



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

TAMAÑO DE NIDADA, ÉXITO DE
ECLOSIÓN Y SUS FUENTES DE
VARIACIÓN EN LA TORTUGA
MARINA LAÚD (*Dermochelys
Coriacea*) EN EL PLAYÓN
MEXIQUILLO, MICHOACÁN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ORIENTACIÓN AMBIENTAL)

P R E S E N T A

MARIANA ROMANO GARCÍA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

COMITÉ TUTORAL: Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz
Dr. Andrés García Aguayo
M en C. Adriana Laura Sarti Martínez
Dr. Gustavo Casas Andreu



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

TAMAÑO DE NIDADA, ÉXITO DE
ECLOSIÓN Y SUS FUENTES DE
VARIACIÓN EN LA TORTUGA
MARINA LAÚD (*Dermochelys
Coriacea*) EN EL PLAYÓN
MEXIQUILLO, MICHOACÁN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ORIENTACIÓN AMBIENTAL)

P R E S E N T A

MARIANA ROMANO GARCÍA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

COMITÉ TUTORAL: Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz
Dr. Andrés García Aguayo
M en C. Adriana Laura Sarti Martínez
Dr. Gustavo Casas Andreu



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/447/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

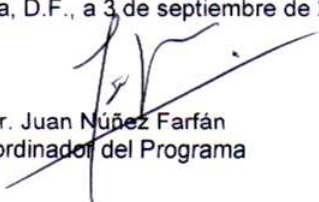
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **ROMANO GARCIA MARIANA** con número de cuenta **99267740** con la tesis titulada "**Tamaño de nidada, éxito de eclosión y sus fuentes de variación en la tortuga marina laúd (*Dermodochelys coriacea*) en el Playón Mexiquillo, Michoacán.**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA:**

Presidente: DRA. MARICELA VILLAGRAN SANTA CRUZ
Vocal: DR. ANDRES GARCIA AGUAYO
Secretario: DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA
Suplente: M. EN C. ADRIANA LAURA SARTI MARTINEZ
Suplente: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo recibido por el Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. De igual manera agradezco el apoyo de beca por parte de CONACYT.

Muchísimas gracias al Dr. Jaime Zúñiga por toda la paciencia y el tiempo que me brindó, por las múltiples enseñanzas, por los buenos momentos, por mostrarme siempre una posible solución a los problemas que surgieron en el camino de este trabajo y por su amistad.

Agradezco infinitamente a la M. en C. Laura Sarti por permitirme continuar con el estudio de los animales más maravillosos del mundo, apoyarme en todo y por su lucha incansable para mejorar nuestro presente.

A la Dra. Maricela Villagrán y el Dr. Gustavo Casas por todo el apoyo, por los consejos y opiniones que enriquecieron este trabajo.

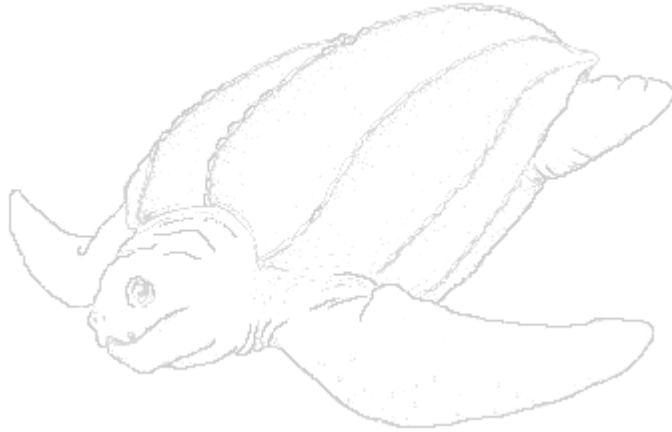
Al Dr. Andrés García por el apoyo y recomendaciones para mejorar el proyecto.

A mis compañeros y amigos del laboratorio: Claudia M., Ana Laura, Regina, Fernanda, Lety, Claudia O., Jazmin, Hibra, Jonathan y Alejandro.

A mis grandes amigos Angelita, Eladio, Martín, Christianciux, Carlitos, Dalia, Dulce, Laila y Tencha por los buenos momentos y grandes sonrisas.

Gracias a todas las personas que han trabajado en el Playón Mexiquillo, por ellos fue posible este trabajo.

Y por supuesto mi más grande agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México.



DEDICATORIA

**A mis papacitos, por que siempre me han dado todo su apoyo,
aceptan mi forma de ver la vida,
porque simplemente son las personas que más quiero
y admiro en el mundo.**

**A mis hermanos Marcos, Toño y Ma. José
porque a pesar de que no compartimos mucho tiempo,
sé que estaremos invariablemente apoyándonos
en las buenas y en las malas.**

**A mis abuelitos,
siempre los veré como un ejemplo de vida.**

Y a mi Roger, jejeje.

ÍNDICE

	Página
I. MARCO TEÓRICO	1
1. Biología de la tortuga laúd	1
A. Morfología	2
B. Distribución y Ecología	3
C. Biología reproductora	4
a. Tamaño de hembras anidadoras	4
b. Tamaño de la nidada	4
c. Fecundidad	5
d. Frecuencia de puesta e Intervalo de puesta	5
e. Éxito de eclosión	6
D. Situación actual de la tortuga laúd	8
2. Comparación de la Biología de <i>D. coriacea</i> con otras tortugas	9
3. Factores ambientales que afectan las nidadas	11
A. Humedad y Precipitación	11
B. Temperatura	12
4. Justificación del trabajo	14
II. OBJETIVOS	16
1. Objetivo general	16
2. Objetivos Particulares	16
III. HIPÓTESIS	17
IV. ÁREA DE ESTUDIO	18
V. MÉTODOS	20
1. Determinar la talla mínima reproductora de las hembras	20
2. Cuantificar el tamaño promedio de nidada y establecer su relación con la talla de las hembras anidadoras	21
3. Examinar la variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos	21
A. Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio ..	21
B. Variación entre meses en el tamaño de nidada	22
C. Variación intraindividual en el tamaño de la nidada	22
4. Examinar la variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos	23
A. Variación entre años en el éxito de eclosión promedio	23
B. Variación entre meses en el éxito de eclosión	24
C. Variación entre individuos en el éxito de eclosión	24
5. Determinar las diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre neófitas y remigrantes	25
6. Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el tamaño de la nidada	26

7.	Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión	28
VI.	RESULTADOS	31
1.	Talla mínima reproductora de las hembras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán	31
2.	Relación entre la talla de las hembras anidadoras y el tamaño promedio de la nidada	32
3.	Variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos	34
A.	Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio .	34
B.	Variación entre meses en el tamaño de nidada	35
C.	Variación intraindividual en el tamaño de la nidada	37
D.	Decremento general en los tamaños de nidada Individuales a lo largo de las temporadas reproductoras	41
4.	Variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos .	43
A.	Variación entre años en el éxito de eclosión promedio	43
B.	Variación entre meses en el éxito de eclosión	44
C.	Variación entre individuos en el éxito de eclosión	46
D.	Incremento del éxito de eclosión en las nidadas individuales a lo largo de las temporadas reproductoras	48
5.	Diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre tortugas neófitas y remigrantes	50
A.	Porcentaje de hembras remigrantes	50
B.	Diferencias del tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes	50
C.	Diferencias en el éxito de eclosión de hembras neófitas y remigrantes	52
D.	Variación anual en el tamaño de la nidada de hembras remigrantes	53
E.	Variación anual en el éxito de eclosión de hembras remigrantes	55
6.	Factores que promueven la variación interanual en el tamaño promedio de la nidada	56
7.	Factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión	59
VII.	DISCUSIÓN	62
1.	Talla mínima reproductora de las hembras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán	62
2.	Relación entre la talla de las hembras anidadoras y el tamaño promedio de la nidada	65
3.	Variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos	67
A.	Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio .	67
B.	Variación entre meses en el tamaño de nidada	69
C.	Variación intraindividual en el tamaño de la nidada	71

D.	Decremento general en los tamaños de nidada Individuales a lo largo de las temporadas reproductoras	72
4.	Variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos .	73
A.	Variación entre años en el éxito de eclosión promedio	73
B.	Variación entre meses en el éxito de eclosión	76
C.	Variación entre individuos en el éxito de eclosión	80
D.	Incremento del éxito de eclosión en las nidadas individuales a lo largo de las temporadas reproductoras	82
5.	Diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre tortugas neófitas y remigrantes	83
A.	Porcentaje de hembras remigrantes	83
B.	Diferencias del tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes	86
C.	Diferencias en el éxito de eclosión de hembras neófitas y remigrantes	87
D.	Variación anual en el tamaño de la nidada de hembras remigrantes	88
E.	Variación anual en el éxito de eclosión de hembras Remigrantes	88
6.	Factores que promueven la variación interanual en el tamaño Promedio de la nidada	88
7.	Factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión	89
VIII. CONCLUSIONES		91
IX. REFERENCIAS		94

RESUMEN

La población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* del Pacífico Oriental fue considerada durante mucho tiempo la más grande del mundo. Sin embargo, en menos de 20 años esta población mostró un declive del 80% debido al saqueo de huevos, a la matanza de hembras en las playas de anidación y a la pesca incidental y dirigida, por lo que fue catalogada como especie en peligro crítico de extinción. Para lograr que se recupere y conserve la especie es necesario estudiar características biológicas tales como la talla mínima a la madurez, el tamaño de la nidada y el éxito de eclosión, así como su relación con diversos factores biológicos, ambientales y antropogénicos en las playas de anidación. El Playón de Mexiquillo en Michoacán, es una de las principales playas de anidación para esta especie en México y fue el foco de estudio de esta investigación en la que nos planteamos las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la talla mínima de las hembras reproductoras para el Playón de Mexiquillo, Michoacán? 2) ¿Cuál es la relación entre la talla de las hembras y el tamaño de la nidada? 3) ¿Existe variación temporal e individual en el tamaño de la nidada y en el éxito de eclosión? 4) ¿Existe variación en el tamaño de la nidada y en el éxito de eclosión entre tortugas remigrantes y neófitas? 5) ¿Cuáles son los principales factores que promueven la variación en el tamaño de la nidada y en el éxito de eclosión? En este análisis se observó que la variación interanual en la talla mínima reproductora no mostró una disminución a lo largo del tiempo. El tamaño promedio de los adultos tampoco mostró ninguna tendencia negativa a través de los años. Se observó una relación positiva y significativa entre el tamaño de la nidada y el tamaño de las hembras anidadoras. Se encontraron así mismo, diferencias significativas entre temporadas de anidación en el tamaño de la nidada promedio una vez que se corrigieron los posibles efectos de la talla. No se registraron diferencias significativas entre los meses que comprenden a una temporada de anidación en el tamaño de la nidada. Se encontraron diferencias significativas en el tamaño de la nidada registrados para cada una de las tortugas, independientemente de su tamaño para las temporadas que fueron evaluadas. No existieron diferencias significativas a lo largo de la temporada en el número de huevos que pone una misma tortuga. Sin embargo, hay un ligero decremento entre las diferentes ocasiones de puesta. Se encontraron diferencias significativas entre temporadas en el éxito de eclosión, definido como la proporción de huevos que presentaron ruptura de cascarón exitosa. Se detectaron diferencias significativas entre los meses y entre las temporadas de anidación en el éxito de eclosión. En las temporadas analizadas se observaron diferencias significativas en el éxito de eclosión entre tortugas. Existen diferencias significativas en el éxito de eclosión entre las diferentes puestas de una misma tortuga a lo largo de una temporada. El porcentaje de huevos eclosionados tiende a aumentar durante la temporada. El porcentaje de hembras remigrantes de esta especie es muy bajo. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes, una vez que se corrigieron los posibles efectos de la talla. Se observó que hay un mayor tamaño de nidada en hembras neófitas respecto a las remigrantes. No se encontraron diferencias significativas en el éxito de eclosión entre hembras neófitas y remigrantes. Tampoco se encontraron diferencias significativas entre las temporadas en el tamaño de la nidada promedio de tortugas anidadoras remigrantes. Se encontraron diferencias significativas entre temporadas en el éxito de eclosión promedio de tortugas remigrantes. Se realizaron 5 modelos causales para explicar la variación en el tamaño de la nidada en función del tamaño de las hembras y de

características ambientales de las playas anidadoras. Ninguno de los modelos explicó más del 11% de la varianza en el tamaño de la nidada. El mejor modelo, es uno en el cual se tomaron en cuenta tan solo dos variables explicativas: la temperatura a las 8 de la mañana y el tamaño de la tortuga, las cuales afectan directamente el tamaño de la nidada. También se realizaron 5 modelos causales para explicar la variación en el éxito de eclosión. Ninguno de los modelos aquí presentados explicó más del 11% de la varianza en el éxito de eclosión. El mejor modelo, es uno en el cual se tomaron en cuenta tan solo dos variables explicativas, la temperatura a las 8 de la mañana y la precipitación, las cuales afectan directamente el éxito de eclosión. La información generada en esta investigación representa una contribución relevante al conocimiento de la historia de vida de esta especie en peligro de extinción en una de las playas de anidación más importantes de México.

