos; no obstante, la mayoría de los nidos predijeron la producción de más hembras.

El éxito de eclosión en el campamento San Juan Chacahua fue de 42.8% en 2014-2015, 77.1% en 2015-2016, y 77% en 2016-2017, y éste varió entre años (ANDEVA $F= 105.84$, $p<0.0001$), mientras que en el campamento Palmarito fue de 80.5% en 2015-2016, y 81.5% en 2016-2017, y también varió entre años (ANOVA $F = 0.568$, $p<0.05$), asimismo el éxito de eclosión varió entre campamentos (ANDEVA $F = 12.771$, $p<0.001$).

Discusión

El tamaño promedio de las nidadas en la tortuga laúd es mayor a los tamaños de nidada (62 ± 17.9) reportados en las playas índice del Pacífico Mexicano (Sarti *et al.* 2007). Otras poblaciones anidantes de la tortuga laúd han tenido tamaños de nidada más pequeños (Eckert *et al.* 2015, Sotherland *et al.* 2015). Algunos investigadores han demostrado que el tamaño de nidada incrementa con el tamaño corporal en otras especies de tortugas marinas (Wallace *et al.* 2007); sin embargo, en este trabajo no colectamos información relacionada al tamaño corporal de las hembras anidantes. Santillan y Swiggs (2015) mencionan que hay inconsistencias en los reportes del tamaño de nidada y en los términos usados para describir la eclosión de los huevos y la emergencia de crías, principalmente porque algunos incluyen en el número total de huevos a los huevos coral (SAGs), los cuales no son realmente huevos fértiles (Sotherland *et al.* 2015).

Respecto al éxito de eclosión de los nidos monitoreados a través de la temperatura, se encontró que el éxito de eclosión promedio (74.4%) fue más alto que en los nidos que fueron monitoreados en otras condiciones (47%, Playa Grande Costa Rica; Santidrán y Swiggs 2015), lo cual es consistente con los resultados generales de la presente investigación sobre el éxito de eclosión y el manejo de nidos en campamentos protegidos. Sin embargo, el uso de un sólo campamento no siempre garantizará el éxito de eclosión (Vannini *et al.* 2011, Pazira *et al.* 2016). Por ejemplo, en un estudio sobre nidos de tortuga laúd en el mar caribe del suroeste realizado por Patiño-Martínez *et al.* (2012) encontraron que la tasa de eclosión fue más alta en nidos naturales (79.9%) que aquellos transferidos a campamentos protegidos (67.7%). Por lo tanto, aunque se ha sugerido que la translocación

es una estrategia común para la conservación de las tortugas marinas en declive (Baskale y Kaska 2005, Pfaller *et al.* 2008), no hay un consenso entre los investigadores acerca de si la translocación es una herramienta efectiva para la conservación de las tortugas marinas (Sari y Kaska 2017). Mayores detalles acerca de las ventajas y desventajas del manejo de nidos en campamentos protegidos pueden leerse en el trabajo de Sari y Kaska (2017).

La temperatura es la variable más importante que afecta el desarrollo embrionario y la eclosión en las tortugas laúd, influenciando la tasa de desarrollo, el éxito de eclosión, la tasa de emergencia, la proporción sexual dominada por crías hembras, y la adecuación de las crías (Santidrián y Swiggs 2015). Los resultados proporcionan evidencia de la fluctuación térmica diaria dentro de la cámara de incubación de los nidos de *D. coriacea* en campamentos protegidos. Además, se debe tomar en cuenta que la temperatura promedio de los nidos permaneció relativamente homogénea, probablemente como resultado de la malla sombra colocada en los campamentos protegidos. Esta estrategia de sombreado ha sido propuesta como una técnica enfocada a mitigar los efectos de la temperatura (Van de Merwe *et al.* 2006, Hill *et al.* 2015) y podrían estar facilitando la sobrevivencia de los nidos e incrementando el éxito reproductivo, principalmente debido a que los campamentos con malla sombra disminuyen la temperatura en la arena a los límites óptimos del intervalo de incubación de esta especie (Hamann *et al.* 2010).

Se encontró que el periodo de incubación promedio (57.04 días) de todos los nidos en los campamentos evaluados fueron ligeramente más cortos comparados con aquellos nidos en ambientes naturales (59.9 días) del Pacífico este (Santidrián y Swiggs 2015). No obstante, para las temperaturas registradas en los nidos, las temperaturas promedio en

nidos de los campamentos (30.6 °C) fueron similares a aquellos nidos provenientes de ambientes naturales (30.6 °C) en el Pacífico este (Santidrián y Swiggs 2015).

Este trabajo es el primer estudio que investiga y compara el calor metabólico que se genera en nidos de tortuga láud en campamentos de México, incluyendo la comparación de las temperaturas en el centro del nido y las temperaturas adyacentes (sitios de referencia). En el pasado, la cuantificación del calor metabólico dentro de los nidos fue difícil debido al costo y poca confiabilidad de los sensores de temperatura (Limpus *et al.* 1983, Broderick *et al.* 2001). Actualmente, la miniaturización y la capacidad de los sensores hacen posible tomar medidas precisas de las temperaturas en los nidos (Broderick *et al.* 2001, García-Grajales y Meraz-Hernando 2016). El resultado de este estudio muestra que el patrón general del calor metabólico fue similar a los encontrados en estudios previos para otras especies de tortugas marinas (Morreale *et al.* 1982, Broderick *et al.* 2001, Tapilatu y Ballamu 2015, Candan y Kolankaya 2016, Özdilek *et al.* 2016), con el registro del calor metabólico principalmente durante el segundo tercio del periodo de incubación y un súbito incremento en el tercer periodo y un gradual decremento hacia el final del periodo de incubación. Godfrey *et al.* (1997) registraron las temperaturas en nidos de tortuga láud (playa Matapica, Surinam) además de los registros de temperatura en la arena cercanos a los nidos. Se encontró que la temperatura de los nidos varió de las temperaturas control en 0.82 °C durante el periodo termosensible, sugiriendo que el calor metabólico puede jugar un cierto papel en la influencia de la proporción de sexos. En adición, se ha sugerido que el calor metabólico puede ser importante, sólo si eleva las temperaturas del nido por arriba de 1 °C durante el tercio intermedio del periodo de incubación (Mrosovsky e Yntema 1980). Este estudio demostró que la temperatura promedio en las cámaras de incubación

incrementó 3.2 °C con respecto a los sitios de referencia y este calor fue observado en todos los nidos monitoreados; por tanto, Özdilek *et al.* (2016) mencionan que el calor metabólico durante el periodo de incubación no debería ser ignorado como una causa del incremento de las temperaturas durante el periodo de incubación y del sesgo en las proporciones sexuales de las poblaciones de tortugas marinas.

Mrosovsky e Yntema (1980) establecieron que un cambio de 1 a 2 °C puede ser una diferencia considerable en la proporción de sexos, y algunos estudios han documentado que el calor metabólico en nidos durante el periodo termosensible puede alterar la proporción de sexos (Broderick *et al.* 2001, Kaska *et al.* 2006, Jribi *et al.* 2013, Tapilatu y Ballamu 2015, Özdilek *et al.* 2016), debido a que el embrión es expuesto a continuas temperaturas durante el tercio intermedio del periodo de incubación, lo cual determina la diferenciación gonadal y el sexo de las crías (Wibbels 2003). Sin embargo, los estudios sobre incubación en las tortuga laúd indican que la mayoría de las temperaturas producen tanto machos como hembras, dando un margen estrecho de transición en la temperatura (Mrosovsky y Pieau 1991, Godfrey *et al.* 1997, Binckley y Spotila 2015), y existe un pequeño margen de tiempo cuando las temperaturas de los nidos determinan el sexo de las crías (Mrosovsky y Pieau 1991). Aunque en este trabajo se demostró la evidencia del calor metabólico, este fue más pronunciado durante el último tercio del desarrollo del embrión con variaciones, y con seguridad los sexos ya han sido determinados para ese periodo, como se ha demostrado en otros estudios (Mickelson y Downie 2010).

La proporción sexual reportada para la tortuga laúd es generalmente sesgada hacia las hembras (Binckley y Spotila 2015), tal y como sé reportó en este estudio. Posiblemente,

el incremento en la temperatura global afectará la proporción de sexos de esta especie (Binckley *et al.* 1998, Patiño-Martínez *et al.* 2012), y la sobrevivencia de las crías (Saba *et al.* 2012, Spotila *et al.* 2015). Diferentes estudios han utilizado el control de la temperatura en los huevos de tortuga laúd, con el fin de medir y explicar sus efectos sobre la determinación del sexo (Rimblot *et al.* 1985, Chan y Liew 1995, Binckley *et al.* 1998, Chevalier *et al.* 1999). Sin embargo, la temperatura pivote puede variar con las especies y entre las poblaciones en los nidos naturales (Binckley y Spotila 2015). No obstante, la estrategia de manejo en campamentos implementada en México (García *et al.* 2003) se ha enfocado de manera exclusiva en incrementar el éxito de eclosión (Sönmez *et al.* 2013, Sari y Kaska 2017) y no contempla los efectos de la temperatura sobre los nidos en protección.

Los parámetros de sobrevivencia entre los campamentos evaluados fueron considerados altos en comparación con los reportes más recientes para campamentos similares de la costa del Pacífico tropical mexicano (Vannini *et al.* 2011), incluso en comparación con las playas consideradas índice (Sarti *et al.* 2007). Una posible explicación de las diferencias hayadas entre los campamentos evaluados se deba a las características del sustrato de incubación (ver capítulo 3 de este trabajo) y que probablemente generen los valores de sobrevivencia más altos observados para este especie. Este estudio representa un intento por elucidar el impacto de la translocación y la efectividad del manejo de campamentos por dos grupos comunitarios en México y proporciona otras bases para el desarrollo de la ecología reproductiva de la tortuga laúd como especie en peligro.

Conclusiones

Los campamentos comunitarios de San Juan Chacahua y Palmarito representan sitios idóneos para la conservación de la especie al demostrarse que las condiciones del microhabitat de las cámaras de incubación favorecen sus parámetros de sobrevivencia, al comprobarse éxitos de eclosión superiores al 50%. La duración del periodo de incubación presentó una relación negativa con la temperatura promedio de los nidos evaluados y la temperatura del periodo termosensible.

El calor metabólico registrado en este estudio incrementó considerablemente a partir del último tercio del desarrollo embrionario. La proporción sexual durante el tercio intermedio predijo la producción de hembras en la mayoría de las nidadas evaluadas.

La temperatura registrada en el interior de las cámaras de incubación de los nidos evaluados estuvieron cercanos a los límites superiores de tolerancia térmica reportados para la incubación de la tortuga laúd, por lo tanto los resultados del estudio estuvieron relacionados con el patrón común de producción de crías hembras para las playas del Pacífico mexicano.

CAPÍTULO DOS

INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA SOBRE LA MORFOLOGÍA DE NEONATOS DE
DERMOCHELYS CORIACEA INCUBADOS EN CAMPAMENTOS PROTEGIDOS DE OAXACA,
MÉXICO

Introducción

La temperatura juega un papel importante en el ciclo de vida de las tortugas marinas (Hulin *et al.* 2009, Hays *et al.* 2017) y en la dinámica poblacional (Fisher *et al.* 2014) porque dicho parámetro, como en varias especies de reptiles durante el proceso de incubación de huevos, determina muchas de las características del embrión y de los neonatos (Glen *et al.* 2003), tales como la velocidad del desarrollo embrionario (Booth *et al.* 2004), la sobrevivencia del embrión, la frecuencia de anomalías entre embriones y neonatos (Sönmez *et al.* 2017), la pigmentación y patrón de escutelación de los neonatos (Köhler 2005), el tamaño corporal y peso del neonato, el crecimiento post-eclosión, la sobrevivencia, la termorregulación (Köhler 2005, DeGregorio y Southwood 2011) y las características de locomoción (Elnitsky y Claussen 2006, Hare *et al.* 2008).

El incremento en la temperatura de incubación de nidos como resultado del calentamiento global tiene el potencial de alterar la adecuación de los neonatos, lo cual agrega presión a la existencia de las poblaciones consideradas como críticamente vulnerables (Mickelson y Downie 2010). La tortuga laúd es una especie considerada como vulnerable bajo los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturales (IUCN por sus siglas en inglés, Wallace *et al.* 2013), la tendencia y el estatus de la especie en la cuenca del Océano Pacífico han declinado en las últimas décadas, incluyendo la pérdida de más del 90% en México (Sarti *et al.* 2007).

En México, considerables esfuerzos y amplias estrategias de conservación han sido dedicadas hacia la protección de las tortugas marinas (García *et al.* 2003); algunas acciones incluyen la protección de las playas de anidación mediante recorridos frecuentes para

evitar el saqueo furtivo, la transferencia de nidos a sitios más protegidos (campamentos), y otras estrategias generales tales como la veda a la explotación de tortugas marinas y sus huevos (García *et al.* 2003). Particularmente, las poblaciones de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en la cuenca del Océano Pacífico han experimentado una dramática declinación en el número de nidos en las pasadas décadas (Spotila *et al.* 2000, Benson *et al.* 2015). Por tanto, los esfuerzos de conservación de esta especie se han enfocado principalmente en cuatro playas índice (Mexiquillo, Tierra Colorada, Cahuitán y Barra de la Cruz), seleccionadas debido a su intensa actividad de anidación (Sarti *et al.* 2007, Santidrán *et al.* 2017). Sin embargo, existen playas secundarias que pueden ser consideradas como sitios importantes donde esta especie anida de manera regular (Santidrán *et al.* 2017). En todas estas playas, la protección de nidos se realiza a través de la traslocación de huevos. Los huevos son movidos de los nidos naturales a sitios protegidos — una práctica común realizada en sitios de anidación en todo el mundo — para incrementar la inclusión de neonatos a las poblaciones silvestres de tortugas marinas (Baskale y Kaska 2005, Maulany *et al.* 2012, Santidrán *et al.* 2017).

La investigación ha sugerido que los campamentos protegidos proporcionan una protección efectiva a los nidos de tortugas marinas (Baskale y Kaska 2005), aunque la temperatura de incubación de los nidos continúa determinando el sexo de los neonatos durante el tercio intermedio del periodo de incubación (Binckley *et al.* 1998). Aunque hay estudios previos sobre los efectos de las temperaturas de incubación en la morfología de *D. coriacea* producidos en vida silvestre (Mickelson y Downie 2010), es importante entender la conexión entre las características morfológicas de los neonatos y las temperaturas de incubación en los campamentos protegidos.

Con base en lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la influencia de las temperaturas de incubación sobre la forma del caparazón y otras características morfológicas de los neonatos de *D. coriacea* incubados en campamentos protegidos de Oaxaca, México.

Material y métodos

Área de estudio — El trabajo tuvo lugar en las playas de San Juan Chacahua y Palmarito, en la costa central del Pacífico de Oaxaca. La playa San Juan Chacahua tiene una extensión de 12 kilómetros y es parte del Parque Nacional Lagunas de Chacahua, mientras que la playa Palmarito tiene una longitud de 16 kilómetros y se extiende desde el Río San José Manialtepec hasta Punta Colorada sobre el sureste. El clima que predomina es tropical húmedo y caracterizado por épocas de lluvia y sequía bien definidas. La temperatura anual promedio es de 27.5 °C y la precipitación anual promedio es de 800 mm, concentrada entre los meses de julio y octubre; la época de sequía puede durar alrededor de ocho meses, de noviembre a junio.

Trabajo de campo — El estudio se realizó de octubre de 2016 a mayo de 2017, durante la temporada reproductiva de la tortuga laúd. En cada playa existen campamentos tortugeros comunitarios que protegen y traslocan los nidos de esta especie para incrementar el éxito de eclosión (García *et al.* 2003, Vannini *et al.* 2011). Los campamentos protegidos están contruidos en un área total de 80m² (10 X 8 m), los cuales son suficientes

para acomodar entre 50 y 70 nidos en su interior colocados a una distancia suficiente del mar para evitar la inundación por mareas. La distancia entre nidos fue de alrededor de 1 m, para reducir la interacción térmica entre nidos y permitir al personal de los campamentos caminar dentro del área sin pisar a estos. Además, para proteger a los nidos de la intensidad del sol, ambos campamentos fueron protegidos con una malla sombra colocada a una altura de 1.50 m durante toda la época reproductiva.

Ambas playas fueron recorridas por los grupos comunitarios desde las 21:00 y hasta las 06:00 h, con el fin de detectar la actividad de anidación de las tortugas. Todos los nidos fueron colectados, numerados, contabilizados en el número de huevos y posteriormente transportados en bolsas plásticas a los campamentos tortugeros, los sitios fueron monitoreados diariamente para evitar las amenazas de depredación natural.

Con el fin de determinar los parámetros de temperatura en las cámaras de incubación y su variación durante el periodo de incubación, se colocaron sensores térmicos en el centro de la cámara de incubación entre los huevos de los nidos trasladados. Se utilizó un tipo de sensor térmico (HOBO® UA-002-08; Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) y fueron colocados en veinte nidos de ambas playas, siendo programados para registrar las temperaturas cada 30 minutos.

Los nidos evaluados fueron excavados 24 h después de la primer emergencia de crías eclosionadas, como lo sugiere Patiño-Martínez *et al.* (2010), momento en el cual los sensores térmicos fueron retirados. El número total de huevos (el número de huevos puestos dentro del nido) y el éxito de eclosión fue calculado por el conteo de los huevos no eclosionados, las crías muertas en el interior del huevo, las crías muertas dentro de los

nidos y excluyendo a los huevos coral (SAGs). El éxito de eclosión fue calculado por cada nido como el porcentaje de crías vivas eclosionadas y el periodo de incubación por nido fue determinado desde el primer día de la fecha de postura y hasta el día en que ocurrió la emergencia de las primeras crías (Yalçin-Özdilek *et al.* 2007).

Ciento ochenta y ocho crías de *D. coriacea* de ambos campamentos fueron utilizadas para realizar un análisis de morfología geométrica. Para ello se desarrolló una clasificación de la velocidad del desarrollo (en días) de los embriones como baja, moderada y rápida, dependiendo de la longitud del periodo de incubación. Con base en observaciones previas y con el registro de la temperatura en las cámaras de incubación, las crías que eclosionaron entre los 58 y 62 días fueron consideradas como “crías de lento desarrollo” (CLD); aquellas que eclosionaron entre los 54 y 57 días fueron consideradas como “crías de moderado desarrollo” (CMD), y aquellas que eclosionaron entre los 50 y 53 días fueron consideradas como “crías de rápido desarrollo” (CRD).

Las crías fueron colectadas una vez que emergieron de los nidos. Para reducir el efecto de la nidada, es decir, una posible influencia debida a la característica materna, solamente 15 crías por cada nido fueron utilizadas para el análisis. Posteriormente, imágenes digitales del caparazón de cada una de las crías seleccionadas fueron obtenidas con una cámara réflex Sony DSC-alfa 350 apoyada sobre un tripie y colocada perpendicularmente a 25 cm de distancia del sujeto. Cada cría fue colocada sobre una tabla salvacorte cuadrículada como referencia. Para el análisis morfométrico, seguimos las técnicas desarrolladas por Valenzuela *et al.* (2004), Myers *et al.* (2006) y Ferreira-Junior *et al.* (2011). Una imagen fotográfica inicial fue generada con el programa TpsUtil (Rohlf

2005) para facilitar el manejo posterior de las imágenes en los subsecuentes programas. Posteriormente, se colocaron sobre cada imagen marcas (puntos anatómicos de referencia) mediante el programa TpsDig (Rolfh 2006a). Para la forma del caparazón, un total de 12 puntos anatómicos de referencia tipo 1 y nueve puntos de referencia tipo 2 fueron empleados (Fig. 3.1). Los puntos anatómicos de referencia tipo 1 estuvieron formados por los oscículos dérmicos que delinean los márgenes laterales del caparazón, en tanto que los puntos anatómicos de referencia tipo 2 incluyeron a los oscículo dérmicos blancos que adornan los bordes dorsales a manera de líneas delgadas. Las crías que presentaron anomalías en el caparazón fueron excluidas de los análisis.

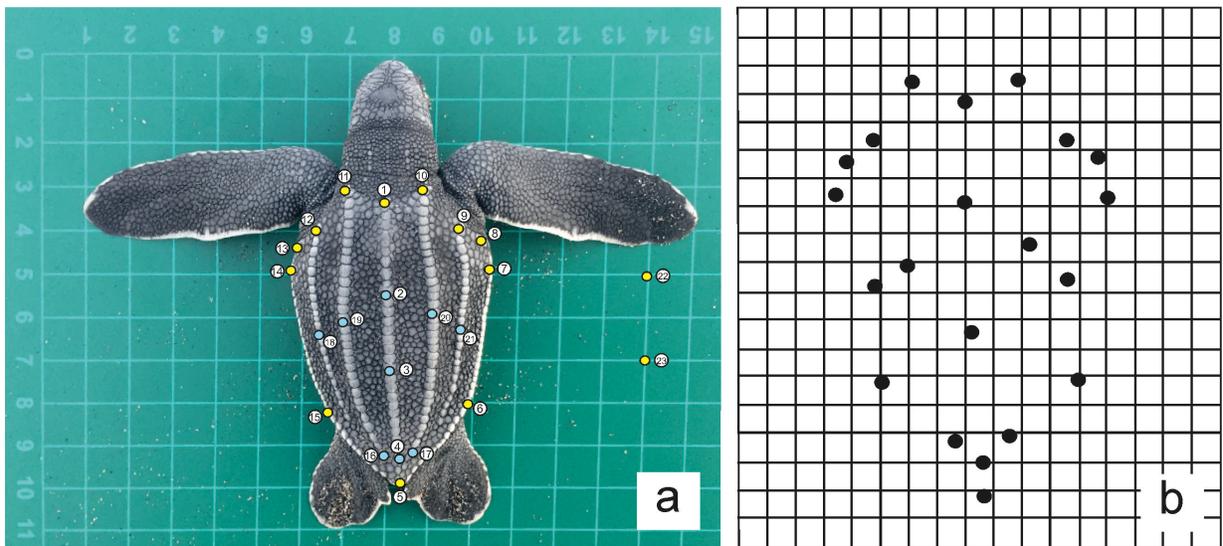


Figura 3.1 - Puntos anatómicos de referencia usados en el análisis de morfometría geométrica de la forma del caparazón de las crías *Dermochelys coriacea* (a) y el consenso generado por la superposición de los caparazones analizados (b). Los círculos en amarillo en "a" representa a los puntos de referencia anatómica tipo 1 y los círculos en azul representan a los puntos anatómicos de referencia tipo 2.

Los puntos anatómicos de referencia de todos los individuos fotografiados fueron superpuestos en el programa TpsRelw (Rohlf 2006b) para generar un consenso. El análisis

de distancias de Procrustes, es decir, las distancias entre dos puntos en el espacio multidimensional de Kendall, usado para medir la similitud entre las formas (Monteiro y Reis 1999); fue utilizado posteriormente para evaluar las similitudes entre las formas del caparazón y remover matemáticamente el efecto de la posición, orientación y escala. En este proceso, la variación en el tamaño de la cría y la orientación de la fotografía son sobrepruebas y las variaciones encontradas son atribuidas solo a la forma del caparazón. A partir de todos los puntos anatómicos de referencia alineadas, una matriz W fue calculada como puntuaciones parciales a través del modelado de las formas (Monteiro y Reis 1999).

Para el análisis de las puntuaciones parciales se utilizó el modelado de las formas (visualización de las formas). El análisis de Procrustes generalizado y las funciones de la matriz W fueron creadas mediante el programa TpsRelw. El modelado de las formas permitió conocer la visualización y magnitud de las diferencias en la forma del caparazón, así como la identificación de áreas con mayor variación.

Para identificar la morfología de las crías y el índice por tamaño corporal, cada cría seleccionada y usada en el análisis morfométrico fue pesada inmediatamente mediante el uso de una pesola de 100 g. Adicionalmente, se empleó un vernier electrónico con una precisión de 0.01 mm para medir la longitud y el ancho del caparazón, la longitud y ancho de la aleta anterior derecha, así como el ancho de la cabeza medida por su base craneal (Fig. 3.2).

Análisis estadístico — Para el ordenamiento de las variaciones de la forma del caparazón de las crías en una matriz de peso, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), cada cría fue clasificada de acuerdo a su velocidad de desarrollo (CLD, CMD, CRD).

Para evaluar si las formas del caparazón variaron significativamente con la duración del periodo de incubación, se aplicó en la matriz de peso un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA, por sus siglas en inglés), para ello se utilizó el software XLStat (ecology).

El porcentaje de variación de la forma determinado por la duración de incubación fue calculado mediante un análisis de regresión multivariado usando el software tpsRegr (Rohlf 2005b). La prueba de validación cruzada usando el sistema “R” fue usado para calcular los porcentajes de clasificación correcta de los especímenes y la aplicabilidad de este método para el resto de las crías (Ferreria-Junior *et al.* 2011). Pruebas de permutación fueron realizadas usando el software tpsRegr.

En relación al índice de morfología y tamaño, la información fue previamente sometida a pruebas de normalidad a través de la prueba Anderson-Darling y de homocedasticidad mediante los residuales del análisis de varianza (ANDEVA). Posteriormente, los datos fueron transformados para reunir los supuestos de las pruebas paramétricas mediante el uso del programa XLStat (ecology). A través de una ACP se generó una matriz de correlación que produjo siete índices de puntuación (PC1 a PC7) basados en la covarianza de las medidas morfométricas tomadas en las crías evaluadas.

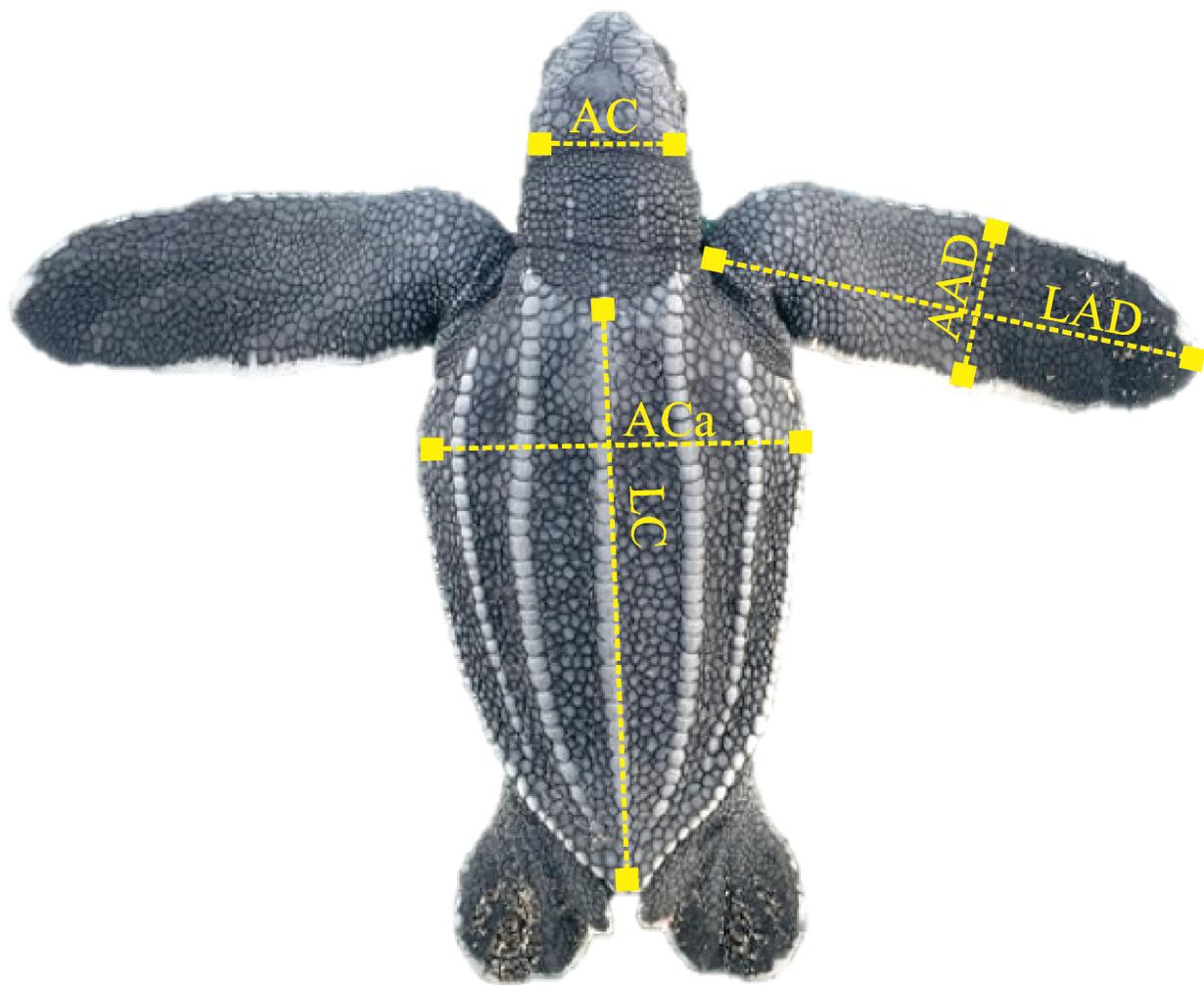


Figura 3.2 - Mediciones estándar de las crías de *Dermochelys coriacea* utilizadas en la información morfológica. AC= Ancho de la cabeza, LC= Longitud de caparazón, ACa= Ancho del caparazón, AAD = Ancho de la aleta derecha, LAD = Longitud de la aleta derecha.

Resultados

Un total de doce nidos (seis del campamento San Juan y seis del campamento Palmarito) y sus respectivas temperaturas de incubación fueron evaluados. La duración del periodo de incubación fue registrada entre los 50 y 62 días, con un promedio de 57.04 días \pm 2.7 (DE=desviación estándar). La temperatura promedio para el campamento San Juan

fue de $30.43\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.78$ (DE) y para el campamento Palmarito fue de $30.53\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.41$ (DE), sin diferencias entre los campamentos (ANDEVA $F_{1,18} = 1.83$, $p > 0.05$; Fig. 3.3).

