



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Efecto de la temperatura de incubación, la posición del
nido y la fecha de anidación en la determinación del sexo de

Dermodochelys coriacea.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

T E S I S

Que para obtener el Grado de
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)

P r e s e n t a

MIRIAM BENABIB NISENBAUM

México, D. F.

1984



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres.

A mis hermanos.

A mi abuelito.

AGRADECIMIENTOS.

El presente trabajo fue llevado a cabo gracias a la ayuda de un gran numero de personas a las cuales quisiera expresar mi más profundo agradecimiento.

Al Dr. Richard C. Vogt, por la dirección de esta tesis y por el apoyo recibido a lo largo de la elaboración de la misma, aún en los momentos mas difíciles.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, al Dr. Hugh Drummond, al M. en C. Enrique González, a la Dra. Guadalupe de la Lanza, al Dr. Daniel Piñero y al Dr. Jorge Soberón, miembros del Jurado, por la revisión del manuscrito y por sus invaluables sugerencias y comentarios al mismo.

De manera muy especial, a Carlos López, Laura Sarti, Pedro Vargas y Laura Vázquez, sin cuya ayuda el trabajo de campo hubiera sido imposible de llevar a cabo.

A Víctor Sánchez Cordero, David Gutiérrez y Jaime González, por su ayuda en el análisis de los datos.

A los miembros del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, especialmente a Alejandro Martínez Mena y Pablo Robles por su ayuda en la elaboración de las fotografías.

Al M. en C. Hermilo Quero por permitirme procesar las muestras en su laboratorio.

A Manuel González Baños por su ayuda en la impresión de la tesis.

A la comunidad de Caleta de Campos.

A la familia Flores-Villela por su hospitalidad.

A Oscar, por todo.

Este trabajo fue realizado gracias al permiso No. 161183 333
04 otorgado por la Secretaría de Pesca.

INDICE

INTRODUCCION.....	1
OBJETIVOS.....	20
AREA DE ESTUDIO.....	20
METODOS.....	23
RESULTADOS.....	27
DISCUSION.....	37
CONCLUSIONES.....	45
LITERATURA CITADA.....	47
APENDICE I.....	54
APENDICE II.....	60

INTRODUCCION.

Dentro del grupo de los reptiles se conocen dos tipos básicos de determinación del sexo: la determinación genotípica y la determinación ambiental, específicamente la dependiente de la temperatura. La determinación genotípica del sexo está caracterizada típicamente por la existencia de cromosomas sexuales que definen el sexo del individuo desde la formación del cigoto. En algunas especies, el sexo se determina después de la concepción, de acuerdo a su medio ambiente inmediato. Por lo tanto, algunos ambientes están asociados con la producción de machos y otros con la producción de hembras. Este mecanismo es el llamado determinación ambiental del sexo, porque la primera distinción ontogenética entre los sexos es ambiental (Bull, 1983). De esta forma, el genotipo tiene poca influencia sobre la definición del sexo de un individuo, aunque se ha demostrado que aún en especies con determinación ambiental del sexo, existe cierta heredabilidad de este carácter (Bull *et al.*, 1982a).

La determinación genotípica del sexo parece ocurrir en las especies que presentan cromosomas sexuales heteromórficos, pero puede o no estar presente en aquellas carentes de ellos (Bull, 1980). Se conocen cromosomas sexuales heteromórficos en algunas serpientes y lagartijas (Bull, 1980) y en dos especies de tortugas del género Staurotypus (Sites *et al.*, 1979) y una especie del género Siebenrockiella (Carr y Bickham, 1981). Aparentemente, los cromosomas sexuales están ausentes en la tuatara, los cocodrilos, la mayoría de las tortugas y en muchas serpientes y lagartijas.

Gran cantidad de estudios demuestran que en muchas

lagartijas, tortugas y cocodrilos, el sexo es determinado durante la embriogénesis por la temperatura de incubación (Charnier, 1966; Pieau, 1974, 1982; Pieau y Dorizzi, 1981; Yntema, 1976, 1979, 1981; Yntema y Mrosovsky, 1980, 1982; Bull y Vogt, 1979, 1981; Bull *et al.*, 1982b; Vogt *et al.*, 1982; Ferguson y Joanen, 1982; McCoy *et al.*, 1983; Morreale *et al.*, 1982; Miller y Limpus, 1981; Limpus *et al.*, 1983). Es interesante el caso de la tortuga de agua dulce Trionyx spiniferus, en la cual no se han descubierto cromosomas sexuales heteromórficos y que carece de determinación del sexo dependiente de la temperatura (Bull y Vogt, 1979; Vogt y Bull, 1982a).

Estudios realizados en el laboratorio han demostrado que la temperatura de incubación de los huevos controla la determinación del sexo de 14 géneros de tortugas, incluyendo a los emídidos Chrysemys, Emydoidea, Emys, Graptemys, Pseudemys y Terrapene; los quinostérnidos Kinosternon y Sternotherus; los quelídridos Chelydra y Macrochelys; el testudínido Gopherus; y los quelónidos Chelonia, Caretta y Lepidochelys (Vogt y Bull, 1982b; Bull, 1983).

Aunque algunos estudios han sido realizados en condiciones naturales o con temperaturas fluctuantes, la mayoría se confinan al trabajo con temperaturas constantes de incubación (Bull, 1980). En general, los resultados obtenidos con las distintas especies de tortugas hasta ahora estudiadas son similares: Temperaturas bajas (de 22 a 27°C) producen machos, temperaturas altas (30°C o más) producen hembras, y un intervalo intermedio de 1 a 2°C permite la producción de ambos. La temperatura a la que ocurre el cambio en la proporción de sexos (llamada temperatura umbral y definida como aquella que produce una proporción de sexos de 1:1), difiere entre

especies, pero usualmente se encuentra entre 27 y 31°C (Bull, 1980). Sin embargo, dentro del mismo orden de los quelonios se han encontrado variaciones de este patrón simple, las cuales se mencionan a continuación:

a) En Chelydra serpentina los huevos incubados a 20°C y a 30°C desarrollan hembras en el 100% de los casos, a 26°C el 99% de los individuos son machos y a 24°C el 100% son machos. A 22 y 28°C se desarrollan más machos que hembras. Hay que hacer notar que los huevos mantenidos a 20°C durante todo el período de incubación no logran desarrollar a los embriones hasta el nacimiento, por lo que el efecto productor de hembras es demostrado incubando los huevos a 20°C sólo temporalmente y luego cambiándolos a 26°C (Yntema, 1976, 1979). Sería interesante descubrir si este efecto tiene alguna significación en condiciones naturales.

b) Sternotherus odoratus también parece tener dos temperaturas umbrales, una entre 23 y 25°C y otra entre 25 y 28°C (Vogt et al., 1982). Probablemente sean más relevantes las dos temperaturas umbrales para la determinación natural del sexo en Sternotherus que en Chelydra, porque los embriones permanecen viables a lo largo del desarrollo en los dos umbrales en Sternotherus (Vogt y Bull, 1982b).

c) En Chrysemys picta, las crías de los huevos incubados a 27 y 32°C son machos o hembras respectivamente, mientras que la incubación de los huevos a 22°C resulta en crías de los dos sexos. Esto parece significar la presencia de dos temperaturas umbrales en esta especie (Gutzke y Paukstis, 1984).

d) En Macrochelys y Kinosternon sólo se desarrollan hembras a 31°C, pero algunas hembras se desarrollan también a 25°C (40% y

21% respectivamente; Bull, 1980). Posiblemente estas dos especies posean un umbral más bajo o menos definido que las demás tortugas, aunque también podrían estar exhibiendo a 25°C un efecto productor de hembras como Chelydra lo presenta a 20°C. Sería necesario continuar los estudios al respecto para determinar con exactitud el patrón seguido por estas especies.

En el caso de la tortuga marina Dermochelys coriacea, la especie de la que se ocupa el presente estudio, no existe ningún trabajo publicado que indique los detalles de su patrón de determinación del sexo, por lo que aquí se supone que sigue el modelo general de las demás especies.

Es importante hacer notar que se ha demostrado que la temperatura efectivamente controla la determinación del sexo, siendo la causa del sesgo en la producción de machos y hembras y que los resultados no se deben a una mortalidad diferencial de los sexos, ya que el alto porcentaje de nacimientos de los huevos incubados descarta esa posibilidad (Bull y Vogt, 1979; Yntema, 1979).

Podría pensarse que si una especie presenta determinado patrón con temperaturas umbrales definidas, poblaciones pertenecientes a especies de amplia distribución geográfica experimentarían diferentes temperaturas de incubación, debido a las diferentes condiciones ambientales en las que se encuentran, como por ejemplo, distintas latitudes. Esto produciría una proporción de sexos diferente en cada población, que probablemente no sea la óptima. En ese caso, parecería lógico que uno de los mecanismos para mantener una proporción de sexos balanceada en diferentes poblaciones, sea un ajuste de la temperatura umbral (Vogt y Bull,

1982b).

Han sido escasos los estudios realizados sobre la proporción de sexos de poblaciones en condiciones naturales, por lo que la comparación de lo que ocurre en diferentes poblaciones de la misma especie no es posible aún. Por lo tanto, es importante comenzar las investigaciones al respecto. Las tortugas marinas representan un sistema interesante para estos estudios debido a su amplia distribución en todo el mundo. De los estudios realizados al respecto, destaca el de Bull et al. (1982b) sobre la variación geográfica de las temperaturas umbrales en varias especies de tortugas de los géneros Graptemys, Pseudemys y Chrysemys de poblaciones del norte de los Estados Unidos (Wisconsin) y del sur del mismo país (Alabama, Mississippi y Tennessee). La temperatura promedio del aire en las localidades del sur durante los meses en los que ocurre el desarrollo embrionario es de 2 a 4°C más alta que en la localidad del norte. Por lo tanto, se esperaba que en las poblaciones del sur, las temperaturas umbrales fueran más altas. En general, estas se encontraron entre 28 y 30°C. Sin embargo, en Chrysemys de Tennessee se encontró una temperatura umbral más baja en 1°C que en Chrysemys de Wisconsin, y Graptemys pseudoqueografica de Tennessee presentó también una temperatura umbral ligeramente más baja, aunque significativa, que la misma especie de Wisconsin. Sus datos indican que las temperaturas umbrales no cambian en la misma magnitud que las temperaturas climáticas entre las poblaciones estudiadas del norte y del sur y que en las comparaciones intraespecíficas, las temperaturas umbrales difieren en dirección opuesta a las temperaturas climáticas.

Los autores consideraron tres posibles explicaciones de estos resultados: 1) el fenotipo sexual de las crías cambia con el crecimiento y no corresponde al de los adultos (aunque varios estudios apoyan la idea de que el sexo de las tortugas se mantiene constante a lo largo de toda su vida: Yntema, 1976, 1981; Bull y Vogt, 1979; Vogt, 1980), 2) debido a las fluctuaciones diarias de temperatura dentro del nido, las temperaturas umbrales pueden no estar reflejando con exactitud la determinación del sexo de los nidos y 3) las temperaturas de los nidos no corresponden a las temperaturas climáticas, ya sea porque la temperatura del suelo tiene un comportamiento distinto a la del medio ambiente climático o porque las diferencias en el comportamiento de las hembras en la elección del sitio del nido compensan estas diferencias, de manera que las tortugas del sur podrían elegir sitios relativamente más fríos (por ejemplo en lugares sombreados por la vegetación). De aquí se entiende entonces la importancia de realizar mediciones de la temperatura del nido en este tipo de estudios.

Bull (1983) menciona que los resultados de este estudio podrían ser explicados parcialmente por el hecho de que en el verano, las localidades del norte tienen días más largos que las del sur y la exposición mas larga a la insolación, podría causar que la temperatura del suelo fuera tan caliente como en el sur. Otra característica que podría compensar parcialmente las diferencias climáticas es que las tortugas del sur comienzan la anidación algunas semanas antes que las del norte, cuando todavía no se alcanzan las temperaturas más altas del verano. Por lo tanto, como se mencionó anteriormente, sería importante medir las temperaturas reales de los nidos para llegar a conclusiones

definitivas.

De lo anterior puede concluirse que la proporción de sexos de una población con determinación del sexo dependiente de la temperatura, está sujeta a la variación temporal y espacial del ambiente, al comportamiento de la madre al elegir el sitio del nido y al control de la determinación del sexo por el embrión (la temperatura umbral definida genéticamente en el embrión). Si la temperatura ambiente difiere entre los lugares que habitan distintas poblaciones, se esperaría que la selección de la proporción de sexos ajuste ya sea el comportamiento materno o la sensibilidad del embrión a la temperatura, para producir la misma proporción de sexos en diferentes poblaciones.

Bulmer y Bull (1982) sugirieron que si hay un umbral de temperatura muy definido, hay poca variabilidad genética en la determinación del sexo. Consecuentemente, el cambio en la temperatura umbral es lento para evolucionar en respuesta a un sesgo en la proporción de sexos. Si existe mayor variación genética para la elección del sitio del nido por la hembra, ésta será una fuente mayor de evolución de la proporción de sexos, más que un cambio en la temperatura umbral. Sería necesario conocer los procesos que intervienen en la elección del lugar del nido y la frecuencia con la que cada hembra anida en determinados sitios para tener evidencias al respecto.

Existen algunos estudios realizados con tortugas marinas, que sugieren que las temperaturas umbrales de dos poblaciones de la misma especie difieren significativamente: Limpus *et al.* (1983) encontraron una temperatura umbral de 28.7°C en *Caretta caretta* de la Isla Heron al este de Australia, mientras que Yntema y

Mrosovsky (1982) encontraron una temperatura umbral de 30°C trabajando con huevos de la misma especie obtenidos de la Isla Little Cumberland en Georgia, Estados Unidos. Sin embargo, hasta la fecha no se han investigado las diferencias ambientales o de ubicación y temperatura de los nidos y la proporción de sexos de las crías y adultos que pudiera explicar la diferencia de 1.3°C en la temperatura umbral de estas poblaciones. Con estudios al respecto, podría entenderse más claramente la evolución de los mecanismos de la determinación ambiental del sexo.

Como se mencionó anteriormente, la influencia que ejerce el comportamiento de anidación de las hembras sobre la proporción de sexos de las crías, es muy importante y probablemente ejerza un papel preponderante en la selección y evolución de la proporción de sexos en poblaciones de reptiles con determinación del sexo dependiente de la temperatura. Vogt y Bull (1984) realizaron un estudio sobre la proporción de sexos y la ecología de los nidos, principalmente de Graptemys ouachitensis y de G. pseudogeographica en Wisconsin. La distribución de la proporción de sexos fue bimodal, tendiendo a ser de 100% machos o 100% hembras dentro de un nido y con un exceso general de hembras. Los nidos productores de machos se encontraban entre la vegetación, con temperaturas relativamente bajas, y los nidos productores de hembras estaban localizados en la arena abierta expuesta al sol, con temperaturas relativamente altas. Además, la proporción de sexos fue significativamente distinta entre las diferentes playas. Aparentemente, la disponibilidad de sitios fríos o calientes, dependiente de la abundancia de vegetación productora de sombra, juega un papel importante en la temperatura del suelo y por lo

tanto, en la proporción de sexos de los nidos de cada playa.

Haciendo un paralelismo con la tortuga marina Dermochelys coriacea, en la playa de Mexiquillo, Mich., las diferencias en la temperatura de los nidos están dadas por la distancia de los mismos al mar, siendo los nidos más cercanos al agua los más húmedos y por lo tanto los más fríos, mientras que los más alejados son más secos y más calientes. Hasta ahora no ha sido publicado ningún trabajo con tortugas marinas que pretenda conocer cuál es la proporción de sexos producida en las diferentes zonas de la playa en donde las hembras ponen a incubar sus huevos. Limpus et al. (1983) realizaron un estudio interesante que revela las diferencias en las proporciones de sexos producidas en playas sujetas a distintas temperaturas en la parte sur de la Gran Barrera de Arrecifes de Australia. Los datos muestran que para Caretta caretta, las playas continentales, más calientes, tienen el potencial para producir una alta proporción de hembras, mientras que los cayos coralinos adyacentes, relativamente más fríos, podrían producir principalmente machos. Es importante hacer notar que a diferencia de lo que sucede con tortugas dulceacuícolas, no existen datos confiables sobre la proporción de sexos de ninguna población de tortugas marinas adultas con los cuales contrastar los resultados obtenidos con las crías.

La idea de que las hembras anidan en su lugar de nacimiento, presenta problemas interesantes sobre la determinación del sexo que hasta ahora han sido tratados de forma meramente teórica, sin contar hasta la fecha con observaciones cuantitativas.

En un estudio con Graptemys, Vogt y Bull (1982b) hicieron

observaciones que sugieren que por lo menos algunas hembras regresan repetidamente a anidar a una misma playa. Algunos estudios con tortugas marinas sugieren que las hembras anidan varias veces en las mismas playas durante una temporada de anidación y regresan a ellas de un año a otro (Hirth, 1971; Hughes, 1974; Pritchard, 1971; Márquez et al., 1976; Benabib, 1983). El siguiente problema a resolver, es si una hembra que regresa a la misma playa, hace su nido en el mismo lugar que en ocasiones anteriores o en sitios con las mismas características ambientales. Es claro que no todas las hembras anidan en su lugar de nacimiento ya que algunas hacen sus nidos en lugares permanentemente sombreados que producen sólo machos (Vogt y Bull, 1982b). Anidar en el sitio preciso del nacimiento tiene las desventajas de que la proporción de sexos se vería frecuentemente sesgada hacia las hembras (Bull, 1980) y que aumentaría la probabilidad de excavar un nido puesto previamente por parientes cercanos o por la misma hembra (Vogt y Bull, 1982b).

Sería necesario investigar la frecuencia con la que una hembra pone sus huevos exactamente en el mismo lugar o en el mismo tipo de habitat, para determinar cual es la influencia del comportamiento de la hembra sobre la proporción de sexos y cómo puede ser ésto seleccionado.

Existen otras características ecológicas del nido que pueden influir sobre la proporción de sexos, como la profundidad del nido y el número de huevos que se encuentran en el mismo. La temperatura de la arena cambia a medida que aumenta la profundidad, por lo que la proporción de sexos producidos en los nidos variará si existen diferencias en la profundidad a la que

una especie deposita sus huevos. En el caso de Graptemys, el tamaño de las hembras adultas varía poco y los nidos son suficientemente pequeños como para que exista una gradación de temperatura muy pequeña dentro del nido (Vogt y Bull, 1982b), mientras que en Chelydra las hembras jóvenes, más pequeñas, hacen nidos someros, productores de mayor proporción de hembras, y las hembras viejas, más grandes, hacen nidos relativamente más profundos, produciendo mayor número de machos (Vogt y Bull, 1982b). Wilhoft et al. (1983) encontraron además, que la posición del huevo dentro de los nidos de Chelydra jugaban un papel importante en la determinación del sexo, ya que estas tortugas ponen muchos huevos en nidos en los que se registran apreciables gradientes térmicos. Los nidos de las tortugas marinas son profundos, y por lo tanto con temperaturas relativamente estables y con gran cantidad de huevos (Hirth, 1980; Márquez et al., 1976; Benabib, 1983). Además de la variación que existe en la profundidad a la que las tortugas hacen su nido (Benabib, 1983) ésta puede aumentar a lo largo del período de incubación debido a la depositación de arena sobre los nidos por otras tortugas anidadoras o por el viento o las mareas. De esta forma, hay ocasiones en las que sobre un nido se llega a acumular mas de 50 cm de arena, quedando mucho más profundo de lo que la hembra lo hizo inicialmente, pudiéndose suponer que estos nidos producen mayor cantidad de machos.

Se ha pensado que el número de huevos en un nido también influye sobre la proporción de sexos, debido a la producción de calor metabólico que aumentaría la temperatura dentro del nido. Sin embargo, Mrosovsky y Yntema (1980), mencionan que el aumento

de temperatura por calor metabólico dentro de los nidos de Chelonia mydas comienza después de completado el 50 al 64% del desarrollo embrionario. En estudios realizados en el laboratorio variando las temperaturas a lo largo del tiempo de incubación, se ha observado que hay un período en el cual la determinación del sexo es sensible a la temperatura y que en general se encuentra en el tercio medio del desarrollo, coincidiendo con la gonadogénesis (Yntema, 1979; Bull y Vogt, 1979, 1981; Yntema y Mrosovsky, 1982; Miller y Limpus, 1981; Pieau y Dorizzi, 1981), alrededor de los estados embrionarios 14 a 22 (según la clasificación de Yntema, 1968). Yntema y Mrosovsky (1982) localizaron el período sensible primario en Caretta caretta alrededor de los estados 12 a 22 del desarrollo embrionario, siendo éste el único estudio al respecto realizado con tortugas marinas. Ya que en todas las tortugas con determinación del sexo dependiente de la temperatura que se han estudiado hasta ahora ha coincidido el período sensible primario, parece lógico suponer, hasta no hacerse un estudio al respecto, que Dermochelys coriacea se comporta de la misma forma.