ABSTRACT

The population of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* in the eastern Pacific was considered the largest in the world. It was estimated that the Mexican Pacific housed 65% of the global population. However, in less than 20 years this population showed an 80% decline due to illegal poaching of eggs, to the killing of females on nesting beaches and to incidental and direct fishing. Therefore, leatherbacks are now considered as critically endangered. To recover and conserve this species it is necessary to study biological traits such as minimum size at maturity, clutch size, and hatching success, as well as their relationship to distinct biological, environmental, and anthropogenic factors in the nesting beaches. In this work we focus on Playón de Mexiquillo in Michoacán, one of the most important nesting beaches for the species in México. We asked the following particular questions: 1) What is the minimum size at maturity for *D. coriacea* in Playón de Mexiquillo, Michoacán? 2) What is the relationship between female size and clutch size? 3) Are there temporal and individual variation in clutch size and hatching success? 4) Is there variation in clutch size and hatching success between remigrant and neophyte turtles? 5) What are the main factors that promote the variation in clutch size and hatching success? The analyses could not detect any declining pattern in the annual variation of minimum size at maturity. Average adult size did not show a negative trend throughout the years either. There was a significant positive relationship between clutch size and size of reproductive females. Significant differences among reproductive seasons in the average clutch size were detected after accounting for female size. No significant differences among months in clutch size existed. Significant inter-individual variation in clutch size was recorded regardless of female size. No significant differences throughout the season were detected in the number of eggs laid by the same turtle. However, there is a slight decrease between the different laying events. We found significant differences among seasons in hatching success, defined as the proportion of hatchlings that hatch out of their egg shell (number of empty egg shells in the nest). Significant differences were found among months and nesting seasons in hatching success. In the studied seasons there were significant differences in hatching success among individual turtles. In addition, significant differences in hatching success occurred among the different nesting events of a single turtle throughout a season. There is a positive trend in hatching success along the nesting season. The proportion of remigrant females of this specie is very low. There were significant differences in clutch size between remigrant and neophyte females, once the possible effects of size were accounted for. Neophytes present a greater clutch size than remigrant turtles. There were no significant differences in hatching success between remigrants and neophytes. Similarly, there were no significant differences among seasons in the average clutch size of remigrant turtles. In contrast, hatching success of remigrant turtles was significantly different among seasons. We built causal models aiming to explain variation in clutch size as a function of female size and environmental characteristics of the nesting beach. None of the models explained more than 11% of the variance in clutch size. The best model only included two variables: temperature at 8 am, and size of the turtle, which directly affected the clutch size. Similarly, we built causal models in order to explain variation in hatching success. None of the models explained more than 11% of the variance in hatching success. The best model only consider two variables: temperature at 8 am, and precipitation, which directly affect hatching success. The information derived

from this research represents a remarkable contribution to the knowledge of the life history of this critically endangered species in one of the most important nesting beaches in Mexico.

I. MARCO TEÓRICO

1. Biología de la tortuga laúd

La tortuga laúd *Dermochelys coriacea* es considerada la tortuga marina de mayor tamaño y la de mayor distribución geográfica de mares y océanos del mundo (Pritchard, 1971). Es la única especie viva de la familia Dermochelyidae, se conocen registros fósiles desde el Mioceno en Europa y han sido descritos tres géneros extintos del Eoceno al Plioceno para varios continentes (Pritchard, 1971; Dowling y Duellman, 1978).

Dermochelys coriacea es conocida en diferentes nombres comunes en diversas zonas de México y el Caribe tales como laúd, garapacho, siete quillas, de canal, siete filos, chalupa, de cuero, tinglado, tinglar de cuero, galápago, baula, machincuepo, tora, de pellejo, entre otros (Benabib, 1983). En la Tabla 1 se muestra la ubicación taxonómica de la especie.

Tabla 1.. Clasificación taxonómica de *Dermochelys coriacea*
(Tomado de Eckert, 1991).

Reino : Animalia
Phylum : Chordata
Subphylum : Vertebrata
Clase : Reptilia
Subclase: Anapsida
Orden : Testudines
Suborden : Cryptodira
Superfamilia: Chelonioidea
Familia : Dermochelyidae
Género : <i>Dermochelys</i>
Especie : <i>D. coriacea</i> (Blainville, 1816)

A. Morfología

Los adultos en el Pacífico pueden llegar a medir hasta 145 cm de largo recto del caparazón y pesar hasta 416 kg (Márquez, 1990). Las aletas anteriores (carentes de uñas) son proporcionalmente más grandes en relación a su cuerpo, en comparación con las otras especies de tortugas marinas mientras que las aletas posteriores son pequeñas y la cola en los machos es mucho más grande que en las hembras (Pritchard, 1971; Márquez, 1990). El aspecto y constitución del caparazón en forma de laúd, se encuentra formado por un mosaico de cientos de pequeños huesos poligonales recubiertos por una piel de color negra o negra azulada de consistencia oleosa y coriacea, con una gama variable de manchas blancas que tienden al rosa; la pigmentación clara predomina en el plastrón (Pritchard, 1971; Benabib, 1983; Pritchard y Trebbau, 1984; Márquez, 1990; Eckert, 1991). En la parte dorsal presenta una prominente quilla aserrada por el centro, flanqueada por otras tres de cada lado, y cinco en el plastrón (Pritchard, 1971; Pritchard y Trebbau, 1984; Eckert, 1991). Por la forma y consistencia del caparazón, su peso bajo el agua se reduce de manera significativa; estas características aunadas a su forma corporal hidrodinámica la hace ser la más adaptada al medio acuático de todas las tortugas marinas, ya que le permite alcanzar una gran velocidad de desplazamiento en el agua y así tener una alta capacidad migratoria (Pritchard, 1971; Benabib, 1983; Márquez, 1990; Eckert, 1991).

La cabeza es pequeña, redonda, sin escamas; equivale del 17 al 22.3% de la longitud del caparazón. Posee un pico córneo filoso, delgado y débil, con dos cúspides en la parte frontal superior y una en la inferior, las cuales de frente le dan la apariencia de una "W". Esta especie presenta una mancha rosa en la piel cuya forma y tamaño varía de individuo en individuo, ubicada en la parte superior de la cabeza, en el área correspondiente a la unión del hueso frontal y parietal (Pritchard, 1971; Pritchard y Trebbau 1984; Márquez, 1990).

Las tortugas marinas son animales poiquiloterms, pero la tortuga laúd, presenta un mecanismo de regulación de su temperatura corporal que consiste en un sistema de contracorriente similar al de los mamíferos marinos que les permite retener el calor corporal. Además, posee una capa aislante subepidérmica de grasa poco vascularizada que funciona como un vasoconstrictor a bajas temperaturas (Frair *et al.*, 1972; Greer *et al.*, 1973).

B. Distribución y Ecología

La tortuga laúd *Dermochelys coriacea* se encuentra en zonas templadas con un rango de anidación tropical; existen registros al norte de Alaska y el mar de Bering, en la región sur de Chile y Nueva Zelanda. Latitudinalmente la tortuga se distribuye desde los 69° N hasta los 47° S (Eckert y Frazier, *s/a*). La presencia de la tortuga laúd en México ocurre principalmente en la costa del Pacífico, concentrándose en las playas de los estados de Oaxaca, Guerrero y Michoacán. Su localización en el Golfo de México y el Caribe, es limitada. (Pritchard, 1971; Márquez *et al.*, 1981; Márquez, 1990; Sarti *et al.*, 1998). La tortuga laúd que anida en México migra hacia el sur llegando hasta Chile, pero aún se desconoce el ciclo completo de migración (Ocampo, 2007).

Su amplia distribución mundial se relaciona a conductas de búsqueda de refugio y alimento, ya que se asocia con los movimientos de las medusas que son la base de su dieta junto con los tunicados, crustáceos, equinodermos y peces simbioses asociados a medusas (Pritchard, 1971; Márquez, 1990; Mortimer, 1995). Las zonas más importantes de alimentación en América se encuentran en el Golfo de Panamá y en la región norte del Perú (Márquez, 1990; Eckert, 1991). Las poblaciones de tortuga laúd llegan periódicamente a costas tropicales para anidar. Sus ciclos reproductores son bienales o trienales (Eckert, 1999; Márquez, 1999).

A partir de esqueletocronología se estima que la edad a la madurez sexual promedio, en general para todas las poblaciones, es de los 13 a los 14 años, (Zug y Pharman, 1996). El crecimiento durante los primeros 5 años es de 8.5 a 39.4 cm por año y después disminuye drásticamente en los siguientes años (Zug y Pharman, 1996).

La temporada de anidación varía según la ubicación geográfica. En el Pacífico oriental (México, Costa Rica y Nicaragua) ocurre entre los meses de octubre a marzo, mientras que para el Pacífico occidental (Malasia, China y Australia) la temporada es de mayo a septiembre. En el Atlántico occidental (Guyana Francesa, Surinam, Guyana, Venezuela, Colombia, Panamá, Costa Rica, Honduras) la temporada de anidación ocurre entre marzo y julio y en el Atlántico oriental (Senegal) es de junio a agosto (Márquez, 1990).

C. Biología reproductora

a. Tamaño de hembras anidadoras

Los tamaños de las hembras anidadoras varían de acuerdo a su sitio de anidación, en el Atlántico las hembras anidadoras son más grandes en comparación con el Pacífico. El largo curvo del caparazón (LCC) para las tortugas del Atlántico está dentro del intervalo comprendido entre los 137 y los 180 cm, mientras que para el Pacífico este intervalo es de 136.1 a 148.5 (Sarti *et al.*, 2002). Ocampo (2007) describe un promedio del largo curvo del caparazón en el Playón de Mexiquillo, Michoacán (que es la zona de estudio de esta investigación) de 143.2 cm en el periodo que va de 1983 a 1999, con un mínimo de 106 cm en la temporada de 1988-1989 y un máximo de 176 cm en la temporada de 1986-1987. El ancho curvo del caparazón promedio (ACC) para los años que van desde 1983 a 1999 fue de 102.3 cm, con un mínimo observado de 59 cm en la temporada 1989-90 y un máximo de 138 cm en la temporada 1988-89. A partir de la temporada 1996-1997 se observó una reducción en la talla de las hembras anidadoras, con un promedio del LCC de 136.8 cm y 97.4 del ACC para la temporada 1996-1997, mientras que para la temporada 1997-1998 un promedio del LCC de 143 cm y del ACC de 101.1 y por último en la temporada 1998-1999 el LCC promedio fue de 142.3 cm y del ACC promedio fue de 100.9 cm (Ocampo, 2007).

b. Tamaño de la nidada

El tamaño de la nidada promedio por tortuga es de 60 huevos (Pritchard, 1971). Las hembras del Atlántico ponen nidadas de mayor tamaño, con un promedio de 78 huevos (Eckert y Eckert, 1983) mientras que para las del Pacífico el promedio por hembra es de 59 huevos (Benabib, 1983; Sarti *et al.*, 1988; Márquez, 1990; Sarti *et al.*, 1994 y 1995). El promedio general del tamaño de la nidada en el Playón de Mexiquillo durante el periodo comprendido entre 1983 y 1999 fue de 64 huevos, el mínimo de huevos puestos fue de 1 mientras que el máximo observado fue de 122 huevos. A partir de la temporada 1996-1997 se registró un aumento en el tamaño de la nidada promedio, en la temporada 1996-1997 el promedio de la nidada fue de 74.2, mientras que para la temporada 1997-1998 el promedio

de la nidada fue de 65.8 y por último en la temporada 1998-1999 el tamaño de la nidada promedio fue de 72 huevos (Ocampo, 2007).

Los huevos presentan un diámetro promedio de 5 a 5.5 cm, son de color blanco y esféricos, pesan entre 7 y 10 gr. Usualmente están acompañados de una serie de estructuras sin yema llamadas "corales", los cuales varían de tamaño (Sarti *et al.*, 1993). No se puede establecer la función adaptativa de manera certera de los corales, pero se considera que tienen efectos positivos sobre el éxito de eclosión en nidadas que son amenazadas por depredadores, además de permitir un mejor intercambio gaseoso y mantenimiento de la humedad en el nido. Los huevos son depositados en nidos de 80 cm de profundidad aproximadamente; el periodo de incubación varía de 60 a 65 días (Benabib, 1983; Márquez, 1990; García, 2000).

c. Fecundidad

La fecundidad es definida por Márquez y colaboradores en 1981 para tortugas marinas como el número total de huevos depositados por una hembra durante la temporada de anidación. La fecundidad promedio es de 300 a 420 huevos (Eckert, 1999). García (2000) describe una fecundidad observada para el Playón de Mexiquillo durante las temporadas de 1983 a 1996 de 192 a 254 huevos. La fecundidad mínima observada fue de 83 huevos y la máxima de 520 huevos. El promedio de la fecundidad observada durante el periodo comprendido entre 1983 y 1999 para el Playón fue de 194 huevos por temporada, con un intervalo promedio de 142 huevos (para la temporada 1983-1984) a 238 huevos (para la temporada de 1993-1994). La fecundidad mínima observada fue de 38 huevos (para la temporada 1991-1992) y la máxima fue de 462 huevos en la temporada de 1993-1994 (Ocampo, 2007).

d. Frecuencia de puesta e Intervalo de puesta

La frecuencia de puesta es definida como el número de veces que la tortuga desova durante una temporada y el intervalo de puesta son los días que trascurren entre cada una de las puestas de la misma tortuga en la misma temporada (López *et al.*, 1991). Las hembras del Atlántico en promedio presentan una frecuencia de puesta de siete anidaciones por temporada (Boulon *et al.*, 1996). La frecuencia de puesta promedio reportada para el

Pacífico es de cinco con un intervalo de tres a once anidaciones (Sarti *et al.*, 1987). Los valores de frecuencia de puesta promedio observada en el Playón de Mexiquillo son de tres a cinco anidaciones por hembra (Sarti *et al.*, 1987, 2002). García en el 2000 reporta que para el Playón la frecuencia de puesta observada por hembra es de 4 ± 1.2 , con un intervalo de tres a nueve anidaciones por hembra. El promedio de la frecuencia de puesta observada durante las temporadas que van de 1983 a 1999 fue de tres anidaciones por hembra, con un intervalo de dos a ocho anidaciones (Ocampo, 2007). El intervalo entre una puesta y otra en el Playón de Mexiquillo es de 9 a 10 días con un promedio de 9.2 días (Sarti *et al.*, 2002).

e. Éxito de eclosión

El éxito de eclosión es definido como la proporción de huevos que presentan ruptura exitosa de cascarón por nidada. El porcentaje de eclosión de la tortuga laúd es bajo (entre el 20 y el 60% en promedio) con respecto a otras especies en las que este porcentaje es del 70% o más (Miller, 1997). Por ejemplo la tortuga golfina (*Lepidochelys olivacea*) presentó un porcentaje de eclosión en la temporada 2005-2006 de 80.6% y para la tortuga prieta (*Chelonia mydas*) fue de 73.4%, ambas en el Playón de Mexiquillo. En la Tabla 2 se presentan algunos porcentajes de eclosión para la tortuga laúd registrados en diferentes sitios de anidación mundial y diferentes años. El porcentaje de eclosión promedio para los datos recopilados en la Tabla 2 es de 43.6%, con un mínimo de 10.6% y un máximo de 76%. Bell y colaboradores (2003) en Playa Grande, Costa Rica determinaron que el bajo éxito de eclosión de la tortuga laúd se debe a la alta muerte embrionaria que normalmente ocurre al inicio del periodo de incubación, es decir en las primeras etapas del desarrollo embrionario antes de que los embriones sean visibles.