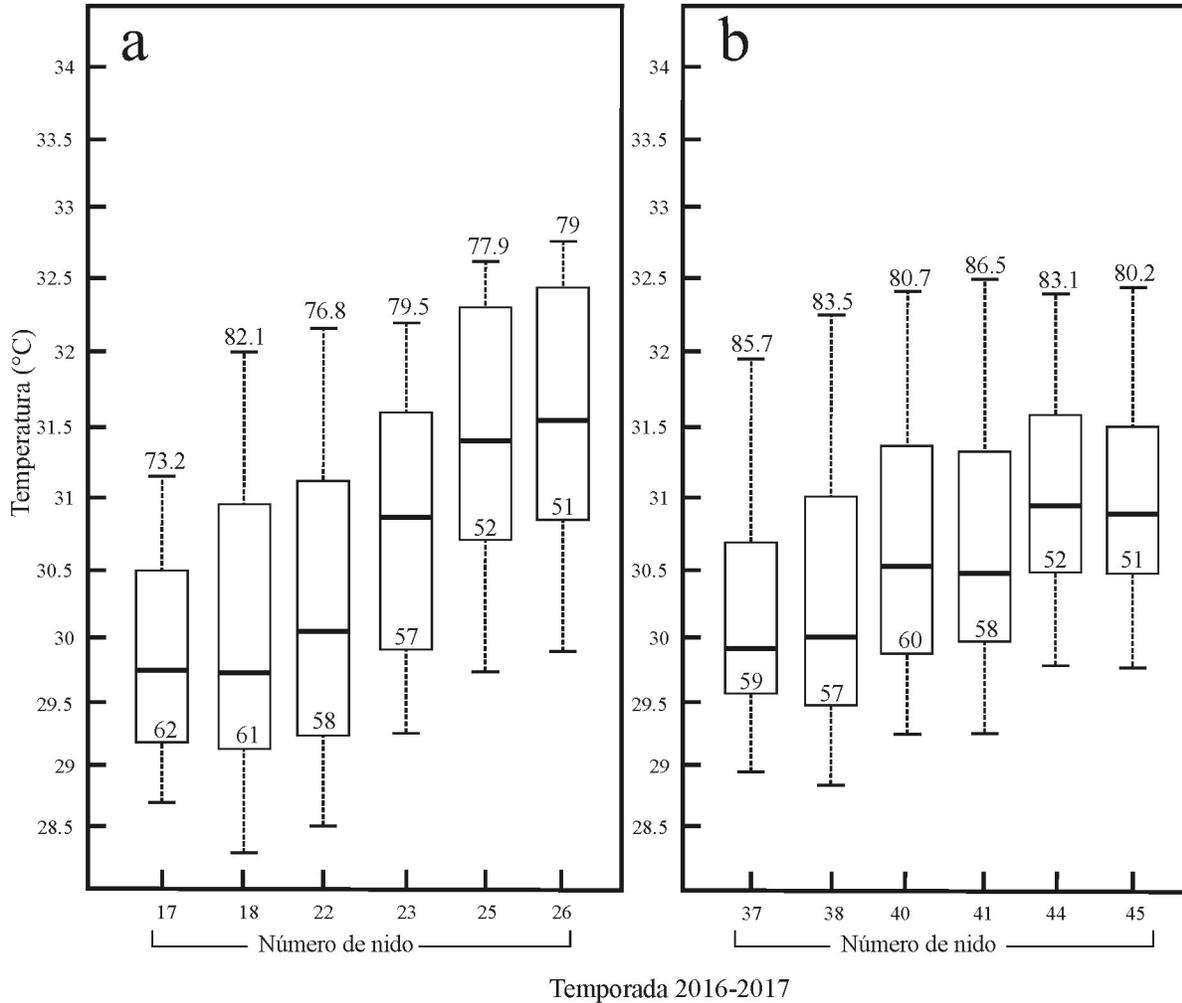


Figura 3.3. Perfiles térmicos obtenidos en doce nidos de *Dermochelys coriacea* producidos en los campamentos protegidos (a= San Juan Chacahua, b= Palmarito) de Oaxaca, México. Las líneas negras dentro de las cajas representan la temperatura media. Las líneas horizontales extremas representan los valores de temperatura máximos y mínimos registrados. Los números dentro de las cajas representan el número de días del periodo de incubación y los números por encima de las líneas horizontales extremas representan el éxito de eclosión (%). El número de nido corresponde con el orden asignado en la tabla 1 del capítulo 1.

Al examinar la variación de la forma del caparazón de las crías a través del MANOVA se encontraron efectos significativos relacionados a la duración del periodo de incubación (Wilk's λ : 0.794, $F_{23,678} = 80.53$, $p < 0.001$). Las pruebas de permutación indicaron diferencias significativas entre las formas del caparazón ($P < 0.001$). Mediante el análisis de validación cruzada se encontró que el 86.3% de las crías fueron clasificadas correctamente. El PCA reveló un traslape de las formas del caparazón cuando las velocidades de desarrollo embrionario (CLD, CMD, CRD) fueron comparadas (Fig. 3.4). En aquellas crías incubadas con un lento desarrollo (CLD), la región craneal de los oscículos es más ancha, larga y la forma es más redonda, comparados con aquellas crías incubadas a velocidades rápidas de desarrollo embrionario (CRD) cuyas regiones caudales y craneales fueron mas comprimidas, cortas y cercanas a los oscículos dérmicos medios. Las crías que tuvieron desarrollo moderado mostraron más características relacionadas con el desarrollo embrionario rápido (CMD).

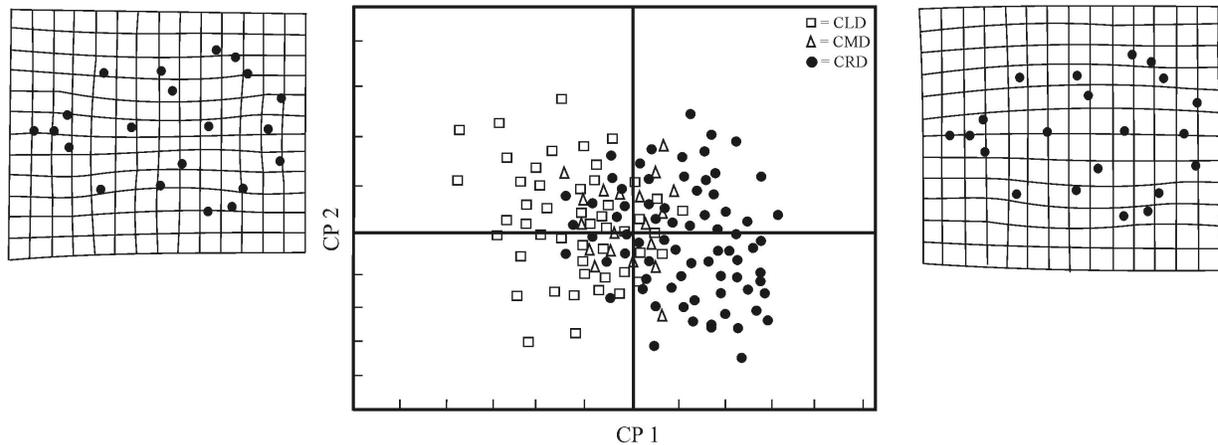


Figura 3.4 - Representación de los primeros ejes del análisis de componente principales de la forma del caparazón de las crías de *Dermochelys coriacea*. CLD= Crías de lento desarrollo, CMD= Crías de moderado desarrollo, CRD= Crías de rápido desarrollo. Las gradillas de deformación predicen a las CLD (arriba a la derecha) y a las CRD (arriba a la izquierda).

Morfología de las crías e índice de tamaño

El peso promedio entre los campamentos comunitarios varió entre 38.6 g (Chacahua) y 42.3 g (Palmarito); asimismo, respecto a la longitud del caparazón existió una ligera variación entre ambos campamentos (Tabla 3.1).

Un sistema de siete categorías fueron obtenidos para ambos campamentos y los resultados indican que la variación de la morfología y la talla estuvieron concentrados en los primeros tres componentes principales (PC1, PC2 y PC3). Estos tres componentes comprendieron el 76% de la variación de la morfología y la talla entre individuos (Tabla 3.2 y 3.3).

Tabla 3.1 - Mediciones corporales y valores promedio de las crías de *Dermochelys coriacea* en dos campamentos protegidos de la costa de Oaxaca, México. DE = Desviación estándar.

Mediciones corporales	San Juan Chacahua			Palmarito		
	Promedio \pm DE	Mín	Máx	Promedio \pm DE	Mín	Máx
Peso (g)	38.63 \pm 2.81	31.2	45.3	42.35 \pm 3.01	34.5	47.8
Caparazón						
Longitud (mm)	57.35 \pm 3.16	50.4	66.3	60.13 \pm 2.16	53.75	67.4
Ancho (mm)	36.82 \pm 2.25	31.2	42.7	38.42 \pm 2.25	33.28	44.21
Aleta derecha						
Longitud (mm)	50.12 \pm 2.63	49.4	64.9	58.13 \pm 3.12	50.31	65.27
Ancho(mm)	16.32 \pm 1.03	15.1	19.8	17.99 \pm 1.17	16.52	20.43
Ancho de la cabeza (mm)	16.84 \pm 0.78	14.8	19.7	17.84 \pm 0.93	16.31	20.35

Para ambos campamentos, el componente uno (CP1) presentó significancia en cuatro variables específicas (peso, longitud y ancho del caparazón, y longitud de la aleta derecha), mientras que en el componente dos (CP2) existieron sólo dos variables de interés (ancho de la aleta derecha y ancho de la cabeza), y en el caso del componente 3 (CP3) sólo resaltó una variable (longitud de la aleta derecha). No obstante, es necesario recalcar que los componente fueron los mismos para ambos campamentos.

De manera general, la temperatura de incubación promedio tuvo una influencia significativa sobre el peso de los individuos con base en los puntajes del ACP (Fig. 3.5). Temperaturas de incubación promedio altas (31.5 °C) produjeron crías de bajo peso, caparazón estrecho y longitud de las aletas más cortas. Temperaturas de incubación

promedio bajas (29.7 °C) produjeron crías que tuvieron mayor peso, caparazones más amplios y aletas más largas, mientras que las temperaturas de incubación intermedias (30.2 °C) produjeron crías con características morfológicas similares a aquellas producidas a temperaturas de incubación más altas.

Tabla 3.2 - Valores obtenidos del ACP realizados en el campamento San Juan Chacahua, Oaxaca. CP = Componente Principal; * denota significancia a un nivel de 0.05.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7
Eigenvalores	2.579	1.368	0.689	0.624	0.234	0.124	0.068
Proporción de la varianza	0.482	0.135	0.114	0.104	0.074	0.068	0.023
Proporción acumulada de la varianza	0.482	0.617	0.731	0.835	0.909	0.977	1.000
Variable							
Peso	0.511*	0.27	0.116	0.006	0.315	-0.743	0.135
Caparazón							
Longitud	0.480*	0.312	0.115	0.317	0.431	0.123	0.144
Ancho	0.402*	0.130	-0.798	-0.299	-0.307	0.235	-0.028
Aleta derecha							
Longitud	0.461*	0.161	0.471*	0.018	0.025	0.046	0.144
Ancho	0.199	-0.686*	-0.021	0.685	0.465	0.347	0.234
Ancho de la cabeza	0.308	-0.561*	0.338	-0.484	0.316	0.248	0.149

Tabla 3.3 - Valores obtenidos del ACP realizados en el campamento Palmarito, Oaxaca. CP = Componente Principal; * denota significancia a un nivel de 0.05.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7
Eigenvalores	2.463	1.247	0.724	0.635	0.183	0.115	0.057
Proporción de la varianza	0.413	0.128	0.105	0.100	0.162	0.072	0.020
Proporción acumulada de la varianza	0.413	0.541	0.646	0.746	0.798	0.87	1.000
Variable							
Peso	0.53*	0.29	0.123	0.007	0.346	-0.758	0.146
Caparazón							
Longitud	0.493*	0.318	0.119	0.321	0.439	0.129	0.149
Ancho	0.418*	0.145	-0.893	-0.299	-0.314	0.243	-0.029
Aleta derecha							
Longitud	0.472*	0.174	0.486*	0.021	0.028	0.051	0.135
Ancho	0.203	-0.697*	-0.028	0.694	0.473	0.349	0.243
Ancho de la cabeza	0.314	-0.573*	0.341	-0.497	0.322	0.252	0.151

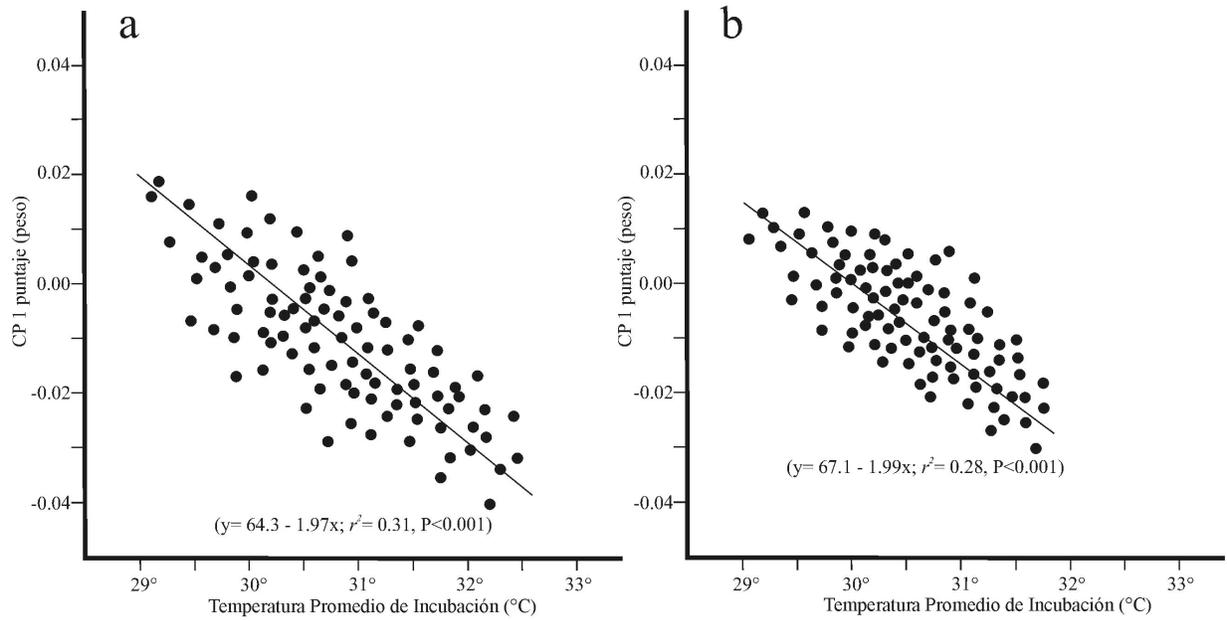


Figura 3.5 - Relación entre las características morfológicas de las crías de *Dermochelys coriacea* (PC1= peso) y la temperatura promedio de incubación del campamento San Juan Chacahua (a) y el campamento Palmarito (b).

DISCUSIÓN

La duración del periodo de incubación es un indicador del ambiente térmico y de la velocidad del desarrollo embrionario (Mrosovsky *et al.* 1999). Estudios recientes han demostrado que la temperatura de incubación afecta el éxito de eclosión, las características morfológicas de las crías, así como el rendimiento locomotor terrestre y acuático. Por ejemplo, Howard *et al.* (2014) revisaron la tolerancia térmica de los embriones de tortugas marinas y descubrieron que una temperatura igual o mayor a 35 °C de manera prolongada reduce substancialmente el éxito de eclosión. Otros estudios han demostrado que cuando ocurre una temperatura máxima de 34 °C por tres días consecutivos, el éxito de eclosión y el rendimiento locomotor terrestre declinan significativamente (Maulany *et al.* 2012, Sim *et al.* 2015). Por otra parte, se ha demostrado que existe una fuerte correlación entre la temperatura de incubación del nido y la velocidad del desarrollo del embrión, con consecuencias en la duración de la incubación (Kaska *et al.* 1998, Ferreira-Junior *et al.* 2011), esto significa que periodos de incubación más cortos convierten menos material extraembrionario en tejido embrionario (Booth *et al.* 2004); por tanto, temperaturas de incubación más elevadas producen crías relativamente pequeñas (Wood *et al.* 2014). Lo anterior indica que la temperatura de incubación afecta posiblemente la tasa de sobrevivencia de las crías de tortugas marinas al resultar organismos con rendimientos locomotores terrestres y acuáticos deficientes para su desplazamiento en tierra y en el mar (Kobayashi *et al.* 2017).

Debido a que existe poca información comparable para la misma especie, se decidió realizar inferencias con especies similares. Para los huevos de *Caretta caretta* en

campamentos protegidos (Sari y Kaska 2017), el periodo promedio de incubación en nidos (51.1 días) fue más corto que los resultados obtenidos en nuestro estudio. Por otro parte, los resultados del estudio en términos de los perfiles de la temperatura de incubación, son similares a los presentados por Houghton *et al.* (2007) y por Mickelson y Downie (2010), donde las temperaturas de incubación de nidos de tortuga laúd se encontraron entre 26.3°C y 36°C, la única diferencia con respecto a esos estudios es que fueron realizados en ambientes naturales.

El uso del análisis de morfometría geométrica reveló que hay diferencias en las formas del caparazón de las crías de *D. coriacea* asociados con el periodo de incubación. Hasta la fecha, no hay estudios similares realizados en esta especie; sin embargo, resultados similares han sido encontrados para otras especies, tales como en dos especies terrestres: *Podocnemis expansa*, *Chrysemmis picta* (Valenzuela *et al.* 2004) y una especie marina: *C. caretta* (Ferreira-Junior *et al.* 2011). Con respecto al traslape de las formas del caparazón observadas, es probable que otros factores interactúen en la forma final del caparazón de las crías (Ferreira-Junior *et al.* 2011), tales como la paternidad múltiple de los nidos (Crim *et al.* 2002), más de una puesta durante una temporada reproductiva (Eckert *et al.* 2015), las características maternas (Myers *et al.* 2006, 2007), la oscilación de temperatura durante la incubación, la velocidad del desarrollo embrionario (Georges *et al.* 2004) y el sexo (Reece *et al.* 2002).

Diferentes autores sugieren que este método (análisis de morfometría geométrica) es probablemente más efectivo y fácil de diseñar que los métodos que usan las medidas lineales para identificar las diferencias morfológicas en las formas del caparazón

(Hildebrand *et al.* 1997, Michel-Morfin *et al.* 2001, Glen *et al.* 2003, Ferreira-Júnior *et al.* 2011). Sin embargo, ambos métodos fueron empleados en este estudio de forma complementaria, debido a la dificultad de analizar las formas en las aletas. Hasta ahora, la influencia de las temperaturas de incubación sobre la morfología de las crías ha sido enfocada principalmente en serpientes tropicales (Webb *et al.* 2001), tortugas de caparazón blando (Du y Ji 2003), lagartijas (Braña y Ji 2000) y en algunas especies de tortugas marinas, tales como *C. mydas* (Glen *et al.* 2003, Booth *et al.* 2004, Burgess *et al.* 2006), y *C. caretta* (Fisher *et al.* 2014). Como lo mencionan Mickelson y Downie (2010), los estudios que investigan la influencia de la temperatura de incubación en tortugas marinas han sido limitados, pero en este estudio los resultados son similares a los pocos existentes. Por ejemplo, este trabajo ofrece evidencias de que la temperatura de incubación del nido tiene una influencia sobre la morfología de las crías de la tortuga laúd; es decir, aquellas temperaturas de incubación altas (>31 °C) producen crías con tamaños corporales más pequeños, como se demostró en los primeros tres componentes (peso, caparazón y aletas) del ACP realizados para ambos campamentos. Una posible explicación a esta relación de temperatura y tamaño corporal en el desarrollo embrionario es que, aunque el desarrollo embrionario es muy similar para todas las tortugas marinas, la influencia de las condiciones térmicas durante el proceso de incubación y las características físicas del sustrato promueven que la velocidad del desarrollo varíe (Ackerman 1997), incluso dentro de los individuos de un mismo nido (Miller *et al.* 2017).

En el caso de la tortuga laúd se ha demostrado la existencia de 30 estadios de desarrollo embrionario, mismos que pueden variar en el tiempo de acuerdo a la temperatura de incubación y que están relacionados, a su vez, con la velocidad a la cual se

desarrollará el proceso de la organogénesis y morfogénesis (Sotheland *et al.* 2015, Miller *et al.* 2017). De acuerdo con Miller (1985), los primeros cinco estadios del desarrollo embrionario de todas las tortugas marinas ocurren en el interior del oviducto de la hembra, mientras que el resto de los estadios se realizan dentro de la cámara de incubación (Miller *et al.* 2017). Por tanto, el establecimiento del plan corporal básico (organogénesis y morfogénesis) inicia una vez que ha concluido la última fase de la gastrulación (elongación) y corresponde con el segundo y tercer tercio del periodo de incubación; es decir, que el inicio de la formación de los órganos y las características particulares en relación a la forma de la especie ocurren en estas dos últimas etapas del periodo de incubación (McGeady *et al.* 2006), cuando la temperatura principalmente ejerce un efecto importante y notorio en el desarrollo del embrión y ambos procesos del desarrollo quedan sujetos, en términos de velocidad del desarrollo, a los factores del ambiente como la temperatura y la humedad, así como a las características del sustrato donde se incuban los organismos (Miller *et al.* 2017).

En este sentido, Mickelson y Downie (2010) encontraron una correlación negativa entre la temperatura de incubación y el tamaño de las crías de la tortuga laúd. Para otras especies, Glen *et al.* (2003), Booth *et al.* (2004) y Burguess *et al.* (2006) observaron que las altas temperaturas de incubación produjeron crías más pequeñas de *C. mydas*.

Downes y Shine (1999) explican que las características morfológicas que son influenciadas por las temperaturas de incubación varían en magnitud y dirección entre los reptiles y son relacionadas con cualidades que afectarán su capacidad de locomoción. La mayoría de los estudios que han investigado la influencia de la temperatura de incubación sobre la morfología de las tortugas marinas han sido enfocados en nidos silvestres de *C.*

mydas (Glen *et al.* 2003, Booth 2006, Burguess *et al.* 2006), *C. caretta* (Ferreira-Junior *et al.* 2006) y sólo un estudio en *D. coriacea* (Mickelson y Downie 2010). En este trabajo, los resultados cubren un vacío en la investigación del efecto de las temperaturas de incubación sobre la morfología de las crías de *D. coriacea* producidas en campamentos protegidos.

En el presente estudio, las temperaturas de incubación afectaron la morfología de las crías de la tortuga laúd en forma similar a lo reportado para aquellas producidas en ambientes silvestres, con la única diferencia de que los nidos evaluados en los campamentos protegidos incrementaron su éxito de eclosión. Sin embargo, se deberá mantener en mente que en este trabajo se realizó la evaluación en un solo periodo de estudio y más estudios similares deberían realizarse para abarcar más temporadas reproductivas con el fin de ser capaces de obtener información más precisa acerca de las características morfológicas con base en la temperatura de incubación en campamentos protegidos.

Conclusión

La morfología de las crías de *D. coriacea* incubadas en campamentos varían con relación a la temperatura de incubación de los nidos de una forma similar a aquellos producidos en ambientes naturales. Ambas técnicas, morfometría geométrica y medidas lineales, pueden ser usadas de forma complementaria para el estudio de las características morfológicas de la tortuga laúd, producidos tanto en ambientes naturales como en campamentos protegidos de México.

CAPÍTULO TRES

CARACTERÍSTICAS DEL SEDIMENTO DE LOS NIDOS DE *DERMOCHELYS*
CORIACEA Y SU EFECTO EN EL ÉXITO REPRODUCTIVO Y DURACIÓN DE
INCUBACIÓN EN DOS CAMPAMENTOS PROTEGIDOS DEL PACÍFICO TROPICAL
DEL ESTE DE MÉXICO

Introducción

En las tortugas marinas, el éxito de eclosión, la duración de incubación, el desarrollo embrionario y la adecuación biológica de las crías, son directamente afectadas por las características micro-ambientales del sitio donde ocurre la incubación de los nidos (Packard y Packard 1988, Maloney *et al.* 1990, Ackerman 1991, Hewavisenthi y Parmenter 2001, Bodensteiner *et al.* 2015). Por tanto, las propiedades biológicas, químicas y físicas del sustrato que constituye el microhábitat de la cámara de incubación influyen en parámetros tales como temperatura, humedad e intercambio de gases, que condicionan el proceso de incubación de los huevos (Glen *et al.* 2003, Schneider *et al.* 2011, Sönmez *et al.* 2013, Abella 2010, Abella *et al.* 2016). A su vez, estos parámetros son altamente influenciados por características específicas de los sitios de anidación tales como la distancia o altura del nido con respecto al mar, la pendiente de la playa, la vegetación, la salinidad, la textura del suelo, la composición y compactación del sustrato (Mortimer 1990).

La razón de estudiar las características del sustrato de incubación en campamentos tortugeros se debe principalmente a que la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*, Vandelli 1761) es una especie enlistada como vulnerable bajo los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de las Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), y el estatus de sus poblaciones en la cuenca del Océano Pacífico han declinado, incluyendo la declinación de más del 90% ocurrida en México durante las últimas décadas (Sarti *et al.* 2007). Por tanto, los esfuerzos de conservación específicos para la tortuga laúd en México han sido enfocados en cuatro playas índice (Mexiquillo, Tierra Colorada, Cahuitán y Barra de la Cruz) seleccionadas debido a su intensa actividad de anidación (Sarti *et al.* 2007, Santidrián *et al.*

2017). No obstante, hay playas secundarias donde esta especie anida regularmente y que pueden ser consideradas como importantes sitios de anidación (Santidrián *et al.* 2017). En todas estas playas, los nidos son traslocados de manera inmediata a campamentos protegidos para incrementar el reclutamiento de las crías a las poblaciones silvestres (Baskale y Kaska 2005, Maulany *et al.* 2012, Santidrián *et al.* 2017); sin considerar en sus evaluaciones las características del sustrato en donde se protege la incubación de esta especie.

Los factores que son influenciados por las características físicas y químicas del sustrato que conforman a la cámara de incubación y las consecuencias que éstas tienen sobre el éxito reproductivo no han sido bien estudiadas. Con estos antecedentes, el presente estudio evaluó las características del sedimento en nidos de *Dermochelys coriacea* en dos campamentos protegidos de la costa central del Pacífico oriental tropical, asociando las propiedades de los sedimentos de las cámaras de incubación con el éxito de eclosión y la duración de la incubación.

Materiales y métodos

Área de estudio — El estudio se realizó en las playas de San Juan Chacahua y Palmarito en la costa central del Pacífico de Oaxaca. La playa San Juan Chacahua tiene una extensión de 12 kilómetros y es parte del Parque Nacional Lagunas de Chacahua, mientras que la playa Palmarito tiene una longitud de 16 kilómetros y se extiende desde el Río San José Manialtepec hasta Punta Colorada sobre el sureste. El clima es tropical, húmedo y caracterizado por épocas de lluvia y sequía bien definidas. La temperatura anual promedio

es de 27.5 °C y la precipitación anual promedio es de 800 mm, concentrada entre los meses de julio y octubre; la época de sequía puede durar alrededor de ocho meses, de noviembre a junio.

Trabajo de campo — El estudio se realizó entre octubre de 2016 y mayo de 2017, comprendiendo una temporada reproductiva. En cada playa existen grupos comunitarios que protegen y traslocan los nidos de esta especie para incrementar el éxito de eclosión (García *et al.* 2003, Vannini y Rosales 2009, Vannini *et al.* 2011). Los campamentos protegidos están contruidos en un área de 80 m² (10 X 8 m), los cuales son suficientes para acomodar entre 50 y 70 nidos en su interior y colocados a una distancia suficiente para evitar la inundación por mareas. La distancia entre nidos fue de alrededor de 1 m, para reducir la interacción y permitir al personal de los campamentos caminar dentro del área sin pisar los nidos. Además, para proteger a los nidos de la intensidad del sol, ambos campamentos fueron protegidos con una malla sombra colocada a una altura de 1.50 m durante toda la época reproductiva.

Ambas playas fueron recorridas por los grupos comunitarios desde las 21:00 y hasta las 06:00 h, con el fin de detectar la actividad de anidación de las tortugas. Todos los nidos fueron colectados, numerados, contabilizados en el número de huevos y posteriormente transportados en bolsas plásticas a los campamentos tortugeros. Estos sitios fueron monitoreados diariamente para evitar las amenazas de depredación natural. Todos los nidos traslocados fueron enterrados a una profundidad de 80 cm en los campamentos

(García-Grajales *et al.* 2019) que es la profundidad promedio reportada en la actividad de anidación de las poblaciones del Pacífico.

Un total de diez muestras de arena (sustrato) de diez nidos fueron colectadas en igual número en cada campamento protegido. Las muestras fueron colectadas de la parte media de las cámaras de incubación durante el momento en que los huevos traslocados eran enterrados en los campamentos; 250 g de arena fueron pesados usando una pesola de 300 g y posteriormente colocadas en bolsas plásticas herméticas y transferidas al laboratorio de suelos de la Universidad del Mar.

Las muestras de arena fueron secadas de manera independiente por exposición a los rayos solares durante lapsos de 72 horas, con remociones continuas cada doce horas para lograr un secado uniforme. En este trabajo se siguió el procedimiento de Foley *et al.* (2006), el cual consistió en separar la arena en sus diferentes componentes mediante el tamizado de 200 g a través de una serie de tamices: 2 mm, 1 mm, 0.5 mm, 0.25 mm, 0.125 mm, and 0.063 mm. Los componentes retenidos en cada tipo de tamiz fueron secados por separado por 24 horas a una temperatura de 105 °C y posteriormente pesados. Se realizó el cálculo de los porcentajes de arena mediante el pesaje de cada tipo de clase y se determinó el diámetro promedio de las partículas (por peso) de acuerdo a la siguiente fórmula (Hillel 1980):

$$X = \sum_{i=1}^n x_i w_i$$

donde x_i fue el diámetro promedio de cualquier tamaño de partícula separadas por la criba, y w_i fue el peso de las partículas en ese intervalo de tamaño como una fracción del peso total seco de la muestra analizada.

Adicionalmente, otra muestra de 50 g del sustrato fue tratada con agua destilada y hexametáfosfato de sodio como agente dispersante. Posteriormente, se evaluó la distribución del tamaño de partículas a través del método del hidrómetro (Gee y Bauder 1986), y se utilizó la clasificación del tamaño de grano de Udden-Wentworth (Wentworth 1922), cuya notación (ϕ) está basado en el logaritmo base 2 del diámetro de partícula del sedimento ($\phi = -\log_2 D_{mm}$).

Análisis de la información —Se llevó a cabo un análisis de normalidad y un análisis de ANDEVA de una vía para evaluar la diferencia entre campamentos en las variables biológicas (tamaño de nidada) y físicas (tamaño de grano), seguido por las prueba *post-hoc* de Bonferroni. Las variables expresadas como porcentajes (tamaño de grano, éxito de eclosión) fueron transformadas por el arco-seno de su raíz cuadrada, con el fin de lograr su normalización (Zar 2008). Cuando fue necesario, los análisis de normalidad fueron realizados mediante la prueba K^2 y las de homocedasticidad fueron realizados mediante la prueba X^2 de Bartlett (Zar 2008).

El análisis estadístico de la distribución del tamaño de grano por cada muestra fue determinado usando la fórmula obtenida por Folk y Ward (1957). Asimismo, la clasificación de sesgo (Sk) y kurtosis (K) fueron realizadas con base en la descripción de la definición de

Folk y Ward (1957). Las medidas estadísticas consideraron el grado de clasificación, el grado máximo de elevación y el sesgo, descritas en la tabla 4.1.

El número total de huevos (número de huevos puestos en el nido) y el éxito de eclosión (número de huevos eclosionados entre el total de huevos) fue calculado por el conteo de huevos no eclosionados, crías muertas en el huevo, crías muertas en el interior del nido, crías emergidas y excluyendo a los huevos coral (SAGs). El éxito de eclosión por cada nido fue calculado como el porcentaje de crías en el nido y determinado mediante la siguiente fórmula: $[(\text{número total de huevos} - \text{huevos no eclosionados}) / \text{número total de huevos}] \times 100$. El éxito de eclosión promedio fue calculado por cada campamento. El periodo de incubación por nidos fue determinado como el número de días desde la puesta de huevos en el nido hasta la primera emergencias de crías (Yalçin-Özdilek *et al.* 2007).

Para indagar la relación entre las propiedades de los sedimentos y la fecha de anidación y tamaño de nidada sobre la duración de incubación y el éxito de eclosión, un análisis de regresión lineal múltiple fue realizado tomando como factores independientes el número de días del periodo de incubación y la proporción del éxito de eclosión. La bondad de ajuste de los residuales de la regresión fueron probados mediante una prueba de distribución normal de K^2 (Fadini *et al.* 2011). Todos los valores de probabilidad fueron comparadas a un nivel de confianza de 0.05 y todas las variables de las características del sedimento fueron evaluadas con el programa Gradistat (Blott y Pye 2001). Todos los análisis (incluyendo las pruebas de normalidad y homocedasticidad) fueron realizados con el programa XLStat v. 2018.1 (Addinsoft SARL).

Tabla 4.1 - Clasificación de los parámetros del tamaño de grano usando el logaritmo de Fol y Ward (1957).