En un estudio con emídidos (Bull y Vogt, 1981), se descubrió que en Chrysemys y Graptemys el sexo es influido más fácilmente por una temperatura de 25°C que por 31°C, induciendo la formación de mayor cantidad de machos con pulsos aislados de 25°C que la formación de hembras con pulsos de 31°C. En Chelydra, por el contrario, una temperatura de 30°C, que determina la producción de hembras, tiene más influencia que 26°C que determina el desarrollo de machos (Yntema, 1979).

Los experimentos de Vogt y Bull (1982b) mostraron que la determinación del sexo depende de efectos acumulativos de la

temperatura, de manera que la determinación del sexo durante una parte del período sensible primario no es independiente de las temperaturas a las que el embrión estuvo sujeto previamente. Los estados de desarrollo previos al período sensible primario en los que el sexo es influido por la temperatura pero no irreversiblemente, constituyen el período sensible secundario (Vogt y Bull, 1982b).

A partir de lo expuesto hasta aquí sobre la forma como actúa la determinación del sexo, queda claro que el fenómeno es bastante complejo y que no se tienen claros los mecanismos de acción de la temperatura y los fenómenos fisiológicos y del desarrollo involucrados. Si a esto se le suma el hecho de que la mayor parte de los trabajos realizados hasta hoy se han llevado a cabo con temperatura de incubación constante, lo cual no ocurre en condiciones naturales, resulta obvia la necesidad de seguir las investigaciones en el campo o en condiciones que asemejen las que se dan en la naturaleza, donde las temperaturas fluctúan con ciclos diarios y temporales.

Pieau (1974) realizó un experimento con el fin de investigar cómo influye la fluctuación diaria de la temperatura sobre la determinación del sexo en *Emys orbicularis* y Bull y Vogt (1979) llevaron a cabo un experimento similar con *Graptemys*. Estos estudios sugieren que cuando las temperaturas fluctúan, la temperatura media es la que parece ser determinante, no habiendo al parecer diferencias básicas con los experimentos bajo temperatura constante. No obstante, un estudio reciente (Bull, 1974), indica que la variación en la temperatura también es un factor que juega un papel importante.

Es importante mencionar los estudios llevados a cabo en condiciones naturales. Pieau (1974, 1982) presentó las temperaturas y la proporción de sexos para algunos nidos naturales de Emys orbicularis. Las temperaturas de los nidos fluctuaron en varios °C durante todo el período de desarrollo y muchos de los nidos variaron regularmente de temperaturas productoras de machos a temperaturas productoras de hembras. La proporción de sexos varió de acuerdo a la cantidad de tiempo a la que fueron expuestos a temperaturas bajas o altas. En el estudio de Vogt y Bull (1984) sobre la proporción de sexos de Graptemys en nidos naturales, de una colección de crías de mas de 200 nidos obtenidos de una localidad en una temporada de anidación, cerca del 80% de los nidos fueron sólo machos o sólo hembras. La proporción de sexos de cerca de 2000 crías estuvo fuertemente sesgada hacia las hembras (con una proporción de machos 20%). La proporción de sexos encontrada en la población de adultos del mismo lugar (Vogt, 1980). En un estudio con Chelydra serpentina, Wilhoft et al. (1983) encontraron que los huevos de la parte superior de los nidos puestos en condiciones naturales, tenían temperaturas de incubación significativamente más altas (superiores a 30 °C) que los huevos depositados en el fondo (menores de 30°C). De la parte superior de los nidos se produjeron sólo hembras, mientras que en la parte inferior se produjeron con frecuencia sólo machos.

Hasta ahora, ningún estudio ha sido publicado que indique qué sucede con la proporción de sexos de Dermochelys coriacea en una playa en condiciones naturales. El estudio de Bull y Vogt (1984) realizado con Graptemys, indica que la proporción de sexos de las

crías varía entre playas de anidación y a lo largo de la temporada de anidación, así que observaciones realizadas para un sitio o un tiempo corto determinado, no representan necesariamente la proporción de sexos de la población de crías. En tortugas que presentan una temporada larga de anidación, pueden haber cambios en la proporción de sexos a lo largo de la temporada debido a diferencias de temperatura de los nidos entre los primeros y los últimos meses, a cambios en la selección del sitio del nido por las hembras o al cambio en las características de la playa debido al aumento o disminución de sitios de anidación cálidos o fríos (por el crecimiento de la vegetación, principalmente en tortugas dulceacuícolas o por la depositación de arena y movimiento de la marea que ocasiona el alejamiento o acercamiento del mar en el caso de las tortugas marinas).

Las tortugas marinas tienen temporadas de anidación particularmente largas, que pueden extenderse de 5 a 6 meses (de octubre a febrero en la población de Dermochelys coriacea de la playa de Mexiquillo), por lo que la fecha de oviposición podría tener una mayor influencia sobre la proporción de sexos de las crías, debido a los cambios en la temperatura ambiente, a las horas de insolación, a las temporadas de lluvia y a las fluctuaciones anuales en el nivel del mar. Este último aspecto podría tener más importancia de la que hasta ahora se le ha dado, ya que el potencial hídrico (dado por la humedad de la arena) al que están sujetos los huevos durante la incubación, parece tener influencia en la determinación del sexo (Gutzke y Paukstis, 1983).

Llega el momento de preguntarse qué sucede con la proporción de sexos de una población a lo largo de varios años, en la cual el

sexo está determinado por la temperatura de incubación. En una población de tortugas, un año frío sobreproducirá machos y un año cálido sobreproducirá hembras. En casos extremos, las fluctuaciones en la proporción de sexos podrían poner en peligro la sobrevivencia de una población. En ese caso deberán presentarse cambios en la proporción de sexos debido a la selección.

Resumiendo, las siguientes preguntas son especialmente relevantes para el entendimiento de la evolución de la proporción de sexos y los mecanismos de la determinación ambiental del sexo: ¿cómo afectan las diferentes variables ambientales a la proporción de sexos del nido? ¿cuál es la proporción de sexos primaria de una población y qué factores la controlan (como el papel de la elección del sitio del nido por la hembra y la variación entre esbriones en su determinación del sexo bajo condiciones similares)? ¿la proporción de sexos de las crías es influida año con año por la variación climática?

Charnov y Bull (1977) propusieron un modelo en el que la determinación ambiental del sexo es favorecido cuando las dos siguientes condiciones ocurren: 1) un individuo entra temprano en su vida en un ambiente que tiene un efecto duradero en su adecuación. Este ambiente es especialmente variable (en parches), de tal modo, que algunos parches aumentan (o disminuyen) la adecuación del macho, más que la adecuación de la hembra, y otros parches hacen lo opuesto. El apareamiento ocurre al azar entre individuos de diferentes parches. 2) los padres y las crías tienen poco control sobre el tipo de parche en el que entra la cría. Bajo estas condiciones, individuos cuyo sexo está determinado en la

concepción, están en desventaja, porque con frecuencia se convierten en el sexo de menor adecuación. Posponer la diferenciación sexual hasta el momento en el que pueda resultar ventajoso ser macho o hembra, es una posible razón para la determinación ambiental del sexo, pero esto no es obvio respecto a las tortugas, porque la determinación del sexo se pospone sólo hasta la incubación, siendo que estos organismos tienen ciclos de vida muy largos.

Es importante hacer la observación de que el modelo predice que la determinante ambiental del sexo covaría con la adecuación, diferencialmente para machos y hembras, y que el modelo implica dos partes: la selección favorece el ajuste de la proporción de sexos en respuesta a condiciones ambientales particulares y además favorece un mecanismo para permitir este control de la proporción de sexos.

El mayor problema para la aceptación de este modelo, es planteado por la difundida ocurrencia de determinación ambiental del sexo en los reptiles. No hay dificultad en suponer que los reptiles cumplen con el requerimiento del apareamiento al azar entre parches y que los padres estén imposibilitados para hacer coincidir el sexo de las crías con el tipo de parche (bajo la mayoría de los sistemas de determinación genética del sexo, una madre no podría colocar preferencialmente a los hijos a una temperatura y a las hijas en otra). La dificultad está en conocer si la temperatura de incubación afecta diferencialmente la adecuación de los machos y de las hembras (Bull, 1973).

Este problema es especialmente complejo porque existen varias respuestas de la proporción de sexos a la temperatura en

diferentes grupos de reptiles. Entre las lagartijas y las tortugas, algunas especies carecen de determinación del sexo dependiente de la temperatura y otras muestran efectos de temperatura extremos. Además, temperaturas altas de incubación producen machos en lagartijas y lagartos, pero producen hembras en las tortugas.

Entonces, queda aún por demostrar si la determinación ambiental del sexo en los reptiles, es consistente con la teoría anterior. La hipótesis nula de que la temperatura no tiene influencia diferencial sobre las tasas de adecuación macho-hembra, sigue sin desafío en la mayoría de las especies (Bull, 1983). Aún si se encuentra que los reptiles con determinación ambiental del sexo son consistentes con la hipótesis de Charnov y Bull, es difícil imaginar qué especies con determinación genética del sexo tienen historias de vida tan fundamentalmente diferentes que son seleccionadas contra la determinación ambiental del sexo. Esto podría llevar a considerar la posibilidad de que algunas especies carezcan de variación genética para la evolución de uno u otro sistema (Bull, 1983), lo cual también presenta complicaciones para poder ser demostrado.

Pocos estudios empíricos tratan directamente el tema de la evolución de la proporción de sexos. Las predicciones cuantitativas del modelo de Charnov y Bull, requieren del conocimiento de las adecuaciones relativas de los machos y las hembras y otros parámetros que generalmente son difíciles de medir. Sin embargo, hay dos características útiles y simples de la proporción de sexos que pueden ser estudiadas a un nivel cualitativo: 1) proporciones sexuales de las poblaciones y 2)

comparaciones geográficas de la determinación del sexo (Bull, 1983). Dado el desconocimiento que existe de todos los aspectos tratados hasta aquí en la tortuga marina Dermochelys coriacea, el presente estudio trata de la proporción primaria de sexos en una población de esta especie y de algunos factores que la afectan.

OBJETIVOS.

- 1.- Determinar cuál es la proporción de sexos de las crías de D. coriacea producidas en la playa en estudio.
- 2.- Determinar el efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en Dermochelys coriacea en condiciones naturales.
- 3.- Determinar el efecto de la posición del nido con respecto a la distancia al mar sobre la proporción de sexos en las crías producidas.
- 4.- Determinar el efecto de la fecha de anidación sobre la determinación del sexo en la población en estudio.

AREA DE ESTUDIO.

Este trabajo fue desarrollado en la playa de Mexiquillo, en el estado de Michoacán, en la costa del Pacífico de México. Esta playa tiene una longitud de alrededor de 18 km y está ubicada entre los 102° 48' 49" y 102° 55' 17" longitud W y los 18° 05' 23" y 18° 08' 19" latitud N. El área de trabajo abarca 3.5 km en la localidad el Farito, entre la punta sur de la playa y el caserío llamado el Salado, aproximadamente a 8 km al NW de Caleta de Campos (Fig. 1).

Según la carta de climas Colima 13Q-VI Zacatula 13Q-VIII editada por el Instituto de Geografía de la UNAM, el clima que se presenta en esta zona es del tipo Awo(W)ig según la clasificación de Köppen modificada por García (1973), lo que equivale a un clima cálido subhúmedo con una temperatura media anual de 27.5°C que varía en no más de 5°C en el transcurso del año, presentándose el mes más caluroso del año antes de junio y una precipitación anual promedio de 884.4 mm principalmente durante el verano. La temperatura promedio del agua del mar en la superficie es de 27°C, con un mínimo de 24°C en diciembre y un máximo de 31°C en mayo. En el área de estudio predomina la marea mixta con una amplitud menor que la registrada en Manzanillo, Col. y mayor con respecto a Cd. Lázaro Cárdenas, Mich. El intervalo máximo anual de mareas es de aproximadamente 1.30 m.

La morfología de la playa de Mexiquillo cambia constantemente a través de la temporada de anidación por efecto de las mareas, pero en general consta de un plano inclinado que va desde el mar hasta la plataforma, con una pendiente promedio de 9° 11' (mínima de 3°, máxima de 13°), con un desnivel mínimo de 1.8 m y un máximo de 4.5 m. Sigue una franja de arena de 34.5 m en promedio (mínimo 16 m, máximo 52 m), después de la cual comienza una zona de vegetación rastrera de 26 m en promedio (mínimo 12 m, máximo 43 m), siguiéndole la vegetación arbustiva que marca el límite de los huertos de coco sembrados por los habitantes del lugar (Fig. 2).

En ciertas partes de la playa pueden llegar a formarse dos crestas separadas por una pequeña plataforma de 1.5 a 2 m de ancho y en los lugares donde desembocan los esteros por lo general no existe una cresta marcada. En algunos lugares muy localizados la

pendiente que marca la cresta puede ser completamente vertical, donde es muy raro que una tortuga llegue a subir hasta la plataforma para anidar.

De la vegetación de la playa predomina Ipomoea pes-caprae, siguiendo en abundancia el pasto Jouvea pilosa y la leguminosa Canavalia maritima. Otras especies que crecen antes de la zona arbustiva son Zinnia littoralis, Panicum maximum, Dactyloctenium aegyptium, Waltheria americana, Cleome viscida, Datura stamonium y Pectis multifosculosa entre otras.

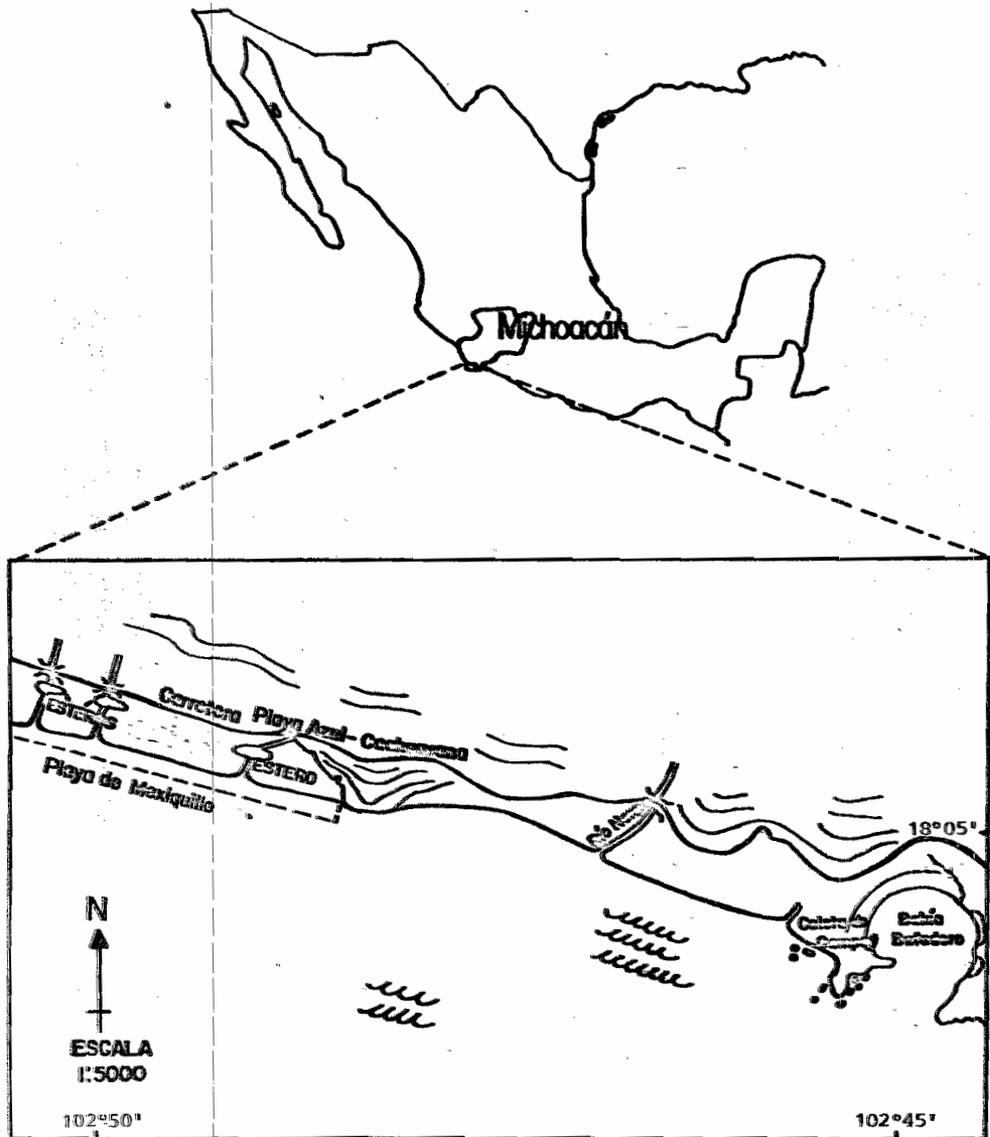


Fig. 1 Localización de la zona de trabajo en la playa de Mexiquillo, Mich.

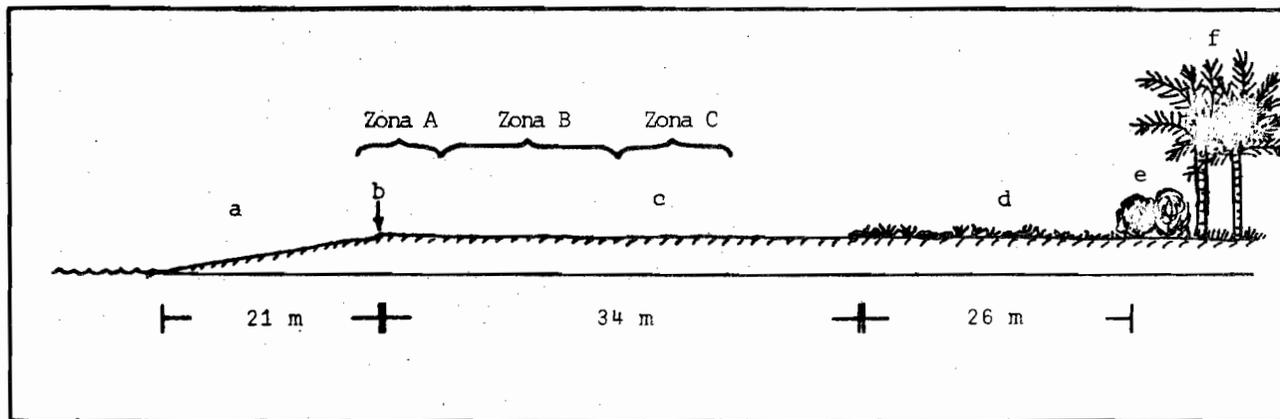


Fig. 2. Morfología general de la playa de Mexiquillo. Se muestran las zonas en las que la playa fue dividida para la realización del estudio. a) plano inclinado, b) cresta de la berma, c) plataforma, d) zona de vegetación rastrera, e) zona de vegetación arbustiva, f) plantaciones de coco.

METODOS.

El estudio se llevó a cabo desde el 25 de octubre de 1983 hasta el 30 de abril de 1984.

La playa se dividió en tres zonas, donde la temperatura de incubación de los huevos puede variar, principalmente por el efecto de diferencias en el grado de humedad de la arena dada por la distancia al mar. La zona A abarcó todos los nidos que se encontraron desde el nivel de marea alta hasta los primeros 5 m después de la cresta de la berma de la playa (esta zona es por lo menos 1°C más fría que el resto de la playa a la profundidad a la que las tortugas ponen sus huevos); la zona B abarcó los siguientes 15 m tierra adentro y la zona C el resto de la playa, donde la anidación de Dermochelys coriacea es menos frecuente, hasta el comienzo de la zona de vegetación. Además, la playa fue marcada a lo largo cada 100 m para facilitar la localización de los nidos.