Tabla 2. Porcentaje de eclosión en diferentes playas de anidación de la tortuga laúd.

Localización (Playa de anidación)	Porcentaje de eclosión (%)	Fuente
Playa Grande, Costa Rica	31.4	Arauz y Naranjo, 1994.
St. Croix, Sandy Point, E. U. A.	67.1	Boulon <i>et al.</i> , 1996.
Guyana Francesa	38.2	Caut <i>et al.</i> , 2006.
Rantau, Abang, Malaysia 1987-1991)	56.4	Chan y Liew, 1996.
St. Croix, Sandy Point, E. U. A.	53.7	Eckert <i>et al.</i> , 1990.
St. Croix, Sandy Point, E. U. A. (reubicado)	37.9	Garner <i>et al.</i> , 2005.
St. Croix, Sandy Point, E. U. A. (natural)	42.7	Garner <i>et al.</i> , 2005.
Surinam, Matapica	52.7	Hilterman y Goverse, 2001.
Surinam, Babunsanti	10.6	Hilterman y Goverse, 2001.
Surinam, Samsambo	21.6	Hilterman y Goverse, 2001.
Surinam, Matapica	58.3	Hilterman y Goverse, 2002.
Surinam, Babunsanti	21.6	Hilterman y Goverse, 2002.
Surinam, Matapica	63.7	Hilterman y Goverse, 2003.
Surinam, Babunsanti	34.9	Hilterman y Goverse, 2003.
Tongaland, Sudáfrica	76	Hughes <i>et al.</i> , 1967.
Tortuguero, Costa Rica	53.2	Leslie <i>et al.</i> , 1996.
Playa del Parque Nacional Cahuita y Palaya negra-Puerto Viejo, Caribe Sur, Costa Rica	29.8	Machado y Chacón, 2002.
Playa Awala-Yalimapo, Guyana Francesa	35.9	Maros <i>et al.</i> , 2003.
Playa Grande, Costa Rica	53.8	Schwandt <i>et al.</i> , 1996.
Gabón, África Central	46	Verhage y Moundjim, 2005.
Surinam	50	Whitmore y Dutton, 1985.

Los porcentajes de eclosión de tortuga laúd en el Playón de Mexiquillo, Michoacán van del 26 al 74%. En la Tabla 3 se muestran porcentajes de eclosión, supervivencia y avivamiento en nidadas *in situ* y reubicadas de algunas temporadas en el Playón de Mexiquillo, Michoacán desde 1988 y hasta 2005, donde:

$$1) \% \text{ eclosión } 1 = \frac{\text{Cascarones}}{\text{Número de huevos sembrados}}$$

$$2) \% \text{ eclosión } 2 = \frac{\text{Cascarones} + \text{Crías eclosionando}}{\text{Número de huevos sembrados}}$$

$$3) \% \text{ supervivencia} = \frac{\text{Crías emergidas}}{\text{Número de huevos sembrados}}$$

$$4) \% \text{ avivamiento} = \frac{\text{Crías totales}}{\text{Número de huevos sembrados}}$$

Tabla 3. Esquema general del éxito de eclosión, supervivencia y avivamiento registrados para la tortuga laúd en diferentes temporadas del Playón de Mexiquillo, Michoacán, México, a partir de 1988 y hasta el 2005. Los superíndices 1 y 2 del éxito de eclosión se refieren al tipo de cálculo utilizado de acuerdo con las fórmulas 1 y 2, respectivamente, indicadas en el texto.

Temporada	% eclosión ^{1,2} , supervivencia o avivamiento (reubicados)	% eclosión ^{1,2} supervivencia o avivamiento (naturales)	Fuente
2004-2005	1) 42% 2) 47%	1) 49% 2) 65%	Sarti <i>et al.</i> , 2005.
2003-2004	1) 58% 2) 53%	1) 56% 2) 60%	Sarti <i>et al.</i> , 2004.
2000-2001	2) 46%	-	Sarti <i>et al.</i> , 2001.
1998-1999	2) 45%	-	García <i>et al.</i> , 1999.
1997- 1998	2) 32% 3) 26%	-	García <i>et al.</i> , 1998.
1996-1997	2) 55%	-	García <i>et al.</i> , 1997.
1995-1996	2) 49%	-	García <i>et al.</i> , 1996.
1992-1993	3) 45%	3) 74%	Sarti <i>et al.</i> , 1993.
1991-1992	3) 30% 4) 35%	-	Sarti <i>et al.</i> , 1992.
1988-1989	3) 42% 4) 51%	3) 58% 4) 63%	Sarti <i>et al.</i> , 1989.

D. Situación actual de la tortuga laúd

La tortuga *D. coriacea* ha presentado un declive del 80% en su población en menos de 20 años (Sarti, 2004). La población del Pacífico oriental fue considerada la más grande del mundo (Pritchard, 1982). Se estima que la población del Pacífico mexicano alberga el 50% o más de la población mundial (Pritchard, 1982), sin embargo, la reducción drástica del tamaño de la población en los últimos años ha sido evidente. Actualmente se realizan acciones directas para la recuperación y conservación de la especie, como son la protección de hembras anidadoras, de los huevos y liberación de crías. Además de involucrar mediante la difusión y educación a las comunidades locales, dependencias gubernamentales federales y estatales. Las posibles causas de la disminución de las poblaciones son el saqueo de huevos, la matanza de hembras en las playas de anidación y la captura incidental y dirigida (Sarti, 2004).

Al igual que en el resto de las especies de tortugas marinas, *D. coriacea* está protegida por diversas instancias. A nivel nacional la norma oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 la cataloga como especie en peligro de extinción. A nivel internacional la Unión Mundial de la Conservación (UICN) la clasifica dentro del Libro Rojo como una especie en peligro crítico de extinción. La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) la ubica en el apéndice I (especie en peligro de extinción, donde el comercio se dará solo bajo circunstancias excepcionales). También se encuentra protegida por diversas instancias internacionales como la Convención sobre la Conservación de Especies Migratorias de Animales Silvestres (CMS) donde se promueven y apoyan la conservación de especies migratorias, por el Protocolo Relativo a las Áreas y a la Flora y Fauna Silvestres Especialmente Protegidas del Convenio para la Protección y el Desarrollo del Medio Marino en la Región del Gran Caribe (SPAW) que tiene el objetivo de proteger ecosistemas y especies que se encuentren frágiles, y por la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de la Tortuga Marina, organismo que establece parámetros para la conservación de estos animales en peligro de extinción y sus hábitats.

2. Comparación de la Biología de *D. coriacea* con otras tortugas

Las tortugas presentan diferentes adaptaciones de acuerdo con el medio en el que habitan. Por ejemplo, las tortugas marinas ponen cientos de huevos en diferentes ocasiones de la misma temporada, lo que se ha considerado una estrategia ante la depredación excesiva y la erosión de las playas de anidación, mientras que las tortugas dulceacuícolas y terrestres desovan una cantidad menor de huevos y con un menor número de puestas durante la temporada (Merchan, 1992; Meylan y Meylan, 1999). El caparazón y las patas de las tortugas presentan características especiales de acuerdo al lugar que habitan. Por ejemplo, las tortugas marinas tienen caparazones con formas hidrodinámicas que les permiten navegar largas distancias. Las patas de tortugas terrestres parecen columnas, con cinco dedos y uñas cortas. En las tortugas de ambientes palustres y fluviales también parecen columnas pero con los dedos y las uñas más largas e incluso con membranas interdigitales, mientras que en las marinas se han modificado hasta formar aletas para facilitar su migración (Márquez, 1996; Pritchard y Mortimer, 1999). En la Tabla 4 se muestra un resumen de las características reproductoras de diferentes especies de tortugas tales

como el tamaño de caparazón, número de huevos y puestas y el periodo de incubación además del tipo de hábitat en que viven con el fin de mostrar las diferentes estrategias reproductivas.

Tabla 4. Características principales de especies representativas de las diferentes familias del Orden Testudines. Se presentan los datos como máximos o intervalos para el tamaño de caparazón y promedios e intervalos para el número de huevos. Puesta = número de eventos de anidación por temporada (Tomado de Márquez, 1990; Merchán, 1992; Márquez, 1996; Eckert, 1999; Meylan *et al.*, 1999; Pritchard *et al.*, 1999; Bonin *et al.*, 2006; Macip *et al.*, en prensa).

Familia	Especie	Hábitat	Tamaño de caparazón (cm)	Huevos	Puesta	Periodo de incubación (días)
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	marino	137-180	60	3-11	60-65
Cheloniidae	<i>Lepidochelys olivacea</i>	marino	70-80	30-170	3-4	45-62
	<i>Lepidochelys kempi</i>	marino	60-70	50-185	2-3	45-60
	<i>Caretta caretta</i>	marino	70-90	90-110	7	46-71
	<i>Eretmochelys imbricata</i>	marino	70-85	50-200	3-4	58-75
	<i>Chelonia mydas</i>	marino	70-130	66-130	1-8	48-78
	<i>Chelonia depressa</i>	marino	90	50-65	1-3	42-50
Emydidae	<i>Pseudemys concinna</i>	acuático	35	20	varias	-
	<i>Trachemys scripta</i>	acuático	15-30	10	3-5	55-125
	<i>Chrysemys picta</i>	acuático	25	13	-	70-80
	<i>Malaclemys terrapin</i>	Acuático (salobre)	♂ 15 ♀ 23	4-18	-	75-80
	<i>Terrapene carolina</i>	terrestre	12-15	3-7	5	70-80
	<i>Terrapene ornata</i>	terrestre	15-20	1-8	1-2	70
	<i>Rhinoclemmys annulata</i>	terrestre	20	1-2	varias	-
	<i>Rhinoclemmys areolata</i>	terrestre	15-18	6-9	-	45-60
Chelydriidae	<i>Chelydra serpentina</i>	acuático	47	10-83	-	55-125
Kinosternidae	<i>Kinosternon sonoriense</i>	acuático	♂ 15.5 ♀ 17.5	9	2	345
	<i>Kinosternon integrum</i>	acuático	♂ 15.6 ♀ 14.2	4	-	-
	<i>Kinosternon scorioides</i>	acuático	♂ 20.0 ♀ 18.0	2-6	varias	90-150
	<i>Kinosternon hirtipes</i>	acuático	♂ 18.5 ♀ 16.0	7	2-4	200
	<i>Staurotypus salvini</i>	terrestre	18-25	5-9	3	90
Trionychidae	<i>Apalone ater</i>	terrestre	25	-	-	-
Testudinidae	<i>Gopherus agassizi</i>	terrestre	25-30	6	-	105-120
	<i>Gopherus</i>	terrestre	40	20	3-4	90-120

	<i>flavomarginatus</i>					
	<i>Chelonoidis nigra</i>	terrestre	80-130	17	-	80-100
Pelomedusidae	<i>Pelomedusa subrufa</i>	acuático	20	5-40	1	80
Chelidae	<i>Chelodina siebenrocki</i>	acuático	30	4-17	2	187-272
Platysternidae	<i>Platysternon megacephalum</i>	acuático	18.5	1-2	-	-
Dermatemyidae	<i>Dermatemys mawi</i>	acuático	65	6-20*	3	-
Carettochelyidae	<i>Carettochelys insculpta</i>	acuático	70	4-40*	-	90

* Total de huevos durante las diferentes puestas.

3. Factores ambientales que afectan las nidadas

Existen factores ambientales que afectan directamente el desarrollo embrionario de organismos ectotermos como las tortugas marinas (Ruiz, 1988). Estos factores determinantes del desarrollo en el ambiente de incubación son: la temperatura, la humedad o potencial hídrico, la salinidad y el intercambio gaseoso entre oxígeno y bióxido de carbono (Ackerman, 1997). Se generan por la interacción de la estructura física de la playa (generalmente corresponde a ambientes sedimentarios del cordón litoral), los componentes químicos, el clima local y la presencia o ausencia de vegetación (Folk, 1974). Dicho ambiente es dinámico ya que está influenciado por la actividad biológica dentro del nido, la playa de anidación, la interacción entre especies y la temporalidad (Folk, 1974; Ackerman, 1997).

A. Humedad y Precipitación

Al ser depositados los huevos en la arena y durante las primeras horas de la incubación, inician la absorción de agua del medio circundante, por lo que los huevos toman consistencia turgente y su peso aumenta alrededor del 5% (Boulon, 2000); ésta agua se almacena en la albúmina al inicio de la incubación. El balance osmótico se realiza mediante el intercambio de agua y del intercambio de gases entre el huevo y el ambiente (Ackerman, 1997).

La humedad de la arena afecta directamente el periodo de incubación, al disminuir la humedad de la arena hay un aumento en la temperatura de la arena acelerando por lo tanto el tiempo que dura la incubación (McGehee, 1979). La humedad también puede afectar el porcentaje de muerte embrionaria, cuando los huevos son expuestos a baja humedad

durante periodos prolongados hay mayor proporción de muerte embrionaria debido a que los huevos se deshidratan, desecan y colapsan, mientras que a exposiciones altas de humedad se disminuye el intercambio gaseoso provocando tasas altas de mortalidad embrionaria (McGehee, 1979; Packard *et al.*, 1987). La humedad, fuera del intervalo de tolerancia induce anomalías en los embriones, además de bajo éxito de supervivencia de las crías (Packard *et al.*, 1987; Arzola, 2007).

En cuanto a la precipitación, cuando es excesiva se promueve la descomposición de los huevos, el intercambio gaseoso se vuelve limitado y la tierra circundante se compacta por lo que la supervivencia de la nidada es limitada (Ragotzkie, 1959). En el caso de las nidadas de tortuga laúd se observa que cuando la precipitación es constante en la temporada se presenta una disminución en la temperatura registrada en la nidada y altas tasas de mortalidad embrionaria además la proporción de machos es mayor a temperaturas menores a los 29.75 °C (Houghton *et al.*, 2007).