Clasificación (σ)		Sesgo (Sk)		Kurtosis (KG)	
Muy bien clasificada	<0.35	Asimetría hacia los granos muy finos	0.3 a 1.0	Muy platicúrtico	<0.67
Bien clasificada	0.35 - 0.5	Asimetría hacia los granos finos	0.1 a 0.3	Platicúrtico	0.67 - 0.9
Moderadamente bien clasificada	0.7 - 1.00	Simétrica	0.1 a 0.1	Mesocúrtico	0.9 - 1.11
Pobremente clasificada	1.00 - 2.00	Asimetría hacia los granos gruesos	0.1 a 0.3	Leptocúrtico	1.11 - 1.5
Muy pobremente clasificada	2.00 - 4.00	Asimetría hacia los granos muy gruesos	0.3 to 1.0	Muy leptocúrtico	1.5 - 3.00
Pobremente clasificado en extremo	> 4.00			Extremadamente leptocúrtico	>3.0

Resultados

La arena de los campamentos San Juan Chacahua y Palmarito mostraron una dominancia de sedimentos de tamaño medio (arena media) con promedio de 86.25% y 76.25%, respectivamente (Tabla 4.2) y existieron diferencias significativas en todos los parámetros de ambos campamentos. Los sedimentos tomados de las cámaras de incubación de los nidos de *D. coriacea* en los campamentos estuvieron bien clasificados. Nuestra información demuestra que todas las muestras tuvieron un espectro de tamaño de grano similar y que los sedimentos de los campamentos se encontraron en la región clasificada como “arena”. Asimismo, todas las muestras estuvieron sesgadas simétricamente y fueron consideradas como mesocúrticas.

El tamaño de grano dominante para ambos campamentos se encuentra entre 0.25 mm (Arena media) y 0.125 mm (Arena fina) (Tabla 4.2). Existieron diferencias significativas para los tamaños de grano superior a 0.05 mm (Arena gruesa; $H = 16.26$, $P < 0.05$), 0.25 mm (Arena media; $H = 113.21$, $P = 0.003$) y para 0.125 mm (Arena fina; $H = 24.53$, $P = 0.03$) entre ambos campamentos, pero no se encontraron diferencias significativas entre los tamaños de grano 0.63 mm (Arena muy fina; $H = 8.56$, $P > 0.05$).

El tamaño de las nidadas y el éxito de eclosión fueron similares en ambos campamentos (ver tabla 4.3). La duración del periodo de incubación fue afectada por la fecha de anidación, el tamaño de nidada y el tamaño de grano (Tabla 4.4). Para ambos campamentos, la fecha de anidación presentó una correlación negativa con la duración de incubación; y en el mismo sentido, el tamaño de nidada mostró una correlación negativa con la duración de incubación. Sin embargo, la duración del periodo de incubación se correlacionó positivamente con todas las fracciones de tamaño de grano.

Tabla 4.2 - Variación de los parámetros biológicos y físicos de los nidos de *Dermochelys coriacea* durante la temporada 2016-2017 en dos campamentos protegidos de Oaxaca. DE= Desviación estándar, * denota significancia al 0.05.

	Campamento San Juan Chacahua			Campamento Palmarito			Parameter	p
	n	Mean ± SD	Min - Max	n	Mean ± DE	Min - Max		
Duración incubación (días)*	10	58.5 ± 4.60	50.2 - 65.72	10	56.3 ± 3.63	50.35 - 60.21	F = 6.012	< 0.05
Éxito de eclosión (%)	10	77.24 ± 8.11	64.73 - 88.72	10	81.7 ± 9.50	69.34 - 93.81	H = 7.43	0.059
Tamaño de nidada	10	100.4 ± 14.53	82.74 - 119.83	10	105.5 ± 10.88	92.73 - 121.72	F = 0.820	> 0.05
pH	10	9.63 ± 0.39	8.76 - 11.43	10	8.69 ± 0.24	7.98 - 9.18		
Tamaño de grano:								
Arena muy gruesa *	10	0	-	10	0	-	-	-
Arena gruesa *	10	4.72 ± 3.55	0.98 - 9.21	10	12.58 ± 8.11	4.28 - 21.41	H = 16.26	< 0.05
Arena media *	10	86.95 ± 8.32	72.59 - 97.71	10	76.25 ± 9.44	63.72 - 86.69	H = 113.21	< 0.05
Arena fina *	10	7.44 ± 2.16	4.98 - 9.97	10	10.44 ± 8.45	1.82 - 19.62	H = 24.53	< 0.05
Arena muy fina	10	0.89 ± 0.29	0.35 - 1.13	10	0.73 ± 0.22	0.47 - 1.08	H = 8.56	> 0.05
Estadística descriptiva:								
Clasificación (σ)		MWS			MWS			
Sesgo (Sk)		Sim			Sim			
Kurtosis (K)		Msk			Msk			

Tabla 4.3 - Comparación del tamaño de grano para los campamentos San Juan Chacahua y Palmarito. N= 10 para todas las muestras. PSJ= Playa San Juan, PMO= Playa Palmarito.

Tamaño de criba (mm)	Campamento	Promedio \pm DE	Min	Max
1 mm	PSJ	1.16 \pm 0.65	0.34	2.11
	PMO	1.65 \pm 0.94	0.58	2.96
0.05 *	PSJ	2.68 \pm 1.02	1.66	3.28
	PMO	4.37 \pm 1.78	1.19	7.54
0.25 *	PSJ	44.73 \pm 12.34	28.83	72.29
	PMO	61.27 \pm 14.23	38.56	80.64
0.125 *	PSJ	25.68 \pm 9.95	13.97	39.73
	PMO	35.13 \pm 11.36	20.16	49.57
0.063	PSJ	1.18 \pm 0.92	0.13	2.75
	PMO	2.04 \pm 1.21	0.52	4.31

Tabla 4.4 - Regresión lineal múltiple para el éxito reproductivo de *Dermochelys coriacea* en ambos campamentos protegidos y de manera individual.

	Variable	Coefficiente	Coefficiente Estandar	<i>p</i>
Ambos campamentos ($r^2 = 0.9525$)	Tamaño de nidada	0.072	0.732	< 0.0001
	Arena media	0.654	0.284	< 0.0001
	Arena gruesa	0.843	0.175	< 0.0001
	Arena fina	1.257	0.119	< 0.0001
San Juan Chacahua ($r^2 = 0.9314$)	Tamaño de nidada	0.093	1.093	< 0.001
	Arena media	1.478	0.573	0.012
	Arena fina	4.543	-1.645	0.045
Palmarito ($r^2 = 0.925$)	Tamaño de nidada	0.035	0.304	0.0385
	Arena media	0.668	0.428	0.001
	Arena gruesa	0.482	0.273	0.007

Discusión

El tamaño del sedimento desempeña un papel directo en la conductividad hidráulica, el espacio de poros, la salinidad (Foley *et al.* 2006) y la transferencia de calor (Souza y Vogt 1994) con consecuencias para la sobrevivencia del embrión. Por tanto, el diámetro de los sedimentos tiene una estrecha relación con el tipo de poros presentes en el mismo, es decir, arenas de grano fino tienden a originar poros más pequeños que sirven para la acumulación de agua, mientras que las arenas de grano gruesas que forman poros más grandes sirven para la aereación e infiltración, en tanto que la

arena media tiende a presentar poros que facilitan la conducción de agua en forma de vapor (Ackerman 1997). Adicionalmente, la temperatura tiende a decrecer a medida que aumenta la porosidad y en consecuencia la arena media induce el movimiento de vapor de agua y afecta la velocidad de las reacciones metabólicas del embrión en formación (Packard *et al.* 1989).

Considerando el tamaño de partícula del sedimento, la dominancia de arena media en las cámaras de incubación para ambos campamentos parece influir en el aumento de la temperatura de las cámaras de incubación al conducir vapor de agua y en consecuencia aumentar la temperatura, como se observó en el capítulo uno de este trabajo. Mortimer (1990) encontró que los sedimentos más gruesos tienden a ser más secos y a presentar temperaturas mayores, lo cual podría superar los límites letales del desarrollo embrionario y en consecuencia reducir la sobrevivencia del embrión (Godley *et al.* 2001, Hawkes *et al.* 2007).

Se considera que la fecha de anidación es uno de los principales factores que influyen la temperatura de anidación y la tasa de desarrollo embrionario, teniendo un efecto directo sobre la duración de la incubación (Pike *et al.* 2006, Hawkes *et al.* 2007, Fadini *et al.* 2011). Así, la duración de la incubación es más larga en el inicio de la temporada reproductiva de las tortugas marinas porque la temperatura diaria promedio es más baja ($<30^{\circ}\text{C}$) y, en los meses subsecuentes, los días llegan a ser más largos y cálidos (temporada de sequía, por ejemplo) por lo que la temperatura de anidación tiende a incrementar acortando la duración de la incubación (Hewavisenithi y Parmenter 2002, Baptistote *et al.* 2003). Esta relación fue recientemente

demostrada en las áreas de reproducción de la tortuga laúd en las costas de Pacífico mexicano (García-Grajales *et al.* 2019) y se ha demostrado que es una situación común a través de las áreas de reproducción de *C. caretta* (Öz *et al.* 2004).

Por otro lado, la influencia del sitio de anidación sobre el éxito de eclosión varía entre las especies de tortugas marinas y entre los mismos sitios de anidación (Miller *et al.* 2003) y considerando que las tortugas marinas exhiben una fuerte filopatría por sus sitios de anidación (Gaona-Pineda y Barragán Rocha 2016), es probable que las playas de San Juan Chacahua y Palmarito sean sitios óptimos para la actividad reproductiva de esta especie. Por ejemplo, se sabe que la tortuga laúd tiende a anidar en playas de alta energía que están libres de obstrucciones y que tienen pendientes escarpadas en la línea de costa y perfiles profundos como en las playas del Parque Nacional Marino Las Baulas en Costa Rica (Pritchard 1971, Mrosovsky 1983, Eckert 1987, Roe *et al.* 2013). En adición, Roe *et al.* (2013) encontraron que la anidación de la tortuga laúd se correlaciona positivamente con la arena en tamaños de clase intermedios (0.025 mm de diámetro) en Playa Grande, Costa Rica. En este estudio, la contribución de sedimentos de medianos a finos se debe, probablemente, a la cercanía del Río Verde (para la playa San Juan) y el Río San José (para la playa Palmarito) y la constante conexión entre los sedimentos de las lagunas cercanas a estas playas (Lagunas de Chacahua y Laguna de Manialtepec) (Espinoza-Ayala *et al.* 2011). Ibbeken y Schleyer (1991) sugieren que el desgaste y el transporte fluvial selectivo producen arenas de tamaño mediano en las áreas costeras.

Aunque la traslocación de las tortugas marinas a los campamentos tortugeros es una técnica útil para mejorar el éxito de eclosión (Pazira *et al.* 2016, García-Grajales *et al.* 2019); por más de dos décadas estos esfuerzos se han enfocado en México (García *et al.* 2003) con un desconocimiento de los efectos que tienen las características sedimentarias sobre el éxito de eclosión y la duración del periodo de incubación. Los resultados sobre la influencia de algunas de las características de los sedimentos en las cámaras de anidación en los campamentos protegidos hacen posible resaltar la importancia de conducir este tipo de análisis para la selección de sitios donde los campamentos serán establecidos en las futuras temporadas reproductivas. Aunado a esto, es necesario resaltar que podrían existir cambios en la distribución del tamaño de grano de arena en las áreas debido a la geomorfología costera, el oleaje, el transporte a lo largo de las costas, los vientos, el régimen de mareas, las descargas de los ríos cercanos a las playas, la composición de la arena, entre otros factores (Kasper-Zubillada y Carranza-Edwards 2003, Kasper-Zubillaga *et al.* 2007), por lo que un mayor número de estudios sobre el efecto de las propiedades físicas de la arena en los campamentos serán necesarios para establecer el criterio que ayude a determinar las mejores áreas para establecerlos.

Conclusión

El sedimento de los campamentos San Juan Chacahua y Palmarito mostraron una dominancia de granos de tamaño medio, por lo que se consideran dentro de la región clasificada como arena. Todas las muestras estuvieron sesgadas simétricamente y

fueron consideradas como mesocúrticas. Para ambos campamentos, la fecha de anidación presentó una correlación negativa con la duración de incubación; y en el mismo sentido, el tamaño de nidada mostró una correlación negativa con la duración de incubación, no obstante, la duración del periodo de incubación se correlacionó positivamente con todas las fracciones de tamaño de grano.

11. DISCUSIÓN GENERAL

La tortuga laúd en las costas del Pacífico Mexicano ha sufrido una declinación en su poblaciones (Sarti *et al.* 2007, Benson *et al.* 2015) debido, principalmente, al incremento de las actividades antrópicas en los últimos tiempos, como la pérdida de hábitat por desarrollo turístico y urbano, la contaminación marina y el incremento del esfuerzo pesquero que ocasiona captura incidental; así como la pesca dirigida (Chacón *et al.* 2008), como ocurre de manera similar en el resto de las especies de tortugas marinas. La creación de campamentos tortugeros en varias regiones del país fue la estrategia nacional mexicana que se implementó con el objetivo de trasladar nidadas completas a viveros con protección perimetral y vigilancia permanente — principalmente en las zonas de anidación de la tortuga laúd — para mitigar la pérdida por consumo humano, depredación por animales domésticos y silvestres, por inundación o erosión de las playas (García *et al.* 2003, Patiño-Martínez *et al.* 2010, Patiño-Martínez 2013). Se ha asumido que el efecto positivo inmediato de este tipo de protección de nidos en áreas protegidas de incubación es la garantía de incorporar a un número importante de crías a la población silvestre (García *et al.* 2003, Patiño-Martínez *et al.* 2008); no obstante, por más de dos décadas esta estrategia se ha realizado de manera empírica y sin una evaluación que permita conocer los factores locales que influyen en los distintos parámetros que ocurren en los nidos bajo protección.

Aunado a lo anterior, la tortuga laúd es la especie en la que menos estudios se han realizado hasta el momento en México (García-Grajales *et al.* 2018; Anexo 2), situación que genera la necesidad de conocer localmente las posibles adaptaciones

que pueden estar ocurriendo en los nidos bajo incubación por efecto de factores como la temperatura, la relación de las propiedades físicas del suelo donde se colocan los nidos y el hecho de que estos factores interactúen de algún modo sobre el desarrollo embrionario de esta especie.

En este estudio, considerando la existencia de una clasificación de las playas mexicanas en “índice” y “secundarias” con base en la intensidad de la actividad de anidación de la especie para cada playa (Sarti *et al.* 2007; Santidrián *et al.* 2017), se seleccionaron dos playas secundarias (San Juan y Palmarito) en la costa de Oaxaca, para realizar aportaciones a una serie de tópicos que en la actualidad no han sido investigados de manera constante y profunda en las costas de Pacífico Mexicano.

Relación entre los parámetros biológicos y las propiedades físicas del suelo en las cámaras de incubación

El tamaño de las nidadas que se reporta en este estudio es uno de los elementos iniciales que llama la atención, debido principalmente a que son altos en comparación con otras poblaciones de tortugas laúd para el Pacífico tropical (Eckert *et al.* 2015, Sotherland *et al.* 2015), y aunque no se evaluó la relación de la talla corporal de las hembras anidantes, existe la posibilidad de que el tamaño de nidada esté correlacionado con hembras de gran tamaño, como se ha sugerido para la población anidante de la Reserva Natural Pacuaré, Costa Rica (Rivas *et al.* 2015).

Otro de los hallazgos aquí encontrados se relaciona con las inconsistencias en los formatos de los campamentos tortugueros y el número total de huevos contabilizados por cada nido (Santillan y Swiggs 2015). Un error común ha sido incluir en el número total de huevos a los glóbulos de albúmina con cáscara (SAG's= Shelled albumen globes). Los nidos de tortuga laúd contienen generalmente un 70% de huevos con yema (fértil) y un 30% de huevos falsos sin yema (infértiles) (Quiñones *et al.* 2007, Patiño-Martínez *et al.* 2010), conocidos comúnmente en la costa de Oaxaca como "huevos coral". La característica de los huevos falsos es que son de menor tamaño en comparación con los huevos fértiles y están compuestos exclusivamente por albúmina, tienen una cáscara muy delgada, son de formas irregulares y generalmente depositados al final de la puesta (Patiño-Martínez *et al.* 2010). Aunque no se ha establecido una función precisa de este tipo de huevos, la principal hipótesis apuntaba hacia el hecho de que cumplan funciones favorables para el intercambio gaseoso, la amortiguación térmica y el mantenimiento de la humedad en el nido (Dutton y McDonald 1995); sin embargo, esta hipótesis ha sido rechazada al no encontrar efecto del número total de huevos SAG's sobre los valores mínimos de presión de oxígeno ni sobre la temperatura en la cámara de incubación (Wallace *et al.* 2004). Otra línea que recientemente se ha propuesto es que dichos huevos (SAG's) funcionan como facilitadores del proceso de emergencia en grupo, al deshidratarse y permitir que la arena que constituye a la cámara de incubación facilite el ascenso de las crías en un suelo menos compactos, favoreciendo la sincronía y la posible supervivencia posterior de las crías (Patiño-Martínez *et al.* 2010).

Los resultados proporcionan evidencia de fluctuación térmica diaria dentro de las cámaras de incubación; sin embargo, existió una alta correlación entre esta fluctuación y la tendencia al aumento de la temperatura de manera gradual como producto del tamaño de nidada (número de huevos) registrados (excluyendo a los huevos SAG's). En consecuencia el calor metabólico producido incrementó 3.2° C y fue una situación generalizada para todos nidos bajo estudio.

Mrosovsky e Yntema (1980) sugieren que aquellos cambios de temperatura en magnitudes de 1 a 2° C puede generar afectaciones considerables en las proporciones de sexos de las crías en formación, fundamentalmente durante el periodo de termosensibilidad, la etapa en la cual la diferenciación gonadal es influenciada por los efectos de la temperatura (Standora y Spotila 1985, Mrosovsky 1994); no obstante, existe un periodo de tiempo muy estrecho en donde ocurre esta generación de los sexos y nuestra evidencia en el periodo intermedio de la formación embrionaria, muestra que posiblemente se haya generado un sesgo hacia la producción de hembras.

Adicionalmente, se ha demostrado que la duración del periodo de incubación es un indicador de las características térmicas y por ende de la velocidad de desarrollo embrionario (Mrosovsky *et al.* 1999). En este trabajo se evidencia una fuerte correlación entre las temperaturas de incubación y el desarrollo embrionario, con consecuencias en la duración en el periodo de incubación, es decir, aquellas temperaturas de incubación altas generan periodos de incubación cortos y, por consecuencia, la producción de crías con medidas morfométricas más pequeñas, en

contraparte, temperaturas bajas generan periodos de incubación más largos y producen crías con características morfométricas más grandes.

Específicamente para la tortuga laúd, sólo existe hasta la fecha un estudio que evaluó una situación similar (Mickelson y Downie 2010) con la única diferencia de los que nidos en ese trabajo provenían de un ambiente de incubación silvestre, en tanto que en nuestro estudio, existió la presencia de una malla sombra y de un corral de protección para ambos campamentos comunitarios evaluados. La mayoría de los estudios que han investigado la influencia de la temperatura de incubación sobre las características morfológicas de crías de tortugas marinas han sido realizados para *C. mydas* (Glen *et al.* 2003, Booth 2006,) y *C. caretta* (Ferreira-Junior *et al.* 2011). Aunque este estudio es el primero en su tipo que evalúa los procesos de incubación y su relación con las temperaturas, existiendo de por medio una malla sombra y una protección especial a los nidos bajo incubación, no debemos olvidar que el presente trabajo se realizó para un ciclo reproductivo y que para tener datos más precisos de este posible efecto sobre el desarrollo embrionario se requieren un estudio de mayor temporalidad; no obstante, brinda una serie de nociones acerca de los posibles efectos vinculados en este proceso de incubación.

En el caso de los sedimentos que conforman a la cámara de incubación, los granos de tamaño medio mostraron una correlación significativa con el éxito de eclosión. Se ha documentado que el tamaño de los sedimentos juega un rol directo en la conductividad hidráulica, la porosidad, el espacio de aire entre granos, la salinidad (Foley *et al.* 2006) y la transferencia de calor (Souza y Vogt 1994), con consecuencias

en la sobrevivencia de los embriones. Al respecto, Roe *et al.* (2013) encontraron una correlación positiva similar entre el área de anidación de la tortuga laúd y los tamaños medios de la arena en Playa Grande, Costa Rica. En este estudio, la contribución de los sedimentos medios a finos en las playas donde se ubican los campamentos tortugeros se deben, probablemente, al arrastre constante de este tipo de sedimentos de los ríos colindantes a estas playas; por ejemplo, el Río Verde que colinda con la playa de San Juan Chacahua y el río San José que colinda con la playa de Palmarito. Asimismo, Ibbeken y Schleyer (1991) han sugerido que el desgaste por efectos de las olas y el transporte fluvial selectivo de los ríos tienden a producir en las áreas costeras tamaños de granos de arena de medianos a finos. No obstante, en este trabajo encontramos que las fechas de puesta de los nidos dentro de la temporada reproductiva fue el principal factor que influyó en el temperatura de incubación y en la velocidad de desarrollo embrionario, con efectos directos sobre la duración del periodo de incubación; es decir, el periodo de incubación es más largo en el inicio de la época reproductiva debido a que la temperatura promedio diaria es baja, y de manera subsecuente en los siguientes meses incrementa la temperatura promedio y por consecuencia se reduce la duración de la incubación (Hewavisenthi y Parmenter 2002, Baptistote *et al.* 2003).

Finalmente, la translocación de nidos silvestres a sitios protegidos es una estrategia que se ha implementado en México desde hace algunas décadas (García *et al.* 2003) y este trabajo demuestra que el principal objetivo de los corrales de protección de los campamentos tortugeros sí cumple con la premisa inicial de aumentar los éxitos de eclosión y por consecuencia en aportar una mayor cantidad de

crías a la población silvestre; no obstante, a pesar de la existencia de malla sombra en los corrales de protección para amortiguar los efectos de la temperatura, demostramos la existencia de posibles sesgos en la producción de un mayor número de hembras y, aunado a esto, los efectos sobre las características morfológicas, así como los efectos que las propiedades físicas de las cámaras de incubación pueden tener en el proceso del desarrollo embrionario.

12. CONCLUSIONES

- ❖ El éxito de eclosión de ambos campamentos tortugeros fueron altos en comparación a otros estudios de la especie.
- ❖ Existieron variaciones significativas del éxito de eclosión entre años para cada corral de protección y entre campamentos.
- ❖ La proporción sexual encontrada durante las tres temporadas consecutivas en los nidos bajo estudio fue predominantemente sesgada hacia la producción de hembras.
- ❖ Existió evidencia del calor metabólico generado en el interior de las cámaras de incubación de los nidos evaluados.
- ❖ Encontramos diferencias significativas en la forma de los caparazones de las crías eclosionadas con relación a la duración del periodo de incubación.
- ❖ La temperatura promedio de incubación tuvo una influencia significativa sobre la morfología de las crías. Temperaturas con promedio de incubación altas

produjeron crías con bajo peso, aletas más pequeñas, caparazones angostos, mientras que temperaturas promedio de incubación bajas produjeron crías con mayor peso, aletas más grandes, caparazones amplios; temperaturas intermedias produjeron crías con características morfológicas similares a aquellas obtenidas en temperaturas de incubación promedio altas.

- ❖ La arena del corral de protección San Juan Chacahua mostró una dominancia de sedimentos con tamaños promedio superiores al 80%, mientras que la arena del corral de protección en la playa Palmarito tuvo una dominancia del mismo tipo de sedimento superior al 70%.
- ❖ Los sedimentos de los corrales de protección en ambas playas tuvieron un espectro del tamaño de grano que concuerda con las arenas y fueron clasificados ambas como “mesocúrticas”.
- ❖ El tamaño de nidada ejerció un efecto positivo sobre el éxito de eclosión para ambos corrales de protección, y el tamaño de grano del sedimento no tuvo ningún efecto sobre este parámetro.

13. RECOMENDACIONES

Los aspectos de conservación relacionados a la proporción sexual y al éxito de eclosión en las tortugas marinas, con énfasis en la tortuga laúd, así como un mayor número de investigaciones relacionadas con el efecto del calor metabólico, necesitan ser realizadas con mayor frecuencia y considerarse como temas prioritarios para entender el potencial efecto del calentamiento global sobre este grupo de reptiles, además de que será necesario que se realicen este tipo de estudios tanto en las playas índice como en las playas secundarias de manera continua.

Las características morfológicas de las crías producidas bajo temperaturas de incubación altas provocan relaciones negativas en cuanto a su ventaja adaptativa para la sobrevivencia, por lo que los resultados de este trabajo deberían alentar a la generación de estudios experimentales relacionados a la forma y tamaño del cuerpo, diseño de locomoción y comportamiento de las tortugas laúd para entender la importancia de la morfología en la sobrevivencia de las crías de este especie y sus primeras etapas del ciclo de vida.

Finalmente, un aspecto poco estudiado pero necesario para cerrar el entendimiento de todas estas características del microhábitat en las cámaras de incubación es el análisis de las características del suelo y si estas características cambian o se mantiene con los procesos erosivos de largo plazo, lo que implica un monitoreo permanente de la dinámica de las playas y los sitios donde se establecen los campamentos comunitarios.

14. REFERENCIAS

- Abella, E. 2010. Factores ambientales y de manejo que afectan el desarrollo embrionario de la tortuga marina *Caretta Caretta*. Implicaciones en programas de incubación controlada. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, España.
- Abella, E., A. Marco y L.F. Lopez-Jurado. 2007. Success of delayed translocation of loggerhead turtles nests. *Journal of Wildlife Management* 71(7): 2290-2296.
- Abella, E., A. Marco, S. Martin y L.A. Hawkes. 2016. Is this what a climate change-resilient population of marine turtles looks like?. *Conservation Biology* 193: 124-132. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.023>
- Ackerman, R.A. 1991. Physical factors affecting the water exchange of buried reptile eggs. Pp. 193-211 *In*: Deeming D.C. y M.J. Ferguson (Eds.), *Egg incubation: its effect on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ackerman, R.A. 1997. The nest environment and the embryonic development of sea turtles. Pp. 83-106 *En*: P. Lutz y J. A. Musick (eds), *The biology of sea turtles*. CRC Press, Florida, USA.
- Aguilar-Miguel, X. 1994. Efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Amador, J. A., E. J. Alfaro, O. G. Lizano & V. O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:101-142.
- Anónimo. 2000. Programa Nacional de Protección, Conservación, Investigación y Manejo de tortugas marinas. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca/Instituto Nacional de Ecología. México, D.F.

- Baker, G. J., M. Fish y C. Drews. 2009. Manual de monitoreo de temperatura. Guía para monitorear temperaturas de arena e incubación en Playas de anidamiento de tortugas marinas. World Wildlife Fund, Costa Rica.
- Bardsley, W.G., R.A. Ackerman, N.A.S. Bukhari, D.C. Deeming y M.W.J. Ferguson. 1995. Mathematical models for growth in alligator (*Alligator mississippiensis*) embryos developing at different incubation temperatures. *Journal of Anatomy* 187(1): 181-190.
- Baskale, E. y Y. Kaska. 2005. Sea turtle nest conservation techniques on southwestern beaches in Turkey. *Israel Journal of Zoology* 51(1): 13-26.
- Baptistote, C., J. C. A. Thome y K. Bjordnal. 2003. Reproductive and biology conservation status of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) in Espirito Santo State, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 4(3): 523-529.
- Benson, S.R., P.H. Dutton, C. Hitipeuw, B. Samber, Y. Bakarbesy y D. Parker. 2007. Post nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi, Bird's Head Peninsula, Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 150-154.
- Benson, S. R., R. Tapilatu, N. Pilcher, T. P. Santidrián y L. Sarti. 2015. Leatherback turtle populations in the Pacific Ocean. Pp. 110-122 *In*: Spotila J. R. y P. Santidrián, (Eds.), *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*. John Hopkins University Press, U.S.A.
- Binckley, C. A. y J. R. Spotila. 2015. Sex determination and hatchlings sex ratios of the Leatherback turtle. Pp. 84-93 *In*: Spotila J. R. y P. Santidrián (Eds.), *The*

Leatherback turtle. Biology and Conservation. John Hopkins University Press, U.S.A.

Binckley, C.A., J.R. Spotila, K.S. Wilson y F.V. Paladino. 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia* 2: 291-300.

Blott, S. J. y K. Pye. 2001. Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the Analysis of Unconsolidated Sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26: 1237-1248.

Bodensteiner, B. L., T. S. Mitchell, J. Strickland y F. J. Janzen. 2015. Hydric conditions during incubation influence phenotypes of neonatal reptiles in the field. *Functional Ecology*, 29: 710-717. Doi: 10.1111/1365-2435.12382

Booth, D.T., 2006. Influence of incubation temperature on hatchlings phenotype in reptiles. *Physiol. Biochem. Zool.* 79(2), 274-281.

Booth, D. T., E. Burgess, J. McCosker y M. Lanyon. 2004. The influence of incubation temperature on post-hatching fitness characteristics of turtles. *International Congress Series*, 1275: 226-233.

Braña, F. y X. Ji. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling Wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology* 286(4), 422-433. DOI: 10.1002/(SICI)1097-010X(20000301)286:4<422. PMID: 10684565.

- Broderick, A.C., B.J. Godley y G.C. Hays. 2001. Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74(2): 161-170.
- Bustard, R. H. y P. Greenham. 1968. Physical and chemical factors affecting hatching in the Green Sea Turtle, *Chelonia mydas*. *Ecology* 49: 269-276.
- Candan, O. y D. Kolankaya. 2016. Sex ratio of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings at Sugözü, Turkey: Higher accuracy with pivotal incubation duration. *Chelonian Conservation and Biology* 15: 102-108.
- Chan, E. y H. Liew. 1996. Decline of the Leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956-1995. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 196-203.
- Chevalier, J., M. H. Godfrey y M. Girondot. 1999. Significant difference of temperature-dependent sex determination between French Guiana (Atlantic) and Playa Grande (Costa Rica, Pacific) leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* 20, 147-152.
- Celina-Dueñas, C. 2010. El manual para el manejo de corrales de incubación de huevos de tortugas marinas. Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. San Salvador, El Salvador.
- Chacón, D., B. Dick, E. Harrison, L. Sarti y M. Solano. 2008. Manual sobre técnicas de manejo y conservación de las tortugas marinas en playas de anidación de Centroamérica. Secretaria Pro Tempore de la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de las Tortugas Marinas. San José, Costa Rica.

- Chan, E. H. y H. C. Liew. 1995. Incubation temperatures and sex ratios in the Malaysian Leatherback turtle *Dermochelys coriacea*. *Biological Conservation* 74: 169-174.
- Chan, E. H., H. U. Salleh y H. C. Liew. 1985. Effects of handling on hatchability of eggs of the Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea* (L.). *Pertanika* 8(2): 265-271.
- Charnier, M. 1966. Action de la temperature sur la sex-ratio chez l'embryon d' *Agama agama* (Agamidae, Lacertilien). *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie et de ses Filiales* 160: 620-622.
- Currie, D.J., G.G. Mittelbach, H.V. Cornell, R. Field, J.F. Guégan, B.A. Hawkins, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien y J.R.G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-bases hypotheses of broad scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.
- Cree, A., M.B. Thompson y C.H. Daugherty. 1995. Tuatara sex determination. *Nature* 375: 543.
- Crim, J. L., J. Spotila, M.O. O'Connor, R. Reina, C. J. Williams y F. V. Paladino. 2002. The leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, exhibits both polyandry and polygyny. *Molecular Ecology* 11: 2097-2106.
- Dalrymple, J.H., J.C. Hamp y D.J. Wellins. 1985. Male biased sex ratio in a cold nest of a Hawksbill sea turtle *Eretmochelys imbricata*. *Journal of Herpetology* 19(1):158-159.
- Davenport, J. 1997. Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22: 479-488.
- Deeming, D.C. 2004. Prevalence of TSD in Crocodilians. Pp. 31-41 *In: Valenzuela N. y V. Lance* (Eds.), *Temperature Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- DeGregorio, B. y W. A. Southwood, 2011. Incubation temperatures and metabolic heating of relocated and in situ loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nests at a Northern Rookery. *Chelonian Conservation and Biology* 10(1): 54-61.
- Díaz, C.A. 1986. Importancia de la temperatura de incubación en la determinación sexual de la tortuga negra *Chelonia agassizi*, en la playa de Colola, Michoacán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán.
- Díaz-Hernández, V., A. Vázquez-Gómez, A. Marmolejo, L. M. Montaña, y H. Merchant-Larios. 2017. 17β -Estradiol modulates cell proliferation of medullary cords during ovarian differentiation of the *Lepidochelys olivacea* sea turtle. *Developmental Biology* 15: 263-271. DOI: 10.1016/j.ydbio.2017.09.008
- Doody, J.S., A. Georges y J.E. Young. 2004. Determinants of reproductive success and offspring sex in a turtle with environment sex determination. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 1-16.
- Doody, J.S., E. Guarino, P. Harlow, B. Corey y G. Murray. 2006. Quantify nest site choice in reptiles using hemispherical photography and GAP Light analysis. *Herpetological Review* 37(1): 49-52.
- Du, W. y X. Ji. 2003. The effects of incubation thermal environments on size, locomotor performance and early growth of hatchlings soft-shelled turtles (*Pelodiscus sinensis*). *Journal of Thermal Biology* 28(4), 279-286. DOI: 10.1016/S0306-4565(03)00003-2.
- Du, W.G., R.Q. Zheng y L. Shu. 2006. The influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and color tolerance of hatchling chinese three-keeled pond turtles, *Chinemys reevesii*. *Chelonian Conservation and Biology* 5(2): 294-299.