Se hicieron recorridos nocturnos a lo largo de la playa para localizar a las hembras, las cuales eran encontradas en el momento de salir del mar o siguiendo el rastro que dejan en la arena cuando ya se han internado en la playa para hacer sus nidos. De cada tortuga se registró el número de huevos puestos y la distancia del nido a la cresta de la berma de la playa, que marca la línea de marea máxima. Cada nido fue marcado con una bandera de plástico con un número, habiendo un color distinto para los nidos de cada una de las zonas de la playa hasta completar 15 nidos por zona cada mes. Los nidos se marcaron a lo largo de 600 m de playa,

instálándose en el centro de este tramo una serie de termopares hechos con cable de cobre y constantano colocados cada 5 m a lo largo de una línea perpendicular a la playa, desde la cresta de la berma hasta antes de la zona de vegetación y con una profundidad de 75 cm (equivalente a la profundidad promedio de los nidos de *D. coriacea* en esta playa; Benahib, 1983). A medida que la línea de marea cambiaba a lo largo de la temporada de anidación, se fueron añadiendo más termopares y los límites de las zonas fueron cambiados. Las temperaturas de cada termopar fueron registradas 4 veces al día con intervalos de 6 horas con un termómetro digital de Bailey Instruments, modelo B47-12. Estos registros fueron utilizados como referencia de las temperaturas de los nidos adyacentes.

Dado que existe determinada cantidad de calentamiento de los nidos por la generación de calor metabólico durante el desarrollo de los embriones, se colocó un termopar entre los huevos de un nido y otro termopar a 50 cm de distancia en la arena a la misma profundidad. Comparando ambas temperaturas verificamos la validez de la extrapolación de las temperaturas dadas por la línea de termopares a los nidos durante el período sensible primario.

En el resto de la playa solamente se hicieron recorridos para registrar la distancia a la cresta de la berma, de todos los nidos puestos en la playa que pudieron ser localizados antes de que las hembras comenzaran a esconderlos.

Lo anterior se llevó a cabo desde octubre hasta los últimos días de febrero, ya que en marzo la cantidad de hembras anidadoras disminuyó hasta no poder completar el tamaño de muestra requerido para cada zona.

Una vez nacidas las tortugas, después de alrededor de 2 meses de incubación, se tomaron muestras al azar de 20 crías por nido de 10 nidos de cada zona y para cada mes, las cuales fueron sacrificadas inyectándoles 0.1 ml de Pentobarbital sódico (Anestésal) en la médula espinal entre las vertebrae de la región cervical y fijadas con formol al 10% en buffer fosfatos 1 M. Una vez en el laboratorio, se extrajo una de las gónadas de cada cría para ser aclarada con glicerina según la técnica descrita por Van der Heiden *et al.* (1983). Las gónadas fueron colocadas en frascos pequeños con una solución de glicerina al 5% en formol al 4% con buffer fosfatos 1 M. Estos frascos fueron colocados en una estufa a 40°C por 8 horas aproximadamente o hasta que todo el formol y el agua se evaporaban, quedando sólo la glicerina. Llegado a este punto, las gónadas estaban totalmente transparentes. Una vez hecho esto, las gónadas fueron sexadas utilizando un microscopio de disección. En la Fig. 3 se muestra una gónada masculina típica, en la que se ven claramente los tubos seminíferos, los cuales se ven generalmente de color oscuro. En la Fig. 4 se muestra una gónada femenina típica, totalmente transparente y sin coloración.

Una vez sexadas las crías, se calculó la proporción de sexos para cada nido, para la muestra total de nidos y para la muestra de nidos de cada zona de la playa en toda la temporada de anidación y para cada mes.

Para conocer la forma como afecta la temperatura de incubación a la determinación del sexo de las crías y la etapa sensible a la temperatura, se dividió el período de incubación en tres partes y se contrastó la temperatura media experimentada por los nidos durante cada una de ellas con la proporción de sexos de

los nidos.

Finalmente, para calcular la proporción de sexos primaria de esta población, se calculó la proporción de nidos puestos en cada zona de la playa para cada mes y con los resultados de la proporción de sexos para cada zona por mes obtenida de la muestra de nidos, se calculó la proporción "real" de sexos producida en la playa.



Fig. 3. Gónada masculina. A. Apariencia general de un testículo típico después de ser aclarado con glicerina. Los tubos seminíferos aparecen claramente coloreados de color rojo o café (x 15). B. Detalle de los tubos seminíferos (x 75).

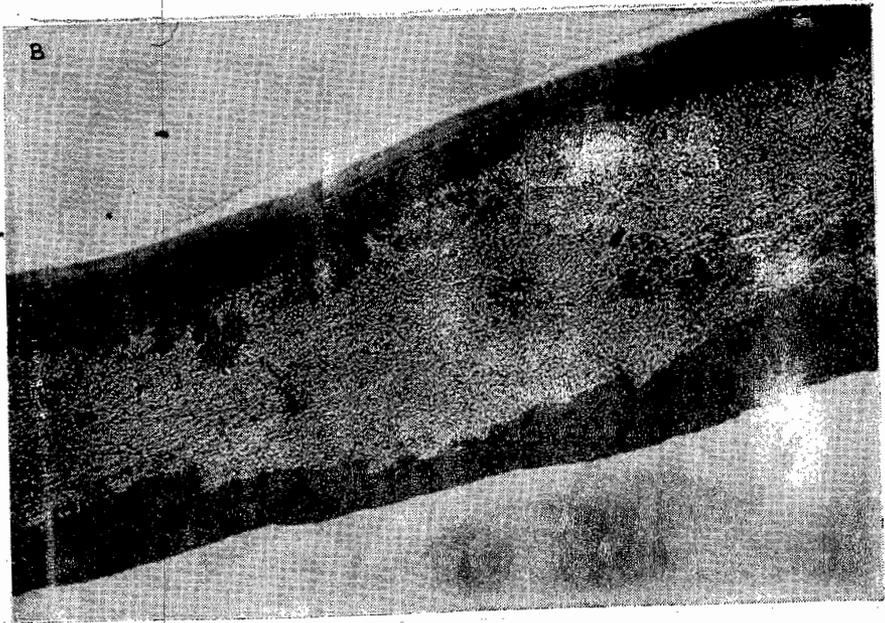


Fig. 4. Gónada femenina. A. Apariencia general de un ovario típico después de ser aclarado con glicerina. El órgano es totalmente transparente y sin estructuras aparentes (x 15). B. Detalle de la gónada mostrando sólo una matriz de tejido amorfo (x 75).

RESULTADOS.

De la muestra total de 103 nidos para toda la temporada de anidación, se obtuvo 36.2% de machos y 50.6% de hembras. El 13.2% restante fueron crías cuyas gónadas presentaban tanto características de macho como de hembra, no pudiendo ser clasificadas como uno u otro sexo. Estas gónadas mostraban características de ambos sexos, ya sea en parches, o la mitad parecía ser típicamente un testículo y la otra mitad típicamente un ovario. La figura 5 muestra ejemplos de este tipo de gónadas. Las crías que presentaban este tipo de órganos fueron clasificadas como intersexos.

En la figura 6 se muestra la distribución de frecuencias de la proporción de machos y de hembras en la muestra. Estas figuras no son simétricas, de manera que no es el mismo número de nidos el que presenta 100% de hembras y 0% de machos. Esto se debe a la presencia de los intersexos. Es notable la cantidad de nidos en los que no se obtuvieron machos o la proporción de éstos fue cercana a 0. También se obtuvieron nidos en los que no se presentaron hembras, aunque en menor cantidad. Esto es importante como evidencia de la presencia de la determinación ambiental del sexo en Dermochelys coriacea.

El promedio de intersexos para toda la playa fue de 13.2%, de 9.4% en la zona A, de 16.1% en la zona B y de 13.5% en la zona C. Aunque en muchos nidos no se presentaron intersexos, se encontró en el otro extremo un nido hasta con 55% de intersexos. En la figura 7 se muestra la distribución de frecuencias de la proporción de intersexos en la muestra total de nidos y en la



Fig. 5. Gónada clasificada como intersexo.

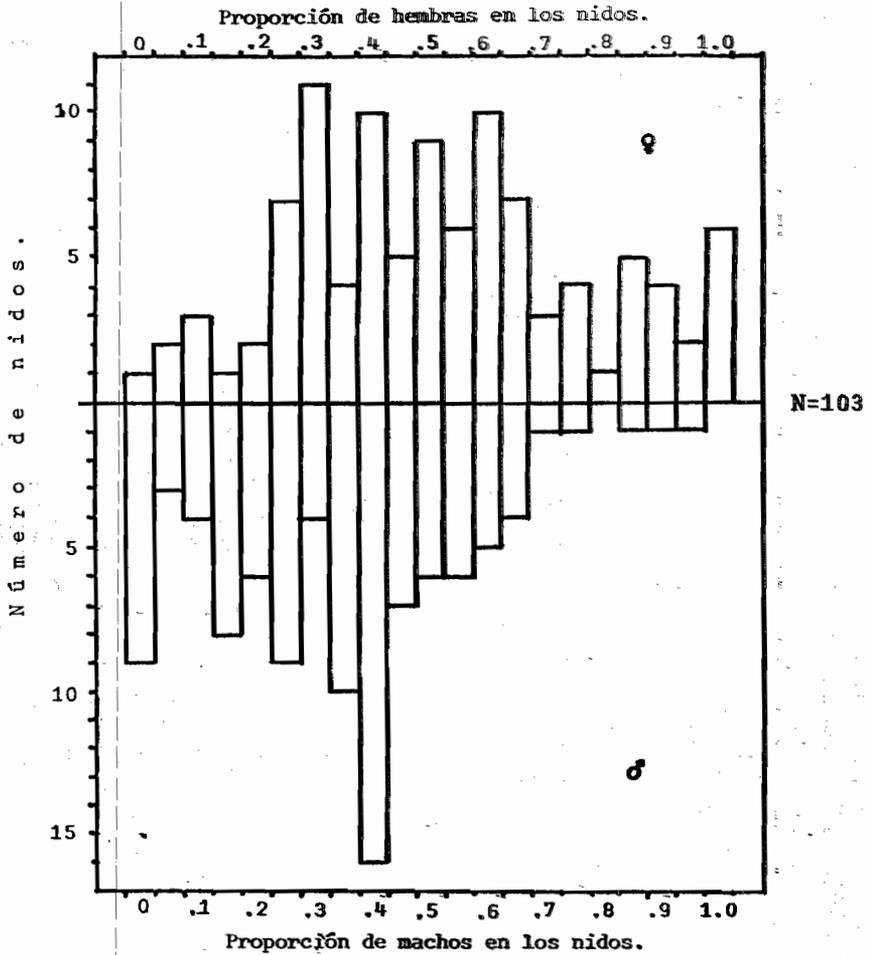


Fig. 6. Distribución de frecuencias de la proporción de hembras y de machos en los nidos de la muestra. Nótese que las gráficas no son simétricas debido a la presencia de intersexos.

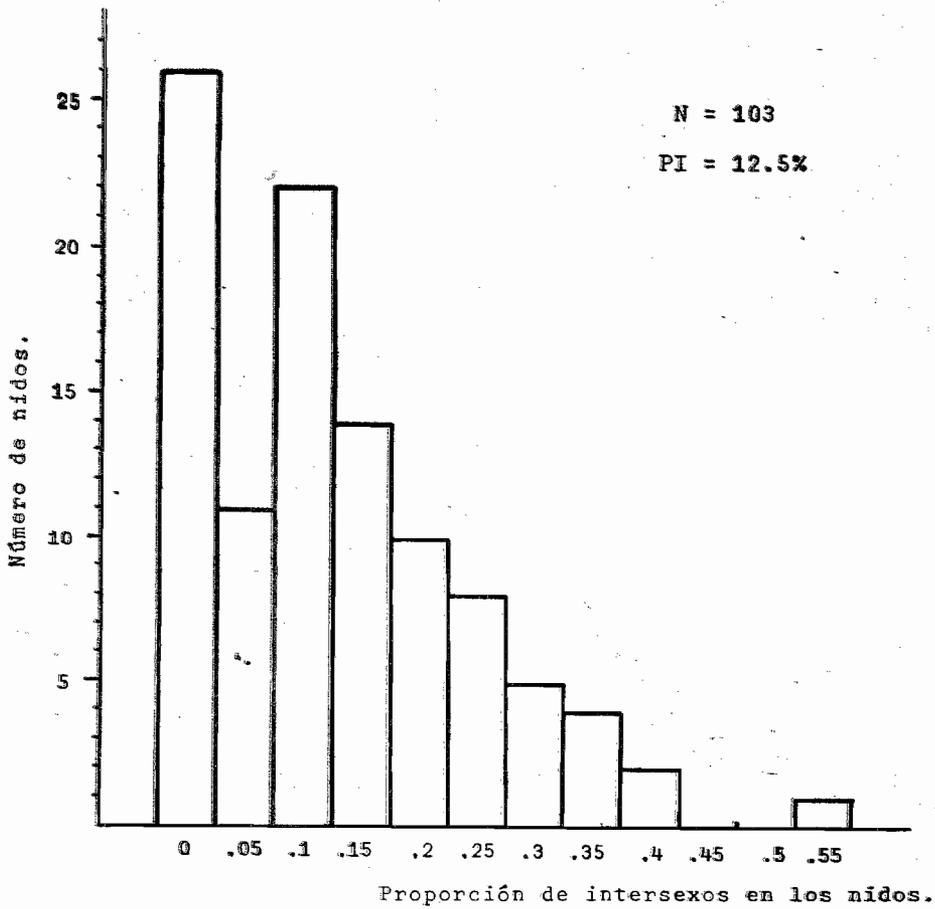


Fig. 7. Distribución de frecuencias de la proporción de intersexos (PI) en la muestra total de 103 nidos.

figura 8, para cada zona de la playa.

Al analizar los datos de cada zona, se obtuvo 39% de machos y 53% de hembras en la zona A, 32% de machos y 52% de hembras en la zona B y 36% de machos y 51% de hembras en la zona C. En las tres zonas se observa que la proporción de sexos está sesgada hacia las hembras. Este efecto es más conspicuo en las zonas B y C que en la zona A, siendo la zona B la que presenta la desviación más notoria hacia las hembras. Una prueba de chi-cuadrada para cada zona, indicó que el sesgo observado es significativo en los tres casos, con un nivel de confianza del 95%. La distribución de frecuencias de la proporción de machos y hembras para cada zona de la playa, se presenta en la figura 9.

Para conocer las razones sexuales en cada zona, para cada mes, se tomaron en conjunto todas las crías de cada submuestra, a diferencia de las figuras anteriores en donde se tomaron en cuenta las proporciones de sexos de cada nido individualmente. Este arreglo se hizo debido a que para algunos nidos no se contó con 20 crías, generalmente porque no nacían suficientes tortuquitas para completar la muestra. Los resultados obtenidos muestran que en la mayoría de los casos, se encontró mayor cantidad de hembras que de machos.

Las proporciones de sexos obtenidas de la muestra de las crías en las diferentes zonas de la playa durante cada uno de los meses de la temporada de anidación, se muestran en la Tabla 1. No se presentan los datos correspondientes a octubre para las zonas B y C, ya que los nidos marcados fueron robados. Para la zona A no aparecen los datos de febrero, debido a que los nidos fueron inundados por las mareas altas y todos los embriones murieron.

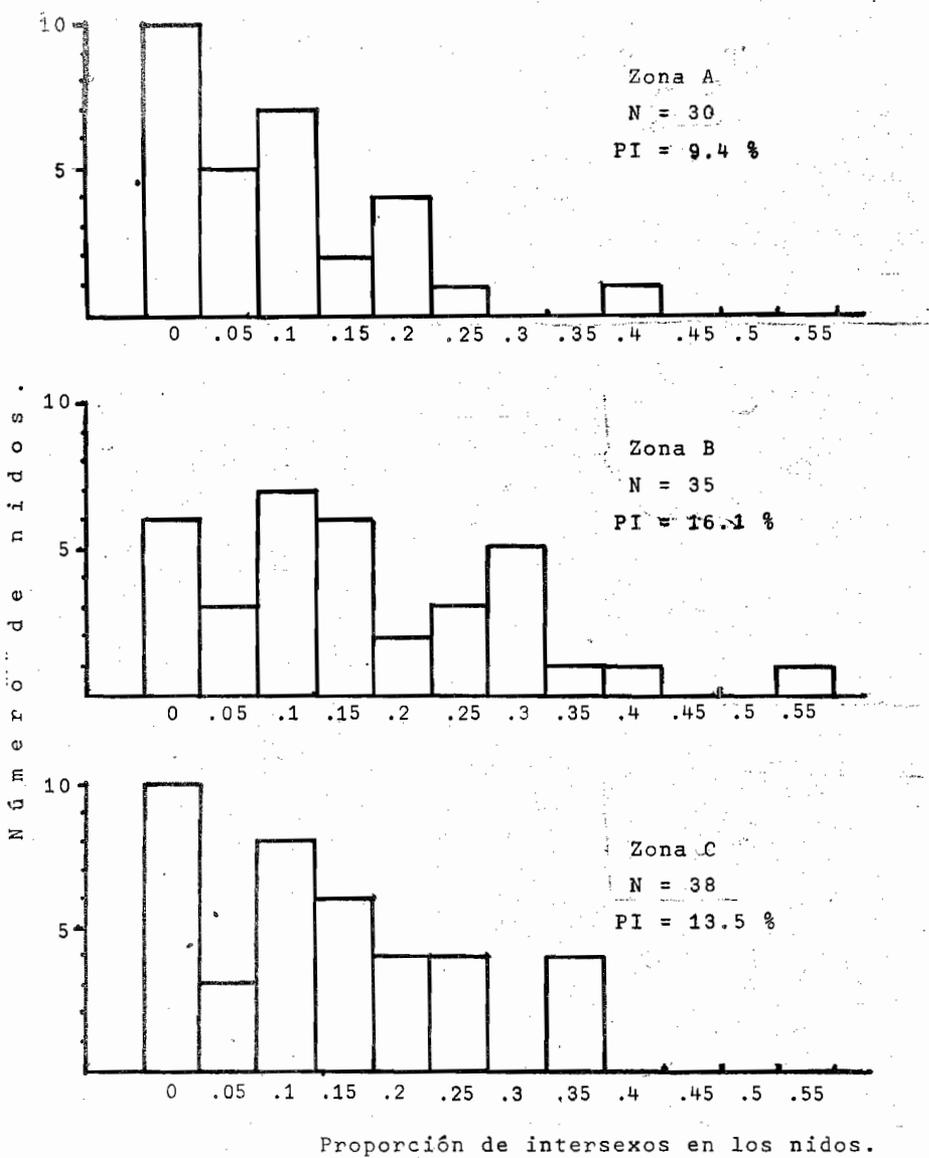


Fig. 8. Distribución de frecuencias de la proporción de intersexos (PI) en los nidos muestreados en cada una de las zonas de la playa.