B. Temperatura

Un factor determinante en el ciclo de vida de las tortugas marinas es la temperatura. En las playas de anidación la temperatura varía durante el día y en ciclos estacionales afectando directamente el periodo de incubación, (Benabib, 1984; Ewert, 1985; Miller, 1997), la tasa de respiración durante el desarrollo (Ackerman, 1997; Booth, 1998), la determinación sexual (Mrosovski e Yntema 1980; Miller y Limpus, 1981; Ackerman, 1997) la producción de crías y la muerte embrionaria (Bustard y Greenham, 1968; Benabib, 1984; Ackerman, 1994).

La temperatura de incubación depende de factores como la distancia donde se encuentra la nidada con respecto al mar, de tal manera que los nidos más cercanos al agua son los más húmedos y por lo tanto los más fríos, mientras que los más alejados son más secos y más calientes. La temperatura de la arena decrece con el incremento de la profundidad del nido, de tal forma que los nidos más profundos son más fríos (Benabib, 1984), En el nido la temperatura varía de acuerdo a la etapa de desarrollo en la que se encuentra el embrión, ya que a mayor desarrollo se incrementa la temperatura por el calor generado por el metabolismo de los embriones (Standora *et al.*, 1982; Cabral *et al.*, 1988; Maloney *et al.*, 1990; Godfrey *et al.*, 1997; Booth y Astill, 2001). El incremento del desarrollo embrionario puede causar temperaturas espaciales diferentes dentro de la nidada

(Standora *et al.*, 1982; Maloney *et al.*, 1990; Booth y Astill 2001). En estudios anteriores con nidadas de tortuga verde se observó que en la parte superficial del nido no hay grandes fluctuaciones de temperatura. En el centro del nido las temperaturas son más elevadas, respecto a la periferia. Aparentemente estas diferencias podrían servir para garantizar al menos algunos individuos del sexo opuesto a la mayoría de la nidada (Booth y Astill, 2001).

En estudios realizados en diferentes ambientes de incubación se ha observado que los huevos de tortugas marinas al ser incubados a temperaturas menores a las óptimas el desarrollo se retrasa, por lo que el periodo de incubación se alarga. Por otro lado, a temperaturas muy elevadas se presenta un periodo corto de incubación ya que se acelera el desarrollo, aumentando la posibilidad de anormalidades en los embriones (Miller, 1997).

El periodo de incubación se incrementa si existen fluctuaciones de temperatura marcadas, independientemente de la temperatura media a lo largo de la temporada (Ewert, 1985). Las temporadas de anidación para las tortugas marinas se caracterizan por tener ciclos estacionales y cambios a lo largo del día particulares, lo que influye notablemente en el periodo de incubación (Benabib, 1983).

Las tortugas marinas son organismos cuya determinación sexual está influenciada por el ambiente, el factor determinante es la temperatura. Existe un periodo en el cual se determina el sexo de los embriones, denominado periodo sensible, generalmente se encuentra en el segundo tercio del desarrollo (Miller y Limpus, 1981). La temperatura pivote o umbral es definida como la temperatura de incubación en la cual la proporción sexual resultante en la nidada es de 1:1 es decir 50% machos y 50% hembras. Mrosovsky y colaboradores (1984) en costas de Surinam, encontraron una temperatura pivote de 29.5° C para tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*). Benabib (1984), para esta misma especie, pero con nidadas incubadas *in situ* en Mexiquillo, Michoacán, menciona que la temperatura masculizante (100% machos) se encuentra en el intervalo de 26 a 28° C y la temperatura feminizante (100% hembras) entre 32 y 34° C. La temperatura pivote en el Playón se encuentra por debajo de 29.8° C. En Guyana Francesa y Surinam la temperatura umbral para tortuga laúd se encuentra entre los 28.75 y 29.75° C (Rimblot *et al.*, 1985). Dutton y colaboradores (1985) consideran la temperatura pivote para laúd entre los 28 y 30.5° C en poblaciones de Surinam. En costas de Malasia se encontró que esta temperatura para laúd está entre los 29.2 a 30.4° C (Chan y Liew, 1995). En Playa Grande, Costa Rica, Binckley y colaboradores (1998) encontraron que la temperatura pivote era de 29.4° C para la especie.

Para muchas especies se han determinado temperaturas letales definidas como temperaturas a las cuales los huevos no son viables y por tanto no habrá eclosión (Wilhoft *et al.*, 1983), en el caso de la tortuga laúd se determinó que la temperatura letal máxima es de 40.2°C (Drake y Spotila, 2002). Los embriones incubados a temperaturas altas presentan deformaciones, mientras que aquellos que son incubados a temperaturas bajas presentan mayor tasa de mortalidad (Ji y Du, 2001; Du y Ji, 2002). Los huevos con un régimen de temperaturas bajas, presentan un alto gasto metabólico porque el periodo de incubación es largo, por lo que las crías resultan pequeñas y con menores reservas de energía (Booth, 2000; Ji y Du, 2001).

4. Justificación del trabajo

Dermochelys coriacea es una especie que se encuentra en peligro crítico de extinción (NOM-059-ECOL-2001; Sarti, 2000). La clara tendencia hacia una disminución poblacional y un bajo porcentaje de eclosión resaltan la necesidad de continuar generando información sobre los factores que afectan la reproducción de la tortuga laúd. Cualquier plan de manejo y conservación de esta especie debe estar basado en un análisis detallado de los factores que afectan su reclutamiento (definido como la incorporación de individuos reproductores a la población; Roff, 2002). Las especies con crecimiento lento y madurez sexual tardía, tienen por lo general una menor capacidad de recuperación demográfica después de disminuciones de sus poblaciones, en comparación con especies de ciclos de vida rápidos y madurez temprana (Stearns, 1992; Roff, 2002; Morrison y Hero, 2003). La tortuga laúd es precisamente una especie con crecimiento lento y una madurez sexual tardía, y por lo tanto, el conocimiento profundo de sus características reproductoras es indispensable para lograr que se recupere y conserve la especie.

Las principales amenazas para la especie son la pesca incidental y dirigida, las cuales han sido difíciles de regular. Sin embargo, la conservación en las playas de anidación de hembras, huevos y crías se ha podido controlar más en el país. Estos esfuerzos por preservar los nidos han permitido generar mucha información sobre la biología reproductora de la especie, misma que desde un análisis científico estricto, puede generar bases sólidas para planes de manejo.

En esta investigación se examinarán algunos aspectos de la biología reproductora de la tortuga laúd y las causas de su variación temporal con el fin de optimizar los planes de

manejo y conservación para la especie. Particularmente, se plantea identificar si hay un patrón de disminución en la talla mínima reproductora debido a nuevas y antropogénicas presiones de selección como pueden ser la falta de alimento, la pesca descontrolada, y los cambios en los patrones climáticos. De la misma manera se plantea identificar si hay una disminución o aumento en el tamaño de la nidada durante los años para los que se cuenta con información.

Exploraremos la posibilidad de que la tortuga laúd, al igual que muchos organismos ectotermos (Ocampo *et al.*, 2007; Ortega *et al.*, 2007; Macip *et al.*, en prensa), presenten una relación positiva entre el tamaño de la madre y el número de huevos puestos. Esta información podría ser útil porque, de identificar que las hembras de mayor tamaño son más fecundas, podría dirigirse la protección hacia individuos de mayor tamaño.

Es importante también identificar si el éxito de eclosión varía entre años, meses e individuos, ya que si éste se modifica anual o mensualmente por factores ambientales o de manejo se podrían tomar medidas apropiadas concentrando la atención en épocas más vulnerables de la temporada para mejorar el porcentaje de eclosión. También al identificar los factores que afecten negativamente al número de huevos que eclosionan con éxito, se podría tratar de proponer acciones específicas que controlen dichos factores adversos.

Las condiciones climáticas tales como la temperatura, precipitación y humedad juegan un papel fundamental en el éxito de eclosión de la especie (Ragotzkie, 1959; Bustard y Greenham 1968; Packard *et al.*, 1987; Ackerman, 1994) y muy probablemente sobre otras características reproductoras como el tamaño y frecuencia de las nidadas. Conocer en qué proporción los atributos reproductores, que a su vez determinan el reclutamiento y crecimiento poblacional (Roff, 2002), varían en función de diferentes factores climáticos es fundamental no sólo como base para futuros planes de conservación (Phillips *et al.*, 1990; Ackerman, 1997; Word y Bjorndal, 2000; Pike, 2008), sino también para comprender la evolución y expresión fenotípica de la historia de vida de *D. coriacea*.

II. OBJETIVOS

3. Objetivo general

Determinar si existe variación en la talla mínima a la madurez, en el tamaño de la nidada y en el éxito de eclosión de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán y examinar cuáles son los factores que influyen en la variación observada.

4. Objetivos Particulares

- Determinar la talla mínima reproductora de las hembras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán y si existe variación interanual en este carácter.
- Establecer la relación entre la talla de las hembras anidadoras y el tamaño promedio de la nidada.
- Examinar la variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos.
- Examinar la variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos.
- Examinar las diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre hembras neófitas y remigrantes.
- Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el tamaño promedio de la nidada.
- Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión.

III. HIPÓTESIS

- La talla mínima reproductora de las hembras en el Playón es semejante a lo registrado en otras playas de anidación para la especie.
- Las hembras de mayor talla desovan mayor número de huevos promedio por nido. En otras palabras, el tamaño promedio de la nidada tendrá una relación positiva con el tamaño de las hembras.
- Existe variación significativa en el tamaño de la nidada entre años, entre meses e individuos.
- Existe variación significativa en el éxito de eclosión entre años, entre meses e individuos.
- Existe variación significativa en el tamaño de la nidada y en el éxito de eclosión entre hembras anidadoras neófitas y remigrantes.
- La variación interanual en el tamaño de la nidada está correlacionada con variaciones temporales en características ambientales como la temperatura, precipitación y humedad relativa de la playa de anidación.
- La temperatura, precipitación y humedad relativa de la playa de anidación son factores ambientales determinantes del éxito de eclosión.

IV. ÁREA DE ESTUDIO

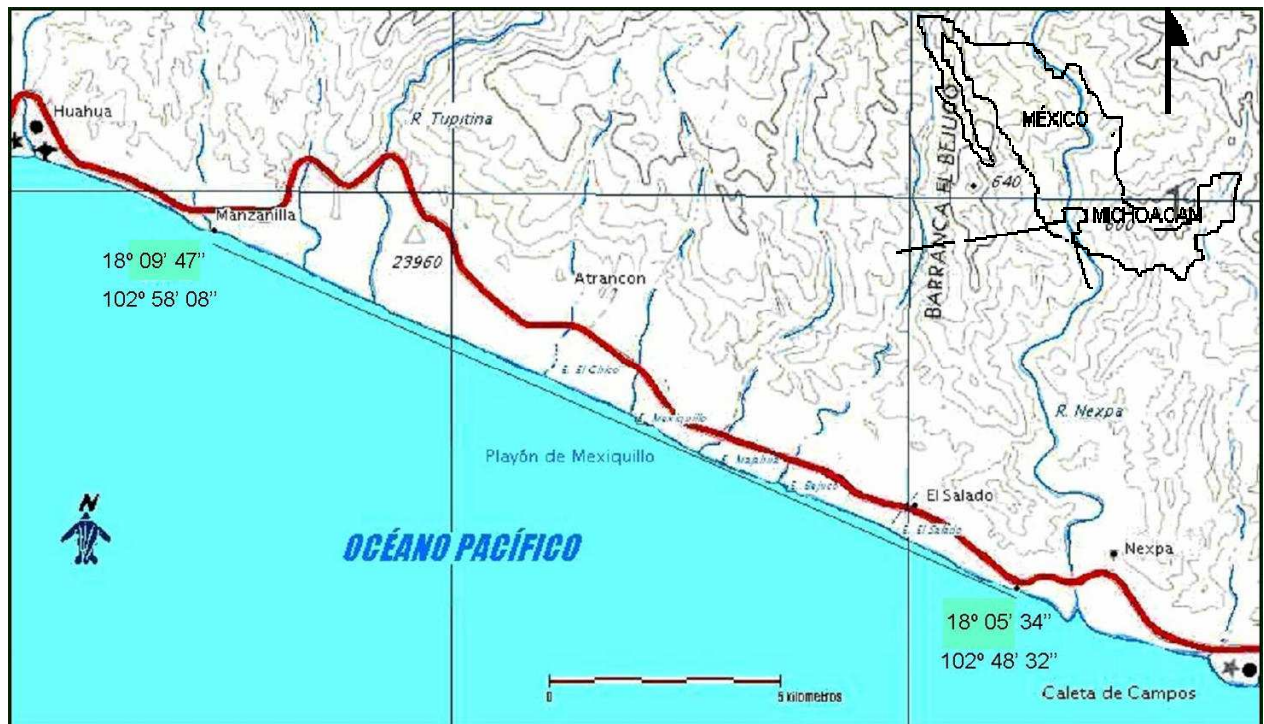


Figura 1. Ubicación del Playón de Mexiquillo, Michoacán, México. Escala 1:1 000 000 Serie II. Carta topográfica 1:250000, Lázaro Cárdenas E13-6-9 INEGI.

El Playón de Mexiquillo está localizado a 80 km al noroeste del puerto industrial Lázaro Cárdenas, Michoacán, en el municipio de Aquila. Tiene una extensión de aproximadamente 18 km y está ubicado entre las coordenadas $18^{\circ} 09' 47''$ N, $102^{\circ} 58' 08''$ W y $18^{\circ} 05' 34''$ N, $102^{\circ} 48' 32''$ W. El Playón está limitado por el extremo rocoso denominado "La Punta" ($18^{\circ} 05' 34''$ N; $102^{\circ} 48' 32''$ W) y por la desembocadura del río "La Manzanilla" ($18^{\circ} 09' 47''$ N; $102^{\circ} 58' 08''$ W). A lo largo del Playón se encuentran las desembocaduras de los arroyos El Salado, El Bejuco, La Majahua, Mexiquillo, El Chico, La Tupitina y el río El Tanque, además de otros arroyos y esteros temporales (Correa, 1974; INEGI, 1992).