- Dutton, P. 2006. Building our knowledge of the Leatherback stock structure. The State of the World's Sea Turtles Report (SWOT) 1:10-11.
- Dutton, P. y D. McDonald. 1995. Hatch rates of leatherback (*Dermochelys coriacea*) clutches reburied with and without yolkless eggs. Pp. 177-178 In: *Proceedings of the 12th Annual Symposium on Sea Turtles Biology and Conservation*. NOA Tech. Memories. NMFS-SEFSC-361, Jekyll Island, Georgia, EE.UU.
- Eckert, K. L. 1987. Environmental unpredictability and leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) nest loss. *Herpetologica* 43: 315-323.
- Eckert, K.L. y C. Luginbuhl. 1988. Death of a giant. *Marine Turtle Newsletter* 43: 2-3.
- Eckert, K.L., B.P. Wallace, J.G. Frazier, S.A. Eckert y P.C.H. Pritchard. 2009. Synopsis of the biological data on the Leatherback sea turtle, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). Biological Technical Publication Series.
- Eckert, K. L., B. P. Wallace, J. R. Spotila y B. A. Bell. 2015. Nesting ecology and reproductive investment of the Leartherback turtle. Pp. 63-73 In: J. R. Spotila y P. Santidrián (eds.), *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*. John Hopkins University Press, U.S.A.
- Elnitsky, M. A. y D. L. Claussen. 2006. The effects of temperature and inter-individual variation on the locomotor performance of juvenile turtles. *Journal of Comparative Physiology B, Biochem. Syst. Environ. Physiol.* 176, 497-504.
- Escobedo-Galván, A. H. 2013. Temperature-dependent sex determination in an uncertain world: advances and perspectives. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 727-730.

- Escobedo-Galván, A. H., M. A. López-Luna y F. G. Cupul-Magaña. 2016. Thermal fluctuation within nests and predicted sex ratios of Morelet's crocodile. *Journal of Thermal Biology* 58:23-28.
- Espinoza-Ayala, J., Gonzalez, J. A., Ricchicoli H., Li, X., Mejía, M. A., y González-Hita, L. 2011. El río Verde, Oaxaca: Estudio de sus cambios de morfología. *Tecnología y Ciencias del Agua* 2(4): 131-147.
- Ewert, M.A. y C.E. Nelson. 1991. Sex determination in turtles: diverse patterns and some posible adaptative values. *Copeia* 1991(1): 50-69.
- Ewert, M.A., D.R. Jackson y C.E. Nelson. 1994. Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles. *Journal of Experimental Zoology* 270: 3-15.
- Ewert, M.A. y C.E. Nelson. 2003. Metabolic heating of embryos and sex determination in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Journal of Thermal Biology* 28: 159-165.
- Ewert, M. A., J.W. Lang y C.E. Nelson. 2004. Turtle sex-determining modes and TSD patterns and some TSD patterns correlates. Pp. 21-32 *In*: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Fadini, L. S., Gomez Silva, A., and Ferreira-Junio, P. D. 2011. Sedimentary characteristics and their effects on hatching success and incubation duration of *Caretta caretta* (Testudines: Cheloniidae) in Espirito Santo, Brazil. *Zoologia* 28(3): 312-320. Doi: 10.1590/S1984-46702011000300005
- Ferguson, M.W.J. 1985. Reproductive biology of embrionic development for crocodilians. Pp. 329-500 *In*: C. Gans, F. Billet y P.F.A. Maderson (eds.), *Biology of reptilia*. Vol. 14. Development. John Wiley and Sons, New York.
- Ferguson, M.W.J. y T. Joanen. 1982. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. *Nature* 298:850-853.

- Ferguson, M. C., J. Barlow, S. B. Reilly y T. Gerrodette. 2006. Predicting Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Mesoplodon beaked whale population density from habitat characteristics in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Cetacean Research and Management* 7(3):287-299.
- Ferreira-Junior, P. D., R. L. Treichel, T. L. Scaramussa y J. T. Scalfoni. 2011. Morphometric pattern in *Caretta caretta* (Linnaeus 1758) (Cheloniidae) hatchlings from nests with different embryo development rates. *Brazilian Journal of Biology* 71(1), 151-156.
- Fisher, L. R., M. Godfrey y D. Owens, 2014. Incubation temperature effects on hatchling performance in the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). *Plos One* 9(12), e114880. DOI: 10.1371/journal.pone.0114880.
- FitzPatrick, E. 1984. Soils: Their formation, classification and distribution. CECSA, México, D.F. 330 pp.
- Foley, A. M., S. A. Peck, y G. R. Harman. 2006. Effects of sand characteristics and inundation on the hatching success of Loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches on low-relief mangrove islands in southwest Florida. *Chelonian Conservation and Biology* 5(1): 32-41.
- Folk, R. L. y W. C Ward. 1957. Brazos Sungai Bar: A study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27(1): 3-26.
- Foth, H. 1990. Fundamentos de la ciencia del suelo. John Wiley & Sons, Inc., EE.UU.
- Frair, W., R.G. Ackerman y N. Mrosovsky. 1972. Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science* 177: 791-793.

- Frankham, R., J.D. Ballou y D.A. Briscoe. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, U.K.
- Fuentes, M., C. Limpus y M. Hamman. 2011. Vulnerability of sea turtle nesting grounds to climate change. *Global Change Biology* 17: 140-153.
- Gaona Pineda, O. y A. R. Barragán. 2016. Las tortugas marinas en México: Logros y perspectivas para su conservación. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Ciudad de México, 228 p.
- García, A., G. Ceballos y R. Adaya. 2003. Intensive beach management as an improved sea turtle conservation strategy in Mexico. *Biological Conservation* 111: 253-261.
- García-Grajales, J. y J. F. Meraz. 2016. Sensores termicos y las nuevas aportaciones a la ecología: El caso de las tortugas marinas y los cocodrilos. *Ciencia y Mar* XX(60): 55-62.
- García-Grajales, J., J. Meraz, J. L. Arcos-García y E. Ramírez Fuentes. 2017. La investigación científica sobre tortugas marinas en México: Una revisión a las actividades y acciones de investigación y conservación. *Ciencia y Mar* XXI (63):3-12.
- García-Grajales, J., J. F. Meraz Hernando, J. L. Arcos García y E. Ramírez Fuentes. 2019. Incubation temperatures, sex ratio and hatching success of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in two protected hatcheries on the central Mexican coast of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Animal Biodiversity and Conservation* 42(1): 143-152.

- Garduño-Andrade, M. y E. Cervántes-Hernández. 1996. Influencia de la temperatura y la humedad en la sobrevivencia en nidos in situ y en corral de tortuga Carey (*Eretmochelys imbricata*) en Las Coloradas, Yucatán, México. *Ciencia Pesquera* 12: 90-97.
- Gee, G.W. y J.W. Bauder. 1986. Particle-size analysis. Pp. 383-411 *In*: Klute A. (ed.), *Methods of soils analysis: Part 1, Physical and mineralogical methods*. Agronomy Series, American Society of Agronomy, Madison, E.U.A.
- Georges, A., S. Doody, K. Beggs y J. Young. 2004. Thermal models of TSD under laboratory and field conditions. Pp. 79-89, *In*: Valenzuela, M., and Lance, V. A. (eds), *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Smithsonian Books, Washington, USA.
- Girondot, M., V. Delmas, P. Rivalan, F. Courchamp, A. Prevot-Julliard y M. H. Godfrey. 2004. Implications of temperature-dependent sex determination for population dynamics. Pp. 148-155 *In*: Valenzuela N. y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Girondot, M. y Y. Kaska. 2015. Nest temperatures in a loggerhead nesting beach in Turkey is more determined by sea surface air temperature. *Journal of Thermal Biology* 47: 13-18.
- Glen, F., A.C. Broderick, B. J. Godley y G. C. Hays. 2003. Incubation environments affects phenotype of naturally incubated green turtle hatchlings. *Journal of Marine Biology* 83(5), 1183-1186. DOI: 10.107/S0025315403008464h.
- Godfrey, M. y N. Mrosovsky. 1999. Estimating hatchling sex ratios. Pp. 136-138, *In*: Eckert, K. L., K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois y M. Donnelly (Eds.), *Research and managements techniques for the conservation of sea turtles*. IUCN/SSC Marine Turtles Specialist Group, Publication no. 4.

- Godfrey, M. H., R. Barreto y N. Mrsovsky. 1997. Metabolically-generated heat of developing eggs and its potential effect on sex ratio of sea turtle hatchlings. *Journal of Herpetology* **31**: 616-619.
- Godley, B. J., A. C. Broderick, J. R. Downie, F. Glen, J. D. Houghton, I. Kirkwood, S. Reece, y P. Hays. 2001. Thermal conditions in nests of loggerhead turtles: further evidence suggesting female skewed sex ratios of hatchling production in the Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **263**(1): 45-63.
- Godley, B. J., A.C. Broderick, F. Glen y G.C. Hays. 2002. Temperature-dependent sex determination of Ascension island green turtles. *Marine Ecology Progress Series* **226**: 115-124.
- González-Cervantes, G., I. Sánchez Cohen y J. P. Rossignol. 2004. Morfología de los poros de circulación preferencial del agua en el suelo mediante técnicas de análisis de imagen. Caso de una cuenca del norte de México. *Ingeniería Hidráulica en México* **19**(3): 15-23.
- Greer, A.E., J.D Lazell y R.M. Wright. 1973. Leatherback turtles *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelonian Conservation and Biology* **2**: 204-208.
- Hamann, M., M. H. Godfrey, J. A. Seminoff, K. Arthur, P.C.R. Barata, K. A. Bjorndal y A.B., Bolten. 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research* **11**: 245-269.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D.W. Lea y M. Medina-Elizalde. 2006. Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**(39): 14288-14293.

- Hare, K.M., S. Pledger y C.H. Daugherty. 2008. Low incubation temperatures negatively influence locomotor performance and behaviour of the nocturnal lizard *Oligosoma suteri* (Lacertidae: Scincidae). *Copeia* 2008(1): 16-22.
- Harley, C.D.G., A. Randall, K.M. Hultgren, B.G. Miner, C.J.B. Sorte, C.S. Thornber, L.F. Rodriguez, L. Tomanek y S.L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241.
- Harlow, P.S. 2004. Temperature-Dependent sex determination in Lizards. Pp. 42-52 *In: Valenzuela N. y V. Lance (Eds.), Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.*
- Hays, G. C. 2004. Good news for sea turtles. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 349-351.
- Hays, G. C., A. C. Broderick, F. Glen y B. Godley. 2003. Global change and sea turtles: a 150-year reconstruction of incubation temperatures at a major marine turtle rookery. *Global Change and Biology* 9, 642-646.
- Hays, G.C., A.D. Mazaris, G. Schofield y J.O. Laloë. 2017. Population viability at extreme sex-ratio skews produced by temperature-dependent sex determination. *Proceedings Royal Society B*, 284: 20162576.
- Hawkes, L., A. C. Broderick, M. H. Godfrey y B. J. Godley. 2007. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13(5): 923-932.
- Hawkes, G.C., A. Broderick, F. Glen y B.J. Godley. 2009. Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research* 7: 137-154.
- Hewavisenthi, S. y C. J. Parmenter. 2001. Influence of incubation environment on the development of the flatback turtle (*Natator depressus*). *Copeia* 3: 668-682.

- Hewavisenthi, S. y C. J. Parmenter. 2002. Incubation environment and nest success of the flatback turtle (*Natator depressus*) from a nesting beach. *Copeia* 2002 (2): 302-312.
- Hildebrand, V.P., N. Bermudez y M.C. Peñuela. 1997. La tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en el Río Caquetá, Amazonas, Colombia: aspectos de la biología reproductiva y técnicas para su manejo. Disloque Editores, Santa Fé de Bogotá, Colombia.
- Hill, J., F. V. Paladino, J. R. Spotila y P. T. Santidria. 2015. Shading and watering as a tool to mitigate the impacts of climate change in sea turtle nests. *Plos One* **10**, e0129528. DOI:10.1371/journal.pone.0129528.
- Hillel, D. 1980. Fundamental of Soil Physics. New York: Academic Press, 413 pp.
- Houghton, J.D.R., T. K. Doyle, J. Davenport, R.P. Wilson y G.C. Hays. 2008. The role of infrequent and extraordinary deep dives in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Experimental Biology* 211: 2566-2575.
- Horowitz, A. J. y D. E. Walling. 2005. Sediment budgets. International Association of Hydrological Sciences IAHS Press. Vol. 2, Publication No. 292, Wallingford, U. K.
- Howard, R., I. Bell, y D. A. Pike. 2014. Thermal tolerances of sea turtles embryos: current understanding and future directions. *Endangered Species Research*, 26: 75-86.
- Huchzermeyer, F.W. 2003. Crocodiles: biology, husbandry and diseases. CABI Publishing, Walliford, RU. 338p.
- Huerta, B. F. 1995. Relationship between sand moisture and hatchings success of olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) at Escobilla, Oaxaca. Pp. 162-165 *In*: J. I. Richardson y T.H. Richardson (Eds.), *Proceedings of the Twelfth Annual Workshop on sea turtle biology and conservation*. NOAA Techniques Memorandum 361.

- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15(2): 56-61.
- Hulin, V., V. Delmas, M. Girondot, M. H. Godfrey y J. M. Guillon. 2009. Temperature dependent sex determination and global change: are some species at greater risk?. *Oecologia* 160, 493-506.
- Hunter, M.L. Jr. 2002. *Fundamental of conservation biology*. 2nd Edition, Blackwell Science, Massachusetts. EUA.
- Ibbeken, H., and Schleyer, R. 1991. *Source and sediment*. Springer-Verlag, Berlin. 286 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change). 2007. *Report of the Intergovernment Panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen, F.J. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 7487-7490.
- Janzen, F. J. y G. L. Paukstis. 1991. Environmental sex determination in Reptiles: ecology, evolution and experimental design. *The Quarterly Review of Biology* 66(2): 149-179.
- Ji, X. y W. G. Du. 2001. Effects of thermal and hydric environments on incubation eggs and hatchling traits in the cobra, *Naja naja atra*. *Journal of Herpetology* 35(2): 186-194.
- Ji, X., Q.B. Qiu y C. H. Diong. 2002. Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *The Journal of Experimental Zoology* 292(7): 649-659.

- Jribi, I., Hamza, A., Saied, A., Ouergui, A., 2013. Sex ratio estimations of loggerhead marine turtle hatchlings by incubation duration and nest temperature at Sirte beaches (Libya). *Scientia Marina* 77: 617-624.
- Kaska, Y., R. Downie, R. Tippet y R. W. Furness. 1998. Natural temperature regimes for loggerhead and green turtles nests in the eastern Mediterranean. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 723-729.
- Kaska, Y., C. Ilgaz, A. Özdemir, E. Baskale, O. Türkozan, I. Baran y M. Stachowitsch. 2006. Sex ratio estimations of loggerhead sea turtle hatchlings by histological examination and nest temperatures at Fethiye beach, Turkey. *Naturwissenschaften* 93: 338-343.
- Kasper-Zubillaga, J. J. y A. Carranza-Edwards. 2003. Modern sands of the Gulf of Mexico: Discriminating fluvial and coastal sand composition. *Ciencias Marinas* 29: 621-630.
- Kasper-Zubillaga, J. J., A. Carranza-Edwards y E. Morales De la Garza. 2007. Textural characterization of beach sands from Gulf of California, Mexico: Implication for coastal processes and relief. *Ciencias Marinas* 33(1): 83-94.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 181-217.
- Katselidis, K., G. Shofield, G. Stamou, P. Dimopoulos y J. Pantis. 2012. Females first? Past, present and future variability in offspring sex ratio at a temperature sea turtle breeding area. *Animal Conservation* 15: 508-518.
- Kobayashi, S., M. Wada, R. Fujimoto, Y. Kumazawa, K. Arai, G. Watanabe y T. Saito, 2017. The effects of nest incubation temperature on embryos and hatchlings of the loggerhead sea turtles: Implications of sex difference for survival rates during early life stages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486: 274-281.

- Köhler, G. 2005. Incubation of reptile eggs. Krieger Publishing Company. Alemania.
- Koch, A.U., M. L. Guinea y S. D. Whiting. 2008. Asynchronous emergence of flatback seaturtles hatchery in Northern Australia. *Journal of Herpetology* 42: 1-8.
- Laloë, J. O., N. Esteban, J. Berkel, y G. C. Hays. 2016. Sand temperatures for nesting sea turtles in the Caribbean: Implications for hatchling sex ratios in the face of climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 474: 92-99.
- Lara Uc, M. M., Rodríguez Barón, J. M. y R. Riosmena. 2015. Successful Conservation strategies for sea turtles. Achievements and challenges. Nova Science Publishers Inc., New York, EE. UU.
- Lang, J. W. y H. V. Andrews. 1994. Temperature-dependent sex determination in crocodylians. *The Journal of Experimental Zoology* 270:28-44.
- Leslie, A. J. 1997. The ecology and physiology of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*, in Lake St Lucia, Kwazulu/Natal, South Africa. Ph D. Thesis. Drexel University.
- Limpus, C. J., P. Reed y J. D. Miller. 1983. Islands and turtles: the influence of choice of nesting beach on sex ratio. Pp. 397-402 *In*: Baker J. T., R.M. Cater, P. W. Sammarco y K. P. Stark (Eds.), *Proceedings of Inaugural Great Barrier Reef Conference*. James Cook University Press, Australia.
- Lutz, P. L. y J. A. Musick. 1996. *The biology of sea turtles*. Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Maloney, J.E., C. Darian-Smith, Y. Takahashi y C. J. Limpus. 1990. The environment for development of the embryonic loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in Queensland. *Copeia* 2: 378-387.
- Maulany, R. I., D. T. Booth y G. S. Baxter. 2012. The effect of incubation temperature on hatching quality in the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea*, from Alas

- Purwo National Park, East Java, Indonesia: implications for hatchery management. *Marine Biology* 159: 2651-2661.
- Marco, A., J. Patiño-Martínez, M. Ikarán y M. L. Quiñonez. 2009. Tortuga laúd - *Dermochelys coriacea*. In: A. Salvador, A. Marco (Eds.), Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Matsuzawa, Y., K. Sato, W. Sakamoto y K. A. Bjorndal. 2002. Seasonal fluctuation in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology* 140: 639-646.
- McCoy, C. J., R. C. Vogt y E. J. Censky. 1983. Temperature controlled sex determination in sea turtle *Lepidochelys olivacea*. *Journal of Herpetology* 17(4): 404-406.
- McGeady, T. A., P. J. Quinn, E. S. FitzPatrick y M. T. Ryan. 2006. Veterinary embryology. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Michel-Morfin, J.E., M. Gómez-Múñoz y D.C.N. Rodríguez. 2001. Morphometric model for sex assessment in hatchling olive ridley Sea turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 4(1): 53-58.
- Mickelson, L. E. y J. R. Downie. 2010. Influence of incubation temperature on morphology and locomotion performance of Leatherback (*Dermochelys coriacea*) hatchlings. *Canadian Journal of Zoology* 88: 359-368.
- Miller, J. D. 1985. Embryology of marine turtles. Pp. 269-328, In: Gans C. y P. F. A. Maderson (Eds.), *Biology of the reptilia*. Vol. 14 A. Wiley-Interscience, New York, USA.
- Miller, J. D. y C. J. Limpus. 1981. Incubation period and sexual differentiation in the green turtle, *Chelonia mydas* L. (Pp. 63-73) In: C.B. Banks y A.A. Martin (Ed.), *Proceedings of the Melbourne herpetological symposium*, Melbourne. The Zoological Board of Victoria.

- Miller, J. D., C. L. Limpus y M. Godfrey. 2003. Nest site selection, oviposition, eggs development, hatching and emergence of loggerhead sea turtles. Pp. 125-143 *In*: Bolten, A. B. y B. E. Whiterington (Eds.). *Loggerhead sea turtles*. Washington, D.C., Smithsonian Books.
- Miller, J. D., D. Summers y S. Silber. 2004. Environmental versus genetic sex determination: a possible factor in dinosaur extinction?. *Fertility and Sterility* 81(4): 954-964.
- Miller, J. D., J. A. Mortimer y C. J. Limpus. 2017. A field key to the developmental stages of marine turtles (Cheloniidae) with notes on the development of *Dermochelys*. *Chelonian Conservation and Biology* 16(2): 111-122. Doi: 10.2744/CCB-1261.1
- Monteiro, L. R. y S. F. Reis. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Riberiao Preto, Holos Editora, 188 p.
- Morisso, E. D. P. y L. Krause. 2004. How nest traslocation time, clutch size and pressence of yolkless eggs affected hatching success in *Dermochelys coriacea* (Linnaeus 1766) (Testudines: Dermochelyidae) at Projeto Tamar-Ibama, Espírito Santo, Brazil. *Cuadernos de Herpetología* 18(1): 59-64.
- Morreale, S. J., G. J. Ruiz, J. Spotila y E. A. Standora. 1982. Temperature-dependent sex determination. *Current Practices threaten conservation of sea turtles*. *Science* 216: 1245-1247.
- Morris, K. A., G. C. Packard, T. J. Boardman, G. L. Paukstis y M. J. Packard. 1983. Effect of the hydric environment stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia* 12: 169-179.
- Mortimer, J. A. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behaviour and clutch survival of green turtles (*Chelonya mydas*). *Copeia* 3: 802-817.
- Mrosovsky, N. 1983. Ecology and site-selection of leatherback turtles. *Biological Conservation* 26: 47-56.

- Mrosovsky, N., 1994. Sex ratios of sea turtles. *Journal of Experimental Zoology* 270: 16-27.
- Mrosovsky, N. 2006. Distorting gene pools by conservation: assessing the case of doomed turtle eggs. *Environment Management* 38(4), 523-531.
- Mrosovsky, N. y C. Pieau. 1991. Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia* 12: 169-179.
- Mrosovsky, N. y C. L. Yntema. 1980. Temperature-dependence of sexual-differentiation in sea turtles. Implications for conservation practices. *Biological Conservation* 18: 271-280.
- Mrosovsky, N., C. Bapistotte y B. Godfrey. 1999. Validation of incubation durations as an index of sex ratios of sea turtle hatchlings. *Canadian Journal of Zoology* 77: 831-835.
- Mrosovsky, N., Kamel, S., Rees, A. F., Margaritoulis, D., 2002. Pivotal temperature for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. *Canadian Journal of Zoology* 80: 2118-2124.
- Mrosovsky, N., S. J. Kamel, C. E. Diez y R. P. van Dam. 2009. Methods of estimating natural sex ratios of sea turtles from incubation temperatures and laboratory data. *Endangered Species Research* 8: 147-155.
- Mrosovsky, N., A. Bass, L. Corliss, J. I. Richardson y T. H. Richardson. 1992. Pivotal and beach temperatures for hawksbill turtles nesting in Antigua. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1920-1925.
- Myers, E.M., F.F. Janzen, D.C. Adams y J.K. Tucker. 2006. Quantitative genetics of plastron shape in slider turtles (*Trachemys scripta*). *Evolution* 60(3): 563-572.

- Myers, E.M., J.K. Tucker y C. H. Chandler. 2007. Experimental analysis of body size and shape during critical life-history events of hatchling slider turtles, *Trachemys scripta elegans*. *Functional Ecology* 21(6): 1106-1114.
- Nelson, N.J., A. Cree, M.B. Thompson, S.N. Keall y C. H. Daugherty. 2004. Temperature-dependent sex determination in tuataras. Pp. 53-58 *In*: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Nichols, J. D. 1987. Population models and crocodile management. Pp. 157-175 *In*: Webb G.J.W., S.C. Manolis y P.J. Whitehead (eds.), *Wildlife management: Crocodiles and alligators*. Surrey Beatty and Sons Pty Limited, Chipping Norton, Australia.
- Ohno, S. 1967. *Sex chromosomes and sex-linked genes*. Springer-Verlag, Berlin.
- Öz, M., A. Erdogan, , Y. Kaska, , S. Dusen, , A. Aslan, , H. Sert, M. Yavuz y M. R. Tunc. 2004. Nest temperatures and sex-ratios estimates of loggerhead turtles at Patara beach on the southwestern coast of Turkey. *Canadian Journal of Zoology* 82(1): 94-101.
- Özdemir, B. y O. Turkozan. 2006. Hatching success of original and hatchery nests of the green turtle, *Chelonia mydas*, in Northern Cyprus. *Turk Journal of Zoology* 30: 377-381.
- Özdilek, S., Sönmez, B., Kaska, Y., 2016. Sex ratio estimations of *Chelonia mydas* hatchlings at Samandag Beach, Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 40: 552-560.
- Packard, G. C. y M. J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. Pp. 71-105 *In*: Gans C. y R. B. Huey. *Biology of the reptilia*. Alan L. Riss, New York, EE. UU.

- Packard, G. C. y M. J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. Pp. 523-605 In: Gans, C. y R. Huey (Eds.), *Biology of the reptilian*. Vol. 16, Ecology B. Alan R. Liss Press, New York, USA.
- Patiño-Martínez, J. 2013. Las tortugas marinas y el cambio global. *Munibe Monographs, Nature Series 1*: 99-105.
- Patiño-Martínez, J., A. Marco, L. Quiñonez y B. Godley. 2008. Globally significant nesting of the Leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) on the Caribbean coast of Colombia and Panama. *Biological Conservation* 141: 1982-1988.
- Patiño-Martínez, J., A. Marco, L. Quiñones y C.P. Calabuig. 2010. Los huevos falsos (SAGs) facilitan el comportamiento social de emergencia en las crías de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae). *Revista de Biología Tropical* 58(3): 943-954.
- Patiño-Martínez, J., A. Marco, L. Quiñonez y L. Hawkes. 2012a. A potential tool to mitigate the impacts of climate change to the Caribbean leatherback sea turtle. *Global Change Biology* 18: 401-411.
- Patiño-Martínez, J., A. Marco, L. Quiñonez, E. Abella, R. Muriel y J. Dieguéz-Uribeondo. 2012b. How do hatcheries influence embryonic development of sea turtle eggs? Experimental analysis and isolation of microorganisms in Leatherback turtle eggs. *Journal of Experimental Zoology* 317:47-54.
- Pazira, A., M. Moshtaghi, M. Amin, F. Ahmadi, M. Rashidi, H., Faghieh, G. Ghorbanzadeh, D. Mirshekar y P. Malekpouri. 2016. Hatching success of Hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in a protected hatchery site in Nakhiloo Island, Persian Gulf. *Regional Studies in Marine Science* 3, 216-224.
- Pfaller, J.B., C. J. Limpus y K.A. Bjorndal. 2008. Nest-site selection in individual loggerhead turtles and consequences for doomed-egg relocation. *Conservation Biology* 23: 72-80.

- Pérez-Delgado, P. 2002. Estado de conservación de la vegetación del Parque Nacional Lagunas de Chacahua: propuesta para su rehabilitación. Pp. 21-38 En: M. Alfaro y G. Sánchez (eds.), Chacahua: reflejos de un parque. CONANP/PNUD/SEMARNAT/Plaza y Valdez, México, D.F.
- Pieau, C., M. Girondot, G. Desvages, M. Dorizzi, N. Richard-Mercier y P. Zaborski. 1995. Temperature variation and sex determination in reptilian. *Experimental Medicine* 13: 516-523.
- Piedra, R., E. Velez, P.H. Dutton, E. Possardt y C. Padilla. 2007. Nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) from 1999-2000 through 2003-2004 at Playa Langosta, Parque Nacional Marino Las Baulas de Guanacaste, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 6(1): 111-116.
- Pike, D. A., R. L. Antworth y J. C. Stiner. 2006. Earlier nesting contributes to shorter nesting seasons for the loggerhead seaturtle, *Caretta caretta*. *Journal of Herpetology* 40(1): 91-94.
- Pintus, K.J., B.J. Godley, A. McGowan y A.C. Broderick. 2009. Impact of clutch relocation on green turtle offspring. *Journal of Wildlife Management* 73: 1151-1157.
- Piña, C.I., A. Larriera y M. R. Cabrera. 2003. Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Herpetology* 37(1): 199-202.
- Pounds, J. A. y R. Puschendorf. 2004. Clouded futures. *Nature* 427:107-109.
- Pritchard, P. 1971. The leatherback or leathery turtle (*Dermochelys coriacea*). IUCN Monograph, Marine Turtle Series 1: 1-39.
- Pritchard, P.C.H. 1976. Post nesting movements of sea turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia* 4: 749-754.

- Quiñones, L., Patiño, J., y Marco, A. 2007. Factores que influyen en la puesta, la incubación y el éxito de eclosión de la tortuga laúd, *Dermochelys coriacea*, en la Playona, Chocó, Colombia. *Revista Española de Herpetología* 21: 5-17.
- Ramírez-Tovar, A.C. y Q. Torres-Cornejo. 1995. Algunos análisis físicos, químicos y mineralógicos de las arenas de las principales playas de anidación de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en los estados de Michoacán y Oaxaca, México y su importancia en el desarrollo embrionario de la misma especie. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Reece, S. E., A. C. Broderick, B. J. Godley y S.A. West. 2002. The effects of incubation environmental phenotype in a natural population of loggerhead turtles. *Evolutionary Ecology Research* 5, 737-748.
- Rhen, T. y J. W. Lang. 2004. Phenotypic effect of incubation temperature in reptiles. Pp. 90-98 En: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rimblot, F., J. Fretey, N. Mrosovsky, J. Lescure y C. Pieau. 1985. Sexual differentiation as a function of the incubation temperature of eggs in the sea turtles *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). *Amphibia-Reptilia* 6: 83-92.
- Rivas, M., C. Fernández y A. Marco. 2015. Nesting ecology and population trend of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. *Flora and Fauna International, Oryx*, 1-9. DOI: 10.1017/S0030605314000775.

- Rodríguez-Barón, J.M., Lara Uc, M. M. y R. Riosmena. 2016. Advances in Research techniques for the study of sea turtles. Nova Science Publishers Inc., New York, EE.UU.
- Roe, J. R., Clune, P. R., and Paladino, F. V. 2013. Characteristics of a Leatherback nesting beach and implications for coastal development. *Chelonian Conservation and Biology* 12(1): 34-43. Doi: [dx.doi.org/10.2744/CCB-0967.1](https://doi.org/10.2744/CCB-0967.1)
- Rohlf, F.J., 2005a. TpsUtil for Winfows versión 1.38. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Book. 2005. Available on: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (Accesed: 28/Sep/2017).
- Rohlf, F.J., 2005b. TPS Regr. Ver. 1.31. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Book. 2005. Available on: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (Accesed: 28/Sep/2017).
- Rohlf, F.J., 2006a. TpsDig 2 for Windows versión 2.10. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Book. 2005. Available on: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (Accesed: 28/Sep/2017).
- Rohlf, F.J., 2006b. TpsRelw for Windows versión 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Book. 2005. Available on: <http://life.bio.sunysb.edu/morph> (Accesed: 28/Sep/2017).
- Saba, V. S., C. A. Stock, J. R. Spotila, F. V. Paladino y P Santidrián. 2012. Projected response of an endangered marine turtle population to climate change. *Nature Climate Change* 2: 814-820. DOI: [10.1038/nclimate1582](https://doi.org/10.1038/nclimate1582).