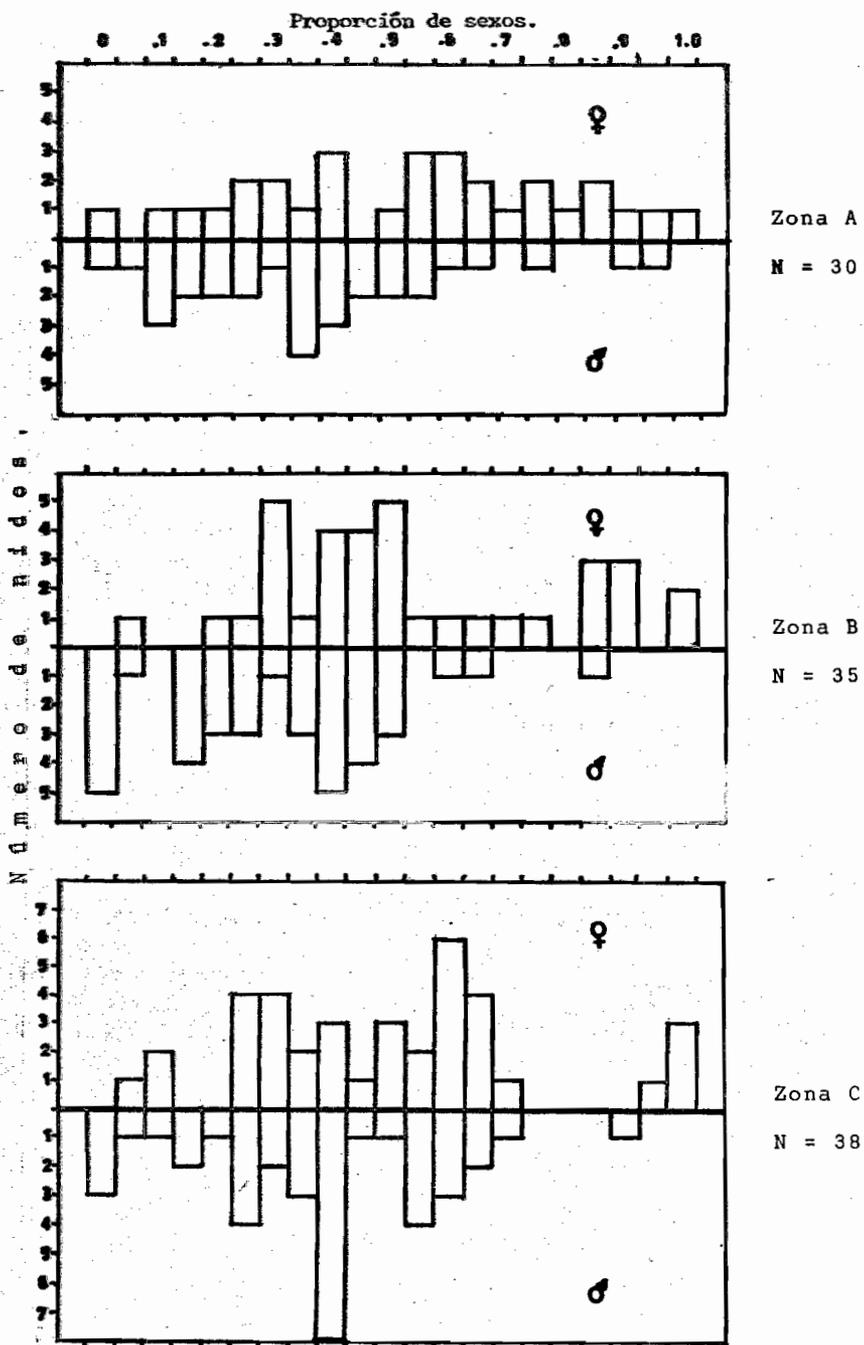


Fig. 9. Distribución de frecuencias de la proporción de machos y hembras en los nidos muestreados en cada una de las zonas de la playa.

Tabla 1. Proporciones de sexos obtenidos de la muestra de crías en las diferentes zonas de la playa durante cada uno de los meses de la temporada de anidación de Dermochelys coriacea en la playa de Mexiquillo.

	ZONA A			ZONA B			ZONA C		
OCT	49.1	39.6	11.3	----	----	----	----	----	----
NOV	32.9	60.9	6.2	47.4	45.4	7.2	40.1	46.5	13.4
DIC	37.6	57.3	5.1	32.4	50.0	17.6	38.0	50.3	11.7
ENE	42.5	43.0	14.5	25.8	57.6	16.6	45.7	39.5	14.8
FEB	----	----	----	26.0	52.3	21.6	20.0	66.2	13.8
TOTAL	39.0	51.6	9.4	31.0	52.8	16.2	39.3	47.2	13.5

Tomando las frecuencias de las crías de cada sexo en cada zona, se realizó un análisis estadístico para probar la homogeneidad de las zonas, utilizando una chi-cuadrada. Con un nivel de significancia de 0.05, se rechazó la hipótesis nula, encontrándose que las zonas no son homogéneas ($\chi^2 0.05(4) = 9.488$). A grandes rasgos, puede observarse una tendencia hacia una baja producción de intersexos en la zona A, a una baja representación de machos y alta de intersexos en la zona B y a una alta producción de machos y baja de hembras en la zona C. En la tabla 2 se presentan las frecuencias observadas y esperadas para cada zona, utilizadas en la prueba de chi-cuadrada.

Para verificar si existe alguna diferencia en la proporción de sexos de las crías de la muestra para cada mes, se realizó un análisis de varianza (haciendo una transformación de las proporciones de sexos de cada nido ($y = \sqrt{p} \sin^{-1}$) (Sokal y Rohlf, 1969)) para los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero. Para evitar los problemas dados por la presencia de los intersexos, las proporciones fueron calculadas nuevamente, tomando

en cuenta sólo a los machos y a las hembras y considerando como el 100% de las crías de cada nido, a la suma de estos dos sexos. De esta forma, se consideró a la proporción de machos como la única variable de respuesta. Los resultados indican que no existen diferencias significativas entre las razones sexuales de los diferentes meses ($F = 0.05 (3,94) = 2.7$).

Tabla 2. Frecuencias observadas y esperadas de cada sexo, para cada zona, utilizadas en la prueba de chi-cuadrada para probar la homogeneidad de las zonas de la playa.

	ZONA A	ZONA B	ZONA C	TOTAL
O	199	198	228	625
E	184.46	230.76	209.78	
O	263	337	274	874
E	257.95	322.69	293.36	
O	48	103	78	229
E	67.59	84.55	76.86	
TOTAL	510	638	580	1728

Es interesante hacer notar, sin embargo, que en promedio, el mes de diciembre es por lo menos 2°C más frío que los meses más cálidos de la temporada (figura 10). Esto no parece reflejarse claramente en la proporción de sexos de las crías.

Otra forma de aproximación al problema, es considerar que los intersexos poseen potencialmente la misma probabilidad de desarrollarse a la madurez como hembra o como macho. De esta forma, se podría incluir al 50% de los intersexos dentro del cómputo de las hembras y al otro 50% dentro del cómputo de los machos. Tomando en cuenta este criterio, se obtiene la Tabla 3, para la proporción de machos en los nidos de la muestra, para cada

zona de la playa, durante cada uno de los meses de la temporada de anidación. Es bastante evidente la mayor producción de hembras con respecto a los machos en todas las zonas. Particularmente en la zona B, se nota una tendencia al aumento de la proporción de hembras con el avance de la temporada de anidación. Esto coincide de manera global con el aumento de la temperatura a partir de diciembre, que muestra la figura 10, en la que se presentan los promedios mensuales de las temperaturas registradas para cada una de las distancias al mar. El cálculo de los promedios se realizó tomando en cuenta los cambios anuales del nivel del mar. De esta manera, las temperaturas que se presentan, son las correspondientes a la distancia real al mar para cada mes. La desviación de las temperaturas registradas (representada como el error estandar por las barras verticales, cuando éste es mayor o igual a 0.1), es mayor sobre la cresta, especialmente en los meses de noviembre y diciembre. Existen diferencias de temperatura entre los puntos situados a diferentes distancias al mar, aunque la más notoria se presenta en la cresta, donde la temperatura es por lo menos 1 °C más baja que en el resto de la playa. Esta diferencia parece ser significativa, como lo indica el no solapamiento de los errores estandar de los diferentes puntos de la gráfica.

Tabla 3. Proporción de machos de los nidos de la muestra para cada zona de la playa durante cada uno de los meses de la temporada de anidación.

	ZONA A	ZONA B	ZONA C
Octubre	0.47	----	----
Noviembre	0.35	0.48	0.45
Diciembre	0.42	0.41	0.44
Enero	0.47	0.34	0.54
Febrero	----	0.36	0.27

T e m p e r a t u r a (° C) .

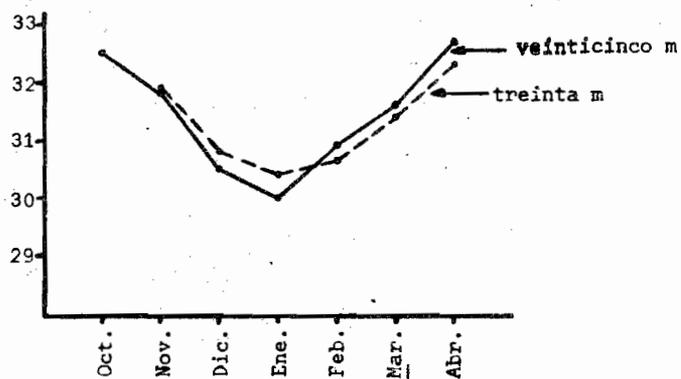
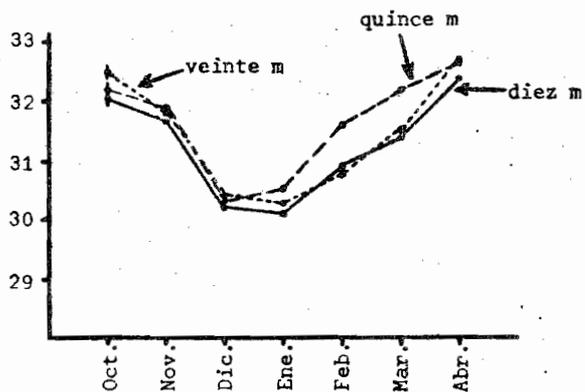
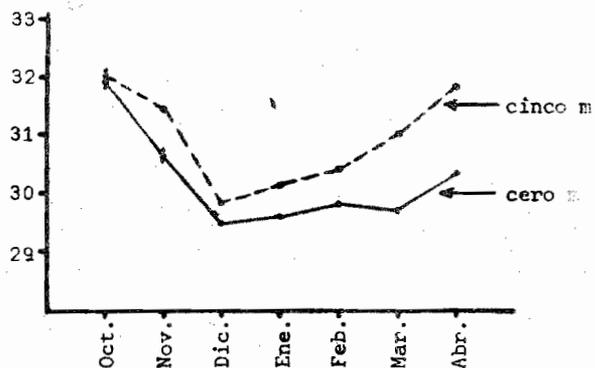


Fig. 10. Promedios mensuales de las temperaturas registradas en cada una de las distancias a la cresta de la berma de la playa. Las barras verticales representan el error estandar cuando éste tiene un valor mayor o igual a 0.1.

Para verificar que el método de asignar a un nido la temperatura del termopar colocado a la distancia al mar correspondiente, no era alterado por el aumento de temperatura debido a la producción de calor metabólico, se contrastaron las temperaturas registradas por un termopar colocado dentro de un nido y las registradas por otro termopar colocado en la arena a la misma profundidad y a 50 cm de distancia. Las temperaturas registradas por ambos termopares se mantuvieron iguales hasta alrededor de 10 días antes de la emergencia de las crías a la superficie de la playa (figura 11). Si se supone que, como en las demás tortugas estudiadas hasta ahora, la determinación del sexo en D. coriacea es sensible a la temperatura experimentada en el primero y principalmente el segundo tercio del período de desarrollo, este aumento en la temperatura en los últimos días de la incubación, no afectará la determinación del sexo.

Para ahondar un poco más en este aspecto, se realizó un análisis de regresión lineal para comprobar si existe un efecto del número de crías desarrolladas en un nido sobre la proporción de sexos obtenida en ese nido, partiendo de la idea de que habiendo mayor cantidad de embriones desarrollándose, se generará más calor, y si éste afecta a la proporción de sexos de un nido, aumentará la cantidad relativa de hembras. Sin embargo, no se encontró ningún efecto significativo ($r^2=0.04$, $p>0.05$).

Dado que se ha mostrado que la duración del período de incubación de los nidos, refleja la temperatura experimentada durante el desarrollo de los embriones (Mrosovsky y Yntema, 1980),

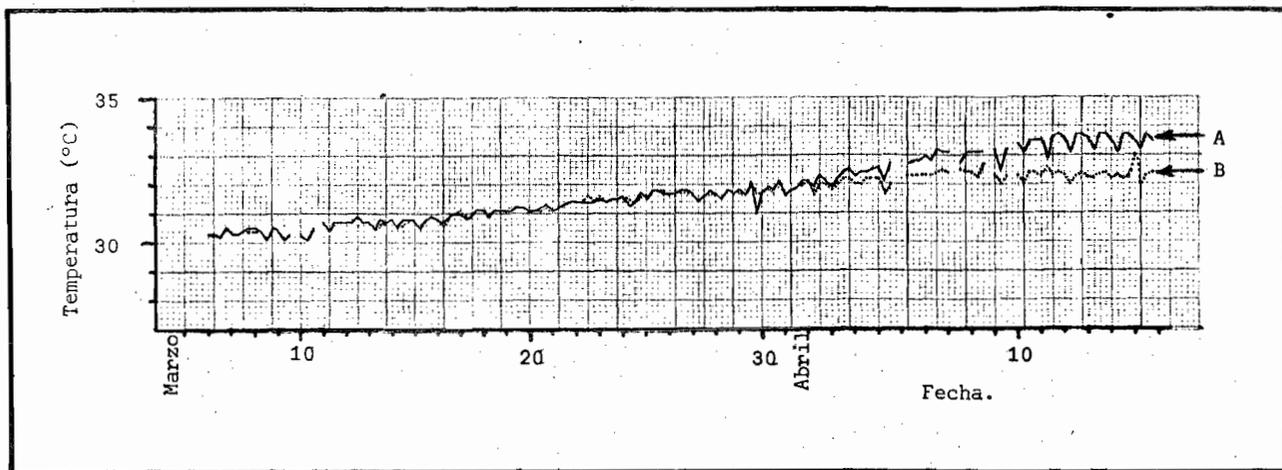


Fig. 11. Temperaturas registradas dentro de un nido y en la arena a 50 cm de distancia.

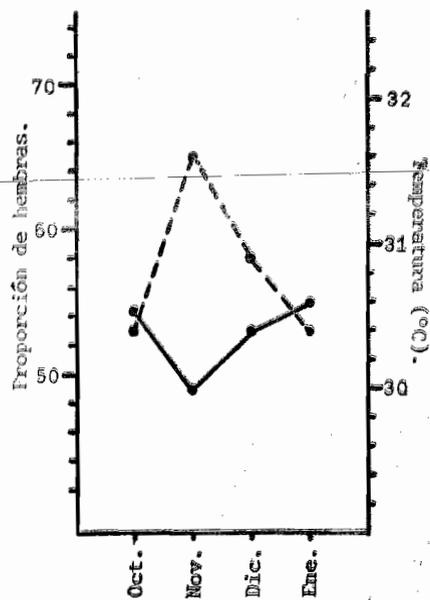
A) Termopar colocado dentro del nido, B) Termopar colocado en la arena.

se realizó otro análisis de regresión para comprobar si hubo un efecto del tiempo de incubación sobre la proporción de sexos, no encontrándose efecto significativo ($r^2=0.05$, $p>0.01$). Tampoco se demostró efecto significativo del número de crías de los nidos sobre la duración del período de incubación ($r^2=0.04$, $p>0.05$).

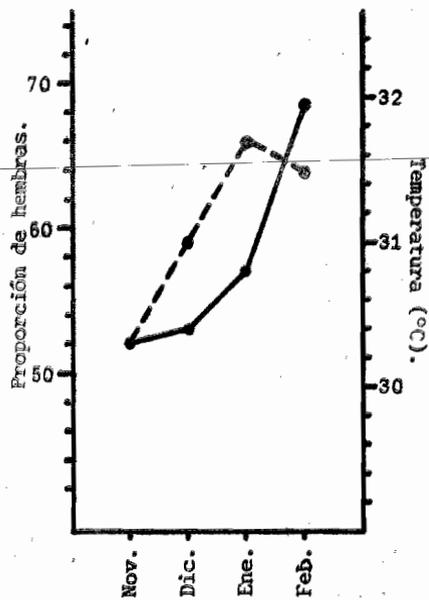
Si se considera como correcto el dato de que a bajas temperaturas de incubación se produce mayor cantidad de machos y que a altas temperaturas de incubación se produce mayor cantidad de hembras en *D. coriacea*, entonces la gráfica de la temperatura de incubación experimentada por los nidos durante la temporada de anidación, deberá tener una forma parecida a la gráfica de la proporción de hembras obtenida en los nidos de cada mes. Si se hace ésto, graficando las temperaturas experimentadas por los nidos en diferentes etapas de su período de incubación, se puede obtener una idea de las etapas que son importantes para la determinación del sexo (los períodos sensibles a la temperatura).

En la figura 12 se presentan como ejemplo las gráficas correspondientes al promedio de la proporción de hembras obtenidas para cada mes en cada zona de la playa y el promedio de la temperatura experimentada durante el período de incubación completo. Para las zonas B y C se observa cierta coincidencia de las curvas, aunque para la zona A, las curvas son completamente diferentes a lo esperado. Lo mismo sucede con las gráficas realizadas para cada uno de los tercios del período de incubación y para la combinación de los mismos (ver Apéndice 1).

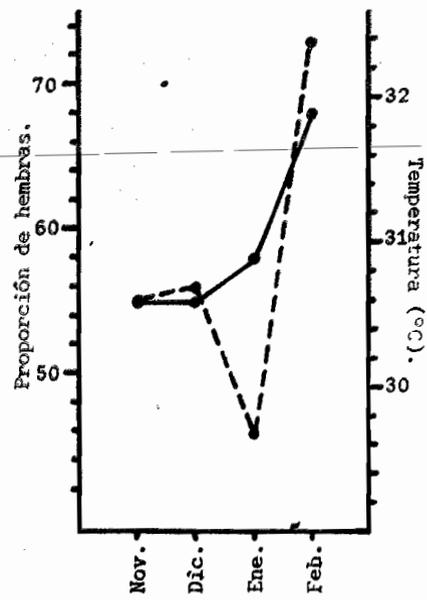
Estas mismas temperaturas medias fueron calculadas para tres nidos, en cada uno de los cuales fue colocado un termopar entre los huevos y registrada la temperatura durante todo el período de



Zona A.



Zona B.



Zona C.

— Temperatura.
 - - - Proporción de hembras.

Fig. 12. Promedio de las temperaturas registradas durante el período de incubación completo y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

incubación. Dos de estos nidos produjeron prácticamente la misma proporción de sexos, cercana al 60% de machos, mientras que el tercero tuvo solamente 5% de crías de ese sexo. Sin embargo, las temperaturas medias para cada una de las etapas del desarrollo fueron muy similares. En la Tabla 4 se presentan las proporciones de sexos (expresadas como la proporción de machos) y las temperaturas medias de los nidos en cada uno de los tercios del período de incubación y sus combinaciones.

Tabla 4. Proporciones de sexos y temperaturas medias experimentadas por tres nidos durante diferentes etapas del desarrollo de los embriones.

	PROPORCION DE SEXOS	TERCIOS DEL PERIODO DE DESARROLLO					TOTAL
		1	2	3	1-2	2-3	
NIDO 1	0.05	30.3	31.1	33.1	30.7	32.0	31.5
NIDO 2	0.58	30.2	31.1	33.4	30.7	32.0	31.4
NIDO 3	0.57	30.7	31.8	33.3	31.3	32.4	31.7

Debido a que estos resultados no coincidieron con los esperados, dada la hipótesis de que la temperatura afecta la proporción de sexos de las crías de *D. coriacea*, se realizó un análisis de regresión lineal tomando la media de la temperatura de incubación de cada uno de los tercios del período de desarrollo, sus combinaciones y el global, como variable independiente y a la proporción de hembras de cada nido como variable independiente. No se observó correlación significativa entre ambos, lo cual representa un problema interesante, dada la hipótesis que queremos demostrar y a la evidencia de la presencia de determinación ambiental del sexo, dada por los nidos que produjeron sólo un tipo

de sexo y a la gran cantidad de nidos con proporciones de sexos desviadas de 1:1.

Una vez conociendo cual es la proporción de sexos que se produce en cada zona por mes, y el número de nidos puestos por las hembras en las diferentes zonas de la playa, se puede calcular la proporción de sexos que se produce en toda la playa bajo condiciones naturales.

En la figura 13 se presenta la distribución de frecuencias de la distancia de los nidos a la cresta de la berma de la playa para cada mes a lo largo de 3.5 km de playa. Debajo de cada figura se marca la proporción de nidos que se encuentra en cada zona de la playa con respecto al total de la muestra del mes correspondiente. Nótese que en octubre no se encontraron nidos en la zona C. En febrero, la marea subió tanto, que todos los nidos que se encontraban en la zona A quedaron inundados, muriéndose todos los embriones. Es por ésto que el aporte inicial de esta zona del 32.3% del total de los nidos de la playa, quedó reducido a 0%, aumentando por lo tanto la contribución relativa de las zonas B y C.