Según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1988), el clima en la zona es de tipo Awo (w) ig tropical lluvioso con lluvia en verano. La época de lluvias se presenta entre los meses de mayo y octubre (Correa, 1974). La temperatura ambiente media anual oscila entre los 24 y los 28°C (INEGI, 2007). Durante la temporada de anidaciones de laúd (que transcurre entre los meses de octubre a mayo) se registra una temperatura media ambiental de 32.1°C, con una máxima de 35°C y una mínima de 15°C

(Sarti *et al.*, 1993; Huerta y Machuca, 2004). Se registra una precipitación pluvial anual de 604.8 mm³ (Enciclopedia de Municipios de México, 2005).

La vegetación original era de tipo bosque tropical subcaducifolio, con especies nativas como parota *Enterolobium cyclocarpum*, primavera *Primula vulgaris*, tepeguaje *Lysiloma acapulcensis* y ceiba *Ceiba pentandra*, entre otros, que a lo largo de la línea de costa se ha sustituido por especies de monocultivos como coco, papaya, sandía, cítricos, mango y plátano. Sobre la playa abundan especies rastreras como *Ipomea pes-caprae*, el pasto *Jouvea pilosa* y la leguminosa *Cannavalia maritima* conocidos como bejucos de mar (Correa, 1974; Benabib, 1983; Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Michoacán, 1988; INEGI, 1992; Chávez, 1998).

La fauna silvestre está representada por una gran diversidad de reptiles como iguana, boa, coralillo, serpiente de cascabel; mamíferos como armadillo, zorro, gato montés, jaguarundi, venado cola blanca; asimismo una gran variedad de aves como pericos, guacamayas, águila pescadora y aves acuáticas (Correa, 1974; INEGI, 1992; Chávez, 1998).

A lo largo del Playón se encuentran algunos caseríos y ranchos que tienen acceso a la playa, en su mayoría de no más de 50 personas, a excepción de La Manzanilla que tiene una población más grande. El poblado más cercano es Caleta de Campos, ubicado a 9 km al suroeste y Huahua a 3 km del extremo al noroeste.

Gracias al continuo trabajo en el Playón de Mexiquillo desde 1982 ha sido posible generar la base de datos más completa, continua y de mayor tiempo de monitoreo en México para tortuga laúd. El Playón de Mexiquillo está considerado como la playa de mayor importancia en el estado de Michoacán y una de las 4 principales en México además de Cahuitán y Barra de la Cruz en Oaxaca y Tierra Colorada en Guerrero. Por su densidad de anidación se considera como playa índice.

V. MÉTODOS

Se recopilaron los datos de la especie *Dermochelys coriacea* para el Playón de Mexiquillo, Michoacán desde 1998 hasta 2007 de la base de datos del Proyecto Laúd (nueve temporadas reproductoras). El registro de cada temporada anual abarcó generalmente de octubre a mayo. Las tortugas fueron marcadas individualmente mediante marca metálica o PIT (pequeños microprocesadores inertes que pueden transmitir un número de identificación único a un lector de mano). Los datos disponibles fueron: talla de las hembras, largo curvo del caparazón (LCC), ancho curvo del caparazón (ACC; Figura 1), tamaño de cada nidada por individuo y porcentaje de eclosión de cada nidada. Las nidadas que se tomaron en cuenta son aquellas que, con fines de protección, fueron reubicadas a viveros en los que se intentó recrear con la mayor precisión posible las condiciones de profundidad, compactación de la arena, forma del nido y distancia de éste hacia la línea intermareal que son observadas en nidos naturales.

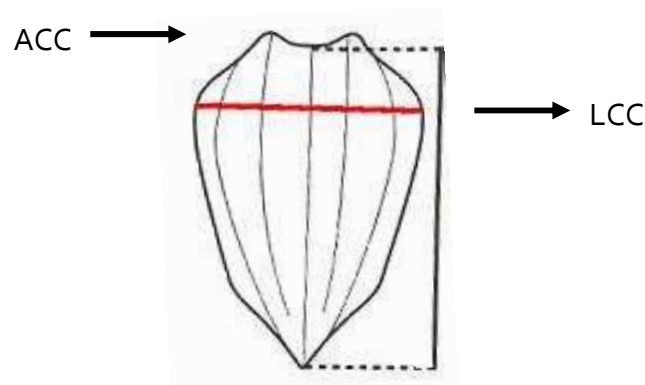


Figura 2. Mediciones del caparazón; LCC (largo curvo del caparazón) y ACC (ancho curvo del caparazón) para tortuga laúd.

1. Determinar la talla mínima reproductora de las hembras

La talla mínima reproductora de las hembras del Playón se estimó a partir del límite inferior del intervalo de confianza de las dimensiones del caparazón (LCC y ACC) de las tortugas reproductoras para cada año de acuerdo con lo sugerido por Stewart *et al.* (2007). Estas tallas se obtuvieron de la observación directa de las hembras anidadoras en los patrullajes.

2. Cuantificar el tamaño promedio de nidada y establecer su relación con la talla de las hembras anidadoras

Para explorar la relación interanual del tamaño de la nidada promedio de cada individuo y el tamaño de las hembras se realizó un análisis de regresión lineal entre el LCC (variable independiente) y el tamaño de la nidada (variable dependiente) y otra regresión lineal entre el ACC (variable independiente) y el tamaño de la nidada (variable dependiente). Tanto el tamaño de la nidada como las dimensiones del caparazón se convirtieron a su logaritmo natural para que tuvieran una distribución normal. Además se comprobó también el supuesto de homogeneidad de varianzas.

3. Examinar la variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos

a. Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio

Para evaluar estadísticamente la variación temporal (entre años) en el tamaño de la nidada promedio se implementó un análisis de covarianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: las temporadas de anidación) sobre la variable dependiente cuantitativa (tamaño de la nidada promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Tanto el tamaño de la nidada como las dimensiones del caparazón se convirtieron a su logaritmo natural para que tuvieran una distribución normal. Además se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

Debido a que se encontraron diferencias significativas entre años se realizó la prueba post-hoc HSD de Tukey (diferencia significativa honesta). Ésta permite la comparación pareada de las medias de la variable dependiente (i.e., tamaño de la nidada promedio de cada una de las temporadas) para identificar los pares de temporadas en los que hubo una diferencia significativa entre sus tamaño promedio de nidada.

b. Variación entre meses en el tamaño de nidada

Para analizar la variación entre meses en el tamaño de nidada, se seleccionó al azar una sola puesta por tortuga debido a que pueden tener múltiples puestas a lo largo de una misma temporada de anidación. Si se hubiera considerado más de una puesta por tortuga (una puesta para cada mes de la misma tortuga) se habría violado el supuesto de independencia estadística que requieren los procedimientos paramétricos. Por lo tanto se usó un análisis de covarianza anidado (ANCOVA anidado) en el que el factor "mes" se anidó dentro del factor "año" y la variable respuesta fueron los tamaños de nidada observados por mes. Las dimensiones del caparazón de las tortugas anidadoras (LCC y ACC) se incluyeron en el diseño estadístico como covariables para eliminar los efectos de la talla. De este modo se pudo evaluar ¿en qué mes de la temporada de anidación, los tamaños de nidada fueron más grandes? y si este patrón mensual fue diferente entre años. Se aplicó un diseño anidado porque no fue posible combinar todos los niveles de un factor con los niveles del otro, es decir no estaban todos los posibles tratamientos (no hay registros de todos los meses en todos los años).

c. Variación intraindividual en el tamaño de la nidada

También se analizó la variación entre individuos en el tamaño de las nidadas mediante una serie de ANOVAs anuales de los residuos del tamaño de nidada de cada puesta por hembra anidadora, es decir, el tamaño de la nidada observado menos el esperado (que se obtiene a partir de la ecuación de regresión del LCC contra el tamaño de la nidada; ya que hay un efecto de la talla). Para cada año, el factor analizado fue el "individuo" puesto que se contó con información de las nidadas que produce una tortuga a lo largo de una misma temporada. Con este análisis se pudo responder la pregunta: ¿existe variación intraindividual cada año?

Para explorar la posibilidad de un aumento o decremento general de los tamaños de nidada a lo largo de la temporada reproductora se llevó a cabo un ANOVA de medidas repetidas, donde la variable dependiente (tamaño de nidada) se midió más de una ocasión para cada sujeto. En este caso el factor estuvo compuesto por las diferentes ocasiones posibles en las que una tortuga visita la playa de estudio durante una temporada; todos los niveles de un factor se aplican a los mismos sujetos (Cochran y Gertrude, 1978; Pardo y Ruiz,

2002). Las ventajas de este tipo de análisis son que no se requieren tantos sujetos y que permite eliminar la variación residual debido a las diferencias entre los sujetos (pues se utilizan los mismos). Básicamente la pregunta que se trató de responder con este análisis es si el tamaño de nidada aumenta o disminuye a lo largo de la temporada de anidación (i.e., ¿hay cambios significativos a lo largo de la temporada en el número de huevos que pone una misma tortuga?).

4. Examinar la variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos

El éxito de eclosión fue estimado como el porcentaje de huevos por nidada en los que se registró rompimiento exitoso de los cascarones. Este porcentaje se comparó entre años, meses e individuos. Para analizar esta variable se transformó al arcoseno de la raíz cuadrado según lo recomendado por Zar para proporciones (1999).

a. Variación entre años en el éxito de eclosión promedio

Para evaluar estadísticamente la variación temporal (entre años) en el éxito de eclosión promedio se implementó un análisis de covarianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: las temporadas de anidación) sobre la variable dependiente cuantitativa (éxito de eclosión promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

Debido a que se encontraron diferencias significativas entre años se realizó la prueba post-hoc HSD de Tukey (diferencia significativa honesta). Ésta permite la comparación pareada de las medias de la variable dependiente (i.e., éxito de eclosión promedio de cada una de las temporadas) para identificar los pares de temporadas en los que hubo una diferencia significativa entre sus tamaño promedio de nidada.

b. Variación entre meses en el éxito de eclosión

Primero, se usó un análisis de varianza anidado (ANCOVA anidado) en el que el factor "mes" se anidó dentro del factor "año". Como variable respuesta se tomó el éxito de eclosión de una nidada escogida al azar para cada tortuga con la finalidad de no violar el supuesto de independencia estadística. El tamaño de las tortugas anidadoras (LCC y ACC en escala logarítmica) se incluyó en el diseño estadístico como covariables para eliminar los efectos de la talla. De este modo se evaluó ¿en qué mes de la temporada de anidación el éxito de eclosión de la nidada fue mayor? y si este patrón mensual fue diferente entre años.

c. Variación entre individuos en el éxito de eclosión

Se analizó la variación entre individuos en el porcentaje de eclosión a través de una serie de ANOVAs anuales. Para cada año, el factor analizado fue "individuo" puesto que existía la información del éxito de eclosión para cada nidada que produce una tortuga a lo largo de una misma temporada. Con este análisis se pudo responder la pregunta: ¿existe variación intraindividual cada año en el éxito de eclosión de sus nidadas?.

Adicionalmente, se evaluó la variación en el éxito de eclosión de una misma tortuga a lo largo de la temporada mediante un ANOVA de medidas repetidas. El factor a analizar fueron una vez más las diferentes ocasiones posibles en las que una tortuga visita la playa de estudio durante una temporada (Pike y Roznik, 2009). De este modo se buscó entender si el éxito de eclosión fue diferente entre el inicio y el final de la temporada de anidación (Cochran y Gertrude, 1978).

5. Determinar las diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre neófitas y remigrantes

Se determinó el porcentaje de hembras remigrantes del total de hembras anidadoras registradas en cada temporada.

Para evaluar estadísticamente la variación entre hembras anidadoras neófitas y remigrantes en el tamaño de nidada promedio se implementó un análisis de covarianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: hembras remigrantes y neófitas) sobre la variable dependiente cuantitativa (tamaño de nidada promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

Para evaluar estadísticamente la variación entre hembras anidadoras neófitas y remigrantes en el éxito de eclosión promedio se implementó un análisis de covarianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: hembras remigrantes y neófitas) sobre la variable dependiente cuantitativa (éxito de eclosión promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

Para evaluar la variación temporal (entre años) del tamaño de la nidada promedio de tortugas anidadoras remigrantes se realizó un análisis de varianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: temporadas de anidación) sobre la variable dependiente cuantitativa (tamaño de nidada promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

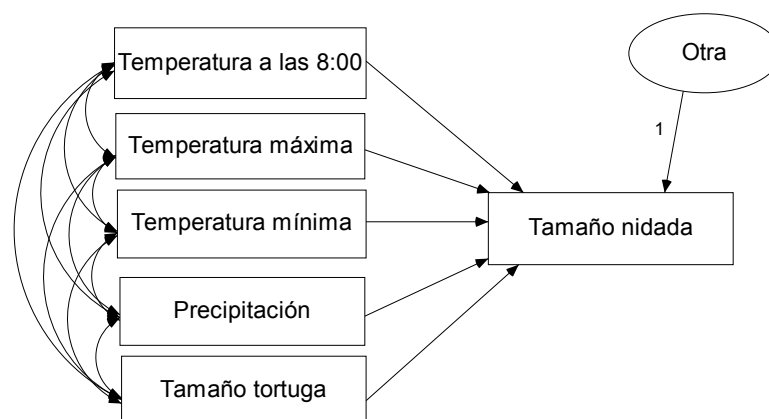
Por último evaluar la variación temporal (entre años) del éxito de eclosión promedio de tortugas anidadoras remigrantes se realizó un análisis de varianza (ANCOVA) a través de un modelo lineal generalizado. Este análisis permite conocer el efecto de la variable

independiente categórica o también conocida como factor (en este caso: temporadas de anidación) sobre la variable dependiente cuantitativa (éxito de eclosión promedio por hembra), tomando en cuenta el efecto de las variables cuantitativas conocidas como covariables (dimensiones del caparazón de las tortugas: LCC y ACC). Se comprobó el supuesto de homogeneidad de varianzas.