- Santidrián, P. y J. Swiggs. 2015. Egg development and hatchling output of the Leatherback turtle. Pp. 110-122 In: J. R. Spotila y P. Santidrián (Eds.), *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*. John Hopkins University Press, U.S.
- Santidrián, P., N. J. Robinson, L. G. Fonseca, W. Quirós-Pereira, R. Arauz, M. Beange, R. Piedra, E. Vélez, F. V. Paladino, J. R. Spotila y B. Wallace. 2017. Secondary nesting beaches for leatherback turtle on the Pacific coast of Costa Rica. *Latin American Journal of Aquatic Research* 45: 563-571.
- Sari, F. y Y. Kaska. 2017. Assesment of hatchery management for the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nests on Göksu Delta, Turkey. *Ocean and Coastal Management* 146: 89-98.
- Sarti, L. 2004. Situación actual de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en el Pacífico Mexicano y medidas para su recuperación y conservación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales / Worl Wildlife Fund. 16p.
- Sarti, L., A.R. Barragán, D. García, N. García, P. Huerta y F. Vargas. 2007. Conservation and biology of the Leatherback turtles in the Mexican Pacific. *Chelonian Conservation and Biology* 6(1): 70-78.
- SEMARNAT. 2014. Programa de Manejo Parque Nacional Lagunas de Chacahua. CONANP/SEMARNAT. México D.F.
- Shaver, D. J., D.W. Owens, A.H. Chaney, C.W. Caillouet, P. Burchfield Jr. y R. Marquez. 1988. Styrofoam box and beach temperatures in relation to incubation and sex ratios of Kemp's ridley sea turtles. Pp. 103-108 *In*: B.A. Schroeder (Ed.), *Proceedings of the Eighth annual Workshop on Sea turtles conservation*.

- Schwartz, M.L. 2005. Encyclopedia of Coastal Science. Springer, The Netherlands.
- Schneider, L., A. Gomez Silv y P. Ferreira-Junior. 2011. Sedimentary characteristics and their effects on hatching success and incubation duration of *Caretta caretta* (Testudines: Cheloniidae) in Espirito Santo, Brazil. *Zoologia* 28(3): 312-320. Doi: 10.1590/S1984-46702011000300005.
- Shine, R., T.R.L. Madsen, M.J. Elphick y P.S. Harlow. 1997. The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology* 78(6): 1713-1721.
- Sim, E. L., D. T. Booth y C. J. Limpus. 2015. Incubation temperature, morphology and performance in loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from Mon Repos, Queensland, Australian Biology Open 4: 685-692.
- Sönmez, B., C. Turan y S.Y. Özdilek. 2013. Comparison of the physical properties of two green turtles (*Chelonia mydas*) nesting beaches (Akyatan and Samandag) in the Eastern mediterranean (Reptilia: Cheloniidae). *Zoology in the middle East* 59(1): 30-38. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/09397140.2013.795061>
- Sönmez, B., Sert, M., Kayikci, S., O. Bedirci, Özdilek, S.Y., 2017. A two-headed green turtle (*Chelonia mydas*) hatchling on Samandag beach, Turkey. *Russian Journal of Herpetology* 24(2), 158-162.
- Sotherland, P., Wallace, B., Spotila, J., 2015. Leatherback turtle eggs and nests, and their effect on embryonic development. Pp. 135-148 *In*: Spotila J. R. y P. Santidrián (Eds.), *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*. John Hopkins University Press, U.S.A.
- Souza, R. R. y R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influence sex and hatchling size in the Neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *Journal of Herpetology* 28(4): 453-464.

- Spotila, J. R., V., Saba, S. H. Patel y P. Santidrían. 2015. Warming climate. A new threat to the Leatherback turtle. Pp. 185-195 *In*: J. R. Spotila & P. Santidrían (Eds.), The Leatherback turtle. Biology and Conservation. John Hopkins University Press, U.S.
- Spotila, J., R. D. Reina, A. C. Steyermark, P. T. Plotkin y F. Paladino. 2000. Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature* 405: 529-530.
- Standora, E.A. y J.R. Spotila. 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia* 3: 711-722.
- Tapilatu, R. y F. Ballamu. 2015. Nest temperatures of the Piai and Sayang Islands green turtle (*Chelonia mydas*) rookeries, Raja Ampat Papua, Indonesia: Implications for hatchlings sex ratios. *Biodiversitas* 16: 102-107.
- Tapilatu, R.F., P.H. Dutton, M. Tiwari, T. Wibbels, H.V. Ferdinandus, W.G. Iwanggin y B.H. Nugroho. 2013. Long-term decline of the Western Pacific leatherback, *Dermochelys coriacea*: a globally important sea turtle population. *Ecosphere* 4(2): 1-15.
- Tomillo, P.S., V.S. Saba, R. Piedra, F.V. Paladino y J.R. Spotila. 2008. Effects of illegal harvest of eggs on the population decline of leatherback turtles in Las Baulas Marine National Park, Costa Rica. *Conservation Biology* 121: 111-116.
- Tokunaga, S. 1985. Temperature-dependent sex determination in *Gekko japonicus* (Gekkonidae: Reptilia). *Development, Growth and Differentiation* 27: 117-120.
- Torres M. L. C., y H. Merchant. 2006. Aspectos moleculares de la determinación del sexo en tortugas. *Ciencia Ergo Sum* 13(2): 176-182.
- Valenzuala, N. 2001. Constant, shift, and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82(1): 3010-3024.

- Valenzuela, N. y V. Lance. 2004. Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Valenzuela, N., D. C. Adams, R. M. Bowden y A. C. Gauger. 2004. Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: a powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia* 4, 735-742.
- Vannini, F. y P. Rosales. 2009. Leatherback nesting in Tomatal, Oaxaca, Mexico in 2007/2008. *Marine Turtle Newsletter* 126: 13-14.
- Vannini, F., A. Reyes Sánchez, G. Escamilla, C. Santos, E. Cruz, P. Franco y E. Pérez. 2011. Sea turtle protection by communities in the Coast of Oaxaca, Mexico. *Cuadernos de Investigación UNED* 3(2): 187-194.
- van de Merwe, J., K. Ibrahim y J. Whitier. 2006. Effects of nest depth, shading, and metabolic heating on nest temperatures in sea turtles hatcheries. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 210-215.
- Wallace, B.P., M. Tiwari y M., Girondot. 2013. *Dermochelys coriacea*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. Available on: www.iucn-redlist.org. Accessed 27 de February 2014.
- Wallace, B. P., Sotherland, P. R., Spotila, J. R., Reina, R. D., Franks, B. F., y Paladino, F. V. 2004. Biotic and abiotic factors affect the best environment of embryonic Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Physiol. Biochem. Zool.* 77: 423-432.
- Wallace, B., P. Sotherland, P. Santidrián, R. Reina, J. Spotila, F. V. Paladino. 2007. Maternal investment in reproduction and its consequences in Leatherback turtles. *Oecologia* 152: 37-47. DOI: 10.1007/s00442-006-0641-7

- Watson, M.K., K. Stewart, T.M. Norton y M. A. Mitchell. 2015. Evaluating environmental and climatic influences on nesting in Leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in St. Kitts, West Indies. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery* 25(3-4): 122-127.
- Webb, J.K., G.P. Brown y R. Shine. 2001. Body size, locomotor speed and antipredator behaviour in a tropical snake (*Tropidonophis mairii*, Colubridae): the influence of incubation environments and genetic factors. *Functional Ecology* 15(5), 561-568. DOI: 10.1046/j.0269-8463.2001.00570.x.
- Whitfield-Gibbons, J., D.E. Scott, T.J. Ryan, K.A. Buhlmann, T.D. Tuberville, B.S. Metts, J.L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C.T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Dejà Vu Amphibians. *BioScience* 50(8): 653-666.
- Wibbels, T. 2003. Critical approaches to sex determination in sea turtle biology and conservation. Pp. 103-134 In: P. Lutz, J. Musick y J. Wyneken (Eds.). *Biology of sea turtles*, CRC Press, U.S.
- Wood, A., D. T. Booth y C. J. Limpus. 2014. Sun exposure, nest temperature and loggerhead turtle hatchlings: Implications for beach shading management strategies at sea turtle rookeries. *Journal of Experimental in Marine Biology and Ecology*, 451: 105-114.
- Wyneken, J. 2003. The external, musculoskeletal and neuro-anatomy of sea turtles. Pp. 39-73 En: P. Lutz, J. A. Musick y J. Wyneken (eds), *The biology of Sea turtles (II)*. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Yalçın Özdilek, Ş., H. G. Özdilek y F. S. Ozaner. 2007. Possible influence of beach sand characteristics on green turtle nesting activity on Samandağ Beach, Turkey. *Journal of Coastal Research*, 23: 1379–1390.
- Yntema, C.L. y N. Mrosovsky. 1980. Sexual differentiation in hatchling loggerheads (*Caretta caretta*) incubated at different controlled temperatures. *Herpetologica* 36:33-36.

- Yntema, C.L. y N. Mrosovsky. 1982. Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1012-1016.
- Zangerl, R. 1980. Patterns of phylogenetic differentiation in the Toxochelyid and Chelonyid sea turtles. *American Zoologist* 20(3): 585-596.
- Zar, J. H. 2008. *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prentice Hall, 5th Ed., 960 p.

15. PRODUCTOS ACADÉMICOS GENERADOS EN LA TESIS

A continuación se presentan los productos académicos que se generaron en esta tesis y que surgieron como parte de las asignaturas de “Seminario de tesis I y II”, así como del primer capítulo de este trabajo.

Sensores térmicos y las nuevas aportaciones a la ecología: El caso de las tortugas marinas y los cocodrilos

Jesús García Grajales^{1*},² & Juan F. Meraz Hernando¹

Introducción

Actualmente los reptiles experimentan una declinación en sus poblaciones a escala mundial (Whitfield-Gibbons *et al.* 2000) debido, principalmente, a la degradación y la pérdida del hábitat, la introducción de especies invasoras, la contaminación ambiental, las enfermedades, el aprovechamiento no sustentable y el cambio climático global (Hughes 2000, Whitfield-Gibbons *et al.* 2000, Hunter 2002, Hansen *et al.* 2006). Debido a estas amenazas, muchas poblaciones de reptiles se encuentran reducidas y aisladas, contribuyendo así a la disminución de la variabilidad genética y por consiguiente su capacidad de adaptación y evolución (Whitfield-Gibbons *et al.* 2000, Frankham *et al.* 2002). En este contexto, uno de los parámetros importantes para la permanencia y conservación de los reptiles es la reproducción de los individuos que conforman a las poblaciones, ya que el éxito de reproducción, el reclutamiento, su tasa de supervivencia y su proporción sexual son parámetros fundamentales para entender la dinámica de cualquier población biológica (Nichols 1987).

Particularmente en el caso de los reptiles, una de las etapas críticas en su dinámica poblacional ocurre durante su formación embrionaria, al demostrarse que este proceso es influenciado fuertemente por los factores ambientales como la temperatura y la humedad (Patino-Martínez 2013), generando por tanto un lento o rápido desarrollo, una menor o mayor supervivencia, una diferencia en el tamaño de los embriones y neonatos, una tasa diferencial de malformaciones, distintos patrones de pigmentación, así como diferencias en la velocidad de crecimiento y comportamiento individual (Morris *et al.* 1983, Janzen *et al.* 1994, Bardsley *et al.* 1995, Rhen & Lang 2004, Booth 2006, Hare *et al.* 2008), e incluso influyendo en la determinación del sexo de los embriones en desarrollo (Deeming 2004, Ewert *et al.* 2004, Harlow 2004, Nelson *et al.* 2004).

Las tortugas marinas y los cocodrilos son los grupos que han despertado mayor curiosidad respecto a los efectos que los factores climáticos tienen en sus fases más críticas del ciclo de vida; sin embargo, la principal problemática para el estudio y monitoreo de los

¹ Instituto de Recursos, Universidad del Mar. Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, 70902, Oaxaca, México.

² Estudiante del Programa de Doctorado en Ecología Marina, División de Estudios de Posgrado, Universidad del Mar. Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, 70902, Oaxaca, México.

* Autor de correspondencia: archosaurio@yahoo.com.mx (JGG)

efectos de la temperatura y la humedad en estas especies es que ambos grupos ovipositan sus huevos fertilizados bajo el suelo en pequeñas cámaras de incubación creadas con sus extremidades posteriores y tapándolas con el mismo sustrato una vez concluido el proceso (Köhler 2005), dificultando entonces la posibilidad de monitorear los efectos de la temperatura en las cámaras de incubación.

Como parte de los programas de monitoreo de las tendencias de anidación de estos grupos biológicos, los métodos utilizados con mayor frecuencia se relacionan con la búsqueda y conteo del número total de huevos y su posterior conteo (al finalizar el periodo de incubación) del número total de crías eclosionadas para conocer el éxito de anidación (Villegas *et al.* 2011); sin embargo, hasta la fecha en México pocos trabajos han considerado evaluar las características de dichas crías y su relación con el efecto de las temperatura y la humedad, incluido las proporciones sexuales que se generan en dichos individuos. Por tanto, el objetivo de este trabajo es describir de manera breve y demostrar las nuevas herramientas tecnológicas que han sido desarrolladas para el monitoreo de la temperatura y la humedad, y su aplicación en las cámaras de incubación de los nidos de reptiles, con el fin de presentar sus ventajas y posibles limitaciones.

¿Qué son los sensores térmicos?

En los últimos 15 años se ha incrementado la incorporación de nuevas herramientas tecnológicas para el estudio y monitoreo del ambiente como el agua, el aire y la temperatura, que sirven de apoyo para la vigilancia de los estándares de calidad ambiental (Rubio *et al.* 2016); incluso se han adaptado para el monitoreo del comportamiento de estos elementos en los sistemas de producción agrícola (Enciso *et al.* 2016); sin embargo, en los años recientes se ha iniciado su vínculo con el monitoreo de la temperatura y la humedad en los microambientes que se generan al interior de las cámaras de incubación de las tortugas marinas y los cocodrilos (Godfrey & Mrosovsky 1994).

Entre las nuevas herramientas tecnológicas se encuentran los “sensores térmicos” (conocidos también como data loggers), dispositivos que han sido diseñados para el registro de las temperaturas del ambiente con base en microprocesadores internos que detectan dichas variables, registrando el dato y almacenándolo en una memoria interna. El objetivo del uso de los sensores térmicos en la biología de la conservación suele ser el registro de datos de temperatura de manera continua en los lapsos de tiempo de interés y su facilidad para la descarga y manejo de la información almacenada. Las principales ventajas que ofrecen este tipo de dispositivos para este tipo de monitoreo son: 1) realizan registros continuos de la temperatura y la humedad con una gran precisión, y 2) almacenan la información por largos periodos de tiempo.

El funcionamiento de estos dispositivos es sencillo; cuentan con un sensor específico para medir algún parámetro ambiental (como temperatura y humedad), un sencillo sistema para determinar la frecuencia con la que se realizarán las mediciones (asociándolo a fecha y hora), una memoria flash que almacena los valores de los registros en un formato sencillo y una batería pequeña. El dispositivo completo se encuentra contenido en una cápsula o carcasa de plástico resistente a la intemperie (regularmente sellado para evitar la humedad) que cuenta con una conexión micro USB para facilitar la descarga de la información en una computadora mediante el empleo de un software específico.

El hecho de que la información que se guarda ocupa muy poco espacio en la memoria y la energía necesaria para activar el sensor es muy baja, ha permitido el funcionamiento de estos dispositivos con una batería pequeña. Esto es muy importante porque la miniaturización se aplica fácilmente para cualquier dispositivo electrónico, salvo la batería.

Un aspecto particularmente importante a considerar al emplear un registrador de datos es la precisión en la medición. Medir la temperatura del aire en una casa requiere menos precisión que medirla en un laboratorio. Para ello, es muy importante seleccionar el modelo

de dispositivo que cuente con una mayor precisión. En otros casos, es muy importante la resolución, que incluye la graduación en la variación de la medición (o la escala de medición) y los valores mínimos y máximos de operación (esto porque la medición muestra anomalías notables cuando el dispositivo está trabajando en los extremos de los rangos de operación).

Básicamente, los sensores térmicos están formados por tres partes: el dispositivo de registro, una interfaz de conexión (USB) para una computadora y un software de manejo y programación. El primero (dispositivo de registro) en la actualidad suele ser compacto y ergonómico, generalmente las dimensiones varían en función de los modelos diseñados por las diferentes compañías que los fabrican; sin embargo, la similitud entre todos estos se relaciona con su capacidad de almacenamiento y facilidad de programación. La segunda parte (interfaz de conexión) es un cable que permite la conexión rápida entre el dispositivo y una computadora; no obstante, el modelo del cable varía de igual manera en función del dispositivo y la compañía fabricante, situación que se asemeja con respecto al tercer componente (software); sin embargo, vale la pena aclarar que este último componente en la actualidad ha sido desarrollado para una mayor facilidad de manejo.

¿Qué tipos de sensores térmicos hay?

Actualmente se han desarrollado una amplia gama de sensores térmicos fabricados para cubrir distintas necesidades en el monitoreo ambiental; sin embargo, en el caso particular de los sensores utilizados para el monitoreo de la temperatura y la humedad en los estudios relacionados con las tortugas marinas y los cocodrilos se ha utilizado principalmente dos tipos de instrumentos: a) Termopares y teletermómetros, y b) sensores de medición y almacenamiento (HOBOS).

Termopares y teletermómetros – Un termopar es un dispositivo para la medición de la temperatura, basado en efectos termoeléctricos. Dicho dispositivo es un circuito formado por dos conductores de metal o aleaciones diferentes (Fig. 1 a), unidos en sus extremos y entre cuyas uniones existe una diferencia de temperatura que se establece en el orden de los milivoltios, dicha diferencia está en función de la temperatura entre uno de los extremos (punto de medida) y el otro (punto de referencia), originando una fuerza electromotriz denominada efecto Seebeck. Para identificar de manera correcta dicha lectura es necesario el uso del teletermómetro (Fig. 1b), el cuál es un dispositivo capaz de registrar la diferencia de potencial existente entre los extremos del termopar y traducirla a valores de temperatura.

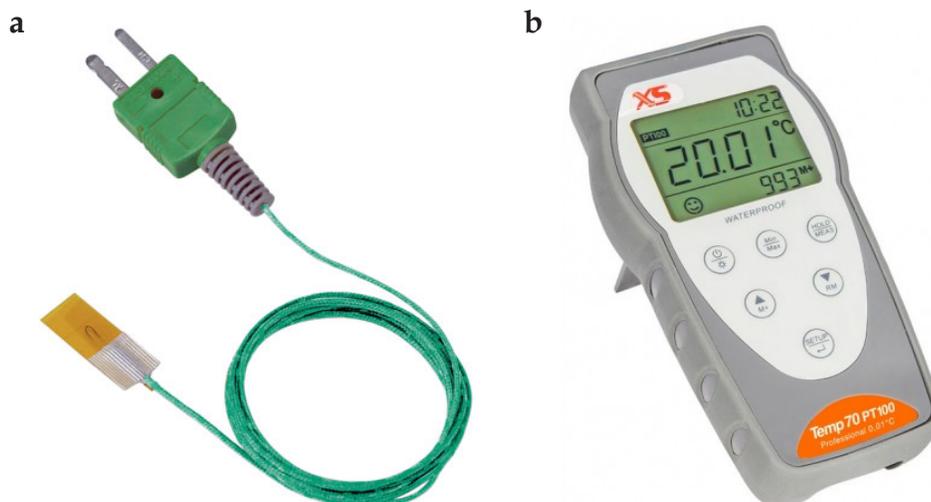


Figura 1. Termopar tipo J (a) y teletermómetro (b) utilizados en el monitoreo de las temperaturas de las cámaras de anidación de los nidos de tortugas marinas.

Existen diferentes tipos de termopares relacionados con el tipo de material usado, por lo que darán como resultado diferentes rangos de temperatura como se puede observar en tabla I.

Tabla I. Tipos de termopares y características de registro.

Tipo	Rango de temperatura	Materiales y aleaciones (+) vs (-)
E	-270 a 1000	Níquel - cromo vs cobre-níquel
J	-210 a 1200	Hierro vs cobre-níquel
T	-270 a 400	Cobre vs cobre-níquel
K	-270 a 1300	Níquel-cromo-silicio vs níquel-silicio-magnesio

Entre las principales ventajas de este tipo de dispositivos se encuentra el hecho de que son económicos, intercambiables, tiene conectores estándar y son capaces de medir un amplio rango de temperaturas, además de que se obtiene el registro de temperatura al instante en el que se requiere. No obstante, su principal limitación está en la exactitud, pues es fácil obtener errores del sistema cuando se trabaja con temperaturas inferiores a un grado Celsius, además de que las puntas del termopar se oxidan y se requiere estar constantemente en el sitio para el registro de temperaturas con la frecuencia requerida.

Sensores de medición y almacenamiento (HOBO)
 – Estos sensores, comúnmente denominados como “hobos”, son dispositivos electrónicos que miden la temperatura en periodos de tiempo programables por el usuario y cuentan con una cierta capacidad de almacenamiento hasta su descarga. Por lo general son pequeños, usan baterías de larga duración, son portátiles y contienen un microprocesador que registra la temperatura ambiental y una memoria interna para el almacenamiento de la información. Hasta la fecha se han diseñado una gran variedad de modelos relacionados con este tipo de sensores, algunos soportan la combinación de factores como la humedad, la salinidad, la presión por efecto de compactación de la arena, etc.; sin embargo, hasta la fecha los modelos que más se han utilizado son los sensores de la marca Hobo y TidBit (Fig. 2). Estos dispositivos constan de un paquete completo que consiste en el dispositivo de registro, una base óptica USB (para la programación y descarga de datos), un cable de conexión a la computadora y un programa (HoboWare) para la programación y extracción de información (Fig. 3).

Las principales ventajas de los hobos se relacionan con su capacidad para recopilar automáticamente información de la

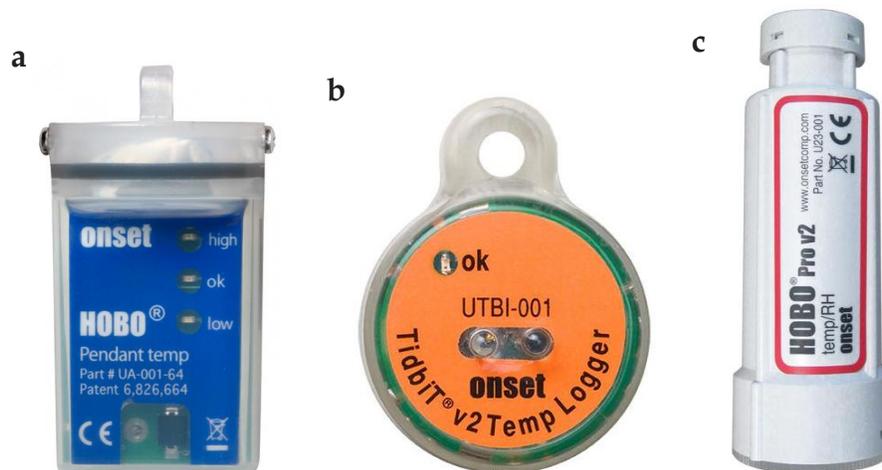


Figura 2. Sensores térmicos: modelos Hobo (a), Tidbit (b) y ProV2 Onset (c) utilizados para el registro de temperaturas y humedad relativa en el monitoreo de nidos de tortugas marinas y cocodrilos.

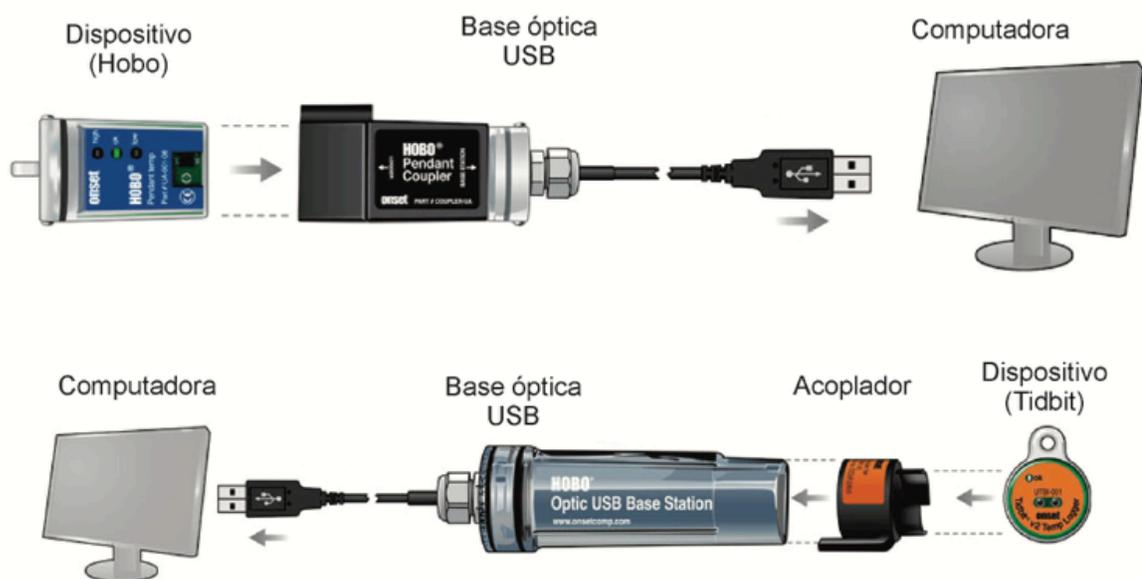


Figura 3. Componentes relacionados con los sensores térmicos para la programación y descarga de información registrada.

temperatura del ambiente las 24 horas del día, sin la necesidad de estar presentes al momento del registro, pueden soportar inundaciones o saturación de agua y continuar con el registro continuo de las temperaturas. No obstante, entre sus principales desventajas se cuentan los costos de adquisición, que para conocer la información registrada es necesario extraer el sensor y conectarlo a la base óptica para su conexión con una computadora y la duración de las baterías, que dependerá de la frecuencia del registro programado.

¿Cuáles son las aportaciones de los HOBOS a la ecología?

Los sensores térmicos se usan cada vez más en investigaciones relacionadas con entender el efecto del clima y sus consecuencias en las poblaciones silvestres de reptiles, principalmente las tortugas marinas y los cocodrilos. Los proyectos pioneros que incorporaron esta tecnología al monitoreo de las temperaturas en nidos de tortugas marinas tuvieron lugar en la primera mitad de la década de 1990 (Godfrey & Mrosovsky 1994). En la actualidad, a nivel

mundial muchos trabajos de investigación utilizan estos dispositivos, colocándolos en el interior de las cámaras de incubación y dejándolos que registren la temperatura en lapsos de 30 a 60 minutos durante todo el proceso de incubación.

En muchas especies de reptiles el sexo de los embriones es determinado por la temperatura de incubación (Deeming 2004, Ewert *et al.* 2004, Harlow 2004, Nelson *et al.* 2004), fenómeno conocido como determinación sexual por temperatura (DST), misma que en condiciones naturales y en especies ovíparas, puede producir proporciones sexuales muy variables entre las nidadas (Ewert *et al.* 1994); sin embargo, la proporción sexual en los nidos depende de una multitud de factores que influyen sobre la temperatura del nido como la exposición solar (sitios fríos o calurosos), la fecha de oviposición (Doody *et al.* 2006) y las características del suelo (Watson *et al.* 2015). Por tanto, es de esperar que las variaciones del clima tanto espacial (altitud y latitud) como temporal, incluso a nivel global, puedan tener un efecto sobre las proporciones sexuales de los neonatos en los reptiles

ovíparos con DST (Standora & Spotila 1985, Janzen 1994, Matsuzawa *et al.* 2002, Miller *et al.* 2004, Doody *et al.* 2006).

La proporción sexual es un elemento crucial de la dinámica poblacional; de tal manera que un sesgo hacia cualquiera de los sexos podría afectar a las poblaciones e incluso llevarlas a la extinción (Girondot *et al.* 2004), debido a que el sesgo hacia un sexo en las poblaciones disminuiría la reproducción de los individuos y provocaría su desaparición (Janzen 1994, Miller *et al.* 2004) producto de una disminución en la fertilidad total de los individuos. En este sentido, la aportación de los hobos (sensores térmicos) a los aspectos ecológicos de la anidación de los reptiles se relaciona con la posibilidad de registrar el

comportamiento de la temperatura de manera continua en el interior de los nidos (Fig. 4a) y permitiendo establecer inferencias acerca de las proporciones sexuales que se generan en las crías en cada temporada de anidación (Fig. 4b). De manera específica, permiten conocer el comportamiento de la temperatura en el periodo de termo-sensibilidad (PTS), que se refiere al periodo crítico del desarrollo embrionario en el que ocurre la diferenciación de las gónadas en ovarios o testículos y que depende de la temperatura de incubación (Janzen & Paukstis 1991). Aunado a esto, también es de importancia el conocimiento de la temperatura pivote o umbral (TP), misma que ha sido definida mediante estudios experimentales para muchas de las especies de tortugas marinas, como se muestra en la tabla II.

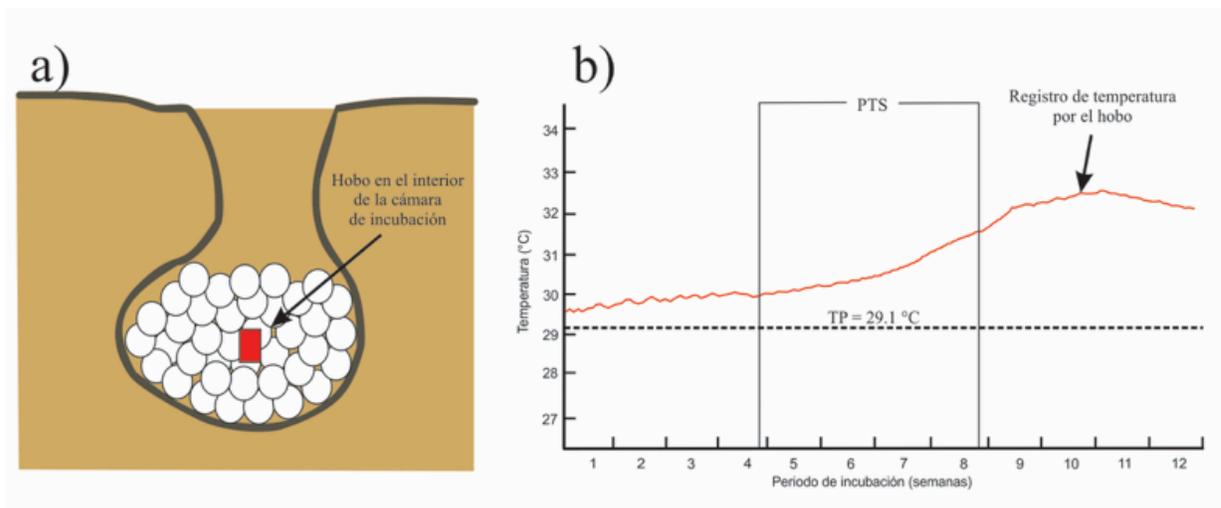


Figura 4. Ilustración de la ubicación del hobo en el interior de las cámaras de incubación de nidos de reptiles (a) y la tendencia del comportamiento de temperatura que registra el hobo durante todo el periodo de incubación (b). PTS = Periodo termosensible, TP = Temperatura pivote.

Tabla II. Temperatura pivote (TP) establecida para las diferentes especies de tortugas marinas que anidan en México.