Una vez calculada la proporción de nidos puestos en cada zona en cada mes, se calculó la proporción "real" de sexos producida en la playa. De esta forma, se obtuvo la contribución de cada zona de la playa a la proporción de sexos producida cada mes de la temporada de anidación (figura 14). Para octubre, se pueden dar solamente los datos de la zona A, debido a que los nidos de las otras zonas fueron saqueados. Para febrero no hay contribución de crías de la zona A, debido a la muerte de los embriones producido

por la marea alta mencionada anteriormente.

Finalmente, si se combinan estos numeros, se obtiene la proporción de sexos producida durante toda la temporada de anidación, habiendo 32% de machos, 54% de hembras y 14% de intersexos (figura 15). A través de una prueba de Z, incorporando la mitad de los intersexos al total de hembras y la otra mitad al total de machos, con un nivel de significancia de 0.05, se comprobó que estas proporciones son distintas de una razón sexual de 1:1 ($Z_{0.05} = -1.96$).

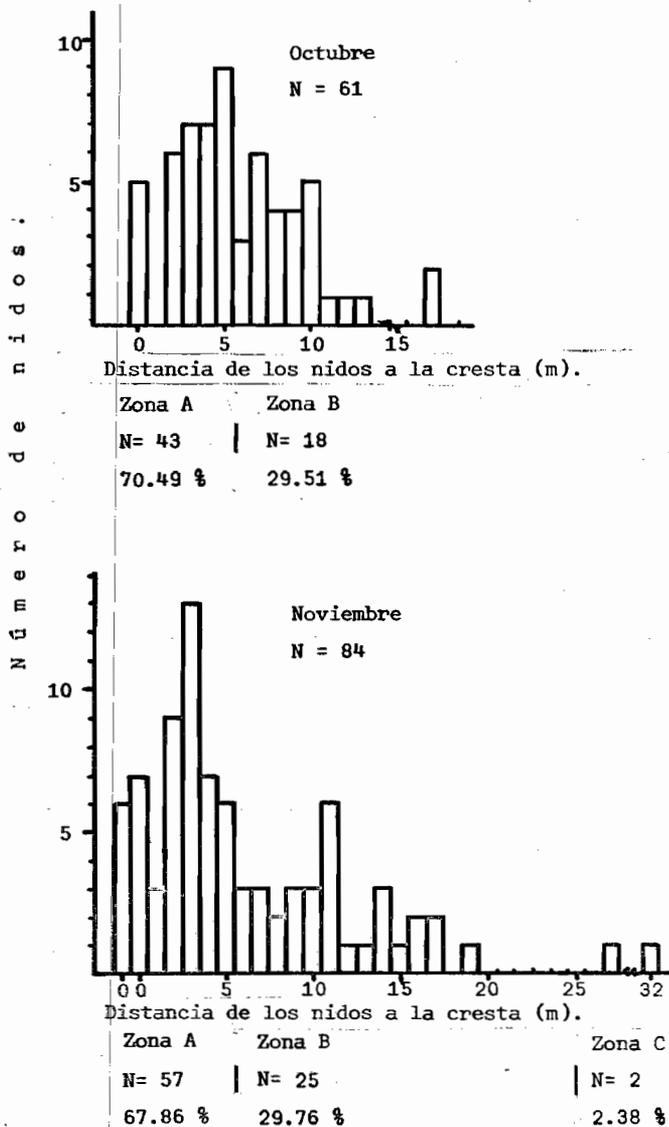


Fig. 13 a. Distribución de frecuencias de la distancia de los nidos a la cresta de la playa.

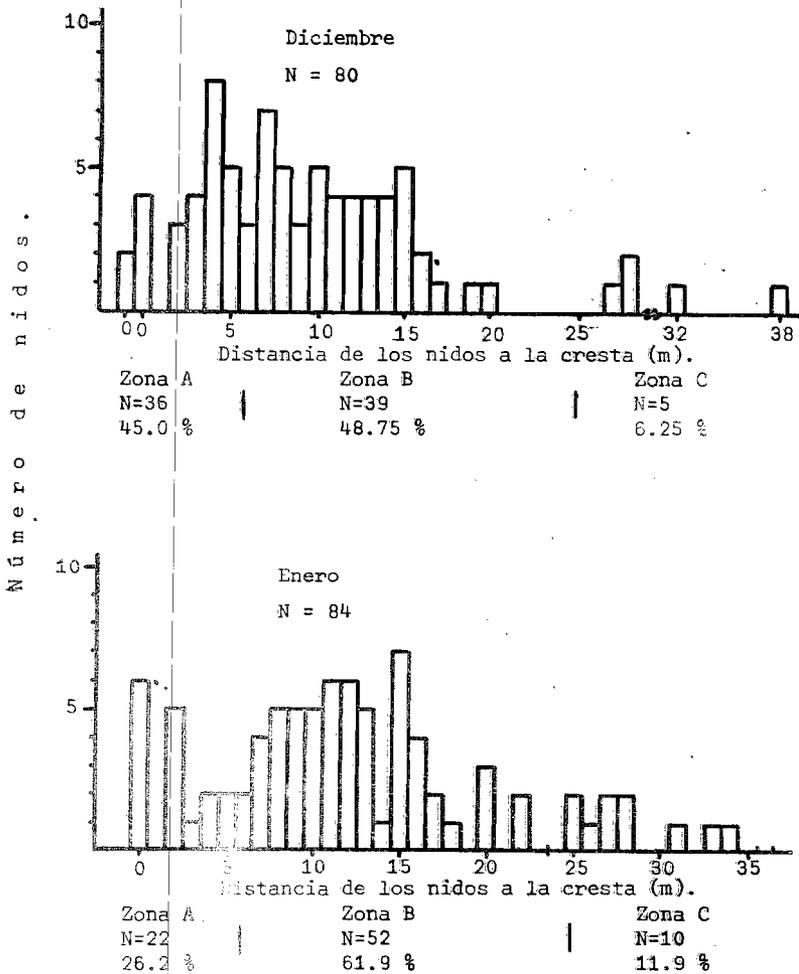


Fig. 13 b. Distribución de frecuencias de la distancia de los nidos a la cresta de la playa.

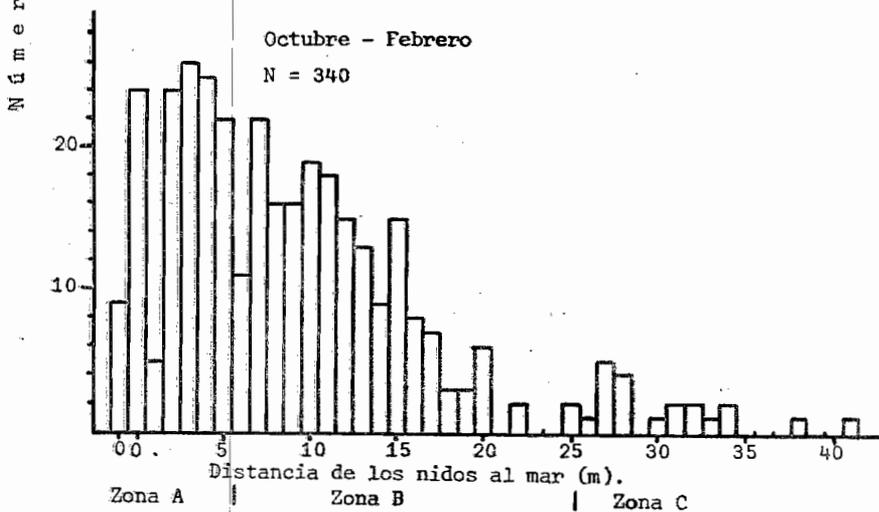
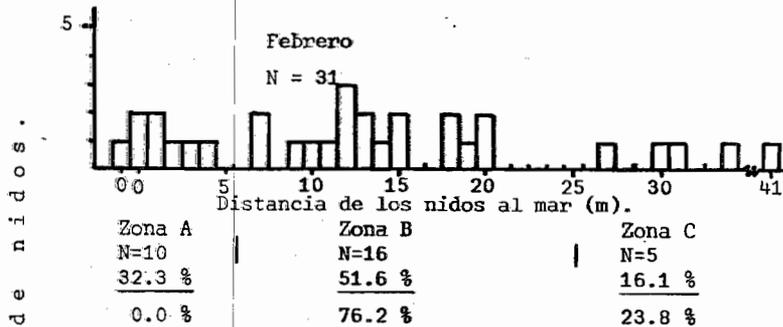


Fig. 13 c. Distribución de frecuencias de la distancia de los nidos a la cresta de la playa.

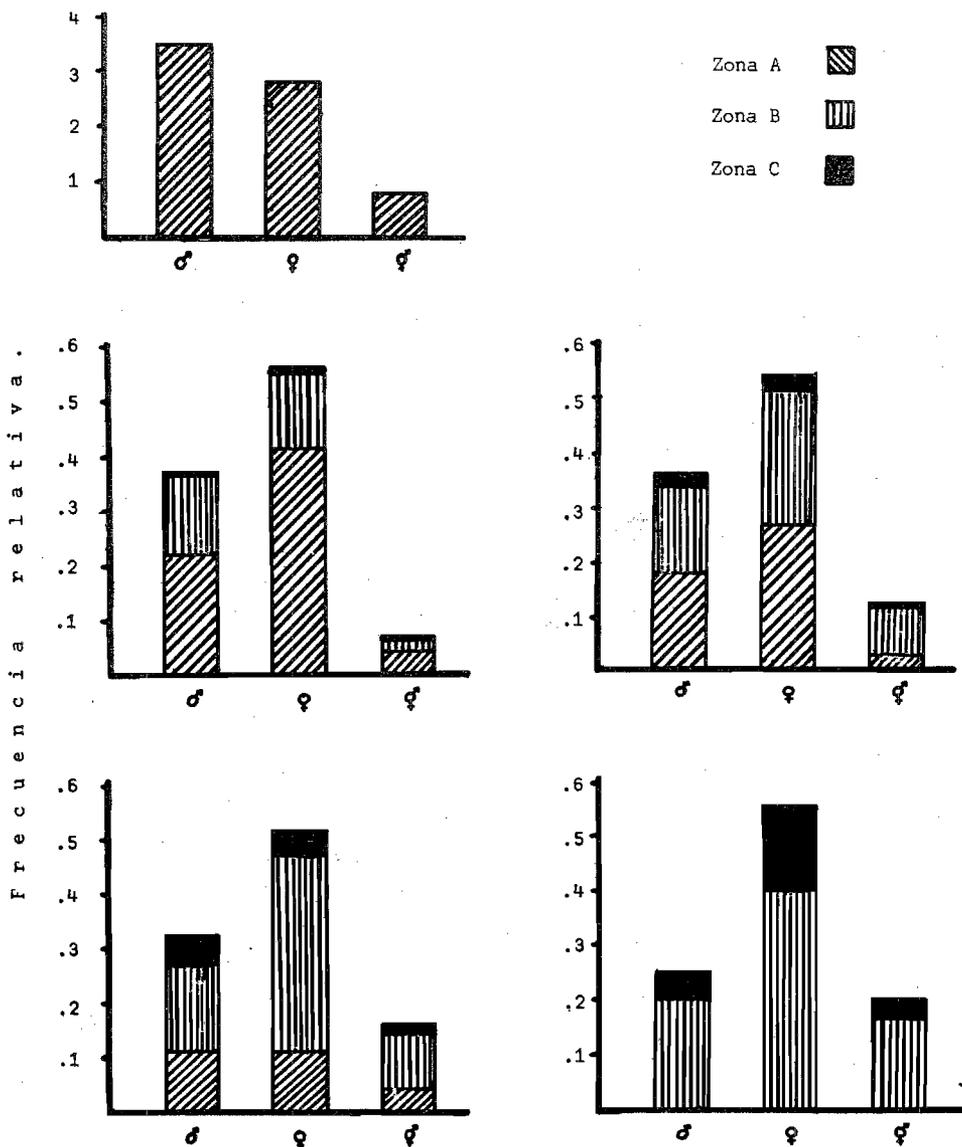


Fig. 14. Contribución de cada zona de la playa de Mexiquillo a la proporción de sexos producida cada mes a lo largo de la temporada de anidación de Dermodochelys coriacea.

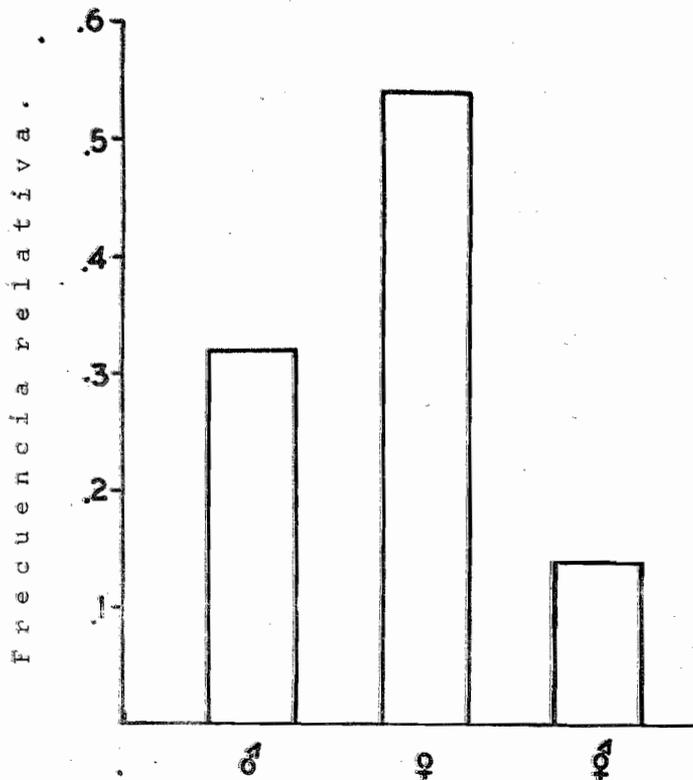


Fig. 15. Proporción de sexos de las crías producidas en la playa de Mexiquillo durante la temporada de anidación de Dermochelys coriacea (1983-84).

DISCUSION.

Dado que la mayoría de las investigaciones que se llevan a cabo acerca de el efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en los reptiles se realizan bajo condiciones controladas en el laboratorio, es importante hacer estudios que revelen lo que sucede en condiciones naturales, donde las fluctuaciones en los factores climáticos permiten preguntarnos si los resultados obtenidos en el laboratorio reflejan lo que en realidad sucede dentro de una población. Los experimentos en el laboratorio pueden indicar con más precisión cómo funcionan los mecanismos de determinación del sexo influidos por la temperatura, aunque esto no necesariamente explique en su totalidad lo que sucede en el campo debido a la naturaleza reduccionista de esos estudios.

Bull (1984) analizó una serie de datos obtenidos en el campo, en donde se registraron las fluctuaciones en la temperatura de incubación, encontrando que es posible comparar resultados de campo con resultados de laboratorio, incorporando al análisis la variación de dichas fluctuaciones. Además, el trabajo en condiciones naturales puede proporcionar datos acerca de la proporción de sexos primaria de una población, lo cual puede ayudar a entender la ecología y la evolución de la determinación del sexo al conjuntar estos datos con la historia natural de la especie estudiada.

En el presente estudio se trató de determinar el efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo de

Dermochelys coriacea, el efecto de la posición del nido en la playa y el efecto de la fecha de anidación sobre la proporción de sexos de las crías producidas en la playa de Mexiquillo, Mich.

De las crías obtenidas como muestra, se encontró un 13.2% de intersexos, con un mínimo de 0% y un máximo de 55%, lo cual no deja de ser sorprendente, ya que son pocos los estudios realizados con otras especies en los que se ha encontrado un número significativo de intersexos. Bull y Vogt (1979) mencionan que es muy rara la ocurrencia de intersexos en las especies de tortugas estudiadas hasta entonces. Sin embargo, Pieau (1982) encontró nidos de Emys orbicularis desarrollados en el campo, con 16 a 52% de intersexos o crías con gónadas atípicas. Cómo se desarrollan estas tortugas es algo que se desconoce, pero podría suponerse que el sexo termina por definirse algún tiempo después de nacidas de acuerdo con las condiciones ambientales en las que se desarrollaron como embriones o las prevalescentes durante el resto de su desarrollo ontogenético. Sin embargo, no se tienen datos que permitan saber si efectivamente los intersexos desaparecen como tales de las poblaciones de D. coriacea y la edad de las tortugas a la que esto sucede, así como los factores que lo afectan. Sin embargo, este tipo de estudios serán difíciles de llevar a cabo con esta tortuga debido a la dificultad que presenta esta especie para ser observada en el mar y para ser criada en cautiverio. Hasta ahora no se han encontrado ejemplares adultos de D. coriacea que presenten características de intersexos.

De 103 nidos que constituyeron la muestra a lo largo de la temporada de anidación, en 10 de ellos se encontró un 0% de machos, habiendo de un 90 a un 100% de hembras y de un 10 a un 0%

de intersexos. En 4 nidos se encontró sólo de un 5 a un 10% de hembras, siendo el resto de 0 a 10% de intersexos y el resto sólo machos. Además, en la inmensa mayoría de los demás nidos se encontraron proporciones de sexos distintas de 1:1. Esto parece ser una clara indicación de la determinación ambiental del sexo en D. coriacea.

La proporción de sexos de la muestra obtenida en cada zona de la playa estuvo sesgada hacia las hembras, no encontrándose en ningún caso una relación de hembras y machos de 1:1. Esto se presenta aún en la zona A, donde la temperatura de la arena es más baja que en las otras zonas. Esto podría indicar que la temperatura umbral para la población de D. coriacea que anida en esta playa, es menor a la temperatura media experimentada por los nidos puestos en la zona A.

El análisis de los resultados muestra que las zonas de la playa no son homogéneas en cuanto a la proporción de sexos que se producen. Por lo tanto, la elección del sitio del nido por la hembra puede tener efectos importantes sobre la proporción de sexos del total de la población de crías producidas en la playa.

Es interesante el hecho de que en la zona B, la más cálida de las tres zonas, parece haber una tendencia a una mayor producción de hembras y de intersexos. Sin embargo, es difícil saber, a partir de los datos obtenidos, cuál es la causa de la heterogeneidad de la playa. No parece haber grandes diferencias en las temperaturas registradas entre las zonas, principalmente entre la B y la C, y sin embargo, estas zonas no son iguales en cuanto a la razón de sexos que presentaron.

Para conocer de manera más precisa cuál es el efecto de la

posición del nido en la playa, habría que realizar el estudio en distintas porciones de la playa simultáneamente, repitiendo el mismo diseño experimental. Sin embargo, si los resultados obtenidos con ese tratamiento resultan similares a los del presente estudio, será difícil definir cuál es la variable ambiental que tiene mayor peso en la determinación del sexo de la especie en condiciones naturales.

Los datos obtenidos en cada zona para cada mes, indican que existen diferencias en la proporción de sexos de las crías a lo largo de la temporada de anidación, aunque las tendencias no son iguales en todas las zonas. A pesar de esto, tomando en cuenta todos los nidos de la muestra para cada mes, sin diferenciar las zonas, no se observa una diferencia significativa entre los meses. Estos aspectos pueden tener implicaciones importantes sobre la proporción de sexos de las crías que se producen en una temporada y sobre la proporción de sexos de las crías de los nidos puestos por una misma hembra. Se sabe por datos obtenidos en años anteriores, que los meses de diciembre y enero son los más importantes en cuanto al número de hembras anidadoras (Benabib, 1983). Por lo tanto, podría suponerse que algunas hembras terminan su serie de anidaciones en esas fechas, mientras que otras apenas la inician. De esta forma, una hembra podría "controlar" la proporción de hembras y machos dependiendo de cuándo inicie su serie de anidaciones o del sitio que elija para hacer su nido. Cuáles son los factores que determinan la fecha de anidación de la hembra y la elección del lugar del nido es algo que todavía está por estudiarse.

En la figura 12 se observa que las curvas de temperatura

media y de proporción de sexos de los nidos siguen un patrón similar, aumentando la proporción de hembras al aumentar la temperatura media de incubación, que corresponde con lo esperado en una especie con determinación del sexo dependiente de la temperatura. Sin embargo, en la zona A las curvas no coinciden. Inicialmente, la mayor variación de la temperatura en esta zona (figura 15), debido al constante movimiento de la marea, pueda explicar en parte esta discordancia, lo cual podría indicar que no sólo la temperatura media de incubación determina el sexo, sino que la magnitud de las fluctuaciones en la temperatura tiene mayor importancia de la que se le ha dado hasta ahora.