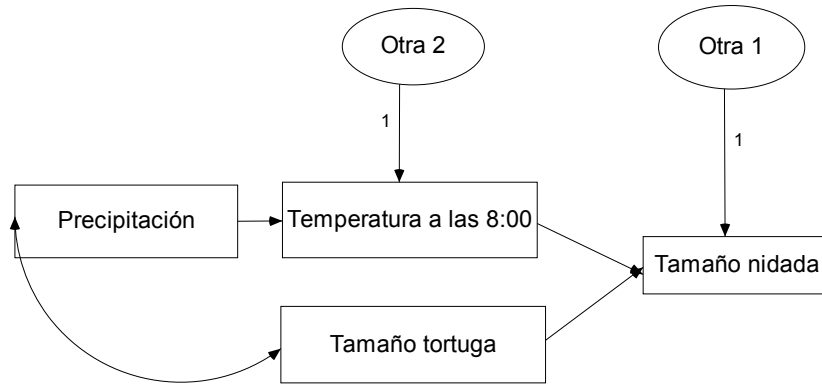
6. Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el tamaño de la nidada

Se utilizó el análisis de rutas (Lohelin, 1992; Kleim, 1995; Shipley 2000) para comprender el efecto conjunto de la precipitación, la humedad relativa, la temperatura y el tamaño de la tortuga como posibles factores causales de la variación interanual en el tamaño de la nidada. La relación entre las variables es lineal, aditiva y los residuos no están correlacionados (Smith, 1997; Mitchell, 2001). Las relaciones entre las variables se representan en un diagrama de flujo donde se grafican los efectos directos de una variable sobre otra (con una flecha de una dirección) y las correlaciones (con flechas bidireccionales). Este análisis cumplió con los supuestos de normalidad, aditividad y respuesta lineal (Mitchell,1992; Wooton, 1994; Petraitis *et al.*, 1996). Para el caso del tamaño de la nidada se proponen los cinco siguientes modelos causales en los que las flechas indican asociación (y para algunos autores causalidad; Shipley, 2000). Las variables denotadas como "otra" se refieren a la proporción de varianza en la variable dependiente que no está explicada por las variables independientes ($1-R^2$). Estos modelos pueden considerarse hipótesis alternativas.

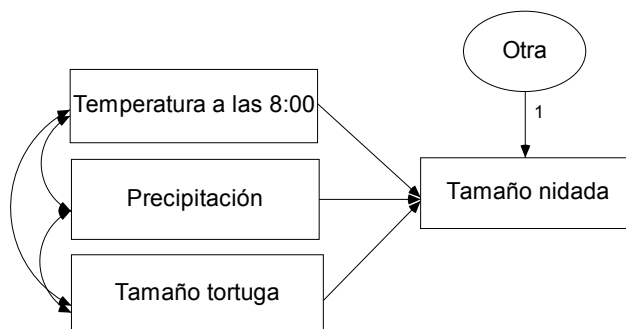
Hipótesis I



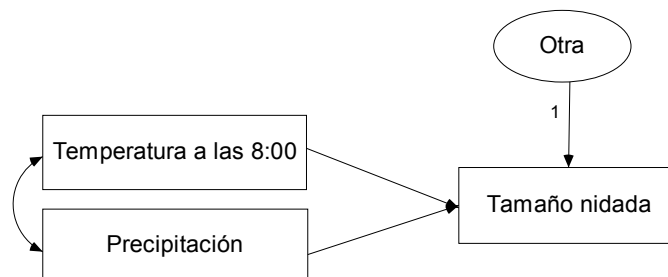
Hipótesis II



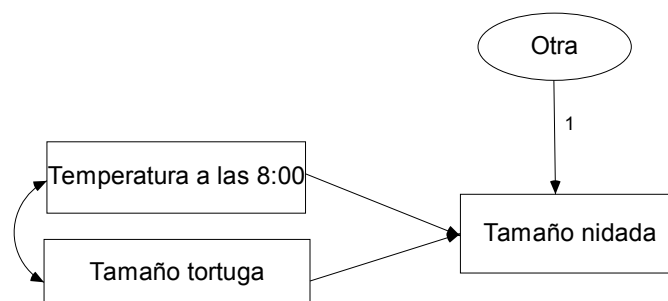
Hipótesis III



Hipótesis IV



Hipótesis V

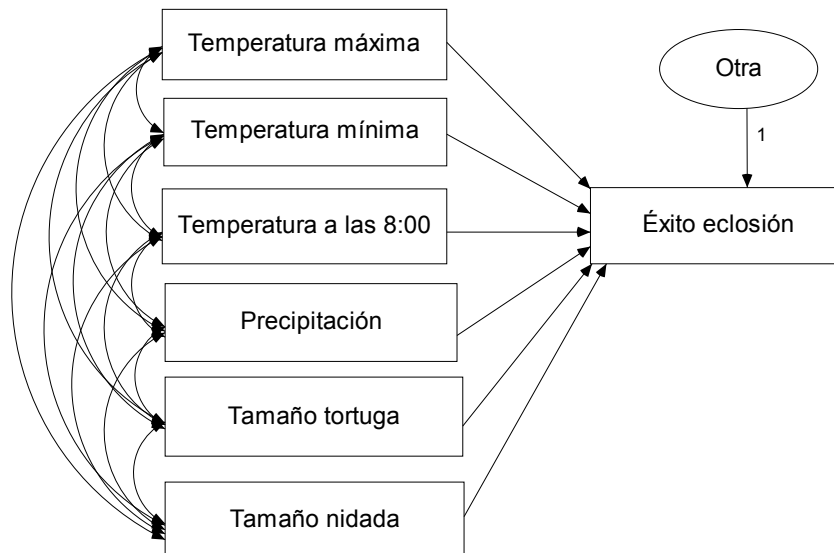


Se compararon los cinco modelos que representan hipótesis causales alternativas en términos de su nivel de ajuste a los datos. El criterio de información de Akaike (AIC; Burnham y Anderson, 2002) es una medida de la parsimonia y soporte de cada modelo causal en los datos observados, que en el caso de este estudio son las relaciones entre el tamaño promedio de nidada de las tortugas y las condiciones climáticas anuales. En síntesis, el AIC permite identificar el modelo causal más verosímil con el menor número de parámetros (Johnson y Omland 2004). El modelo con el menor valor de AIC es el de mejor ajuste.

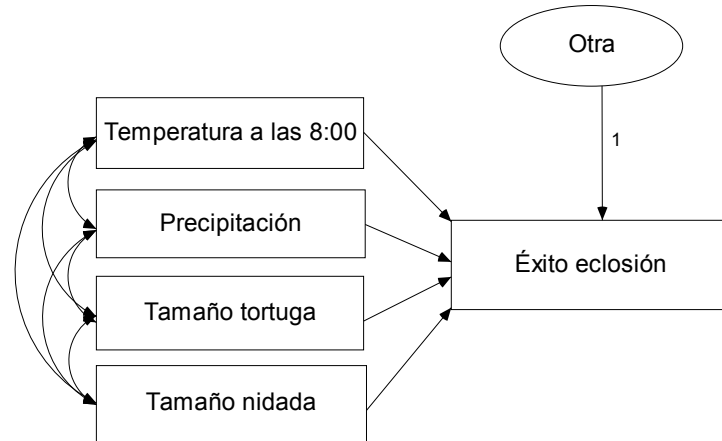
7. Determinar cuáles son los factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión

Similarmente al análisis causal del tamaño de la nidada promedio, es posible proponer modelos causales para el éxito de eclosión. En éstos también fueron las variables explicativas la precipitación, la temperatura, la humedad relativa. Se proponen los siguientes tres modelos causales.

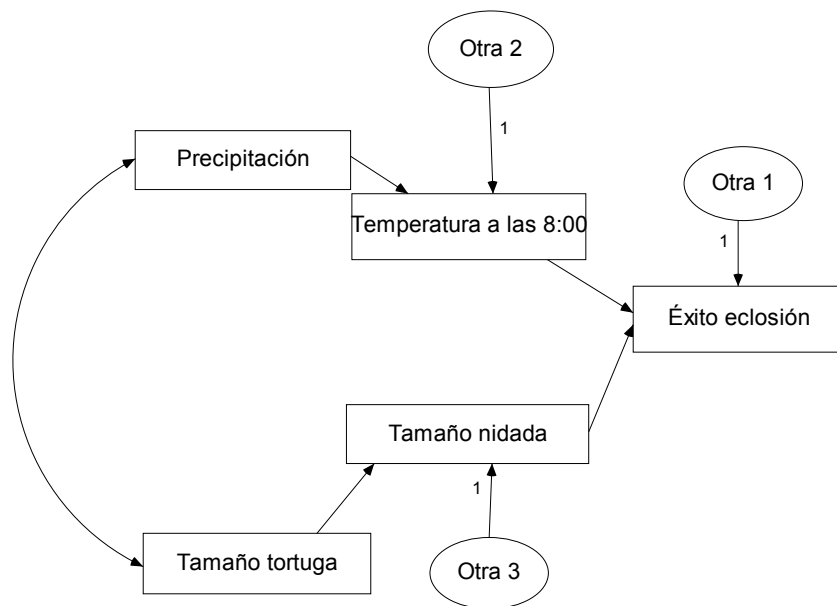
Hipótesis I



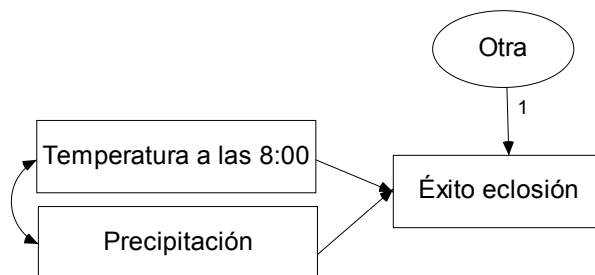
Hipótesis II



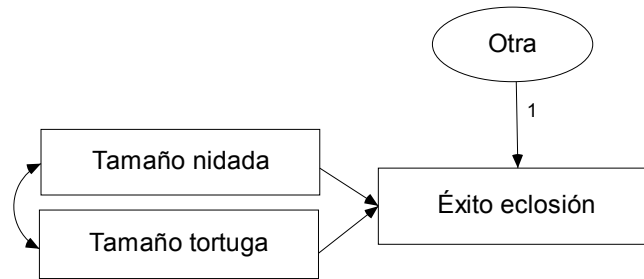
Hipótesis III



Hipótesis IV



Hipótesis V



Una vez más mediante análisis de rutas se estimó la proporción de varianza en el éxito de eclosión que está explicada por cada factor causal. Además, se evaluó y comparó la verosimilitud de estos tres modelos hipotéticos causales mediante el AIC (Johnson y Omland 2004). La finalidad es escoger el modelo más parsimonioso que ayude a entender los factores que promueven variación interanual en el éxito de eclosión en las nidadas.

VI. RESULTADOS

Para evaluar los caracteres reproductivos se recopilaron los datos de talla de las hembras, tamaño de nidada y éxito de eclosión de las nidadas de cada individuo registrado en el Playón de Mexiquillo, Michoacán desde 1998 hasta 2007 de la base de datos del Proyecto Laúd. Desafortunadamente hay temporadas donde la n es muy pequeña y no fue posible evaluarlas en este trabajo. En total se identificaron 363 hembras anidadoras, de cada hembra se reconocen sus nidadas y sus correspondientes éxitos de eclosión.

1. Talla mínima reproductora de las hembras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán

La variación interanual en la talla mínima reproductora no demostró ningún patrón de disminución a lo largo del tiempo, ni en el largo curvo del caparazón (LCC), ni en el ancho curvo de caparazón (ACC). La talla mínima reproductora más pequeña (estimada a través del límite inferior de confianza), en términos del LCC, se registró en la temporada 2001-2002 (131.36 cm). Para el ACC la menor talla se registró en el 2002-2003 (93.65 cm; Tabla 5).

El tamaño promedio de los adultos tampoco mostró ninguna tendencia negativa a través de los años. El tamaño más pequeño de las hembras adultas se registró en la temporada 2004-2005: el LCC fue de 137.30 cm y el ACC fue de 98.84 cm (Tabla 5).

Tabla 5. Tallas mínimas reproductoras y tallas promedio (cm) de las hembras de tortuga laúd en el Playón de Mexiquillo, Michoacán, en 8 temporadas de anidación (1998-1999 a 2005-2006). Se muestran las medias y los límites inferiores de confianza (95%) para el largo curvo del caparazón (LCC) y para el ancho curvo del caparazón (ACC). En negritas se destacan los valores más pequeños.

Temporada	N	LCC		ACC	
		Media	Límite inferior de confianza	Media	Límite inferior de confianza
1998-1999	8	141.70	138.68	100.59	98.46
1999-2000	129	139.31	138.20	99.26	98.62
2000-2001	92	140.77	139.54	100.36	99.47
2001-2002	4	145.18	131.36	102.86	93.93
2002-2003	5	141.37	134.08	100.66	93.65
2003-2004	92	140.33	138.95	100.74	99.79
2004-2005	5	137.30	134.67	98.84	96.29
2005-2006	28	142.50	140.24	102.06	100.23
1998-2006	363	140.30	139.65	100.21	99.78

Al eliminar los años con una N pequeña para observar si existía un patrón de disminución a lo largo del tiempo, no se observó ningún patrón en el LCC, sin embargo se observó la tendencia contraria en el ACC. En el tamaño promedio de las hembras no se observó ningún patrón de disminución del LCC, pero nuevamente se observa un ligero aumento en el ACC.

2. Relación entre la talla de las hembras anidadoras y el tamaño promedio de la nidada

Se observó una relación positiva y significativa entre el tamaño de la nidada y el LCC ($F_{1, 361} = 35.97$ $P < 0.001$, $R^2 = 0.10$; Fig. 3). El tamaño de la nidada presentó también una relación positiva y significativa con el ACC ($F_{1, 361} = 23.37$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.06$; Fig. 4). También se observó una relación positiva y significativa entre el LCC y el ACC ($F_{1,361} = 460.40$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.56$; Fig. 5).