Especie	TP	Fuente de referencia
<i>Dermochelys coriacea</i>	29.1°	Binckley <i>et al.</i> 1998
<i>Lepidochelys olivacea</i>	29.1°	McCoy <i>et al.</i> 1983
<i>Chelonia mydas agassizzi</i>	29.5°	Diaz 1986
<i>Chelonia mydas</i>	28.7°	Godley <i>et al.</i> 2002
<i>Lepidochelys kempii</i>	32.5°	Shaver <i>et al.</i> 1988
<i>Caretta caretta</i>	29.5°	Yntema & Mrosovsky <i>et al.</i> 1982
<i>Eretmochelys imbricata</i>	29.3°	Mrosovsky <i>et al.</i> 2009

Consideraciones finales

En México se está iniciando la aplicación de esta tecnología y su futuro parece prometededor en cuanto a la aportación de información científica al campo de la ecología, sobretodo por la importancia que representa incluso en las líneas de acción para los tomadores de decisiones, incluida la sección gubernamental, relacionados con la protección de grupos prioritarios como las tortugas marinas y los cocodrilos. Si las condiciones del clima continúan incrementando conforme a las predicciones realizadas hasta ahora (IPCC 2014), es posible pensar que los efectos podrían ser dramáticos hacia fines del presente siglo (Fuentes *et al.* 2011), debido a que las condiciones naturales podrían producir una alta feminización (en el caso de las tortugas marinas) o masculinización (en el caso de los cocodrilos) que conlleven a problemas poblacionales futuros.

Agradecimientos

A la Universidad del Mar (UMAR) y su División de Estudios de Posgrado por facilitar las acciones y actividades para realizar el presente documento durante los estudios del primer autor (JGG) en el Programa de Doctorado en Ecología Marina. A dos revisores anónimos que contribuyeron a mejorar el manuscrito presentado.

Referencias

- Bardsley, W. G., R. A. Ackerman, N. A. S. Bukhari, D. C. Deeming & M. W. J. Ferguson. 1995. Mathematical models for growth in alligator (*Alligator mississippiensis*) embryos developing at different incubation temperatures. *Journal of Anatomy* 187(1): 181-190.
- Binckley, C. A., J. R. Spotila, K. S. Wilson & F.V. Paladino. 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia* 2: 291-300.
- Booth, D.T. 2006. Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(2): 274-281.
- Deeming, D.C. 2004. Prevalence of TSD in Crocodylians. Pp. 31-41 En: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Díaz, C.A. 1986. Importancia de la temperatura de incubación en la determinación sexual de la tortuga negra *Chelonia agassizi*, en la playa de Colola, Michoacán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán.
- Doody, J.S., E. Guarino, P. Harlow, B. Corey y G. Murray. 2006. Quantify nest site choice in reptiles using hemispherical photography and GAP Light analysis. *Herpetological Review* 37(1): 49-52.
- Enciso, J. M., D. Porter, & X. Périès. 2016. Uso de sensores de humedad del suelo para eficientizar el riego. Texas A&M, B-6194S, USA.
- Ewert, M. A., J.W. Lang, & C.E. Nelson. 2004. Turtle sex-determining modes and TSD patterns and some TSD patterns correlates. Pp. 21-32 En: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Fuentes, M., C. J. Limpus, & M. Hamman. 2011. Vulnerability of sea turtle nesting grounds to climate change. *Global Change Biology*, 17: 140-153.
- Frankham, R., J.D. Ballou, & D.A. Briscoe. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, U.K.
- Giron dot, M., V. Delmas, P. Rivalan, F. Courchamp, A. Prevot-Julliard, & M. H. Godfrey. 2004. Implications of temperature-dependent sex determination for population dynamics. Pp. 148-155 En: N. Valenzuela & V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Godley, B. J., A. C. Broderick, F. Glen & G. C. Hays. 2002. Temperature-dependent sex determination of Ascension island green turtles. *Marine Ecology Progress Series* 226: 115-124.
- Godfrey, M. & N. Mrosovsky. 1994. Simple method of estimating mean incubation temperatures on sea turtle beaches. *Copeia* 1994 (3): 808-811.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D.W. Lea, & M. Medina-Elizalde. 2006. Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(39): 14288-14293.
- Hare, K.M., S. Pledger, & C.H. Daugherty. 2008. Low incubation temperatures negatively influence locomotor performance and behaviour of the nocturnal lizard *Oligosoma suteri* (Lacertidae: Scincidae). *Copeia* 2008(1): 16-22.
- Harlow, P.S. 2004. Temperature-Dependent sex determination in Lizards. Pp. 42-52 En: N. Valenzuela & V. Lance (eds.), *Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15(2): 56-61.

- Hunter, M.L. Jr. 2002. Fundamental of conservation biology. 2nd Edition, Blackwell Science, Massachusetts. EUA.
- IPCC. 2007. Report of the Intergovernment Panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen, F.J. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 91: 7487-7490.
- Köhler, G. 2005. Incubation of reptile eggs. Krieger Publishing Company. Alemania.
- Matsuzawa, Y., K. Sato, W. Sakamoto & K.A. Bjorndal. 2002. Seasonal fluctuation in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. Marine Biology 140: 639-646.
- McCoy, C.J., R.C. Vogt, & E.J. Censky. 1983. Temperature controlled sex determination in sea turtle *Lepidochelys olivacea*. Journal of Herpetology 17(4): 404-406.
- Morris, K.A., G.C. Packard, T.J. Boardman, G.L. Paukstis, & M.J. Packard. 1983. Effect of the hydric environment stages for sex determination in reptiles. Amphibia-Reptilia 12: 169-179.
- Miller, D., J. Summers, & S. Silber. 2004. Environmental versus genetic sex determination: a possible factor in dinosaur extinction?. Fertility and Sterility 81(4): 954-964.
- Mrosovsky, N., S.J. Kamel, C.E. Diez & R.P. van Dam. 2009. Methods of estimating natural sex ratios of sea turtles from incubation temperatures and laboratory data. Endangered Species Research 8: 147-155.
- Morris, K.A., G.C. Packard, T.J. Boardman, G.L. Paukstis, & M.J. Packard. 1983. Effect of the hydric environment stages for sex determination in reptiles. Amphibia-Reptilia 12: 169-179.
- Nelson, N.J., A. Cree, M.B. Thompson, S.N. Keall, & C. H. Daugherty. 2004. Temperature-dependent sex determination in tuataras. Pp. 53-58 En: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Nichols, J.D. 1987. Population models and crocodile management. Pp. 157-175 En: G.J.W. Webb, S.C. Manolis y P.J. Whitehead (eds.), Wildlife management: Crocodiles and alligators. Surrey Beatty and Sons Pty Limited, Chipping Norton, Australia.
- Patino-Martínez, J. 2013. Las tortugas marinas y el cambio global. Munibe Monographs, Nature Series 1: 99-105.
- Rhen, T. & J.W. Lang. 2004. Phenotypic effect of incubation temperature in reptiles. Pp. 90-98 En: N. Valenzuela y V. Lance (eds.), Temperature Dependent Sex determination in Vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rubio, J. J., J. A. Hernández Aguilar, F. J. Ávila Camacho, J. M. Stein Carrilo, & A. Meléndez Ramírez. 2016. Sistema sensor para el monitoreo ambiental basado en redes neuronales. Ingeniería Investigación y Tecnología, XVII (2): 211-222.
- Standora, E.A. & J.R. Spotila. 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. Copeia 3: 711-722.
- Shaver, D. J., D.W. Owens, A.H. Chaney, C.W. Caillouet, P. Burchfield Jr. & R. Marquez. 1988. Styrofoam box and beach temperatures in relation to incubation and sex ratios of Kemp's ridley sea turtles. Pp. 103-108 En: B.A. Schroeder (Ed.), Proceedings of the Eighth annual Workshop on Sea turtles conservation.
- Villegas, A, L. Sigler & V. H. Reynoso. 2011. Método de ubicación y seguimiento de nidos (USN). Pp. 187-205, In: O. Sánchez, G. López, A. García & H. Benítez (Eds), Programa de monitoreo del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*). México - Belice - Guatemala. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad / Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Watson, M.K., K. Stewart, T.M. Norton & M. A. Mitchell. 2015. Evaluating environmental and climatic influences on nesting in Leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in St. Kitts, West Indies. Journal of Herpetological Medicine and Surgery 25(3-4): 122-127.
- Whitfield-Gibbons, J., D.E. Scott, T.J. Ryan, K.A. Buhlmann, T.D. Tuberville, B.S. Metts, J.L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy & C.T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Dejà Vu Amphibians. BioScience 50(8): 653-666.
- Yntema, C.L. & N. Mrosovsky. 1982. Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. Canadian Journal of Zoology 60: 1012-1016.

Recibido: 10 de marzo de 2018

Aceptado: 27 de abril de 2018

La investigación científica sobre tortugas marinas en México: Una revisión a las actividades y acciones de investigación y conservación

Jesús García Grajales^{1,3,*}, José Luis Arcos García², Eustacio Ramírez Fuentes¹ & Juan Meraz¹

Resumen

Las tortugas marinas se encuentran entre los clados de vertebrados más amenazados del mundo, a pesar de su importante papel ecológico. Nuestro objetivo fue realizar un análisis a nivel país sobre la situación actual de las investigaciones en tortugas marinas en México. Para ello, se realizó una búsqueda en distintas bases de datos sobre información acerca de la investigación científica publicada sobre tortugas marinas en el país. Se compiló un total de 512 trabajos publicados entre 1950 y 2016. El 42.7% son artículos científicos, el 27% se refiere a informes técnicos, el 13.9% corresponde a tesis de licenciatura; por su parte el 6.7% son de maestría, el 5.3% son capítulos de libro, el 2.9% se trata de libros y sólo el 1.6% son tesis de doctorado. Los temas más estudiados se relacionan con conservación y manejo (40.9%), ecología (11.74%) y anatomía (8.41%). *Lepidochelys olivacea* es la especie con mayor cantidad de artículos científicos publicados (24.7%), mientras que *Dermochelys coriacea* es la de menor cantidad de trabajos en este rubro. Existe una predominancia de estudios realizados en la vertiente del Pacífico mexicano (80.4%) en comparación con la vertiente del Golfo de México (19.6%), siendo Baja California Sur (40.8%, n=100) el estado con mayor número de estudios realizados en el Pacífico mexicano, en tanto

Abstract

Sea turtles are among the most endangered clades of vertebrates in the world, in spite of their important ecological role. Our objective was to perform an analysis at a national level on the current situation of research on sea turtles in Mexico. We conducted a thorough search in different databases about research on sea turtles in Mexico. We compiled a total of 512 papers written between 1950 and 2016. Forty-two point seven percent are scientific articles, 27% are technical reports, 13.9% are undergraduate theses, 6.7% are master's dissertations, 5.3% are chapters of books, 2.9% are books and 1.6% are Ph D dissertations. The most-studied themes are related to conservation and management (40.9%), ecology (11.74%) and anatomy (8.41%). *Lepidochelys olivacea* is the species with the majority of scientific articles (24.7%) while *Dermochelys coriacea* is the species with the least amount of work in this field. There is a predominance of studies in the Mexican Pacific slope (80.4%) compared to the Gulf of Mexico (19.6%). Baja California South (40.8%, n=100) is the state with the highest number of studies carried out on the Mexican Pacific slope, while the Yucatan (25%, n= 29) is the state with the highest number of studies carried out in the Gulf of Mexico.

¹ Instituto de Recursos, Universidad del Mar campus Puerto Ángel. Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, 70902, Oaxaca, México.

² Instituto de Ecología, Universidad del Mar campus Puerto Escondido. Km. 2.5, Carretera Federal Puerto Escondido – Sola de Vega, San Pedro Mixtepec, 71980, Oaxaca, México

³ Estudiante de Doctorado en Ecología Marina, División de Estudios de Posgrado, Universidad del Mar, Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Distrito de San Pedro Pochutla, 70902, Oaxaca, México.

* Autor de correspondencia: archosaurio@yahoo.com.mx (JGG)

que Yucatán (25%, $n=29$) es el que tiene mayor número de estudios en la vertiente opuesta.

Palabras clave: *Chelonia*, Conservación, *Dermochelys*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys*, México.

Recibido: 13 de julio de 2018

Aceptado: 01 de octubre de 2018

Introducción

Las tortugas marinas (TM) forman parte de la historia y el patrimonio biológico de México (Álvarado-Díaz & Delgado 2004) y son consideradas importantes componentes de los complejos ecosistemas marinos y costeros (Azanza *et al.* 2006); sin embargo, igual que el resto de los testudinos, se encuentran entre los clados de vertebrados más amenazados del mundo (Primack 2012, Böhm *et al.* 2013). Entre las amenazas más reconocidas para las poblaciones de tortugas marinas se mencionan: a) la captura, tanto directa como incidental, por parte de las actividades relacionadas con la pesquería (Spotila *et al.* 2000, Kenneth *et al.* 2004, Senko *et al.* 2014), b) la modificación del hábitat de anidación y alimentación (Dickinson *et al.* 2007, Pike & Stiner 2007), c) las alteraciones actuales del clima (Patiño-Martínez, 2013), d) la recolección ilegal de huevos (Mazaris *et al.* 2009, Rondón *et al.* 2009) y la contaminación por plásticos en las costas y los mares (Nelms *et al.* 2015). Por tanto, la suma de todas estas amenazas ha causado el declive de la mayoría de las poblaciones anidantes del mundo (Dethmers & Baxter 2011), influyendo en su categorización como especies prioritarias.

Este grupo biológico cumple con papeles ecológicos importantes en ecosistemas tan diversos como los arrecifes coralinos (León & Bjorndal 2002) y los pastos marinos, transportando además energía entre el mar y las playas (Bouchard & Bjorndal 2000). Adicionalmente, su uso no extractivo genera en algunos países mayores ingresos económicos, y por tanto, beneficios para su conservación y manejo (González-Paredes & Melero 2014).

Key words: *Chelonia*, Conservation, *Dermochelys*, *Eretmochelys*, *Lepidochelys*, Mexico.

Las situaciones descritas anteriormente han provocado que las TM sean objeto de numerosas investigaciones científicas a nivel mundial; no obstante, el conocimiento sobre su historia natural y ecología en México sigue incompleto, de manera similar a lo que ocurre con las tortugas terrestres y de agua dulce (Macip-Ríos *et al.* 2015), por lo que se desconocen las tendencias actuales de las investigaciones en el país. Además, es fundamental realizar un análisis sobre las TM para que sirvan de guía en los esfuerzos futuros, considerando que todo esto sirva para plantear una política que motive la generación de conocimiento que cubra los vacíos de información (Jiménez-Orocio *et al.* 2015).

Desafortunadamente, la literatura gris ha alcanzado una proporción dominante en lo referente al estudio sobre tortugas marinas. Ésta se define como el cúmulo de material científico que no ha sido arbitrado en la forma habitual y no se halla al alcance de los científicos interesados en el tema en particular (Laufer 2007). Bajo esta denominación se incluyen las tesis y trabajos de ascenso de todos los niveles de educación superior, informes técnicos o institucionales y publicaciones periódicas locales o de escasa distribución, escritas por lo general en idiomas distintos al inglés, el cual se ha constituido como el idioma científico universal (Laufer 2007); sin embargo, la principal premisa es que el trabajo no haya sido evaluado y aceptado por el criterio de pares especialistas en el tema y publicado en revistas de difusión de información científica periódica.

El objetivo de este trabajo es presentar un análisis a nivel país sobre la situación actual del conocimiento de las TM en México, con

base en investigaciones científicas y con el fin de mostrar la importancia de definir vacíos de información y prioridades para la investigación de estas especies a nivel nacional. Nuestro análisis del conocimiento permitirá, por un lado, comprender los factores que han determinado estos estudios y, por otro, definir las directrices de la investigación en el futuro; así como subsanar los vacíos en el conocimiento para contar con mejor información para la toma de decisiones sobre el manejo y la conservación de dichas especies prioritarias.

Materiales y métodos

Realizamos una búsqueda intensiva de la literatura publicada sobre estudios efectuados en México y enfocados en las TM hasta julio de 2016, consultando las bases de datos: ISI (Institute for Scientific Information), Web of Science, EBSCO (Elton B. Stephens Company), JStore, BiOne, Scielo (Scientific Electronic Library Online), Springer, Science Direct, Redalyc (Red de Revistas Científicas de Latinoamérica y el Caribe), Google Scholar, así como la página web Researchgate. En el caso de aquellos trabajos cuyas referencias bibliográficas pertenecían a revistas no indexadas en las bases de datos antes citadas, se realizaron solicitudes directas a los autores vía correo electrónico con el fin de solicitarles dicho material. Las siguientes palabras fueron utilizadas en los motores de búsqueda: <<tortuga marina>>, <<México>>, <<laúd>>, <<golfina>>, <<tortuga prieta>>, <<tortuga carey>>, <<*Dermochelys*>> y <<*Chelonia*>>, para las bases de datos en español; con respecto al caso de la lengua inglesa: <<nesting>>, <<sea turtles>>, <<marine reptiles>> y <<global warming>>. Para complementar la información de la literatura científica se buscaron también, tanto en internet como por solicitud directa a los autores, libros, capítulos de libro, tesis y artículos de divulgación con temas sobre tortugas marinas de México. En este trabajo se intentó realizar una búsqueda lo más completa posible; sin embargo, es probable que algunos estudios no hayan sido considerados al no encontrar ninguna referencia de los mismos en ninguna de las bases de

datos analizadas; no obstante, el número de trabajos compilados es una muestra representativa del quehacer científico sobre tortugas marinas en México a lo largo del tiempo considerado en el mismo. La información recopilada se clasificó en: artículos científicos (AC), libros (LB), capítulos de libro (CL), tesis de licenciatura (TL), tesis de maestría (TM), tesis de doctorado (TD) e informes técnicos finales (IT). Decidimos omitir todos aquellos trabajos presentados como resumen de memorias en Congresos y Simposios debido a su corta extensión. Por otro lado, cuando un trabajo se presentó como tesis de grado y posteriormente fue publicada como un artículo científico, para no generar un sesgo en el análisis, se decidió utilizar la publicación más reciente.

Todos los trabajos se categorizaron con base en las líneas de investigación científica identificadas y con ello se generaron 15 enfoques de investigación (Tabla I). Para conocer la distribución espacial del conocimiento sobre TM se georrefenció la mayor cantidad de sitios de estudio citados en las publicaciones y posteriormente fueron sobrepuestos con el marco geoestadístico del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI 2015).

Tabla I. Categorías de los enfoques de investigación encontrados en los estudios sobre tortugas marinas en México.

Clave	Categoría
1	Hábitat
2	Anatomía
3	Morfología
4	Reproducción
5	Ecología poblacional
6	Genética
7	Toxicología
8	Parásitos/Enfermedades/Salud
9	Técnicas y misceláneos
10	Conservación y manejo
11	Hábitos alimenticios
12	Aspectos sociales
13	Bacteriología
14	Contaminación/Impacto Ambiental
15	Ecología

Resultados

Se recopiló un total de 512 trabajos realizados entre 1950 y 2016, cuyo número por décadas osciló entre 1 y 186, con una tendencia al aumento en los últimos 26 años (Fig. 1) y, de manera notable, a partir del establecimiento de la veda para las tortugas marinas en la década de 1970. El mayor número de trabajos sobre tortugas marinas (95.89%) se realizó a partir de 1980, mientras que en las décadas de 1950 a 1979 se registró el menor número de trabajos realizados (4.11%) en México (Tabla II).

Los artículos científicos representan el mayor porcentaje de los trabajos recopilados (42.8%, n= 219), seguido de los informes técnicos (27%, n= 138), las tesis de licenciatura (13.9%, n= 71), las tesis de maestría (6.7%, n= 34), los capítulos de libro (5.3%, n= 27), los libros (2.9%, n= 15) y las tesis de doctorado (1.6%, n= 8) (Fig. 2). Los artículos están publicados en 87 revistas, de las cuales el 79.3% (n= 69) son internacionales indexadas con factores de impacto que varían de 0.15 a 4.16. Por esta razón, el mayor conocimiento sobre tortugas marinas en las revistas especializadas está en inglés (68.3%). Resalta en los artículos la predominancia de estudios realizados en la vertiente del Pacífico (80.4%, n= 176)

en comparación con la del Golfo de México (19.6%, n= 43) y bajo la misma tendencia se encuentran las tesis de licenciatura (Pacífico 66.2%; Golfo de México 33.8%), las de maestría (Pacífico 81.3%, Golfo de México 18.8%)

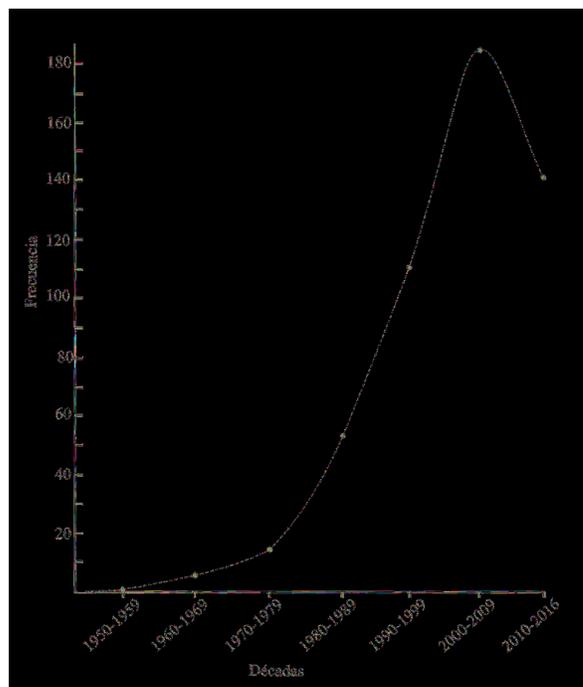


Figura 1. Número de trabajos publicados por décadas sobre tortugas marinas en México.

Tabla II. Número de trabajos sobre tortugas marinas publicados por décadas. Respecto a la categoría, los números corresponden a la clave de la tabla I.

Categoría	1950-1959	1960 - 1969	1970 -1979	1980 - 1989	1990 -1999	2000-2009	2010-2016	%
1	0	0	0	0	0	9	8	3.3
2	0	0	0	10	8	12	14	8.6
3	0	0	1	0	1	1	5	1.6
4	0	1	2	11	13	10	5	8.2
5	0	0	0	2	1	3	10	2.9
6	0	0	0	0	4	15	3	4.3
7	0	0	0	0	1	11	11	4.5
8	1	1	0	0	6	7	5	3.9
9	0	0	2	2	5	4	6	3.7
10	0	3	7	21	52	75	38	38.4
11	0	0	0	2	2	2	2	1.6
12	0	0	1	0	1	6	11	3.7
13	0	0	1	0	1		3	1.0
14	0	0	0	0	2	1	4	1.4
15	0	1	0	10	8	33	14	12.9

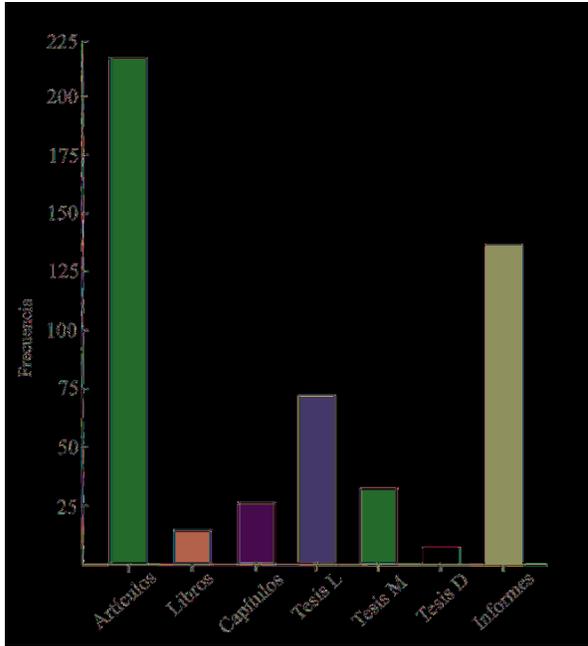


Figura 2. Total de trabajos publicados sobre tortugas marinas en México.

y las de doctorado (Pacífico 75%, Golfo de México 25%).

De las 113 tesis realizadas hasta la fecha analizada, el 2.7% (n= 3) se elaboró antes de 1980, el 15% (n= 17) entre 1980 y 1989, el 20.4% (n= 23) entre 1990 y 1999, mientras que el 39.8% (n= 45) se produjo entre 2000 y 2009; en tanto que en la presente década se cuenta con el 22.1% (n= 25) de tesis realizadas.

De manera general, los cinco temas que presentaron un mayor porcentaje de aparición en los trabajos recopilados son: conservación y manejo (40.9%, n= 209), ecología (11.74%, n= 60), anatomía (8.41%, n= 43), reproducción (7.83%, n= 40) y genética (4.7%, n= 24). Muy pocos se han elaborado sobre temas de impacto ambiental en las áreas de anidación (1.37%, n= 7), hábitos alimenticios (1.37%, n= 7), morfología (1.7%, n= 7) y bacteriología (0.78%, n=4) (Fig. 3).

La mayoría de los trabajos compilados en total (61.3%, n= 314) hace referencia a dos o más especies o al nombre taxonómico grupal (*Chelonia*); sin embargo, de manera individual las tres especies más utilizadas en los trabajos son: *Lepidochelys olivacea* (Eschsholtz

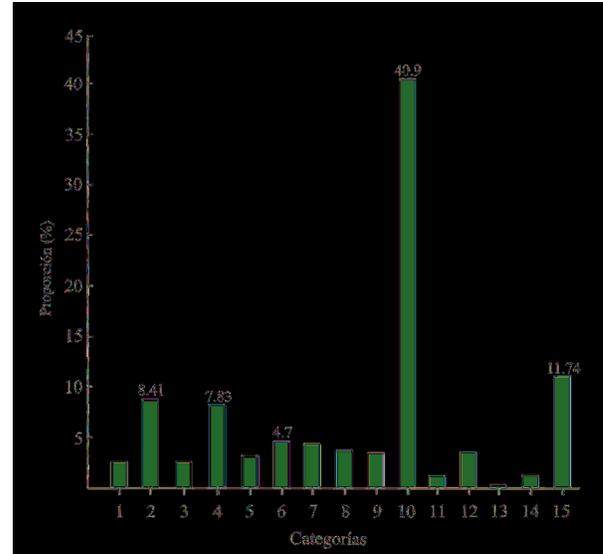


Figura 3. Tópicos abordados con mayor frecuencia en los estudios sobre tortugas marinas de México. Respecto a las categorías, los número corresponden a la clave de la tabla I.

1829) (9.2%, n= 47), seguida de *Dermochelys coriacea* (Vandelli 1761) (7.6%, n= 39) y *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus 1766) (6.6%, n= 34). En el caso de los artículos científicos, *L. olivacea* (24.7%, n= 54), *Chelonia mydas agassizii* (Linnaeus 1758) (21%, n= 46) y *E. imbricata* (8.7%, n= 19) son las principales especies referidas.

Una tendencia similar se observa en el caso de las tesis de licenciatura (*L. olivacea* 32.4%, n= 23; *Ch. mydas agassizii* 21.1%, n=15, *L. kempii* 7%, n= 5) y maestría (*L. olivacea* 23.5%, n= 8; *C. mydas agassizii* 21.1%, n=7, *L. kempii* (Garman 1880) (5.9%, n= 2); no obstante, en el caso de las tesis de doctorado es *C. m. agassizii* la especie más estudiada (25%, n=2). Resalta el hecho de que *D. coriacea* es la especie de la que menos artículos científicos y tesis se han realizado; sin embargo, es la que cuenta con la mayor cantidad de informes técnicos.

Respecto a la temporalidad, son escasos los estudios que demostraron la compilación de información superior a los cinco años, entre los que destacan los trabajos de: García *et al.* (2003), Sarti *et al.* (2007) y Vannini *et al.* (2011). Resalta el hecho de que, en todos estos casos, la participación comunitaria fue el elemento

clave para la citada compilación de la información a largo plazo.

Distribución geográfica de los estudios sobre tortugas marinas

El análisis de la localización de las investigaciones por estados muestra un mapa interesante de la geografía del conocimiento que se tiene sobre las TM de México (Fig. 4). Considerando las aportaciones de los trabajos con referencia de la localidad donde se realizaron (361), la mayoría de los estudios se ha llevado a cabo en las costas del Pacífico mexicano (67.9%, n= 245), en comparación con las costas del Golfo de México (32.1%, n= 116). Para la vertiente del Pacífico mexicano destaca Baja California Sur como el estado con el mayor número de estudios realizados (40.8%, n=100), seguido de: Oaxaca (17.6%, n= 43),

Michoacán (16.3%, n= 40) y Jalisco (9.8%, n= 24). En tanto que para la vertiente del Golfo de México, el estado de Yucatán presenta el mayor número de estudios (25%, n= 29), sucedido por: Quintana Roo (18.1%, n= 21), Tamaulipas (16.4%, n= 19), Veracruz (13.8%, n= 16) y Campeche (12.9%, n= 14). Resalta el hecho de que Chiapas y Tabasco no presentan estudios formales en la investigación de tortugas marinas. En la figura 4 se muestran los principales sitios de estudio para la investigación sobre tortugas marinas, aclarando que no fue posible georreferenciarlos todos debido a la ausencia de información en las fuentes consultadas.

Las principales entidades educativas y de investigación que han contribuido con la mayor cantidad de estudios sobre tortugas marinas son: la Universidad Nacional

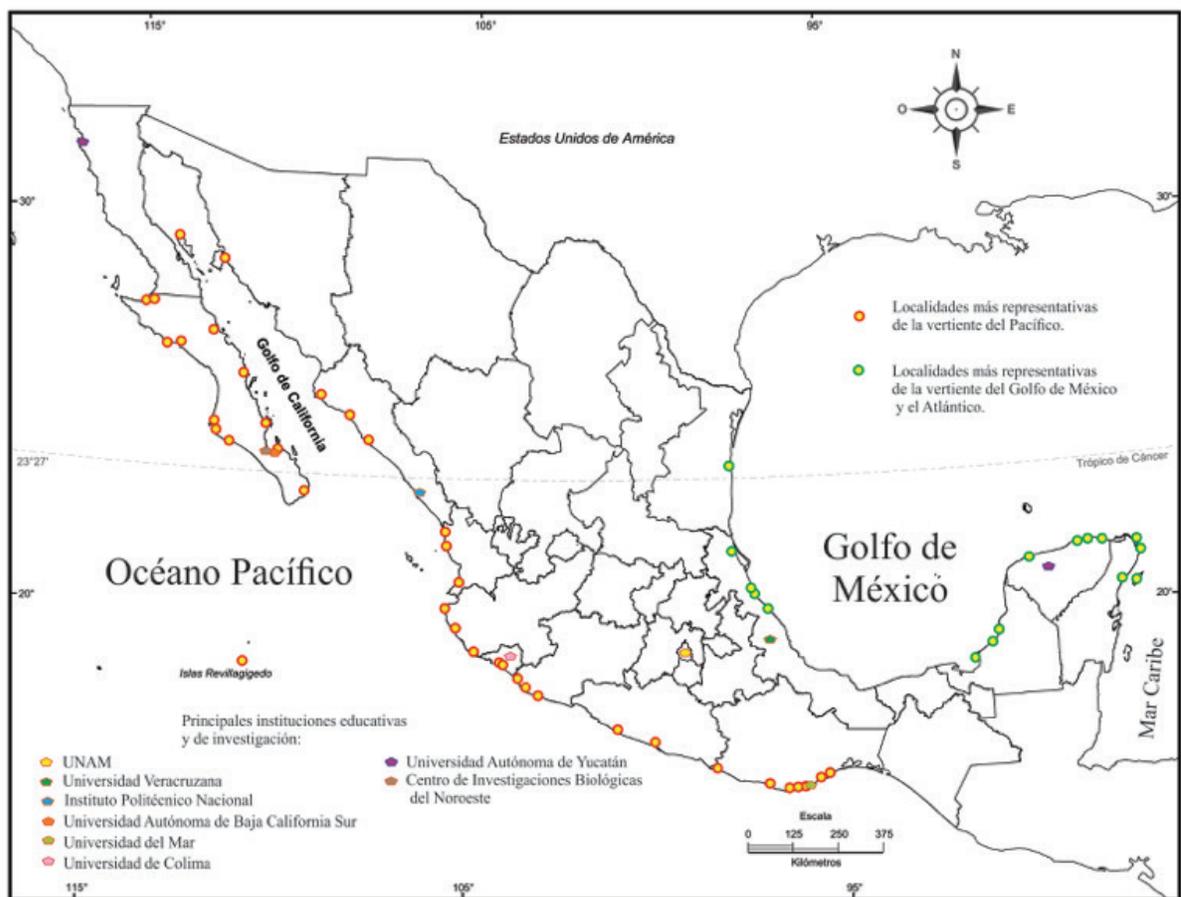


Figura 4. Localización de los sitios sujetos a investigaciones sobre tortugas marinas en México. Elaborado a partir de los estudios referidos en 219 artículos.