Durante el mes de noviembre se registraron aumentos en la temperatura (ver Apéndice II) que probablemente también contribuyeron al aumento en la cantidad de hembras que se observa particularmente en los nidos puestos durante ese mes en la zona A, aunque su efecto no se haga notar en la temperatura media para esa etapa. Esta idea parece ser apoyada por las observaciones realizadas en otras especies acerca de la influencia de pulsos de temperaturas altas al principio del desarrollo embrionario sobre la mayor producción de hembras (Bull, 1983). Esto podría indicar que aún cuando la temperatura experimentada durante el período sensible primario puede explicar en gran parte la proporción de sexos que se obtiene en condiciones constantes de temperatura, no es posible descartar las temperaturas a las cuales se encontraron los huevos durante otras etapas del período de desarrollo para explicar los resultados obtenidos. Esto es particularmente importante dado el descubrimiento de que el efecto de la temperatura es acumulativo (Vogt y Bull, 1982b).

Volviendo a la figura 12, la coincidencia que se observa entre las curvas de temperatura y de cantidad relativa de hembras en las zonas B y C no difiere mucho en las diferentes gráficas correspondientes a cada una de las etapas del período de incubación. Solamente en la zona A se puede observar un ligero efecto en el primer tercio de la incubación y en el primero y segundo en conjunto.

Por otro lado, en los datos obtenidos de los nidos que tuvieron un termopar registrando la temperatura a la cual se encontraban los huevos, se observa que nidos con proporciones de sexos diferentes experimentaron temperaturas de incubación prácticamente iguales durante cada una de las etapas del desarrollo de los embriones. Es difícil, por lo tanto, inferir cuál es el intervalo que corresponde al período sensible a la temperatura en esta especie. Será importante contrastar los resultados de este estudio con experimentos realizados en el laboratorio para determinar la etapa en la que ocurre el período sensible en estos nidos.

Es particularmente notorio el hecho de no haber encontrado correlación entre la proporción de hembras y la temperatura media experimentada por los nidos en las diferentes etapas del período de incubación, contrariamente a lo esperado. Esto podría poner en duda la hipótesis de la influencia de la temperatura sobre la determinación del sexo en *D. coriacea*. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, hay en los resultados evidencias claras acerca de la determinación ambiental del sexo en esta tortuga, como son los nidos que produjeron crías de un sólo sexo y la razón sexual total de la muestra, diferente de una proporción de 1:1.

Esto parece indicar que la determinación del sexo en condiciones naturales puede ser influida por una serie de factores que no fueron considerados en este estudio o por la interacción de estos factores con la temperatura.

El aumento de la temperatura debido al calor metabólico producido por los embriones en desarrollo no parece ser importante para la proporción de sexos en los nidos, como puede concluirse de la figura 16 y de los análisis de regresión lineal realizados tomando en cuenta el efecto del número de crías y de la duración del período de incubación sobre la proporción de sexos.

En cuanto a la contribución de cada zona de la playa a la proporción de sexos producida en la temporada de anidación 1983-84, es notorio que la zona C aporta muy pocas crías al total producido en la playa, por lo que su influencia en la proporción final de sexos es muy pequeña. La zona A, la más importante en cuanto al aporte de machos, tiene mayor influencia en la proporción total de sexos durante los meses de octubre, noviembre y diciembre. En enero disminuyó la cantidad de hembras anidando en esa zona, con lo que se incrementó la importancia relativa de las zonas B y C.

En el mes de febrero se encontraban en la zona A alrededor de un tercio de los nidos puestos en la playa (32.3%). Sin embargo, debido a la inundación de los nidos, no nació ninguna tortuga. Es importante hacer notar que este tipo de fenómenos no se presentan cada año o durante las mismas fechas a lo largo de la temporada de anidación. De ahí la importancia de tomar en cuenta las diferencias en las condiciones ambientales de un año a otro al extrapolar los resultados obtenidos a otras temporadas de

anidación.

No obstante esta situación, puede verificarse si las condiciones generales de la playa se mantienen constantes de un año a otro. Podría esperarse que una temporada de anidación más fría que la de 1983-84 produjera mayor proporción de machos. En términos generales, no ha cambiado la distribución de frecuencias de la distancia de los nidos al mar a lo largo de varios años y que la temporada de anidación ha comenzado y ha terminado aproximadamente en las mismas fechas (Benabib, 1983). Si se asume que las condiciones ambientales correspondientes a determinadas épocas del año se mantienen relativamente estables a largo plazo, los resultados aquí presentados serán útiles para especular acerca de lo que sucede con la proporción de sexos de la población de D. coriacea estudiada.

Sería interesante saber si cada año se producen más hembras que machos o si a largo plazo se mantiene una razón sexual de 1:1, y cuál es la proporción de sexos en la población de adultos. Con estos datos, junto con el conocimiento de su historia natural, posiblemente se pueda llegar a entender por qué se mantiene la determinación ambiental del sexo en esta población.

CONCLUSIONES.

Durante la temporada de anidación de la tortuga Dermochelys coriacea que abarcó de octubre de 1983 a febrero de 1984 en la playa de Mexiquillo, Mich., se produjo una proporción primaria de sexos de 32% de machos, 54% de hembras y 14% de intersexos. La proporción de intersexos es bastante alta comparada con lo que en general se ha encontrado en otras especies de tortugas.

Se encontraron nidos en los que no se produjeron machos o no se produjeron hembras, lo cual sugiere una determinación ambiental del sexo, a diferencia de la determinación genética en la que generalmente la proporción de sexos es de 1:1.

Debido a que en todas las zonas de la playa y para todos los meses se obtuvo mayor cantidad relativa de hembras que de machos y la temperatura media más baja experimentada por los nidos en cada una de las etapas del desarrollo embrionario fue de 29.8°C, se propone que la temperatura umbral para la determinación del sexo en esta población esté por debajo de los 29.8°C.

Existe un efecto de la ubicación del nido en la playa sobre la proporción de sexos de las crías, habiendo una tendencia a producir mayor cantidad relativa de hembras e intersexos en la zona B, más cálida que la zona cercana al mar, pero que no presenta diferencias significativas en cuanto a la temperatura con la zona C.

Se encontró una tendencia a producir una mayor proporción de hembras hacia el final de la temporada de anidación, en la zona B principalmente, aunque sólo se demostró estadísticamente la no

homogeneidad de las zonas en la proporción de sexos que produce cada una, sin poder determinar las causas de la no homogeneidad.

El efecto de la fecha de anidación sobre la proporción de sexos y principalmente el efecto de la ubicación de los nidos en la playa, tienen implicaciones importantes en cuanto al control de la evolución de la proporción de sexos de la población, debido a la variabilidad en la elección del sitio del nido y la fecha de anidación por la hembra.

No se encontró influencia del calor metabólico producido por los embriones en desarrollo sobre la proporción de sexos de los nidos.

A pesar de las evidencias que muestran la presencia de determinación ambiental del sexo en D. coriacea, no puede demostrarse a partir de los resultados, el papel que juega la temperatura de incubación. Parece haber factores no tomados en cuenta en este estudio que tienen una importancia fundamental en la determinación del sexo, que pueden estar interactuando con la temperatura.

Los resultados presentados son una primera indicación de que la proporción primaria de sexos de la población de D. coriacea que anida en la playa de Mexiquillo es significativamente distinta de 1:1, presentando un sesgo hacia las hembras.

LITERATURA CITADA.

Benabib, M. (1983). Algunos aspectos de la biología de Dermochelys coriacea en el Pacífico mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Bulmer, M. G. and J. J. Bull (1982). Models of polygenic sex determination and sex ratio evolution. *Evolution* 36: 13-26.

Bull, J. J. (1980). Sex determination in reptiles. *Quart. Rev. Biol.* 55: 3-21.

Bull, J. J. (1983). Evolution of sex determining mechanisms. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc. Advanced Book Program. Menlo Park, Ca.

Bull, J. J. (1984). Sex ratio and nest temperature in turtles: How well do laboratory experiments extrapolate to nature? *Ecology* (in press).

Bull, J. J. and R. C. Vogt (1979). Temperature-dependent sex determination in turtles. *Science* 206:1186-1188.

Bull, J. J. and R. C. Vogt (1981). Temperature-sensitive periods of sex determination in emydid turtles. *J. Exp. Zool.* 218: 435-440.

Bull, J. J., R. C. Vogt and M. G. Bulmer (1982a). Heritability of sex ratio in turtles with environmental sex determination. *Evolution* 36: 333-341.

Bull, J. J., R. C. Vogt and C. J. McCoy (1982b). Sex determining temperatures in emydid turtles: A geographic comparison. *Evolution* 36: 326-332.

Carr, J. L. and J. W. Bickham (1981). Sex chromosomes of the Asian black pond turtle, Siebenrockiella crassicolis (Testudines: Emydidae). *Cytogenet. Cell Genet.* 31: 178-183.

Charnier, M. (1966). Action de la temperature sur la sex-ratio chez l'embryon d'Agama agama (Agamidae, Lacertilien). *Soc. Biol. Ouest Af.* 160: 620-622.

Charnov, E. L. and J. J. Bull (1977). When is sex environmentally determined? *Nature* 266: 828-830.

Ferguson, M. W. J. and T. Joanen (1982). Temperature of egg incubation determines sex in Alligator mississippiensis. *Nature* 296: 850-853.

García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México.

Gutzke, W. H. N. and G. L. Paukstis (1983). Influence of the hydric environment on sexual differentiation of turtles. *J. Exp.*

Zool. 226: 467-469.

Gutzke, W. H. N. and G. L. Paukstis (1984). A low threshold temperature for sexual differentiation in the painted turtle, Chrysemys picta. Copeia 1984: 546-547.

Hirth, H. (1971). Synopsis of biological data on the green turtle Chelonia mydas (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries Synopsis No. 85. FIRM/585. FAO, Rome.

Hirth, H. (1980). Some aspects of the nesting behaviour and reproductive biology of sea turtles. Amer. Zool. 20: 507-523.

Hughes, G. R. (1974). The sea turtles of South-East Africa II. The biology of the Tongaland loggerhead turtle Caretta caretta L. with comments on the leatherback turtle Dermochelys coriacea L. and the green turtle Chelonia mydas L. in the study region. Invest. Rep. No.36. Oceanograph. Res. Inst. Durban, South Africa.

Limpus, C. J., P. Reed and J. D. Miller (1983). Islands and turtles. The influence of choice of nesting beach on sex ratio. In Proceedings: Inaugural Great Barrier Reef Conference. Townsville. Baker, J. T., R. M. Carter, P. W. Sammarco and K. P. Stark (Eds.) JCU Press. p. 397-402.

Márquez, R., A. Villanueva y C. Peñaflores (1976). Sinopsis de datos biológicos sobre la tortuga golfina Lepidochelys olivacea (Eschscholtz, 1829). INF Sinopsis sobre la Pesca No. 2.

INP/S2.SAST. México.

McCoy, C. J., R. C. Vogt and E. J. Censky (1983).
Temperature-controlled sex determination in the sea turtle
Lepidochelys olivacea. J. Herp. 17: 404-406

Miller, J. D. and C. J. Limpus (1981) Incubation period and sexual
differentiation in the green turtle, Chelonia mydas L. In
Proceedings of Melbourne Herpetological Symposium. C. Banks and A.
Martin (Eds). Zoological Board of Victoria, Australia. p. 66-73.

Morreale, S. J., G. J. Ruiz, J. R. Spotila and E. A. Standora
(1982). Temperature-dependent sex determination: Current practices
threaten conservation of sea turtles. Science 216: 1245-1247.

Mrosovsky N. and C. L. Yntema (1980). Temperature dependence of
sexual differentiation in sea turtles: Implications for
conservation practices. Biol. Conserv. 18: 271-280.

Pieau, C. (1974). Sur la différenciation sexuelle chez des
embryons d'Emys orbicularis L. (Chelonien) issus d'oeufs incubés
dans le sol au cours de l'été 1973. Bull. Soc. Zool. Fr. 99:
363-376.

Pieau, C. (1982). Modalities of the action of temperature on
sexual differentiation in field developing embryos of the European
pond turtle Emys orbicularis (Emydidae). J. Exp. Zool. 220:
353-360.

Pieau, C. and M. Dorizzi (1981). Determination of temperature sensitive stages for sexual differentiation of the gonads in embryos of the turtle Emys orbicularis (Testudines, Emydidae). J. Morph. 170: 373-382.

Pritchard, P. C. H. (1971). The leatherback or leathery turtle Dermodochelys coriacea. IUCN monograph No. 1. Morges, Switzerland.

Sites, J. W. Jr., J. W. Bickham and M. W. Haiduk (1979). A derived X chromosome in the turtle genus Staurotypus. Science 206: 1410-1412.

Sokal, R. R. and F. J. Rohlf (1969). Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co. San Francisco.

Van der Heiden, A. M., R. Briseño-Dueñas and D. Ríos-Olmeda (1983). Description of a labor and cost saving method for the determination of sex in hatchling sea turtles. Proceedings of the Western Atlantic Turtle Symposium. San Jose, Costa Rica. July, 1983.

Vogt, R. C. (1980). Natural history of the map turtles Graptemys pseudogeografica and G. ouachitensis in Wisconsin. Tulane Stud. Zool. Bot. 22: 17-48.

Vogt, R. C. and J. J. Bull (1982a). Genetic sex determination in

the spiny softshell (Trionyx spiniferus)? Copeia 1982: 699-700.

Vogt, R. C. and J. J. Bull (1982b). Temperature controlled sex-determination in turtles: Ecological and behavioral aspects. *Herpetologica* 38: 156-164

Vogt, R. C. and J. J. Bull (1984). Ecology of hatchling sex ratio in map turtles. *Ecology* 65: 582-587.

Vogt, R. C., J. J. Bull, C. J. McCoy and T. W. Houseal (1982). Incubation temperature influences sex determination in Kinosternid turtles. *Copeia* 1982: 480-484.

Wilhoft, D. C., E. Hotaling and P. Franks (1983). Effects of temperature on sex determination in embryos of the snapping turtle, Chelydra serpentina. *J. Herpet.* 17: 38-42.

Yntema, C. L. (1968). A series of stages in the embryonic development of Chelydra serpentina. *J. Morphol.* 125: 219-251.

Yntema, C. L. (1976). Effects of incubation temperatures on sexual differentiation in the turtle, Chelydra serpentina. *J. Morphol.* 150: 453-462

Yntema, C. L. (1979) Temperature levels and periods of sex determination during incubation of eggs of Chelydra serpentina. *J. Morphol.* 159: 17-27.

Yntema, C. L. (1981). Characteristics of gonads and oviducts in hatchlings and young Chelydra serpentina resulting from three incubation temperatures. J. Morphol. 167: 297-304.

Yntema, C. L. and N. Mrosovsky (1980). Sexual differentiation in hatchling loggerheads (Caretta caretta) incubated at different controlled temperatures. Herpetologica 36: 33-36.

Yntema, C. L. and N. Mrosovsky (1982). Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. Can. J. Zool. 60: 1012-1016.

APENDICE I.

Promedio de las temperaturas registradas durante
cada uno de los tercios del periodo de incubacion y
sus combinaciones y proporcion de hembras de los nidos
correspondientes para cada mes.

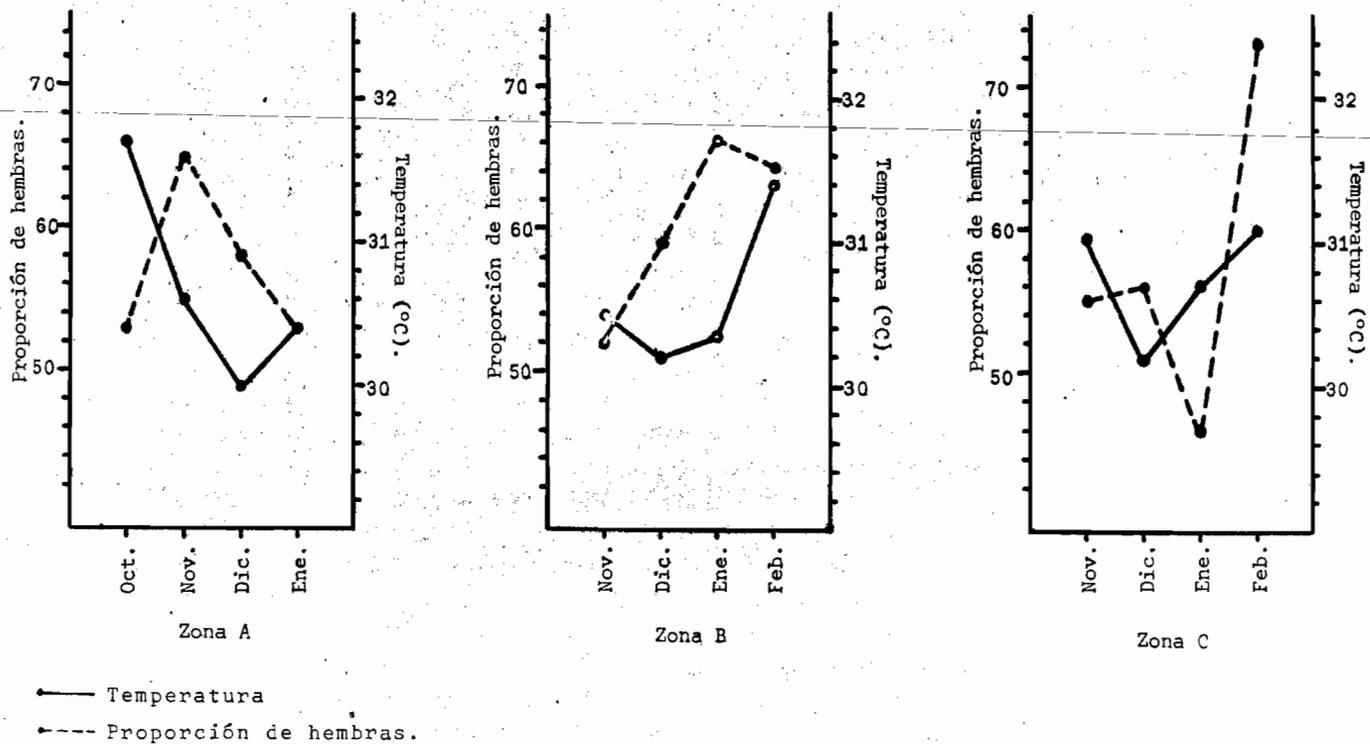


Fig. 16. Promedio de las temperaturas registradas para el primer tercio del período de incubación y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

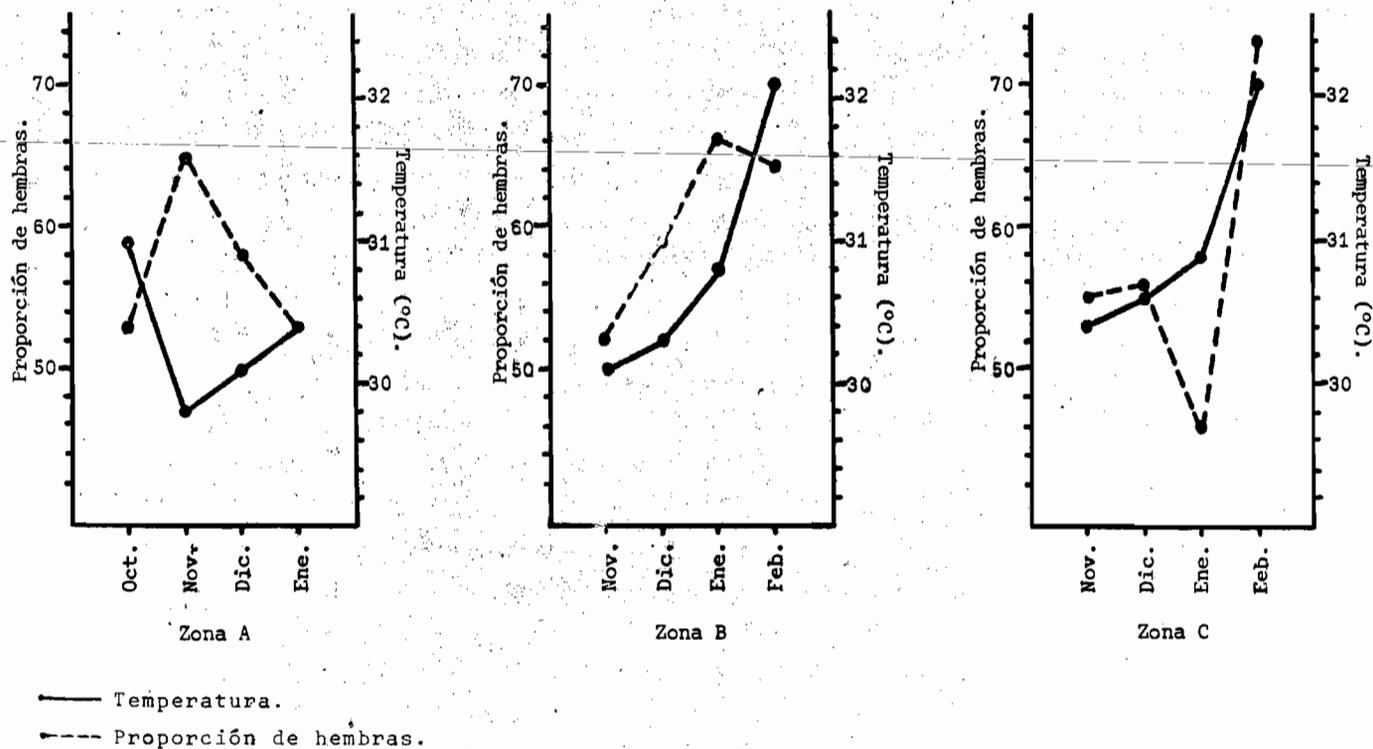


Fig. 17. Promedio de las temperaturas registradas durante el segundo tercio del período de incubación y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