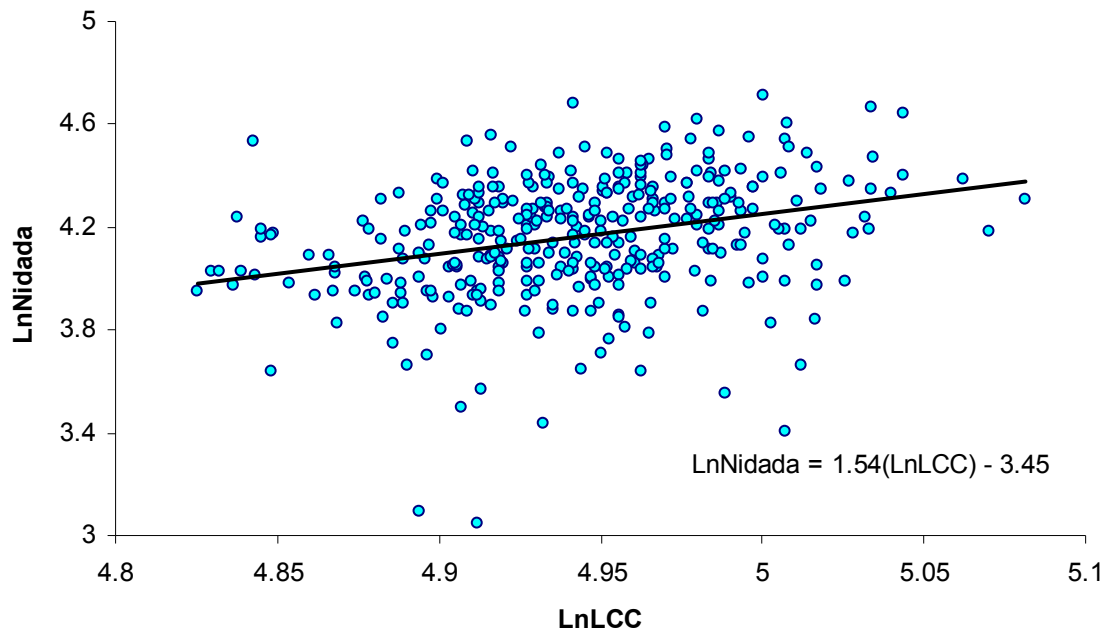


Fig. 3. Relación positiva y significativa entre el largo curvo del caparazón (LCC) y el tamaño de nidada de tortugas anidadoras (Nidada) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{1,361} = 35.97$, $P < 0.001$). Las variables se muestran en escala logarítmica.

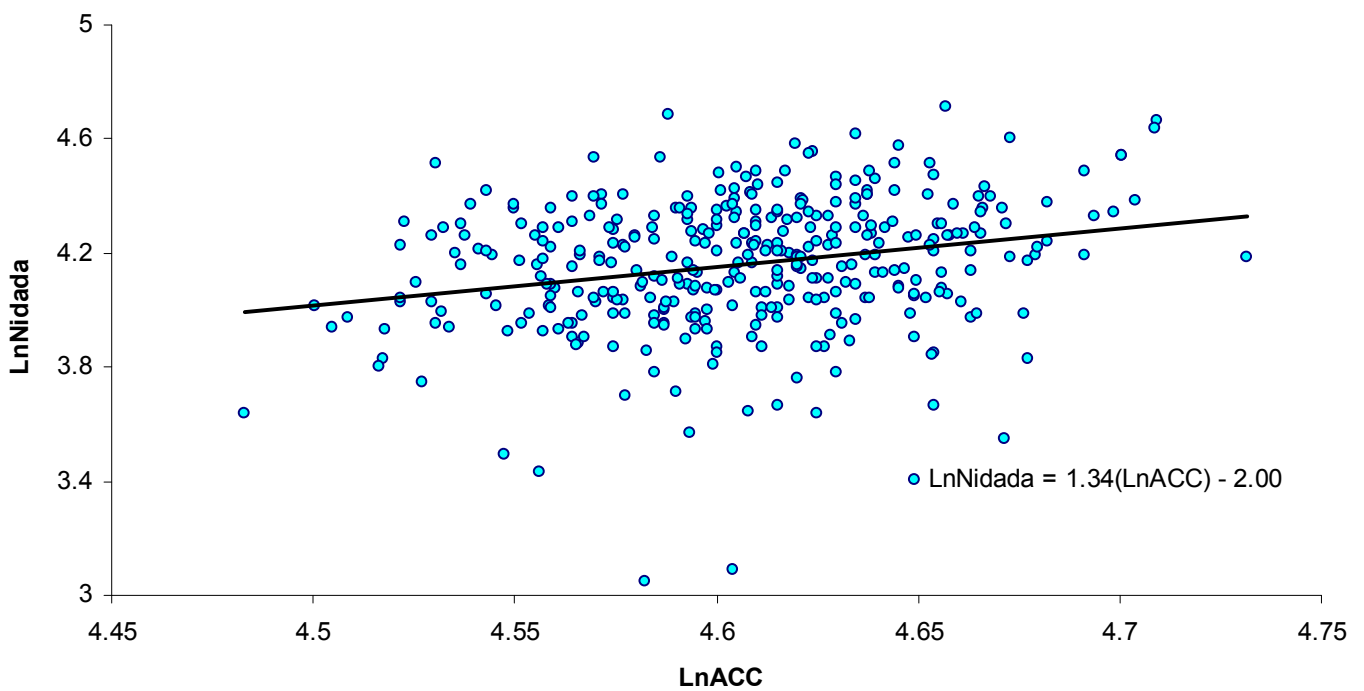


Fig. 4. Relación positiva y significativa entre el ancho curvo del caparazón (ACC) y el tamaño de nidada de tortugas anidadoras (Nidada) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{1,361} = 23.37$, $P < 0.001$). Las variables se muestran en escala logarítmica.

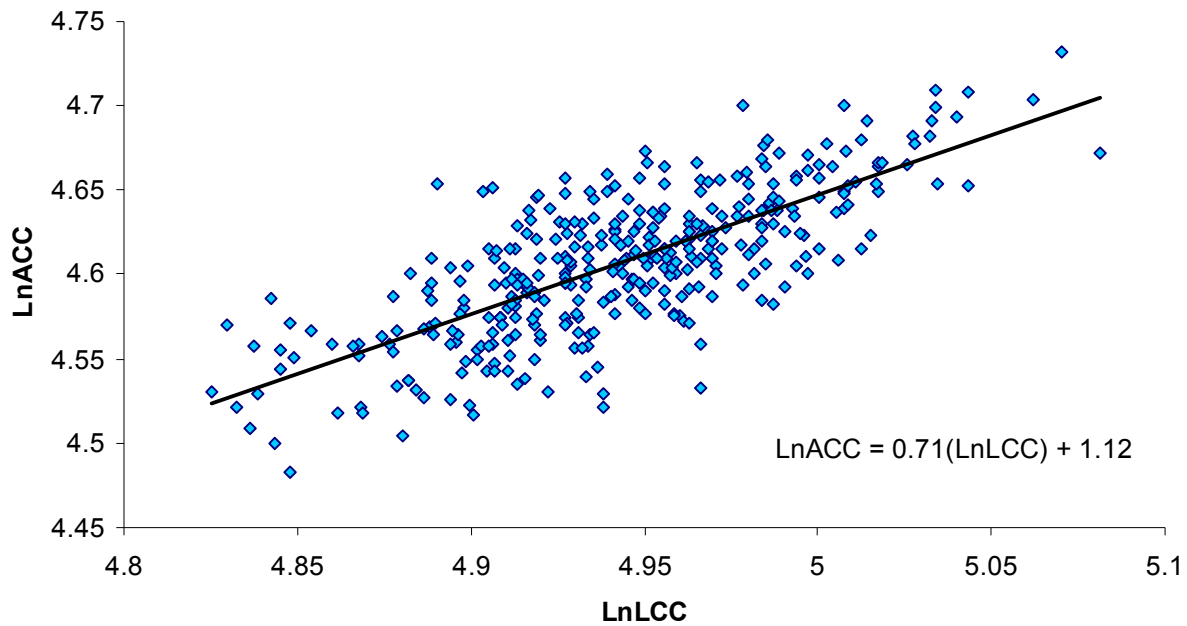


Fig. 5. Relación positiva y significativa entre el largo curvo del caparazón (LCC) y el ancho curvo del caparazón (ACC) de tortugas anidadoras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{1,361} = 460.40$, $P < 0.001$). Las variables se muestran en escala logarítmica.

3. Variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos

A. Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio

Se encontraron diferencias significativas entre las temporadas en el tamaño de la nidada promedio una vez que se corrigieron los posibles efectos de la talla ($F_{8,352} = 3.01$, $P = 0.003$; Tabla 6). De las dos covariables, solamente el LCC tuvo un efecto significativo sobre el tamaño de la nidada ($F_{1,352} = 11.56$, $P < 0.001$; Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del ANCOVA que prueba los efectos del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y de la temporada de anidación (temporada) sobre el tamaño de nidada promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.53	1	0.54	11.56	<0.001
ACC	0.04	1	0.04	0.94	0.33
Temporada	1.11	8	0.14	3.01	0.003
Error	16.25	352	0.05		

Se realizó la prueba post-hoc Tukey para identificar los años que presentaron diferencias significativas. El año 2003-2004 (justo el que tuvo el menor tamaño de nidada promedio) y el año 2005-2006 (el que resultó en el mayor tamaño de nidada promedio) presentaron diferencias significativas entre sí (Fig. 6).

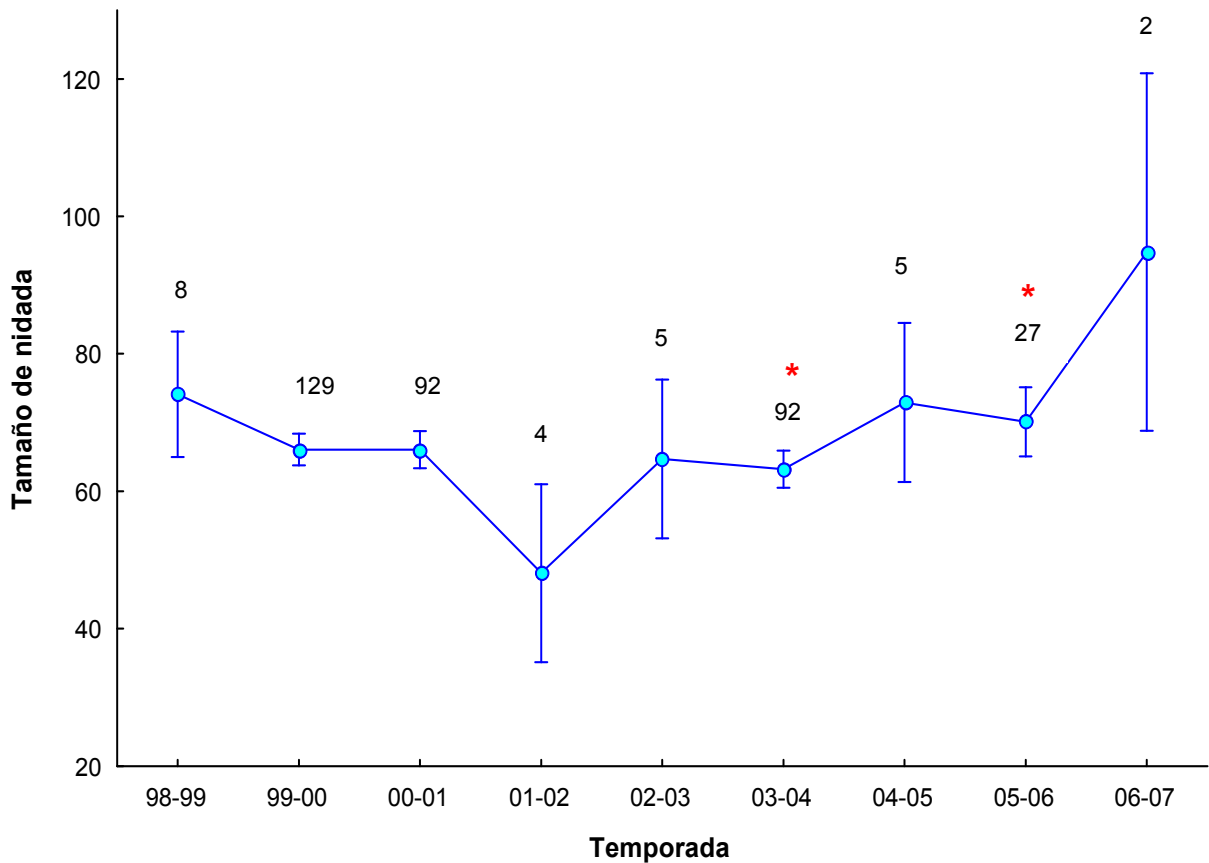


Fig. 6. Tamaños de nidada promedio para 9 temporadas de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{8, 352} = 3.01, P = 0.003$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. Los números representan los tamaños de muestra. El tamaño de nidada se muestra en escala logarítmica. Los asteriscos denotan los años que fueron significativamente distintos entre sí.

B. Variación entre meses en el tamaño de la nidada

No se registraron diferencias significativas entre meses ($F_{17, 313} = 1.21, P = 0.25$) ni entre temporadas de anidación ($F_{3, 313} = 1.45, P = 0.18$) en el tamaño de la nidada (Fig. 7, Tabla 7). De las dos covariables que se incluyeron en este análisis solamente la LCC tuvo un efecto significativo ($F_{1, 313} = 4.70, P = 0.03$).