Autónoma de México (13.3%), la Universidad Veracruzana (10.6%), el Instituto Politécnico Nacional (10.6%), la Universidad Autónoma de Baja California Sur (8.8%), la Universidad del Mar (8.8%), la Universidad de Colima (4.4%) y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (3.5%); demostrándose nuevamente la presencia de una mayor cantidad de instituciones en la vertiente del Pacífico mexicano.

Discusión

A 66 años de la primer publicación sobre TM en México (Caballero & Zerecero 1950), el número total de investigaciones se incrementó a 512 trabajos entre 1950 y 2016. Se observa un fortalecimiento en la investigación a partir de 1980; sin embargo, se necesita mucho por hacer al existir vacíos geográficos de información, así como enfoques que son absolutamente desconocidos. Por mencionar algunos casos, hacen falta estudios sobre microbiología, impacto ambiental en las zonas de anidación y hábitos alimenticios; tanto en la vertiente del Pacífico mexicano como en la del Golfo de México.

Es inquietante saber que no existen trabajos que evalúen la presencia y el efecto de los microorganismos en la anidación y desarrollo embriológico de las TM, por esta razón el tema resulta fundamental para la integración del conocimiento de este grupo prioritario. Asimismo, existen escasos estudios que aborden el tema del impacto ambiental y evalúen la vulnerabilidad en las zonas de anidación, como el caso del estado de Campeche (Bolongaro *et al.* 2010).

Adicionalmente, el aumento de la temperatura en los nidos provoca un incremento en la proporción de hembras respecto a los machos y, por tanto, disminuye el potencial reproductivo (Hawkes *et al.* 2007, 2009; Santidrián *et al.* 2015, Esteban *et al.* 2016); sin embargo, en México existen escasos trabajos que hayan evaluado el efecto de la temperatura en la determinación del sexo en las TM, así como las características de este fenómeno a nivel local. De lo anterior se desprende la importancia de considerar estas temáticas como prioritarias

dada su relevancia como indicadores del monitoreo de los efectos del cambio climático o del impacto ambiental del desarrollo costero en México y sus consecuencias en el hábitat de anidación y en la dinámica poblacional de las TM en México.

Respecto a los artículos científicos, el hecho de encontrar un alto porcentaje de trabajos con revisión arbitral y en revistas con factor de impacto podría ser indicativo de una alta calidad de los mismos. No obstante, la situación de que los informes técnicos sean el segundo grupo de información básica más abundante en referencia a las TM de México provoca que los conocimientos generados en dichos documentos sean de una distribución más restringida y de poca accesibilidad. Por otra parte, debido a que estos trabajos no han sido evaluados por pares especialistas en cuanto a seriedad, objetividad, calidad y repetibilidad; hace que esta información pierda veracidad (Lauffer 2007). De las 71 tesis de licenciatura registradas, menos del 2% de estos trabajos fueron posteriormente publicados como artículos científicos; de igual manera, la misma tendencia ocurrió con las tesis de maestría. La problemática de esta situación ocurre cuando se intenta acceder a los repositorios de las instituciones que resguardan a dichos documentos debido a la protección de los derechos de autor; sin embargo, dado que la información no será publicada tampoco ocurre la facilidad de acceder a ella.

En el presente trabajo se demuestra que *L. olivacea* es la especie de tortuga marina que más se estudia en el país; la razón puede ser atribuida a su particularidad de realizar anidaciones masivas en ciertas áreas de la República Mexicana, además de que tiene mayor incidencia de anidación solitaria en las costas del Pacífico mexicano (Vannini *et al.* 2011). En contraparte, *D. coriacea* es la especie en la que menos se han centrado las investigaciones, lo cual resulta preocupante ya que es una especie vulnerable, principalmente porque las poblaciones que anidan en la costa del Pacífico mexicano fueron históricamente robustas y consideradas como una de las más grandes a nivel mundial (Sarti *et al.* 2007);

no obstante, la anidación de esta especie en México continúa disminuyendo de manera alarmante resultando en poco menos de 1,000 hembras por temporada (Tapilatu *et al.* 2013). Por tal situación, *D. coriacea* se encuentra clasificada por la Unión Mundial de la Naturaleza (UICN) en Peligro Crítico de Extinción y en México es catalogada como “En Peligro de extinción” por la NOM-059-SEMARNAT (Sarti 2004), imperando la necesidad de desarrollar estudios que aborden los temas relacionados con el efecto del cambio climático sobre las poblaciones de esta especie que anidan en México.

El hecho de que un mayor número de trabajos sobre TM se haya realizado en la vertiente del Pacífico mexicano se relaciona con una importante cantidad de instituciones educativas y de investigación en este lado de la República Mexicana. Una situación similar, aunque en un grupo temático distinto, ocurre con la investigación científica sobre dunas costeras de México, caracterizada por la mayor concentración de las investigaciones que ocurre en el Atlántico como producto del establecimiento de Centros de Investigación en esa región (Jiménez-Orocio *et al.* 2015). Por otro lado, la situación social por la que atraviesan los estados de Michoacán, Guerrero y Chiapas puede ser la causa por la cual existe menor número de trabajos en esas entidades.

El estado de Chiapas destaca por su elevada riqueza de reptiles, contando en específico con un total de 16 especies de tortugas dulceacuícolas y marinas (Luna-Reyes *et al.* 2013); sin embargo, no existen trabajos de investigación formales en relación a las tortugas marinas en esta entidad. En la búsqueda dentro de los repositorios de la Universidad Autónoma de Chiapas (UNICACH) y la Universidad de Ciencias y Artes (UNACH) no se encontraron proyectos ni tesis elaboradas con estas especies. La razón puede ser atribuida a que dichas instituciones se encuentran ubicadas en la capital del estado, dificultando la logística para realizar trabajos de investigación en las distintas áreas de anidación de la costa chiapaneca. En este sentido, Jiménez-Orocio *et al.* (2015), explican que muchas de las investigaciones

acerca de las dunas costeras están centradas en un sitio específico y se relacionan con el establecimiento de estaciones biológicas, por lo que una situación similar relacionada con la ausencia de dichas estaciones puede ocurrir respecto a la carencia de investigaciones con tortugas marinas en ese estado.

Las universidades y centros de investigación son los principales productores de información científica sobre todo en los países latinoamericanos, debido a que es en éstos donde se impulsan y consolidan muchos grupos científicos, así como el tener la responsabilidad de generar recursos humanos especializados (Ríos-Gómez & Herrera-Solano, 2005). Lo anterior se refleja en los resultados de este trabajo, al provenir los mayores porcentajes de nuestra recopilación de las universidades públicas, principalmente.

Es imperante realizar estudios a largo plazo, ya que únicamente a través del seguimiento de las poblaciones durante varios años se puede tener un panorama más completo de su historia natural en un mismo sitio (García *et al.*, 2003); no obstante, es fundamental que la información generada a lo largo de esos años de investigación se publique, ya que sólo de esta manera la información puede ser considerada confiable y de calidad.

De la información recopilada existen pocos trabajos en los que el periodo de estudio sobrepase más de cinco años, siendo muy frecuentes estudios de un año de duración. En este sentido, los mecanismos de financiamiento gubernamental son la herramienta clave para sostener programas de esta naturaleza; sin embargo, se ha demostrado que el vínculo con los grupos comunitarios asentados en cercanía a las zonas de anidación es de suma importancia para lograr la protección y el seguimiento a largo plazo como una estrategia efectiva para la conservación de las TM en México (García *et al.*, 2003; Sarti *et al.*, 2007; Vannini *et al.*, 2011).

Para mejorar la comprensión de un tema específico, detectar tendencias en el conocimiento y vacíos de información, así como visualizar el conocimiento de un grupo

biológico clave es necesario realizar un análisis bibliográfico que permita conocer los distintos enfoques abordados hasta la actualidad (Jiménez-Orocio *et al.*, 2015). La presente revisión y análisis permite conocer lo principales vacíos de información por enfoques y áreas geográficas, así como por especies de tortugas marinas. En particular, este análisis señala como aspectos prioritarios: a) generar más estudios y publicaciones sobre *D. coriacea* y los efectos que sufrirán sus poblaciones en México en torno al cambio climático, b) generar una mayor cantidad de conocimientos sobre el impacto ambiental y la erosión de las playas de anidación y c) fortalecer el esfuerzo de los trabajos de investigación para convertirlos en estudios a largo plazo. Por último, la participación comunitaria en los proyectos de conservación de tortugas marinas en México es el elemento clave para lograr que los estudios alcancen el enfoque de largo plazo; no obstante, los incentivos deben ser correctamente canalizados a fin de evitar actos de corrupción que desmotiven a las comunidades interesadas.

Agradecimientos

A la Universidad del Mar y al programa de Doctorado en Ecología Marina de la División de Estudios de Posgrado por las facilidades otorgadas al primer autor para realizar la compilación de este trabajo, el cual se originó como producto de las asignaturas Seminario de Tesis I y II. Agradecemos a Rafael Riosmena Rodríguez (QEPD) por facilitarnos sus libros y trabajos científicos sobre tortugas marinas, a Gustavo Hinojosa Arango por el acceso digital a las tesis generadas por sus alumnos, así como a Kutzari A.C. por facilitar gran parte de sus informes técnicos. A Gustavo Aguirre del Instituto de Ecología, A.C. por la revisión a la versión preliminar de este trabajo y sus aportaciones, así como a Deanna Strikaitis de la Universidad del Mar por su revisión a la versión en inglés.

Referencias

Álvarado-Díaz, J. & C. Delgado. 2004. *Tortugas marinas de Michoacán*. Historia natural y conservación.

- Comisión de Pesca de Michoacán / Universidad de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. 140 p.
- Azanza, J., Y. Ruisanchez-Carrasco, M. E. Ibarra, C. Ruiz, L. Castellanos & D. Ríos-Tamayo. 2006. Indicadores de éxito reproductivo de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en tres playas de la Península de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 27(1): 69-78.
- Böhm, M., B. Collen, J. E. M. Baillie, P. Bowles & J. B. Iverson. 2013. The conservation status of the world reptiles. *Biological Conservation* 157: 372-385.
- Bolongaro, A., A. Z. Márquez-García, V. Torres-Rodríguez & A. García-Vicario. 2010. Vulnerabilidad de sitios de anidación de tortugas marinas por efectos de erosión costera en el estado de Campeche. In: Botello A. V., S. Villanueva Frago, J. Gutiérrez & J. L. Rojas Galviz (Eds.). *Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático*. SEMARNAT, INE, UNAM, ICMYL. Campeche. pp. 73-96.
- Bouchard, S. S. & K. A. Bjorndal. 2000. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81(8): 2305-2313.
- Caballero, E. & C. Zerecero. 1950. Trematodos de las tortugas de México. *Revista de Medicina Veterinaria, Parasitología* 9: 124-132.
- Dethmers, K. E. & P. W. Baxter. 2011. Extinction risk analysis of exploited green turtles stocks in the Indo-Pacific. *Animal Conservation* 14: 140-150.
- Dickinson, M. E., M. J. A. Walkden & J. W. Hall. 2007. Systematic impacts of climate change on an eroding coastal region over the twenty-first century. *Climate Change* 84: 141-166.
- Esteban, N., J. O. Laloë, J. A. Mortimer, A. N. Guzman & G. C. Hays. 2016. Male hatchling production in sea turtles from one of the world's largest marine protected areas, the Chagos Archipelago. *Scientific Reports* 6. DOI: 10.1938/srep20339
- García, A., G. Ceballos, & R. Adaya. 2003. Intensive beach management as an improved sea turtle conservation strategy in Mexico. *Biological Conservation* 111: 253-261.
- González-Paredes, D. & D. Melero. 2014. El valor de la tortuga marina. Impacto social y económico del programa de conservación e investigación de tortugas marinas de la fundación Corcovado en Bahía Drake. *Chronica naturae* 4: 51-65.
- Hawkes, L., A. C. Broderick, M. H. Godfrey & B. J. Godley. 2007. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13: 923-932.
- Hawkes, L., A. C. Broderick, M. H. Godfrey & B. J. Godley. 2009. Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research* 7: 137-154.

- Inegi (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2015. *Marco geoestadístico nacional 2010*. Inegi, D.F.
- Jiménez-Orocio, O., I. Espejel & M. L. Martínez. 2015. La investigación científica sobre dunas costeras de México: origen, evolución y retos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 486-507.
- Kenneth, R., N. Munungurritj & D. Yunupingu. 2004. Migrations patterns of marine turtles in the Gulf of Carpentaria, northern Australia: Implications for aboriginal management. *Wildlife Research* 31: 241-248.
- Lauffer, M. 2007. ¿Qué hacer con la literatura gris?. *Interciencia* 32(1): 5.
- León, Y. M. & K. A. Bjorndal. 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 245: 249-258.
- Luna-Reyes, R., L. Canseco-Márquez & E. Hernández-García. 2013. Los reptiles. In: Anónimo (Ed.), *La biodiversidad del estado de Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Chiapas. Distrito Federal, México. pp. 319-328.
- Macip-Ríos, R., R. Ontiveros, S. López-Alcaide & G. Casas-Andreu. 2015. The conservation status of freshwater and terrestrial turtles of Mexico: a critical review of biodiversity conservation strategies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 1048-1057 DOI: 10.1016/j.rmb.2015.09.013
- Mazaris, A. D., J. Kramer-Schadt, K. Tzanopoulos, G. Johst, J. Matsinos & D. Pantis. 2009. Assessing the relative importance of conservation measures applied on sea turtles: comparison of measures focusing on nesting success and hatching recruitment success. *Amphibia-Reptilia* 30: 221-231.
- Nelms, S. E., E. M. Duncan, A. C. Broderick, T. S. Galloway, M. H. Godfrey, M. Hamann, P. K. Lindeque, & B. J. Godley. 2015. Plastic and marine turtles: a review and call for research. *Journal of Marine Science Advance* DOI: 10.1093/icesjms/fsv165
- Patiño-Martínez, J. 2013. Las tortugas y el cambio global. Munibe Monographs. *Nature Series* 1: 99-105.
- Pike, D. A. & J. C. Stiner. 2007. Sea turtles species vary in their susceptibility to tropical cyclones. *Oecologia* 153: 471-478.
- Primack, R. B. 2012. *A primer of conservation biology*. (5ª edición). Sunderland. Sinauer, Massachusetts.
- Ríos-Gómez, C. & V. Herrera-Solana. 2005. La producción científica latinoamericana y la ciencia mundial: una revisión bibliográfica (1989-2003). *Revista Interamericana de Bibliotecología* 28: 43-61.
- Rondón, M., J. Buitrago & M. McCoy. 2009. Impacto de la luz artificial sobre la anidación de la tortuga marina *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae), en playa Cipara, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 57(3): 515-528.
- Santidrián, P., V. Saba, C. D. Lombard, J. M. Valiulis, N. J. Robinson, F. V. Paladino, J. R. Spotila, C. Fernández, M. L. Rivas, J. Tucek, R. Nel & D. Oro. 2015. Global analysis of the effect of local climate on the hatchling output of leatherback turtles. *Scientific Reports* 5, DOI: 10.1038/srep16789
- Sarti, L. 2004. *Situación actual de la tortuga laúd (Dermochelys coriacea) en el Pacífico Mexicano y medidas para su recuperación y conservación*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales / World Wildlife Fund. Distrito Federal.
- Sarti, L., A. R. Barragán, D. García, N. García, P. Huerta & F. Vargas. 2007. Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 70-78.
- Senko, J., A. Mancini, J. A. Seminoff & V. Koch. 2014. Bycatch and directed harvest drive high Green turtle mortality at Baja California Sur, Mexico. *Biological Conservation* 169: 24-30.
- Spotila, J. R., R. D. Reina, A. C. Steyermark, P. T. Plotkin, & F. V. Paladino. 2000. Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature* 405: 529-530.
- Tapilatu, R. F., P. H. Dutton, M. Tiwari, T. Wibbels, H. V. Ferdinandus, W. G. Iwanggin & B. H. Nugroho. 2013. Long-term decline of the Western Pacific leatherback, *Dermochelys coriacea*: a globally important sea turtle population. *Ecosphere* 4(2): 1-15.
- Vannini, F., A. Reyes-Sánchez, G. Escamilla-Martínez, C. Santos-López, E. Cruz, P. Franco & H. Pérez-García. 2011. Sea turtles protection by communities in the coast of Oaxaca, Mexico. *Cuadernos de investigación UNED* 3(2): 187-194.

Incubation temperatures, sex ratio and hatching success of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in two protected hatcheries on the central Mexican coast of the Eastern Tropical Pacific Ocean

J. García–Grajales, J. F. Meraz Hernando, J. L. Arcos García, E. Ramírez Fuentes

García–Grajales, J., Meraz Hernando, J. F., Arcos García, J. L., Ramírez Fuentes, E., 2019. Incubation temperatures, sex ratio and hatching success of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in two protected hatcheries on the central Mexican coast of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Animal Biodiversity and Conservation*, 42.1: 143–152. Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2019.42.0143>

Abstract

Incubation temperatures, sex ratio and hatching success of leatherback turtles (Dermochelys coriacea) in two protected hatcheries on the central Mexican coast of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Incubation temperatures, sex ratio and hatching success of leatherback turtles have received little attention in conservation programs in Mexico. This study was carried out from October 2014 to May 2017 in two enclosed hatchery sites. To determine temperature parameters in the nest chamber environment and their variation during the incubation period, we placed data loggers in the centre of the egg mass in relocated nests. We then buried other data loggers in the sand near the relocated nests, inside and outside the hatchery. A total of 46 nests were examined over three nesting seasons. Mean nest temperature showed no statistical difference between nests in either the San Juan Chacahua hatchery or in the Palmarito hatchery nests. The mean sex ratio based on average temperature during the middle third of incubation duration was 96.3% skewed to female production. Hatching success in both San Juan Chacahua and Palmarito was high. Our findings support the common pattern of a female-dominated leatherback turtle sex ratio. Furthermore, hatching success rates in the shade-cloth hatchery were higher than those in the natural nests observed in other populations.

Key words: Hatcheries, Secondary beaches, Clutch size, Nests temperatures, Shading net

Resumen

Temperaturas de incubación, proporción de sexos y éxito de eclosión de la tortuga laúd (Dermochelys coriacea) en dos criaderos protegidos en la costa central mexicana del océano Pacífico tropical oriental. Las temperaturas de incubación, la proporción de sexos y el éxito de eclosión de la tortuga laúd han recibido poca atención en los programas de conservación en México. Este estudio se realizó entre octubre de 2014 y mayo de 2017 en dos criaderos cercados. Para determinar los parámetros de temperatura en el ambiente de la cámara de anidación y su variación durante el período de incubación, colocamos registradores de datos en el centro de cada nido trasladado. Posteriormente, se enterraron otros registradores en la arena cerca de los nidos trasladados, dentro y fuera del criadero. Se analizó un total de 46 nidos durante tres temporadas de anidación. No se observaron diferencias estadísticas en la temperatura media entre los nidos del criadero de San Juan Chacahua ni entre los de Palmarito. La proporción de sexos basada en la temperatura media durante el segundo tercio del período de incubación fue del 96,3% en favor de la producción de hembras. El éxito de eclosión en los criaderos de San Juan Chacahua y de Palmarito fue alto. Nuestros resultados concuerdan con el patrón habitual de proporción de sexos observado para la tortuga laúd, que está dominado por la presencia de hembras. Además, los índices de éxito de eclosión en el criadero protegido con sombra artificial fueron más altos que los observados en los nidos naturales en otras poblaciones.

Palabras clave: Criaderos, Playas secundarias, Tamaño de nidada, Temperaturas de nidos, Malla de sombreado

Received: 24 V 18; Conditional acceptance: 10 VII 18; Final acceptance: 26 IX 18

Jesús García–Grajales, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel km 3.5, Puerto Ángel, 70902, San Pedro Pochutla, Oaxaca, Mexico.– Juan F. Meraz Hernando, José Luis Arcos García, Eustacio Ramírez Fuentes, Instituto de Recursos/ Instituto de Industrias, Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido km 2.5, Carretera Federal Puerto Escondido, Sola de Vega, 71980 San Pedro Mixtepec, Oaxaca, Mexico.

Corresponding autor: Jesús García–Grajales. E–mail: archosaurio@yahoo.com.mx

ISSN: 1578–665 X
eISSN: 2014–928 X



© 2019 Museu de Ciències Naturals de Barcelona
Papers are published under a
Creative Commons Attribution 4.0 International License

Introduction

The leatherback turtle (*Dermodochelys coriacea*) inhabits a wide range of coastal and pelagic waters in tropical and temperate ecosystems. They are found in both hemispheres, from the equator to sub-polar regions, although nesting activity is confined to tropical and subtropical latitudes (Benson et al., 2015). This species is globally listed as vulnerable under the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) criteria (Wallace et al., 2013), and trends and status in the Pacific Ocean basin have declined precipitously in recent decades, with declines of more than 90% in Mexico (Sarti et al., 2007).

For more than two decades, considerable efforts and broader conservation strategies have been devoted to the protection of sea turtles in Mexico (García et al., 2003). These efforts include the protection of nesting beaches with regular patrols against human poaching, widely implemented nest translocation to protected hatcheries, and other general strategies such as a complete ban on the exploitation of turtles and their eggs (García et al., 2003). However, specific conservation efforts for leatherback turtles in Mexico have been focused on four index beaches (Mexiquillo, Tierra Colorada, Cahuitán and Barra de la Cruz) selected due to their intense nesting activity (Sarti et al., 2007; Santidrián et al., 2017). Nevertheless, secondary beaches where turtles nest regularly can also be considered important nesting sites (Santidrián et al., 2017). In all of these beaches, nests are protected by relocating freshly laid clutches to protected hatcheries—a common practice used at sea turtle rookeries around the world—to increase hatchling recruitment (Baskale and Kaska, 2005; Maulany et al., 2012; Santidrián et al., 2017). In this context and knowing that temperature plays an important role in the life-history of sea turtles (Binckley and Spotila, 2015), it is important to understand temperature regimes in enclosed, protected hatcheries and corresponding hatchling sex ratios and hatching success because few detailed studies have been conducted on these topics and on the effectiveness of hatchery management on leatherback turtle nests laid on secondary beaches in the Mexican Pacific (Vannini and Rosales, 2009; Vannini et al., 2011).

The goals of this study were: 1) to compare the temperatures of leatherback turtle nests in two protected hatcheries, 2) to estimate the sex ratio of hatchlings, 3) to compare the differences in the incubation period, the number of dead embryos, and hatching success between hatcheries, and 4) to obtain information about the relationship between nest temperature and the incubation period in hatcheries on the Central Pacific Coast of Oaxaca, Mexico.

Material and methods

Field work

The study took place in San Juan Chacahua and Palmarito beaches in the Central Pacific Coast of Oaxaca. San Juan Chacahua beach is 12 km in length, and is part of the Lagunas de Chacahua National Park, while

Palmarito is about 16 km in length, extending from San José Manialtepec River in the northwest to Punta Colorada in the southeast. The climate is tropical, hot, and humid, and characterized by well-defined dry and rainy seasons. The mean annual temperature is 27.5°C and mean annual rainfall is 800 mm, concentrated between July and October; the dry season can last 8 months, from November to June.

This study was carried out from October 2014 to May 2017, comprising three annual leatherback-breeding seasons (October–May). Community groups at each beach protect and relocate the nests to increase hatching success (García et al., 2003; Vannini and Rosales, 2009; Vannini et al., 2011). The enclosed hatchery sites were constructed to cover a total area of 80 m² (10 x 8 m), which was sufficient to accommodate 100 nests and high enough not to be inundated by high tides. The distance between nests was set at 1 m in order to reduce interaction and to allow hatchery personnel to walk without stepping on the nests. Likewise, in order to protect them from the intensity of the sun, the hatcheries were covered by a sheet of shading net at a height of 1.50 m during all breeding seasons. Hatcheries were moved each year around the area to avoid accumulation of bacteria and other kinds of contamination.

Community groups patrolled both beaches at night from 21:00 to 06:00 h, using an all-terrain vehicle ATV, to record any sea turtle activity. All nests recorded were collected and numbered and cloth size was recorded. Nests were transported in clean plastic bags to the enclosed hatcheries. These sites were closely monitored daily for threats from natural predators. All relocated nests were buried in the hatchery at a depth of 80 cm, the mean depth of leatherback nesting activity reported for Pacific populations.

To determine temperature parameters in the nest environment and their variation during incubation period, we placed a data logger in the center of the egg mass in some relocated nests. Two types of data loggers were used between 2014 and 2017: HOB0[®] Pro v2 Temp/HR (Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) in 6 nests on both beaches, and HOB0[®] UA-002-08 (Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) in 40 nests on both beaches. Additionally, to study the effect of metabolic heating, one data logger was buried outside the hatchery (approximately 10 m from the hatchery) at the same depth (called 'R1', reference 1). A second group of two temperature data loggers was distributed inside the hatchery; one was buried alone in the ground at the same depth (called 'R2', reference 2), and another was placed at the environmental level under the shading net (called 'R3', reference 3). Due to logistical situations, we put the reference data loggers only in the last two seasons of the study, and we only recorded the incubation temperature data in nests of San Juan Chacahua in the first season of the study (2014–2015). All data loggers were programmed to record temperature every 30 min.

Nest contents were excavated twenty-four hours after the emergence of the first hatchling, as suggested by Patiño–Martínez et al. (2010), and data loggers were retrieved. The total number of eggs (the number of eggs laid in the nest) and hatching success were calculated

by counting unhatched eggs, dead hatchlings in eggs, and dead hatchlings in nests, and by excluding the shelled albumen globes (SAGs). The hatching success for each nest was calculated as the percentage of hatchlings in the clutch, and the incubation period per nest was determined as the numbers of days from the date of egg deposition to the date of the first hatchling emergence (Yalçın-Özdilek et al., 2007).

Data analysis

Daily thermal fluctuation was calculated from the difference between maximum and minimum daily temperatures for each nest. After testing for normality and homogeneity of variances, we used a parametric one-way ANOVA test to examine differences in mean daily temperature and daily thermal fluctuation in nests and between nests, years and hatcheries.

Metabolic heat is measured from the difference between clutch temperature and soil temperature (without eggs), and has a daily cyclic variation depending on clutch and the differences in the soil temperature. For this work, the metabolic heat was defined as the difference between the nest temperature and the data-logger reference temperature (without eggs, outside of the hatchery) during the incubation period (Broderick et al., 2001). Levene's *t*-tests were used to compare variance between nest temperatures and reference-site temperatures during the middle third of incubation, which corresponds to the temperature sensitive period (TSP), and the entire incubation duration. Welch *t*-tests were used to compare temperatures between nest and reference sites.

The mean middle-third temperature for each monitored clutch was calculated individually. For this work, we used the mean temperature during the middle third of the incubation period to estimate the sex ratio, and used and adapted the equations of sex ratio as a function of temperature calculated by Mrosovsky et al. (2002), as follows:

$$Y = 100.06 / (1 + \text{Exp} (+ 188.78 - 6.37 \times X))$$

where Y is the sex ratio and X is the temperature.

The hatching success was determined using the following formula:

$$[(\text{total eggs} - \text{unhatched eggs}) / \text{total eggs}] \times 100$$

Mean hatching success was calculated by hatchery and by year. As hatching success is not a continuous variable, an arcsine transformation of data was implemented. Then we tested the normality and homogeneity of variances of data, and a parametric one-way ANOVA test was used to examine differences between years and hatcheries.

Results

Clutch size and nest temperatures

A total of 46 nests were examined for nest temperatures during three nesting seasons in the two hatcheries from the Central Pacific Coast of Oaxaca. For each season,

the nests were placed at different times throughout the breeding season. The mean clutch size in leatherback turtle nests was 84.1 ± 10.6 eggs (range 62–104 eggs), excluding the SAGs. The incubation period was recorded between 52 and 62 days, with a mean of 57.04 days ± 2.7 SD (standard deviation). Mean nest temperature in San Juan Chacahua hatchery showed no statistical difference among nests (ANOVA $F_{25, 584} = 147.4$, $p > 0.05$; fig. 1), nor was there any statistical difference among Palmarito hatchery nests (ANOVA $F_{19, 367} = 118.7$, $p > 0.05$; fig. 2). The overall average temperature by seasons for the San Juan Chacahua hatchery was $31.01 \pm 0.46^\circ\text{C}$ in 2014–2015, $30.74 \pm 0.96^\circ\text{C}$ in 2015–2016, and $30.43 \pm 0.78^\circ\text{C}$ in 2016–2017, but this difference was not significant (ANOVA $F_{2, 54} = 1.33$, $p > 0.05$). The overall average temperature by seasons for the Palmarito hatchery was $30.61 \pm 0.23^\circ\text{C}$ in 2015–2016, and $30.53 \pm 0.41^\circ\text{C}$ in 2016–2017, again without significant differences (ANOVA $F_{1, 18} = 1.83$, $p > 0.05$).

The daily thermal fluctuation varied among nests (ANOVA $F_{25, 38} = 3.72$, $p < 0.05$) in the San Juan Chacahua hatchery, and also varied (ANOVA $F_{19, 36} = 3.16$, $p < 0.05$) in the Palmarito hatchery. However, we found no differences in daily thermal fluctuations between seasons in the San Juan Chacahua hatchery (ANOVA $F_{2, 19} = 4.41$, $p > 0.05$) or in the Palmarito hatchery (ANOVA $F_{1, 16} = 3.38$, $p > 0.05$).

Length of incubation period

The length of the incubation period was obtained for 46 nests with known mean incubation temperature. We found a statistical relationship between the length of the incubation period and the mean nest temperature ($r = -0.97$; $F_{1, 47} = 22.260$; $p < 0.05$; fig. 3A), as well as between the length of the incubation period and the mean temperature during TSP ($r = -0.86$; $F_{1, 53} = 24.75$; $p < 0.05$; fig 3B).

Metabolic heat

Metabolic heat was evident in all monitored clutches and most evident during the TSP in all clutches. However, heating for all clutches was greater during the final third of incubation ($F_{2, 45} = 7.41$, $P < 0.05$; fig. 4), followed by a gradual decline in nest temperature toward the end of incubation, compared with the first or the middle third. Mean temperature during the entire incubation period differed between nests and reference sites ($t = 0.847$, $p < 0.05$). Intensity of metabolic heat ranged from 0.7°C to 3.2°C , with a mean of $1.88^\circ\text{C} \pm 0.52^\circ\text{C}$ for the entire incubation period.

Sex ratio and hatching success

Table 1 shows the sex ratios of hatchlings for all nests estimated from curve equation. The mean sex ratio based on average temperature during the middle third of incubation duration (T°) was 96.3%, and ranged between 44 and 100%, but the sex ratio between nests did not vary significantly (Kruskal–Wallis test, $H = 17.469$, $P = 0.13$). Only one of the 46 nests (nest

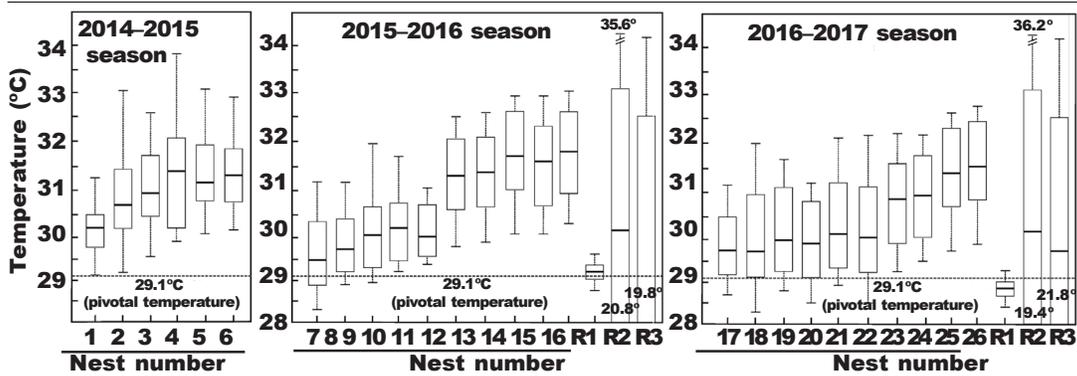


Fig. 1. Mean nest temperature in San Juan Chacahua hatchery during three seasons. Dark lines inside each box represent median temperature. Whiskers represent the maximum and minimum values recorded. The horizontal dashed lines correspond to the proposed nest pivotal temperature for leatherback turtle: R1, reference sensor 1; R2, reference sensor 2; R3, reference sensor 3.