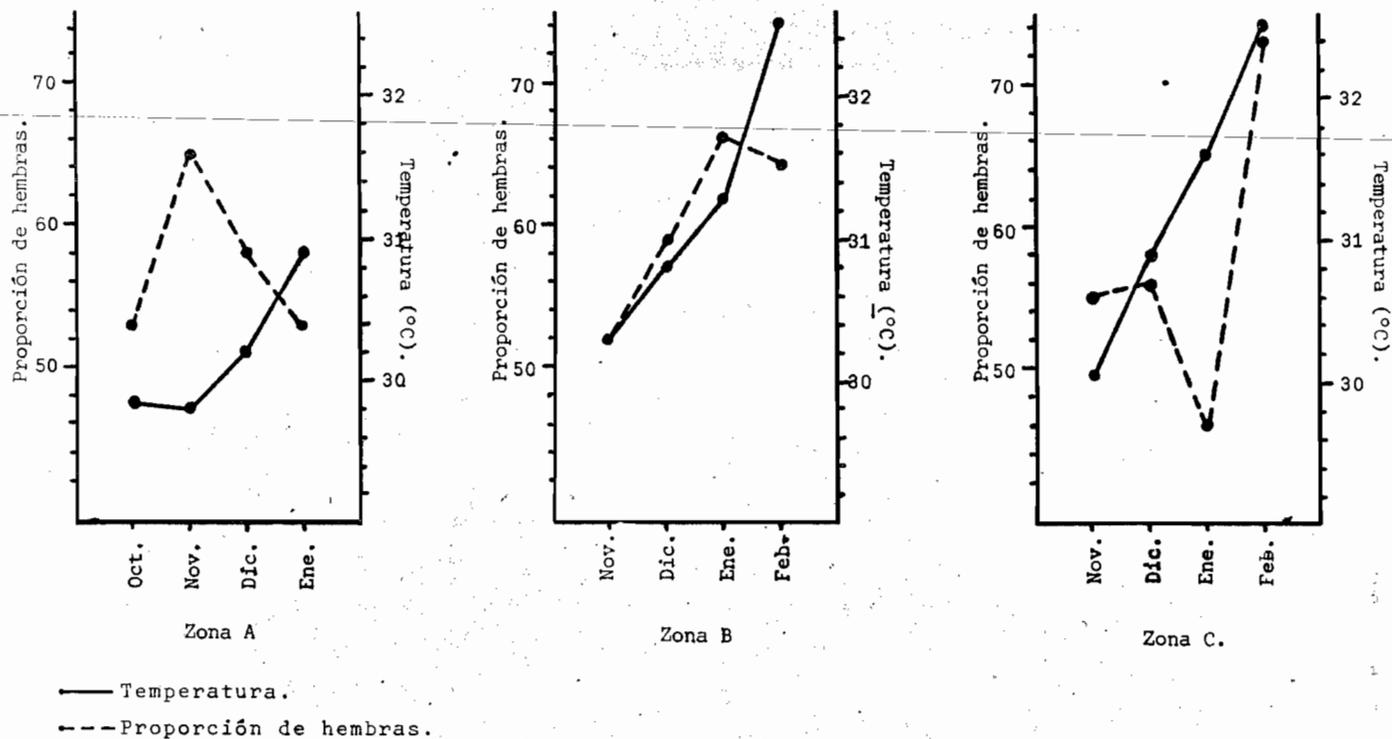


Fig. 18. Promedio de las temperaturas registradas durante el tercer tercio del período de incubación y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

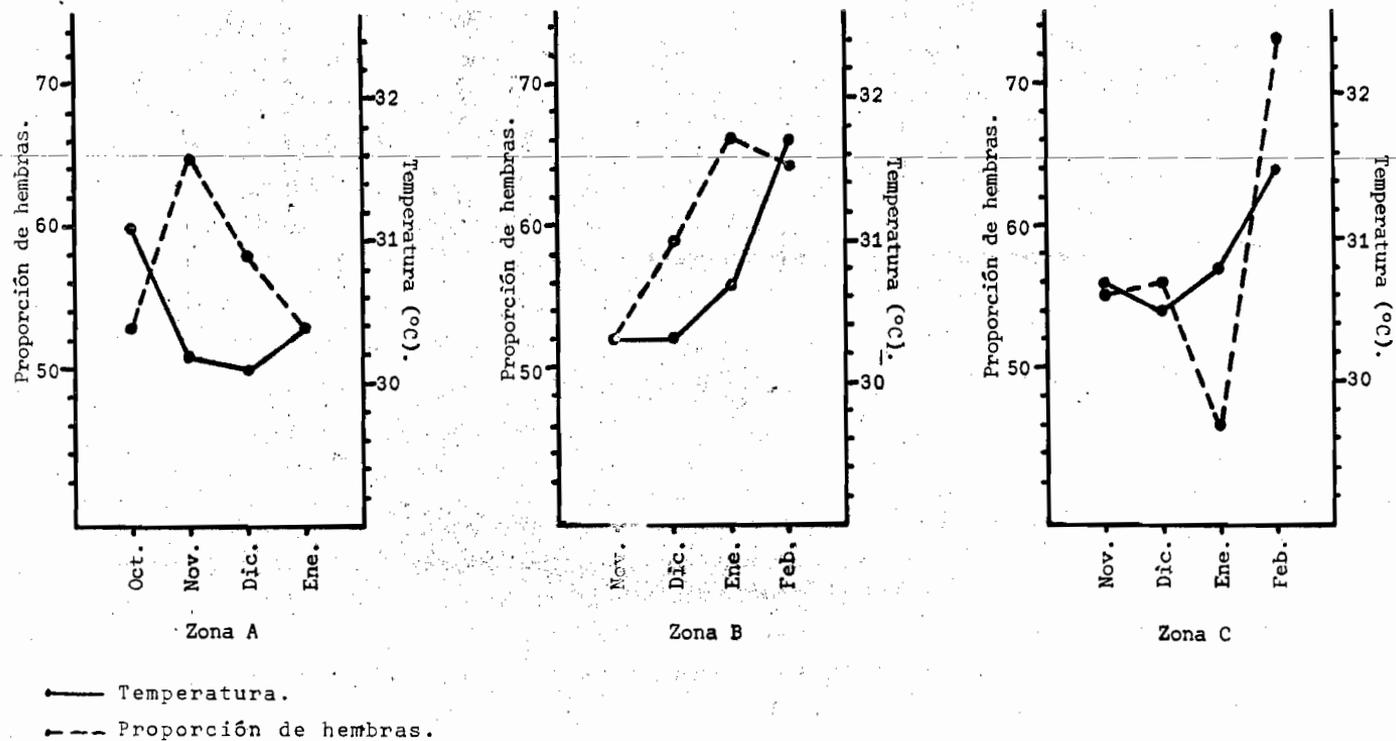


Fig.19. Promedio de las temperaturas registradas durante el primer tercio y el segundo tercio del período de incubación y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

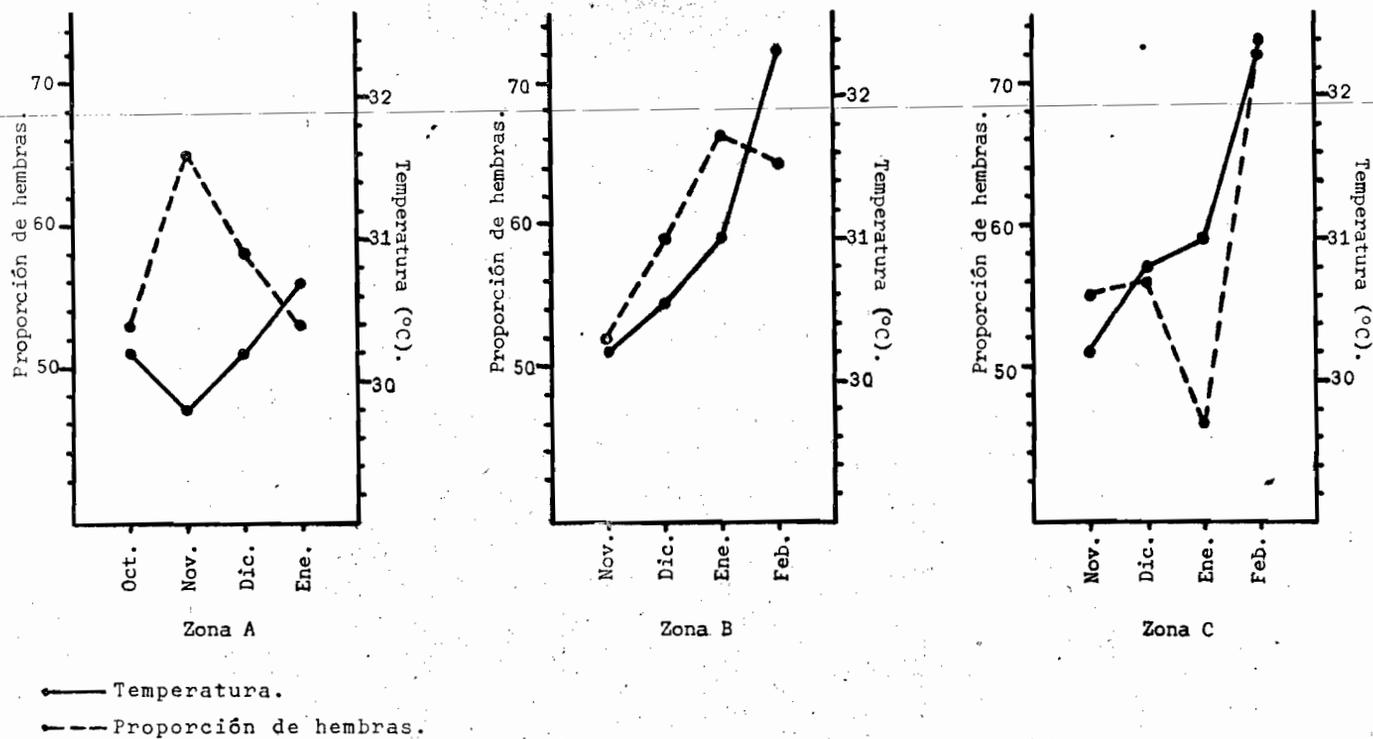
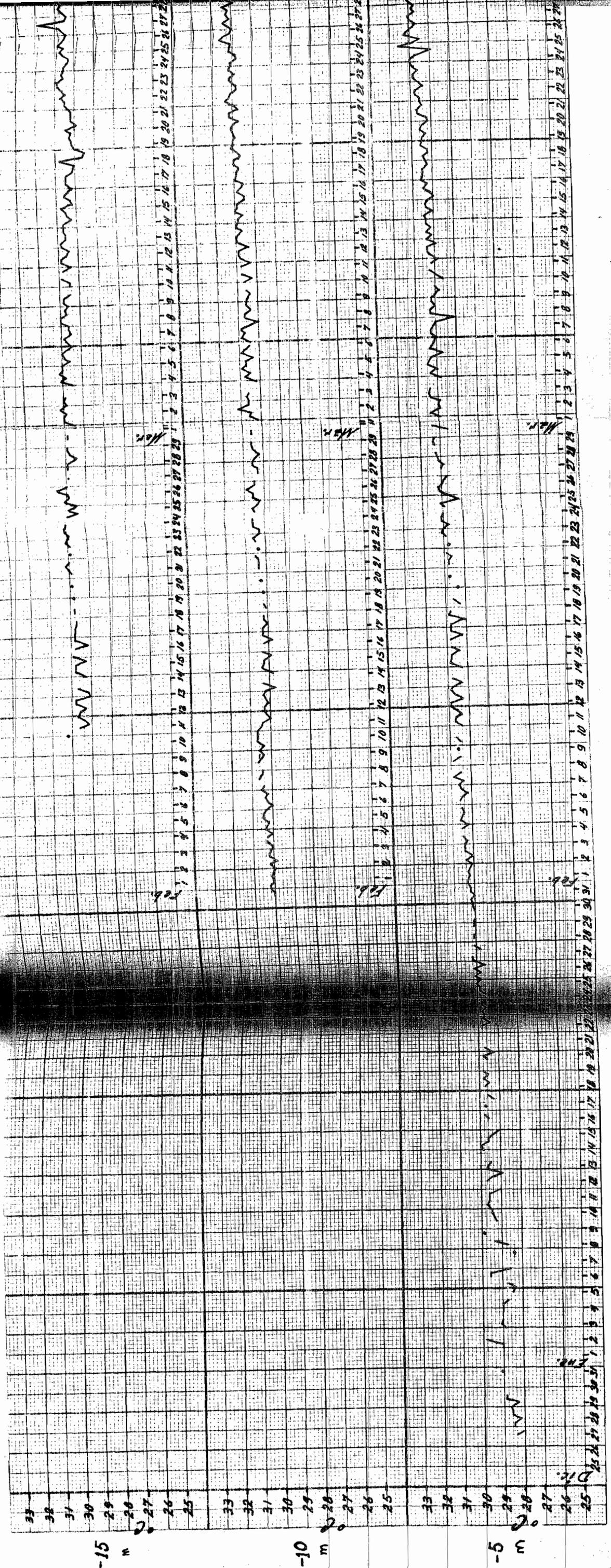


Fig. 20. Promedio de las temperaturas registradas durante el segundo tercio y el tercer tercio del período de incubación y proporción de hembras de los nidos correspondientes para cada mes.

APENDICE II.