Fig. 1. Temperatura media de los nidos en el criadero de San Juan durante tres temporadas. Las líneas oscuras dentro de los recuadros representan la temperatura mediana. Los bigotes representan los valores máximos y mínimos registrados. Las líneas horizontales discontinuas corresponden a la temperatura umbral de nido propuesta para la tortuga laúd; R1, sensor de referencia 1; R2, sensor de referencia 2; R3, sensor de referencia 3.

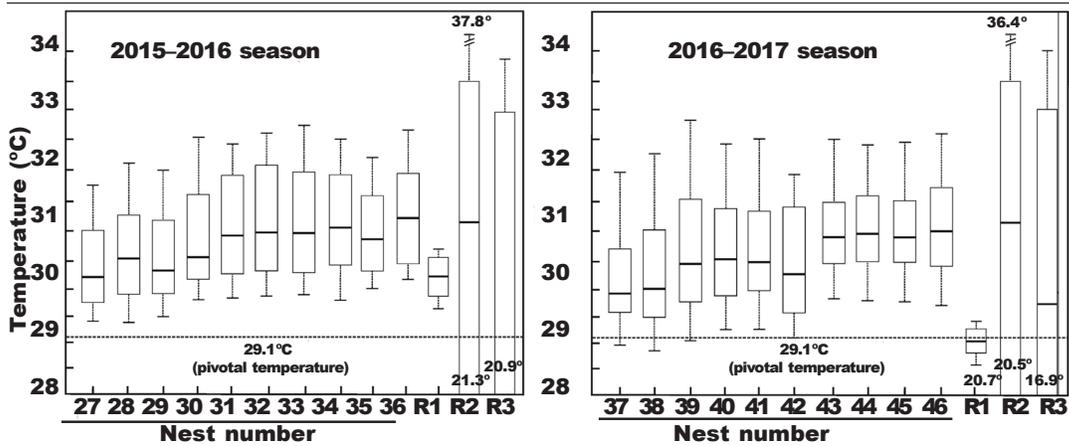


Fig. 2. Mean nest temperature in Palmarito hatchery during two seasons. Dark lines inside each box represent median temperature. Whiskers represent the maximum and minimum values recorded. The horizontal dashed lines correspond to the proposed nest pivotal temperature for Leatherback turtle: R1, reference sensor 1; R2, reference sensor 2; R3, reference sensor 3.

Fig. 2. Temperatura media de los nidos en el criadero de Palmarito durante dos temporadas. Las líneas oscuras dentro de los recuadros representan la temperatura mediana. Los bigotes representan los valores máximos y mínimos registrados. Las líneas horizontales discontinuas corresponden a la temperatura umbral de nido propuesta para la tortuga laúd; R1, sensor de referencia 1; R2, sensor de referencia 2; R3, sensor de referencia 3.

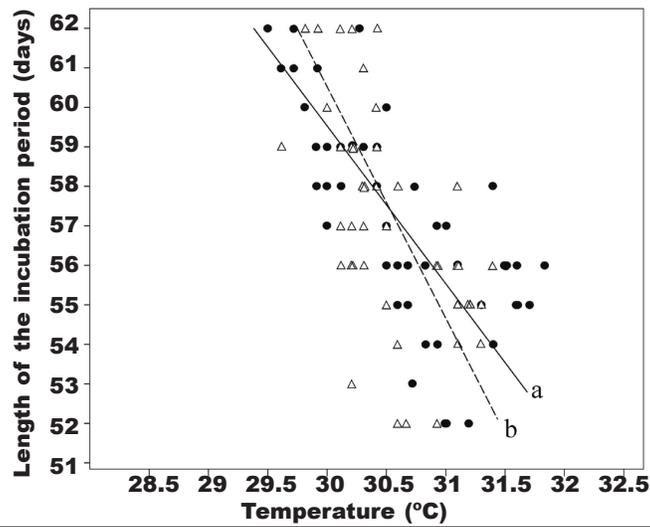


Fig. 3. Relationship between the length of the incubation period and a) mean nest temperature, and b) mean TSP; obtained for 46 nests in both hatcheries. Filled circles represent San Juan Chacahua hatchery and open triangles represent Palmarito Hatchery.

Fig. 3. Relación entre la duración del período de incubación y a) la temperatura media de los nidos y b) el período sensible a la temperatura; obtenida para 46 nidos en ambos criaderos. Los círculos negros representan el criadero de San Juan y los triángulos blancos, el de Palmarito.

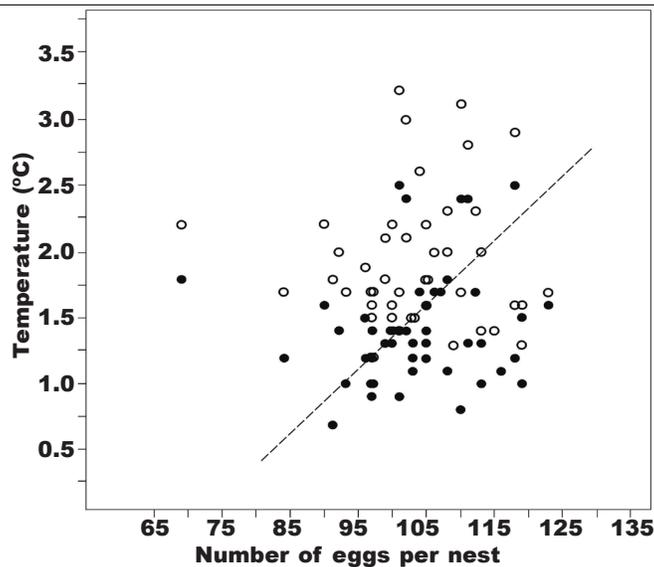


Fig. 4. Metabolic heat during the final third of the incubation period, and the relationship with the number of eggs per nest. Filled circles represent San Juan Chacahua hatchery and open circles represent Palmarito Hatchery.

Fig. 4. Calor metabólico durante el último tercio del período de incubación y la relación con el número de huevos por nido. Los círculos negros representan al criadero de San Juan y los blancos, al de Palmarito.

Table 1. Sex ratios of hatchlings incubated in two protected hatcheries on the central coast of Oaxaca, Mexico: Nn, nest number; Nf, number of fertile eggs; N, number of SAG's; T, total number of eggs; Id, incubation duration (days); WIP, whole IP; Ft, first third; St, second third (PTS); Lt, last third; Mh, metabolic heating (in °C); Hs, hatching success number (%).

Tabla 1. Proporción de sexos en las crías incubadas en dos criaderos protegidos en la costa central de Oaxaca, en México: Nn, número de nidos; Nf, número de huevos fértiles; N, número SAG; T, número total de huevos; Id, Duración de la incubación (en días); WIP, IP completo; Ft, primer tercio; St, segundo tercio (PTS); Lt, último tercio; Mh, calor metabólico (en °C); Hs, número de eclosiones con éxito (%).

Nn	Lay date	Nf	N	T	Id	Incubation temperature (°C)								Hs
						Nest				Sand				
						WIP	Ft	St	Lt	Ft	St	Lt	Mh	
San Juan Chacahua														
2014–2015														
1	13/10/2014	86	24	110	62	30.3	29.7	30.4	30.9	29.1	29.7	30.2	0.7	35 (40.7)
2	28/10/2014	78	18	96	58	30.7	29.8	31.1	32.1	29.5	29.9	30.3	1.8	28 (35.9)
3	05/11/2014	92	16	108	57	30.9	29.8	30.3	31.7	29.6	30.1	30.4	1.3	34 (37)
4	07/11/2014	81	12	93	56	31.5	30.1	31.1	32.3	29.6	30.1	30.6	1.7	36 (44.4)
5	18/11/2014	87	15	102	55	31.3	30.1	31.3	32.2	29.5	29.9	30.1	2.1	46 (52.9)
6	05/12/2014	69	28	97	54	31.4	30.3	31.1	31.7	29.8	30.2	30.5	1.2	32 (46.4)
2015–2016														
7	08/11/2015	68	31	99	62	29.5	28.9	29.8	30.9	28.2	28.5	28.8	2.1	57 (83.8)
8	12/11/2015	94	14	108	61	29.7	29	30.3	31.3	28.3	28.5	29	2.3	75 (79.8)
9	23/11/2015	79	26	105	59	30	29	29.6	30.9	28.2	28.4	28.7	2.2	63 (79.7)
10	09/12/2015	85	21	106	58	30.1	29.6	30.4	31.1	28.4	28.7	29.1	2	68 (80)
11	13/12/2015	79	25	104	58	29.9	29.5	30.3	31.6	28.3	28.6	29	2.6	57 (72.2)
12	24/12/2015	93	18	111	56	31.5	30.1	30.9	32.1	28.5	28.5	29.3	2.8	71 (76.3)
13	27/12/2015	103	15	118	56	31.6	30.1	31.1	32	28.7	28.6	29.1	2.9	76 (73.8)
14	03/01/2016	65	37	102	55	31.7	30.5	31.2	32.4	28.5	28.8	29.4	3	52 (80)
15	05/01/2016	89	21	110	55	31.6	30.7	31.2	32.4	28.6	28.8	29.3	3.1	64 (71.9)
16	13/02/2016	78	23	101	56	31.8	30.8	31.4	32.6	28.7	28.9	29.4	3.2	59 (75.6)
2016–2017														
17	28/10/2016	97	15	112	62	29.7	28.7	30.2	31.3	28.3	28.5	29	2.3	71 (73.2)
18	02/11/2016	84	12	96	61	29.6	28.6	29.9	30.8	28.1	28.4	28.9	1.9	69 (82.1)
19	05/11/2016	72	18	90	61	29.9	28.8	30.1	31.1	28.3	28.5	28.9	2.2	58 (80.6)
20	16/11/2016	96	17	113	60	29.8	28.7	30	31.1	28.5	28.7	29.1	2	68 (70.8)
21	27/11/2016	101	18	119	59	30.1	28.9	30.2	31	28.4	28.7	29.2	1.8	82 (81.2)
22	07/12/2016	69	31	100	58	30	29.1	30.1	31.3	28.6	28.8	29.1	2.2	53 (76.8)
23	09/12/2016	73	19	92	57	31	29.2	30.3	31.2	28.5	28.9	29.2	2	58 (79.5)
24	05/01/2017	87	18	105	56	31.1	29.1	30.2	31.1	28.6	28.8	29.3	1.8	62 (71.3)
25	10/01/2017	95	13	108	56	31.5	29.4	30.3	31.2	28.7	28.6	29.2	2	74 (77.9)
26	08/02/2017	62	7	69	55	31.6	29.7	30.5	31.6	28.4	28.7	29.4	2.2	49 (79)
Palmarito														
2015–2016														
27	03/11/2015	82	23	105	59	30.2	29.9	30.4	31.1	28.8	29.1	29.5	1.6	68 (82.9)
28	09/11/2015	65	32	97	56	30.5	29.7	30.2	31.1	28.9	29	29.4	1.7	51 (78.5)
29	24/11/2015	86	13	99	58	30.4	29.9	30.6	31.2	28.9	29.2	29.4	1.8	67 (77.9)
30	07/12/2015	76	21	97	57	30.5	30.1	30.4	31.2	29.1	29.4	29.7	1.5	62 (81.6)

Tabla 1. (Cont.)

Nn	Lay date	Nf	N	T	Id	Incubation temperature (°C)									
						Nest				Sand					
						WIP	Ft	St	Lt	Ft	St	Lt	Mh	Hs	
31	15/12/2015	84	19	103	52	31	30.2	30.7	31.5	29.3	29.6	30	1.5	68 (81)	
32	08/01/2016	79	21	100	56	30.6	30.5	31.1	31.8	29.5	29.7	30.1	1.7	58 (73.4)	
33	13/01/2016	94	17	111	56	30.7	30.2	30.9	31.7	29.4	29.6	30.2	1.5	73 (77.7)	
34	26/01/2016	75	22	97	55	30.7	30.6	31.2	31.7	29.5	29.8	30	1.7	63 (84)	
35	06/02/2016	86	17	103	55	30.6	30.4	31.1	31.6	29.7	29.9	30.1	1.5	73 (84.9)	
36	12/02/2016	92	31	123	54	30.9	30.5	31.3	31.8	29.4	29.7	30.1	1.7	76 (82.6)	
2016–2017															
37	13/10/2016	84	13	97	59	29.9	29.7	30.1	30.9	28.8	29.1	29.7	1.2	72 (85.7)	
38	17/10/2016	97	22	119	57	30	29.6	30.1	30.8	28.9	29.1	29.5	1.3	81 (83.5)	
39	10/11/2016	73	11	84	59	30.4	29.8	30.2	31.1	28.7	29	29.4	1.7	59 (80.8)	
40	18/11/2016	88	15	103	60	30.5	29.8	30.4	31.1	28.7	29.1	29.5	1.6	71 (80.7)	
41	13/12/2016	96	19	115	58	30.4	29.7	30.3	31	28.9	29.2	29.6	1.4	83 (86.5)	
42	28/12/2016	78	23	101	59	30.3	29.7	30.2	31.1	28.9	29.3	29.7	1.4	65 (83.3)	
43	05/01/2017	104	9	113	53	30.7	29.8	30.2	31.2	28.9	29.2	29.8	1.4	74 (71.2)	
44	13/02/2017	83	18	101	52	31	30.1	30.6	31.4	29	29.2	29.7	1.7	69 (83.1)	
45	28/01/2017	96	22	118	54	30.8	30.2	30.6	31.5	29.1	29.4	29.9	1.6	77 (80.2)	
46	08/02/2017	89	16	105	52	31.2	30.2	30.9	31.6	29.1	29.3	29.8	1.8	73 (82)	

number seven, see table 1) was predicted to produce more males; t the majority of the nests were thus predicted to produce more females.

Hatching success varied between years in both hatcheries. In the San Juan Chacahua hatchery it was 42.8% in 2014–2015, 77.1% in 2015–2016, and 77% in 2016–2017 (ANOVA $F = 105.84$, $p < 0.0001$), while in the Palmarito hatchery it was 80.5% in 2015–2016, and 81.5% in 2016–2017 (ANOVA $F = 0.568$, $p < 0.05$). Hatching success also varied between hatcheries (ANOVA $F = 12.771$, $p < 0.0$).

Discussion

In this study, the mean clutch size in leatherback turtle nests was 84.1 ± 10.6 eggs in both hatcheries. This is higher than the clutch size (62 ± 17.9) reported in the index of beaches of the Mexican Pacific (Sarti et al., 2007). Most other leatherback nesting populations have a smaller clutch size (Eckert et al., 2015; Sotherland et al., 2015). Some researchers have shown that clutch size increases with body size in other marine turtles (Wallace et al., 2007). However, we did not collect female size data. Santidrián and Swiggs (2015) mention inconsistencies in the reports of clutch size and in the terms used to describe hatching of eggs and emergence of hatchlings, mainly because some consider the total number of eggs including SAGs, which

are not real eggs because they lack yolk (Sotherland et al., 2015).

Temperature may be the single most important variable affecting egg development and hatchling output in leatherback turtles, influencing the developmental rate, hatching success, emergence rate, proportion of female hatchlings, and fitness of hatchlings (Santidrián and Swiggs, 2015). Our results provide evidence of daily thermal fluctuation within the egg chamber of *Dermochelys coriacea* nests in protected hatcheries. Likewise, it should be taken into account that the mean temperature of nests remained relatively homogeneous, probably as a result of the hatchery shading. This shading strategy has been proposed as a focused technique to mitigate the effects of temperature (Van de Merwe et al., 2006; Hill et al., 2015) and can be performed to facilitate survival from the nest and to increase reproductive output, principally because hatcheries with shade cloth decreased sand temperatures to the upper limit of the optimal incubation temperature range (Hamann et al., 2010).

We found that the mean incubation period of all hatchery nests (57.04 days) was shorter than that of natural nests (59.9 days) in the East Pacific (Santidrián and Swiggs, 2015). Similarly, for temperature-recorded nests, the mean nest temperature of hatchery nests (30.6°C) was similar to that of natural nests (30.6°C) in the East Pacific (Santidrián and Swiggs, 2015).

To the best of our knowledge, this is the first study to investigate and compare metabolic heating in hatcheries in Mexico, including the comparison of nest centre and adjoining sand temperatures (reference site). In the past, quantifying metabolic heating within nests was difficult due to the expense and unreliability of temperature loggers (Limpus et al., 1983; Broderick et al., 2001). Currently, however, the miniaturization and the capacity of the loggers make accurate measurements of nest temperatures feasible (Broderick et al., 2001). Our results show that the general pattern of metabolic heating was similar to that found in previous studies for other species (Morreale et al., 1982; Broderick et al., 2001; Tapilatu and Ballamu 2015; Candan and Kolankaya, 2016; Özdilek et al., 2016), with metabolic heating recorded mainly during the second half of incubation with a peak, followed by a gradual decline in nest temperature toward the end of incubation. Godfrey et al. (1997) recorded the temperature in clutches of the leatherback turtle (Matapica beach, Suriname) in addition to recording the sand temperature to the side of the clutch. Nest temperatures were found to vary, on average, from control temperatures by 0.82 °C during the TSP, suggesting that metabolic heating may play some role in influencing hatchling sex ratios. In addition, it has been suggested that metabolic heating can only be important if it elevates the nest temperature by > 1 °C during the middle third of incubation (Yntema and Mrosovsky, 1980).

Özdilek et al. (2016) mention that metabolic heating during incubation periods should not be ignored as a cause for the increasing nest temperatures found during incubation. This study showed that mean temperature in the nest chamber increases 3.2 °C with respect to the reference sites, and heating was observed in all monitored nests. Yntema and Mrosovsky (1980) stated that a change of 1–2 °C can make a considerable difference in the sex ratios of hatchlings, and some studies have documented sufficient metabolic heating in nests during TSP to significantly alter the hatchling sex ratios (Broderick et al., 2001; Kaska et al., 2006; Jribi et al., 2013; Tapilatu and Ballamu, 2015; Özdilek et al., 2016). This is because sexual differentiation in sea turtles is strongly influenced by ambient incubation temperature (Standora and Spotila, 1985; Mrosovsky, 1994); more specifically, the embryo is exposed to a continuous temperature during the middle trimester of incubation, which determines the eventual gonadal differentiation and sex of the hatchling (Wibbels, 2003). Nevertheless, incubation studies in leatherback turtles indicate that the most temperatures produce either all males or females, given the narrow transitional range of temperature (Mrosovsky and Pieau, 1991; Godfrey et al., 1997; Binckley and Spotila, 2015), and there is only a narrow time range when nest temperature determines hatchling sex (Mrosovsky and Pieau, 1991). Although in this work we provide evidence of metabolic heat, this was most pronounced during the last third of development with variations, and possibly sex was already determined (Mickelson and Downie, 2010).

The reported sex ratio for leatherback turtles is generally female-dominated (Binckley and Spotila,

2015), as we report in this study. Possibly, increases in global temperature will affect leatherback hatchling sex ratios (Binckley et al., 1998; Patiño–Martínez et al., 2012), and survival of hatchlings (Saba et al., 2012; Spotila et al., 2015). Several studies have used controlled incubation temperature to measure and explain temperature effects on sex determination in leatherback turtle eggs (Rimblot et al., 1985; Chan and Liew, 1996; Binckley et al., 1998; Chevalier et al., 1999). However, the pivotal temperature may vary with species and among populations in natural nests (Binckley and Spotila, 2015). Nevertheless, the hatchery management strategy implemented in Mexico (García et al., 2003) focuses only on increasing hatching success (Sönmez et al., 2013; Sari and Kaska, 2017) and does not contemplate the effects of temperature on the nests.

With regards to the hatching success of temperature-recorded nests, we found the mean hatching success (74.4%) to be higher than that of natural nests (47%, Playa Grande Costa Rica; Santidrian and Swiggs, 2015), which is consistent with our overall finding on hatching success showing that hatchery management increases hatching success. However, the use of a hatchery site may not always guarantee the hatching success (Pazira et al., 2016; Vannini et al., 2011). For example, in a study on leatherback turtle eggs in the Southwestern Caribbean Sea, Patiño–Martínez et al. (2012) found that the hatching rate was higher in natural nests (79.9%) than in those transferred to the beach hatchery (67.7%). Hence, although relocation is suggested to be a common strategy for conservation of declining sea turtle populations (Baskale and Kaska, 2005; Pfaller et al., 2008), there is no consensus among researchers about whether relocation is an effective conservation tool for sea turtles (Sari and Kaska, 2017). More details about the advantages and disadvantages of hatchery management can be found in Sari and Kaska (2017). This study attempts to elucidate the impact of nest relocation and the effectiveness of community conservation in Mexico. It also provides a basis for further studies related to reproductive ecology of the leatherback sea turtle, an endangered species.

Conclusions

San Juan Chacahua and Palmarito beaches are considered secondary nesting beaches for leatherback turtles on the Mexican Pacific Coast (Sarti et al., 2007; Santidrian et al., 2017). The nest temperatures recorded inside the chamber nests were near the upper tolerance limits for incubation of leatherback turtle eggs and hence the results of the present study were in agreement with the common pattern of leatherback turtle hatchling sex ratios from beaches in the Eastern Pacific, which is female-dominated. Hatching success rates in the shade-cloth hatchery were higher than the natural nest rates observed in other populations. Finally, the conservation aspects related to sex ratio and hatching success, as well as research on metabolic heating need to be continuously monitored over several years.

Acknowledgements

We thank the Universidad del Mar (UMAR) and its División de Estudios de Posgrado for logistics and facilities provided. Funding was partially provided by Promotora del Desarrollo S. C. and Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza (FOCN). Research permits were obtained from Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT: DGVS/03409/16, and DGVS/05873/17). We are especially grateful to San Juan Chacahua and ViveMar communitarian turtle campsites. Special thanks also to Julia Saterlee for revision and suggestions to our English manuscript. This paper is part of the PhD dissertation of Jesús García-Grajales as a student of the División de Estudios de Posgrado at the UMAR.

References

- Baskale, E., Kaska, Y., 2005. Sea turtle nest conservation techniques on southwestern beaches in Turkey. *Israel Journal of Zoology*, 51, 13–26.
- Benson, S. R., Tapilatu, R., Pilcher, N., Santidrian T. P., Sarti, L., 2015. Leatherback turtle populations in the Pacific Ocean. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 110–122 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- Binckley, C. A., Spotila, J. R., 2015. Sex determination and hatchlings sex ratios of the Leatherback turtle. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 84–93 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- Binckley, C. A., Spotila, J. R., Wilson, K. S., Paladino, F. V., 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia* 2: 291–300.
- Broderick, A. C., Godley, B. J., Hays, G. C., 2001. Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 161–170.
- Candan, O., Kolankaya, D., 2016. Sex ratio of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings at Sugözü, Turkey: Higher accuracy with pivotal incubation duration. *Chelonian Conservation and Biology*, 15: 102–108.
- Chan, E., Liew, H., 1996. Decline of the Leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956–1995. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 196–203.
- Chevalier, J., Godfrey, M. H., Girondot, M., 1999. Significant difference of temperature-dependent sex determination between French Guiana (Atlantic) and Playa Grande (Costa Rica, Pacific) leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 20: 147–152.
- Eckert, K. L., Wallace, B. P., Spotila, J. R., Bell, B. A., 2015. Nesting ecology and reproductive investment of the Leatherback turtle. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 63–73 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- García, A., Ceballos, G., Adaya, R., 2003. Intensive beach management as an improved sea turtle conservation strategy in Mexico. *Biological Conservation*, 111: 253–261.
- Godfrey, M. H., Barreto, R., Mrsovsky, N., 1997. Metabolically-generated heat of developing eggs and its potential effect on sex ratio of sea turtle hatchlings. *Journal of Herpetology*, 31: 616–619.
- Hamann, M., Godfrey, M. H., Seminoff, J. A., Arthur, K., Barata, P. C. R., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research*, 11: 245–269.
- Hill, J., Paladino, F. V., Spotila, J. R., Santidria, P. T., 2015. Shading and watering as a tool to mitigate the impacts of climate change in sea turtle nests. *PLOS One*, 10: e0129528, doi:10.1371/journal.pone.0129528
- Jribi, I., Hamza, A., Saied, A., Ouergui, A., 2013. Sex ratio estimations of loggerhead marine turtle hatchlings by incubation duration and nest temperature at Sirte beaches (Libya). *Scientia Marina*, 77: 617–624.
- Kaska, Y., Ilgaz, C., Özdemir, A., Baskale, E., Türkozcan, O., Baran, I., Stachowitsch, M., 2006. Sex ratio estimations of loggerhead sea turtle hatchlings by histological examination and nest temperatures at Fethiye beach, Turkey. *Naturwissenschaften*, 93: 338–343.
- Limpus, C. J., Reed, P., Miller, J. D., 1983. Islands and turtles: the influence of choice of nesting beach on sex ratio. In: *Proceedings of Inaugural Great Barrier Reef Conference*: 397–402 (J. T. Baker, R. M. Cater, P. W. Sammarco, K. P. Stark, Eds.). James Cook University Press, Australia.
- Maulany, R. I., Booth, D. T., Baxter, G. S., 2012. The effect of incubation temperature on hatching quality in the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea*, from Alas Purwo National Park, East Java, Indonesia: implications for hatchery management. *Marine Biology*, 159: 2651–2661.
- Mickelson, L. E., Downie, J. R., 2010. Influence of incubation temperature on morphology and locomotion performance of Leatherback (*Dermochelys coriacea*) hatchlings. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 359–368.
- Morreale, S. J., Ruiz, G. J., Spotila, J., Standora, E. A., 1982. Temperature-dependent sex determination. Current Practices threaten conservation of sea turtles. *Science*, 216: 1245–1247.
- Mrosovsky, N., 1994. Sex ratios of sea turtles. *Journal of Experimental Zoology*, 270: 16–27.
- Mrosovsky, N., Pieau, C., 1991. Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia*, 12: 169–179.
- Mrosovsky, N., Kamel, S., Rees, A. F., Margaritoulis, D., 2002. Pivotal temperature for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 2118–2124.
- Özdilek, S., Sönmez, B., Kaska, Y., 2016. Sex ratio estimations of *Chelonia mydas* hatchlings at Samsandag Beach, Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 40: 552–560.
- Patino-Martinez, J., Marco, A., Quiñones, L., Calabuig, C. P., 2010. Los huevos falsos (SAGs) facilitan el comportamiento social de emergencia en

- las crías de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae). *Revista de Biología Tropical*, 58: 943–954.
- Patiño–Martínez, J., Marco, A., Quiñonez, L., Abella, E., Muriel, R., Dieguéz–Uribeondo, J., 2012. How do hatcheries influence embryonic development of sea turtle eggs? Experimental analysis and isolation of microorganisms in Leatherback turtle eggs. *Journal of Experimental Zoology*, 317: 47–54.
- Pazira, A., Moshtaghi, M., Amin, M., Ahmadi, F., Rashidi, M., Faghih, H., Ghorbanzadeh, G., Mirshekar, D., Malekpouri, P., 2016. Hatching success of Hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in a protected hatchery site in Nakhiloo Island, Persian Gulf. *Regional Studies in Marine Science*, 3: 216–224.
- Pfaller, J. B., Limpus, C. J., Bjorndal, K. A., 2008. Nest–site selection in individual loggerhead turtles and consequences for doomed–egg relocation. *Conservation Biology*, 23: 72–80.
- Rimblot, F., Fretey, J., Mrosovsky, N., Lescure, J., Pieau, C., 1985. Sexual differentiation as a function of the incubation temperature of eggs in the sea turtles *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). *Amphibia–Reptilia*, 6: 83–92.
- Saba, V. S., Stock, C. A., Spotila, J. R., Paladino, F. V., Santidrian Tomillo, P., 2012. Projected response of an endangered marine turtle population to climate change. *Nature Climate Change*, 2: 814–820, doi: 10.1038/nclimate1582
- Santidrian, P., Swiggs, J., 2015. Egg development and hatching output of the Leatherback turtle. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 110–122 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- Santidrian, P., Robinson, N. J., Fonseca, L. G., Quiros–Pereira, W., Arauz, R., Beange, M., Piedra, R., Vélez, E., Paladino, F. V., Spotila, J. R., Wallace, B., 2017. Secondary nesting beaches for leatherback turtle on the Pacific coast of Costa Rica. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45: 563–571.
- Sari, F., Kaska, Y., 2017. Assessment of hatchery management for the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nests on Göksu Delta, Turkey. *Ocean and Coastal Management*, 146: 89–98.
- Sarti, L., Barragán, A. R., García, D., García, N., Huerfano, P., Vargas, F., 2007. Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. *Chelonian Conservation and Biology*, 6: 70–78.
- Sönmez, B., Turan, C., Özdilek, S. Y., 2013. Comparison of the physical properties of two Green Turtle (*Chelonia mydas*) nesting beaches (Akyatan and Samandag) in the eastern Mediterranean (Reptilia: Cheloniidae). *Zoology in the Middle East*, 59: 30–38, doi: <http://dx.doi.org/10.1080/09397140.2013.795061>
- Sotherland, P., Wallace, B., Spotila, J., 2015. Leatherback turtle eggs and nests, and their effect on embryonic development. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 135–148 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- Spotila, J. R., Saba, V., Patel, S. H., Santidrian, P., 2015. Warming climate. A new threat to the Leatherback turtle. In: *The Leatherback turtle. Biology and Conservation*: 185–195 (J. R. Spotila, P. Santidrian, Eds.). John Hopkins University Press, U.S.
- Standora, E. A., Spotila, J. R., 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia*, 3: 711–722.
- Tapilatu, R., Ballamu, F., 2015. Nest temperatures of the Pai and Sayang Islands green turtle (*Chelonia mydas*) rookeries, Raja Ampat Papua, Indonesia: Implications for hatchlings sex ratios. *Biodiversitas*, 16: 102–107.
- Vannini, F., P. Rosales. 2009. Leatherback nesting in Tomatal, Oaxaca, Mexico in 2007/2008. *Marine Turtle Newsletter*, 126: 13–14.
- Vannini, F., Reyes Sánchez, A., Escamilla, G., Santos, C., Cruz, E., Franco, P., Pérez, E., 2011. Sea turtle protection by communities in the Coast of Oaxaca, Mexico. *Cuadernos de Investigación UNED*, 3(2): 187–194.
- van de Merwe, J., Ibrahim, K., Whittier, J., 2006. Effects of nest depth, shading, and metabolic heating on nest temperatures in sea turtles hatcheries. *Chelonian Conservation and Biology*, 5: 210–215.
- Wallace, B., Sotherland, P., Santidrian, P., Reina, R., Spotila, J., Paladino, F., 2007. Maternal investment in reproduction and its consequences in Leatherback turtles. *Oecologia*, 152: 37–47, doi: 10.1007/s00442-006-0641-7
- Wallace, B. P., Tiwari, M., Girondot, M., 2013. *Dermochelys coriacea*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. Available on: www.iucn-redlist.org [Accessed on 27 de February 2014].
- Wibbels, T., 2003. Critical approaches to sex determination in sea turtle biology and conservation. In: *Biology of sea turtles*: 103–134 (P. Lutz, J. Musick, J. Wynekan, Eds.). CRC Press, U.S.
- Yalçın–Özdilek, Ş., Özdilek, H. G., Ozaner, F. S., 2007. Possible influence of beach sand characteristics on green turtle nesting activity on Samandağ Beach, Turkey. *Journal of Coastal Research*, 23: 1379–1390.
- Yntema, C. L., Mrosovsky, N., 1980. Sexual differentiation in hatchling loggerheads (*Caretta caretta*) incubated at different controlled temperatures. *Herpetologica*, 36: 33–36.