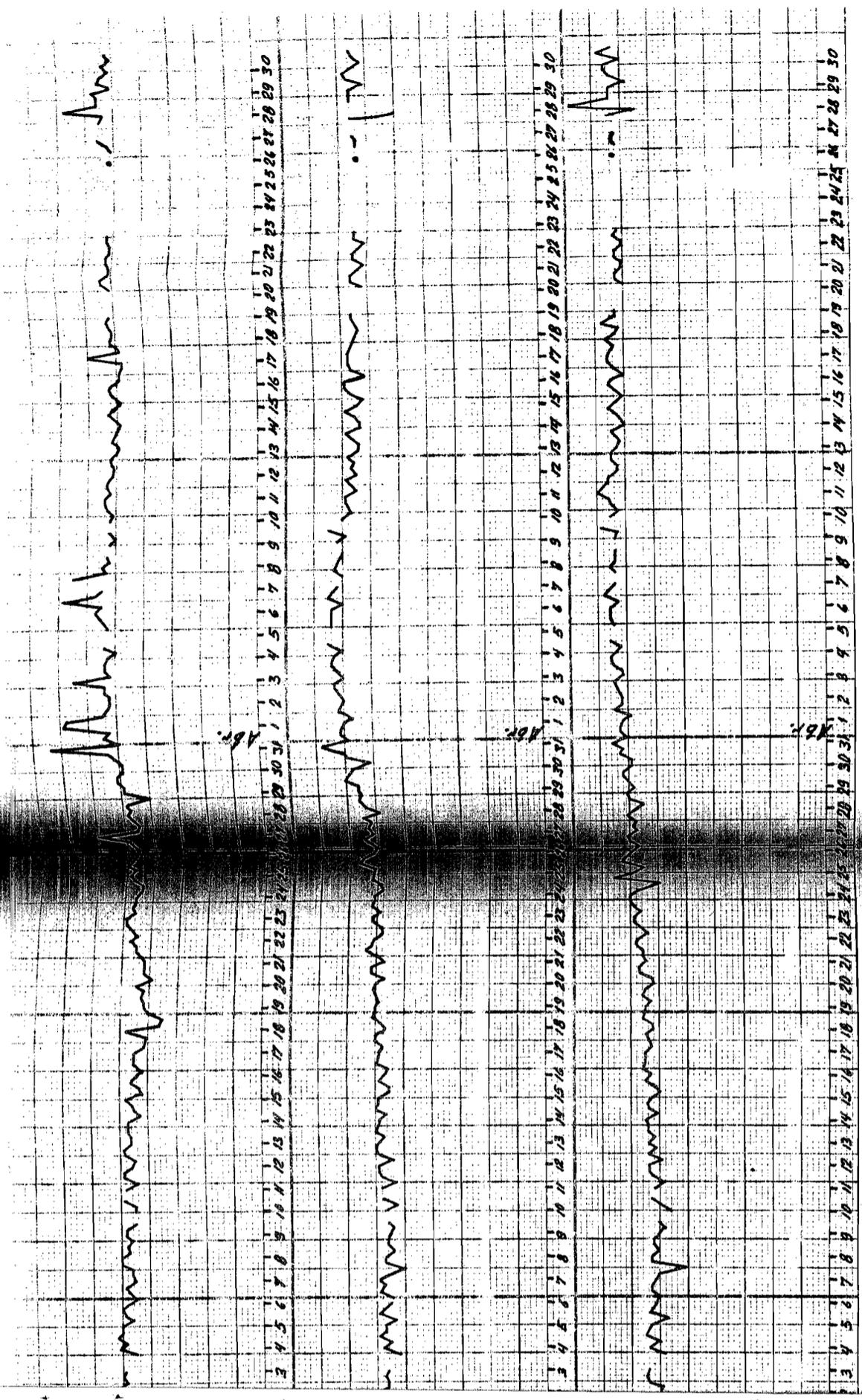
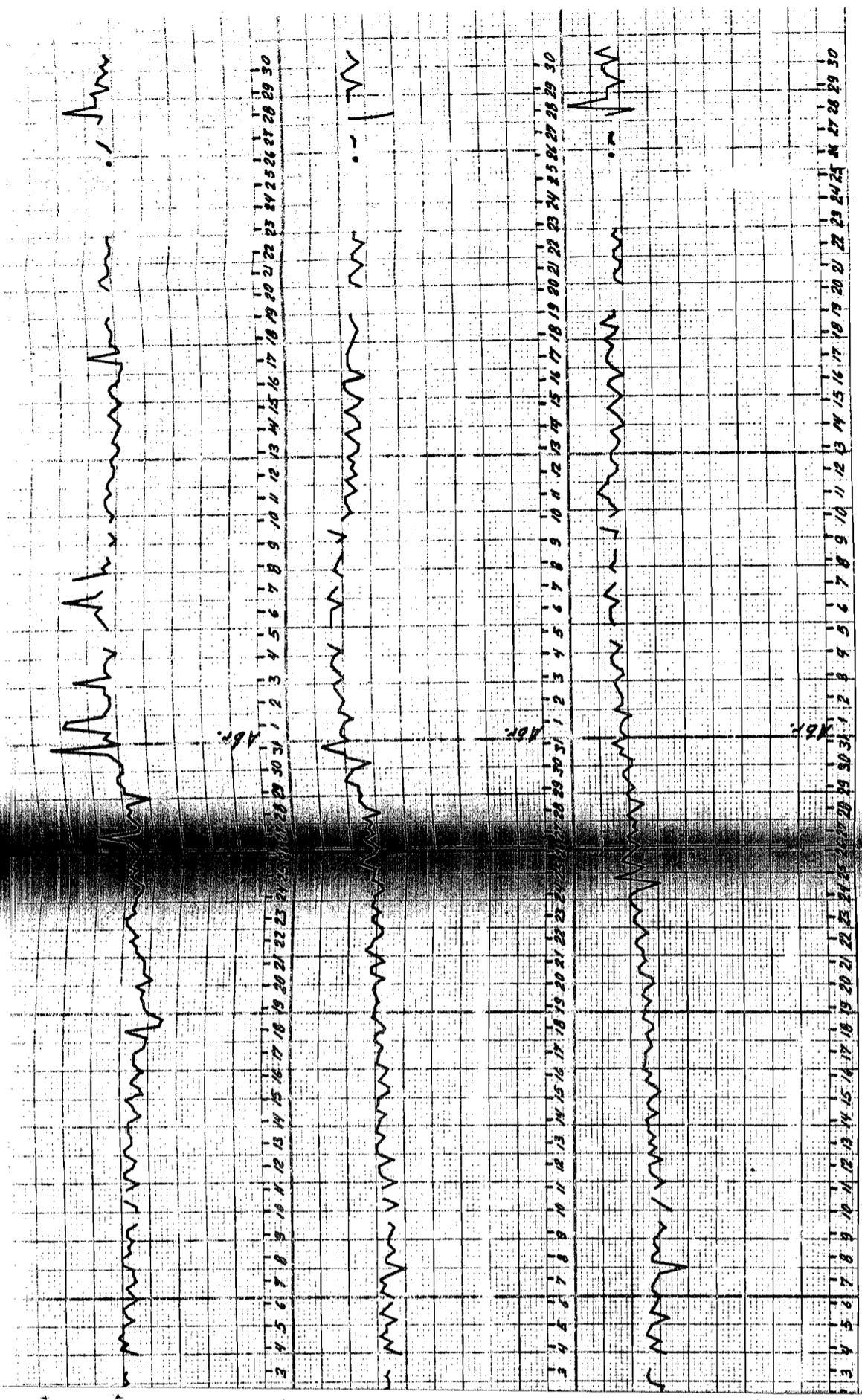
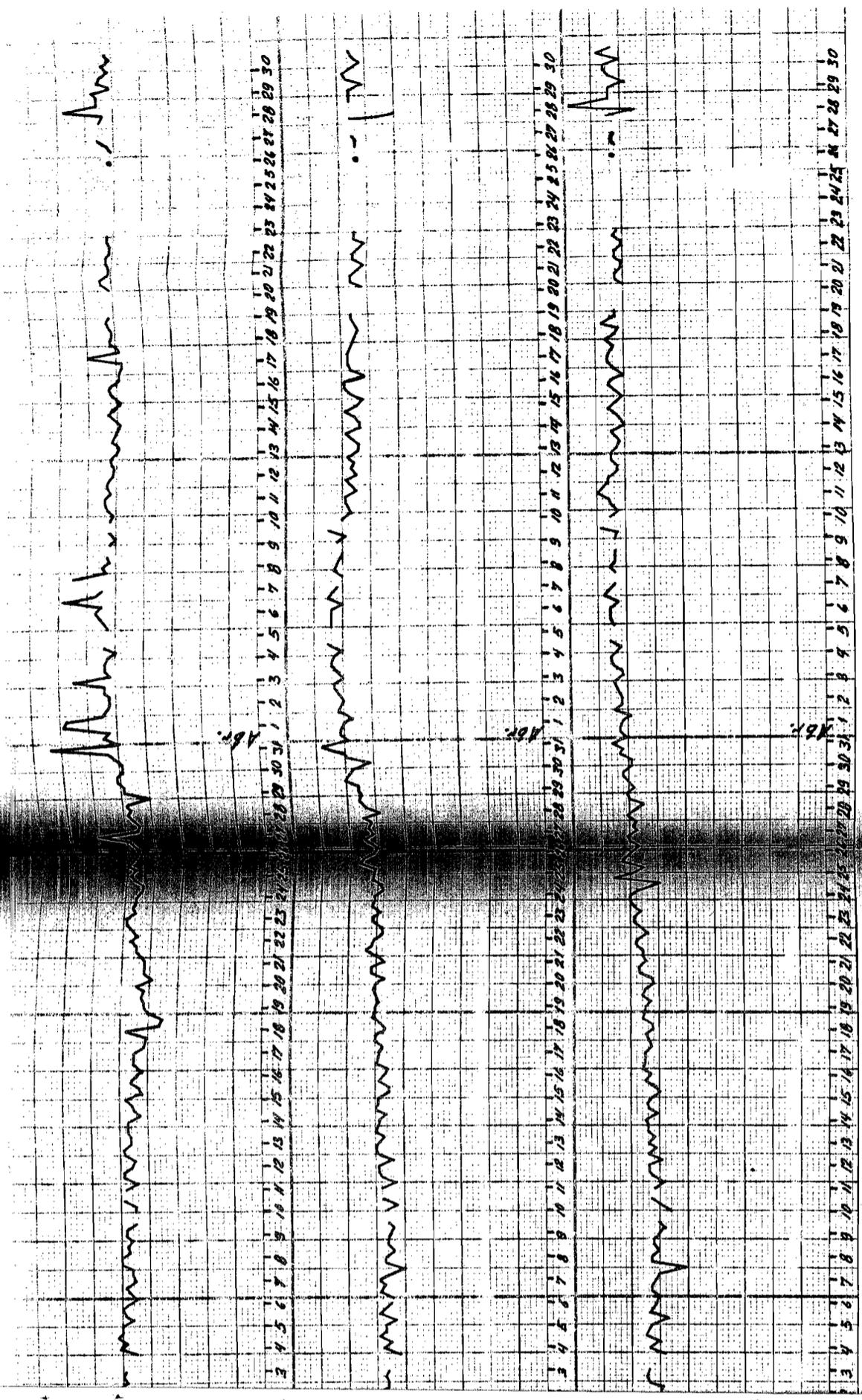
Temperaturas registradas cada 6 horas a lo largo de
la temporada de anidacion, en cada uno de los termopares
colocados a diferentes distancias de la cresta.

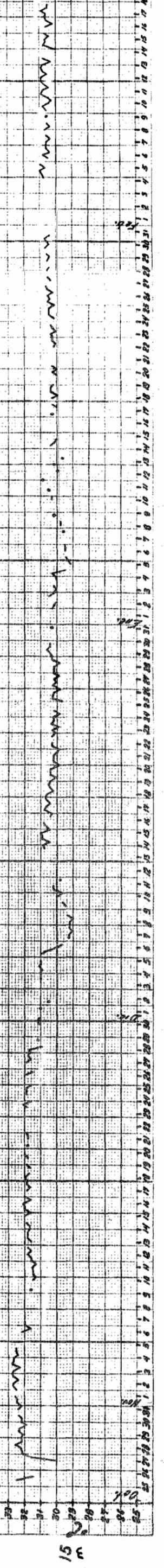
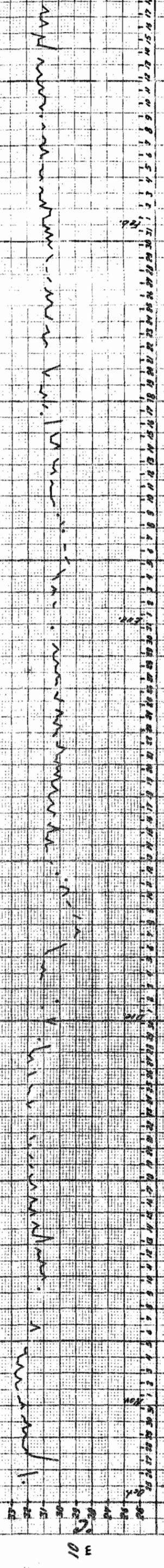
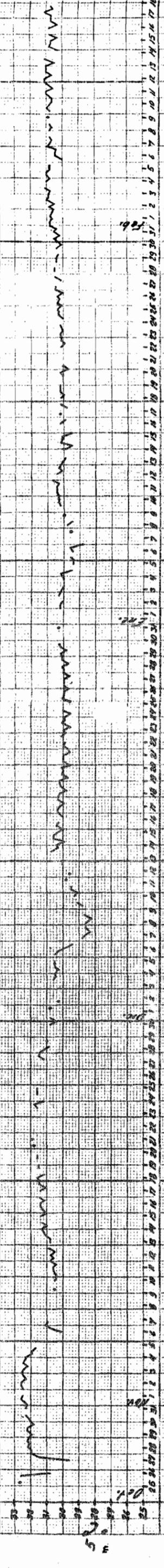
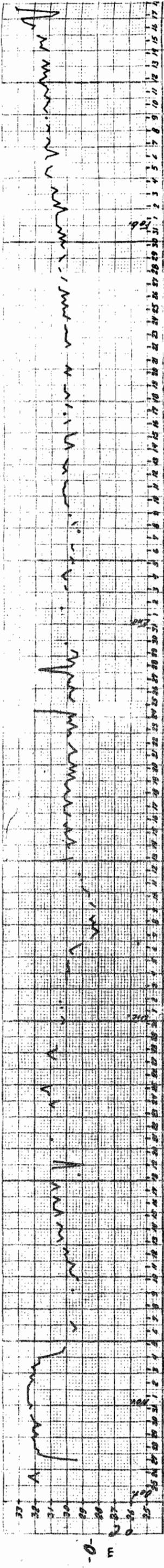


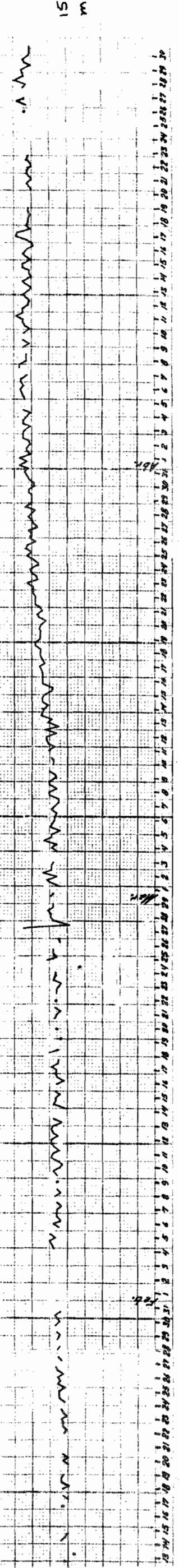
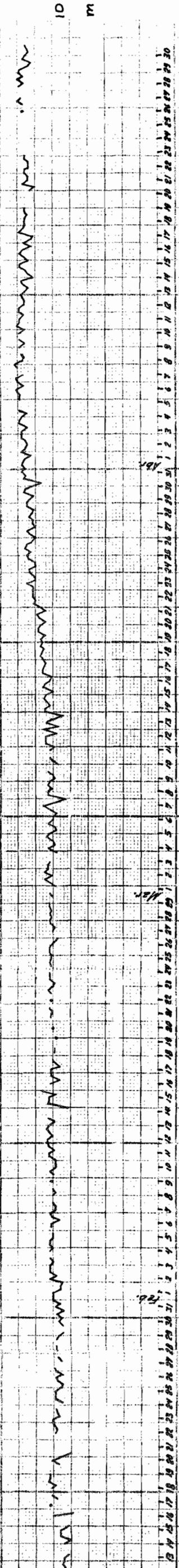
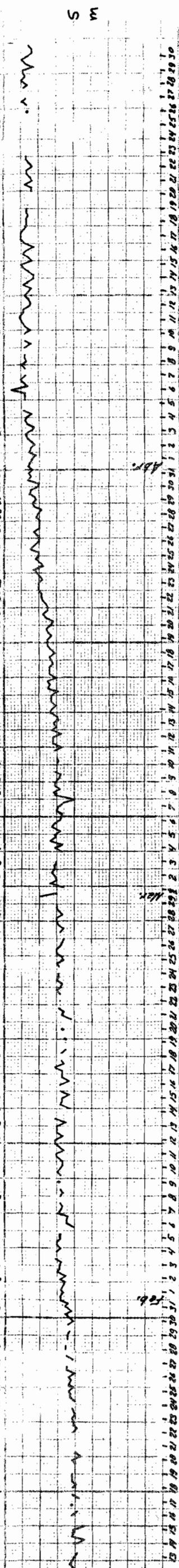
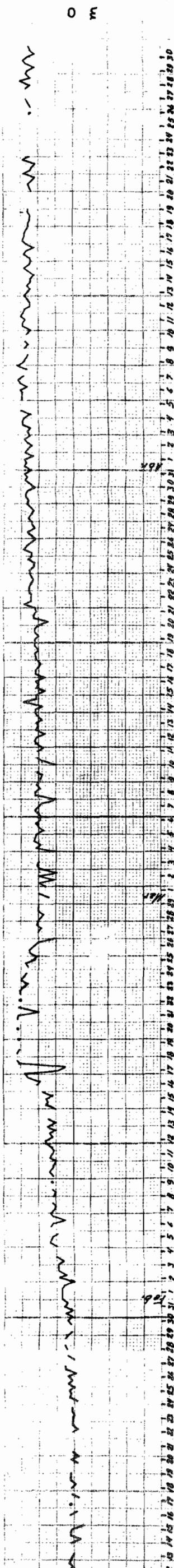
-15
m

-10
m

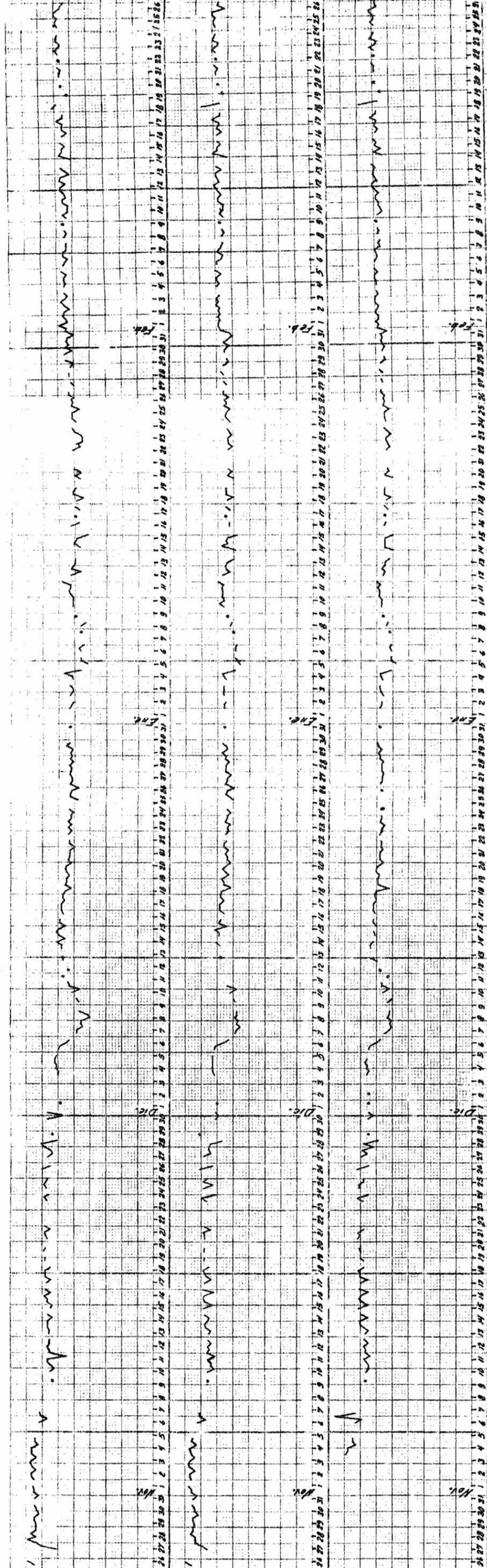
-5
m



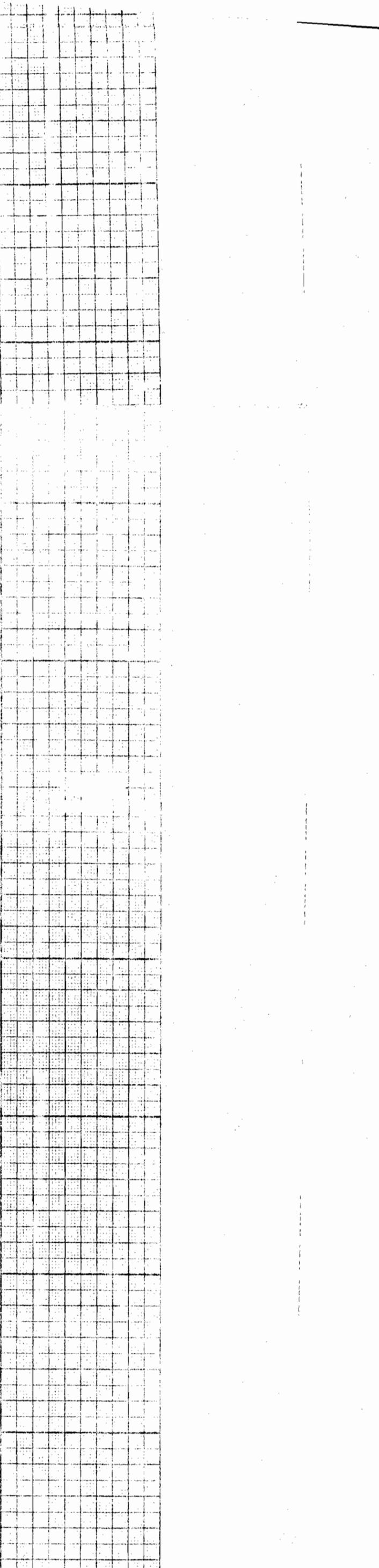




34-
33-
32-
31-
30-
29-
28-
27-
26-
25-
24-
23-
22-
21-
20-
19-
18-
17-
16-
15-
14-
13-
12-
11-
10-
9-
8-
7-
6-
5-
4-
3-
2-
1-
0



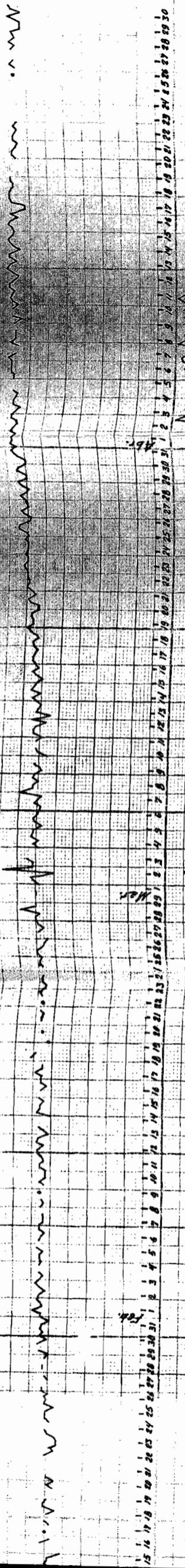
33-
32-
31-
30-
29-
28-
27-
26-
25-
24-
23-
22-
21-
20-
19-
18-
17-
16-
15-
14-
13-
12-
11-
10-
9-
8-
7-
6-
5-
4-
3-
2-
1-
0



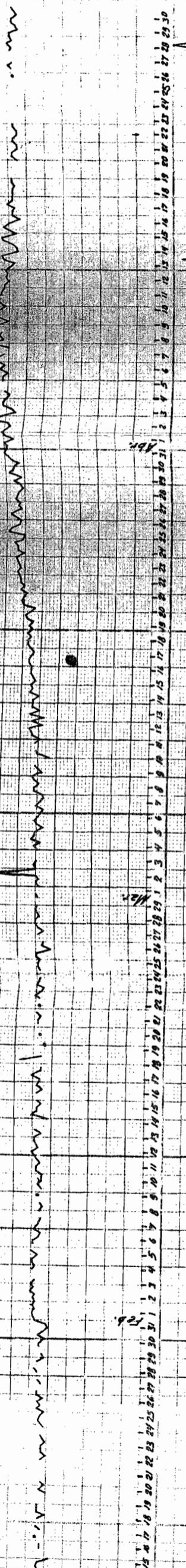
33-
32-
31-
30-
29-
28-
27-
26-
25-
24-
23-
22-
21-
20-
19-
18-
17-
16-
15-
14-
13-
12-
11-
10-
9-
8-
7-
6-
5-
4-
3-
2-
1-
0



20
M



25
M



30
M