Tabla 7. Resultados del ANCOVA anidado que prueba los efectos del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC), de la temporada de anidación (temporada) y del mes (anidado en temporada) sobre el tamaño de nidada promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.27	1	0.27	4.70	0.03
ACC	0.01	1	0.01	0.15	0.70
Temporada	0.59	7	0.08	1.45	0.18
Mes(Temporada)	1.20	17	0.07	1.21	0.25
Error	18.25	313	0.06		

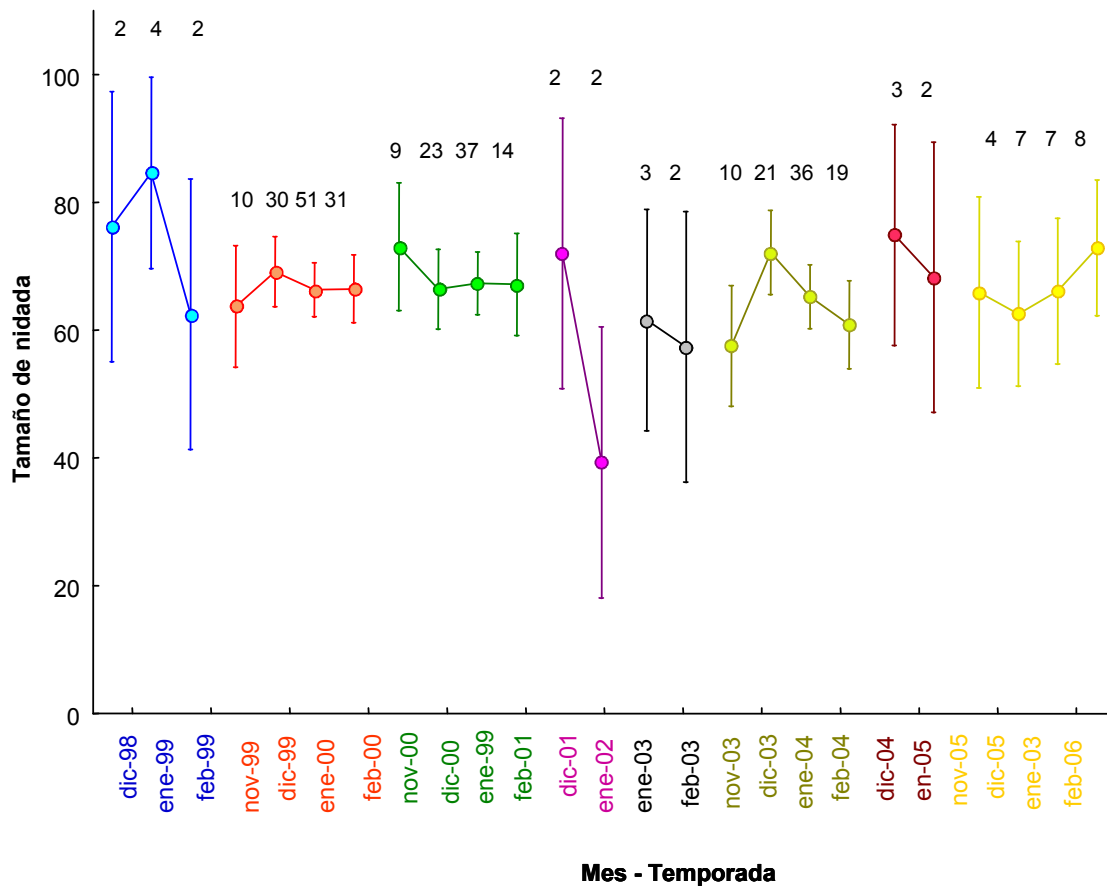


Fig. 7. Tamaños de nidada por mes para las 9 temporadas de anidación estudiadas en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{17, 313} = 1.21$, $P = 0.25$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. Los números representan los tamaños de muestra. El tamaño de la nidada se muestra en escala logarítmica.

C. Variación entre individuos en el tamaño de la nidada

Se encontraron diferencias significativas en el tamaño de la nidada registrada para cada una de las tortugas, independientemente de su tamaño. En la temporada 1999-2000 se observaron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre las tortugas ($F_{63, 213} = 2.47$, $P < 0.001$; Fig. 8). Las pruebas post-hoc para muestras desiguales mostraron que existen diferencias entre en el tamaño de la nidada de las tortugas y alcanzaron $P < 0.001$. En la temporada 2000-2001 se observaron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre las tortugas ($F_{34, 106} = 2.12$, $P = 0.002$; Fig. 9). Las pruebas post-hoc para muestras desiguales mostraron que existen diferencias entre en el tamaño de la nidada de las tortugas y alcanzaron $P < 0.001$. En la temporada 2003-2004 se observaron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre las tortugas ($F_{33, 106} = 3.64$, $P < 0.001$; Fig. 10). Las pruebas post-hoc para muestras desiguales mostraron que existen diferencias entre en el tamaño de la nidada de las tortugas y alcanzaron $P < 0.001$. En la temporada 2005-2006 no se observaron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre las tortugas ($F_{9, 26} = 2.17$, $P = 0.60$; Fig. 11).

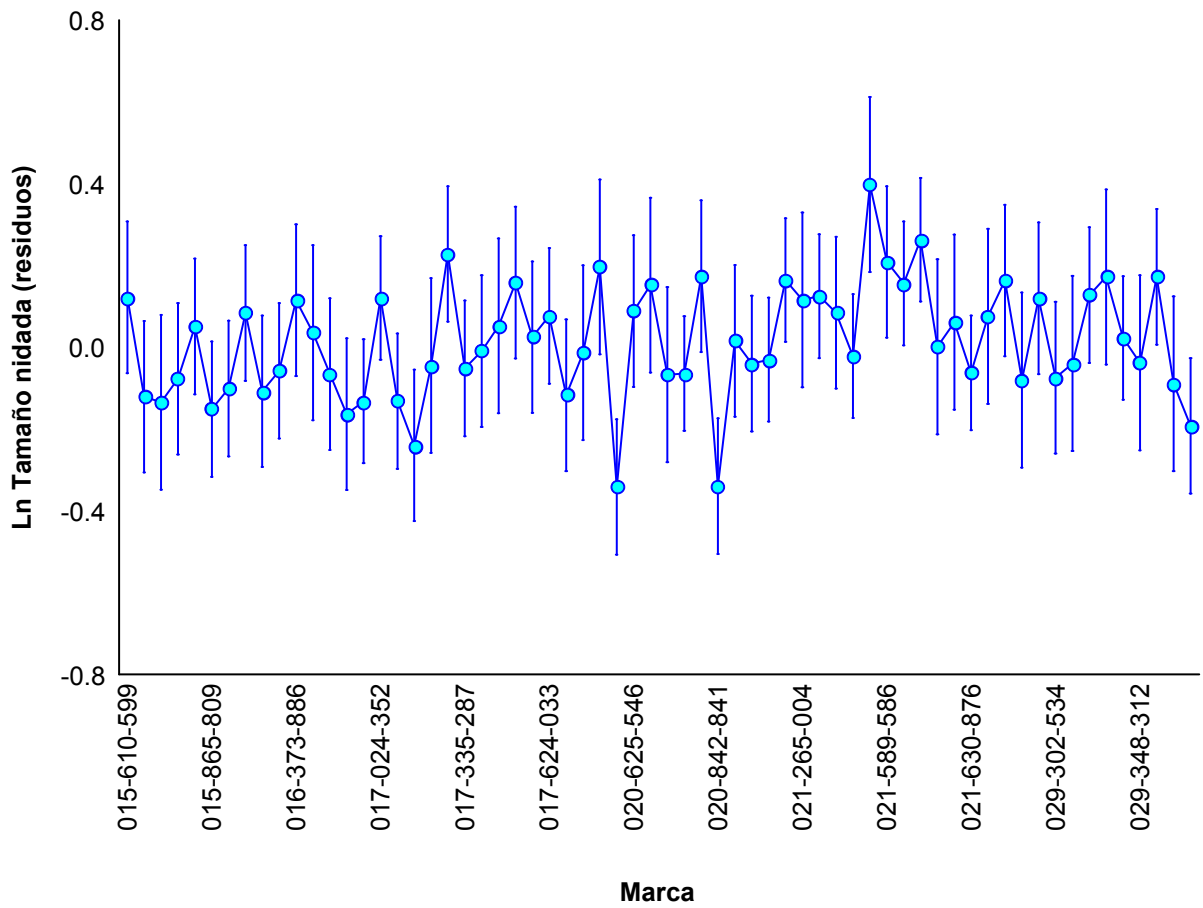


Fig. 8. Variación intraindividual de los tamaños de nidada en la temporada de anidación 1999-2000, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{63, 213} = 2.47, P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El tamaño de la nidada se muestra en escala logarítmica. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

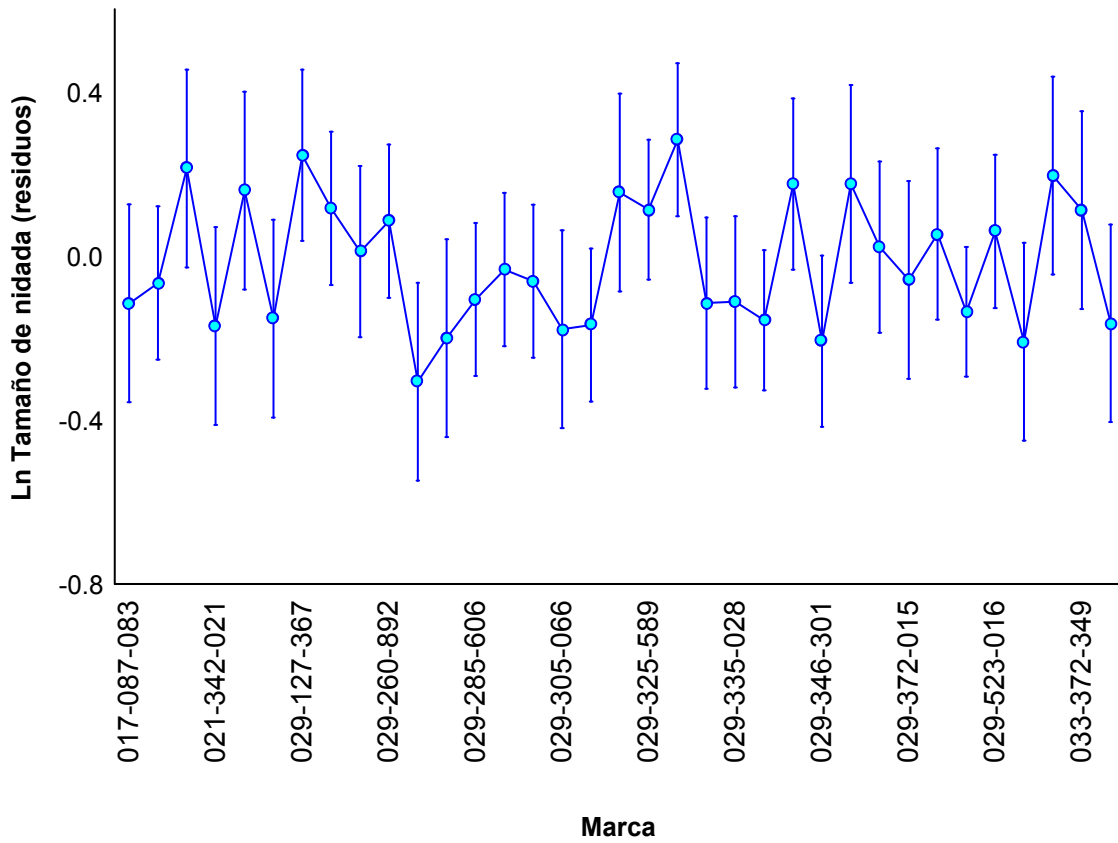


Fig. 9. Variación intraindividual de los tamaños de nidada en la temporadas de anidación 2000-2001, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{34,106} = 2.12$, $P = 0.002$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El tamaño de la nidada se muestra en escala logarítmica. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

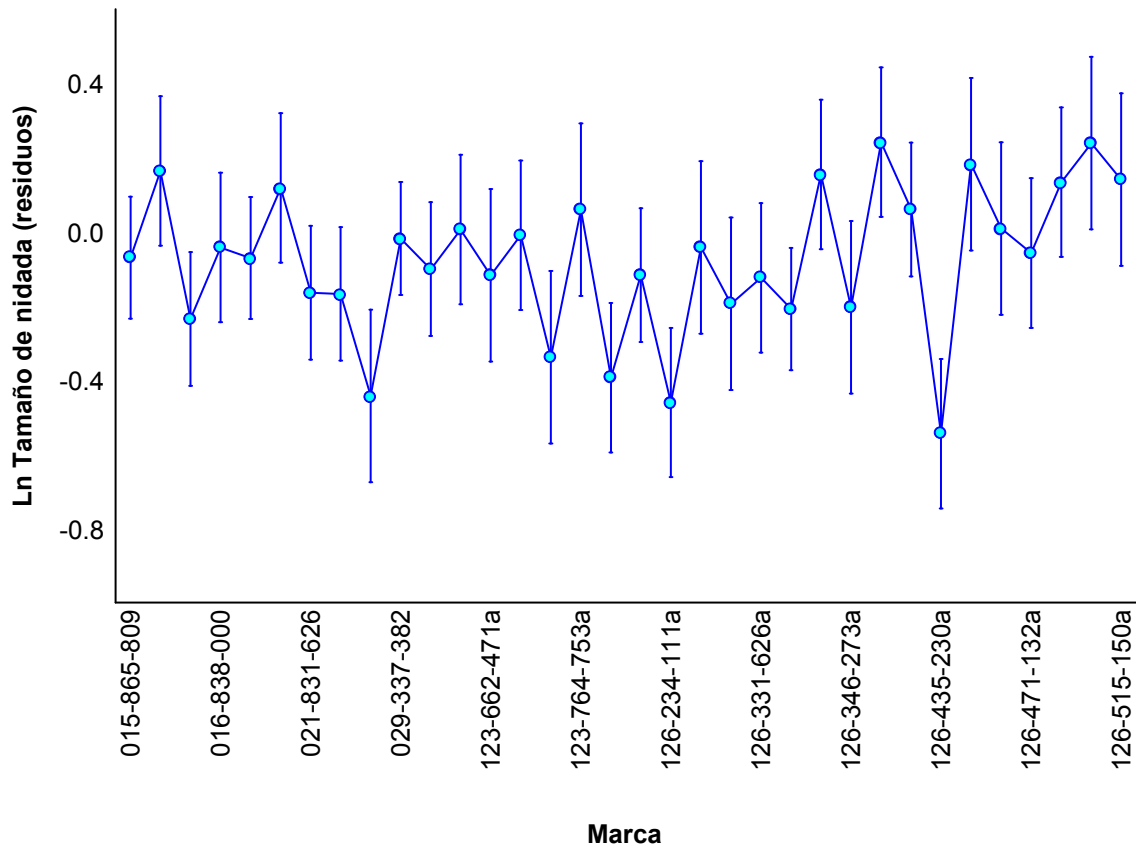


Fig. 10. Variación intraindividual de los tamaños de nidada en la temporadas de anidación 2003-2004, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{33,106} = 3.64$, $P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El tamaño de la nidada se encuentra en escala logarítmica. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

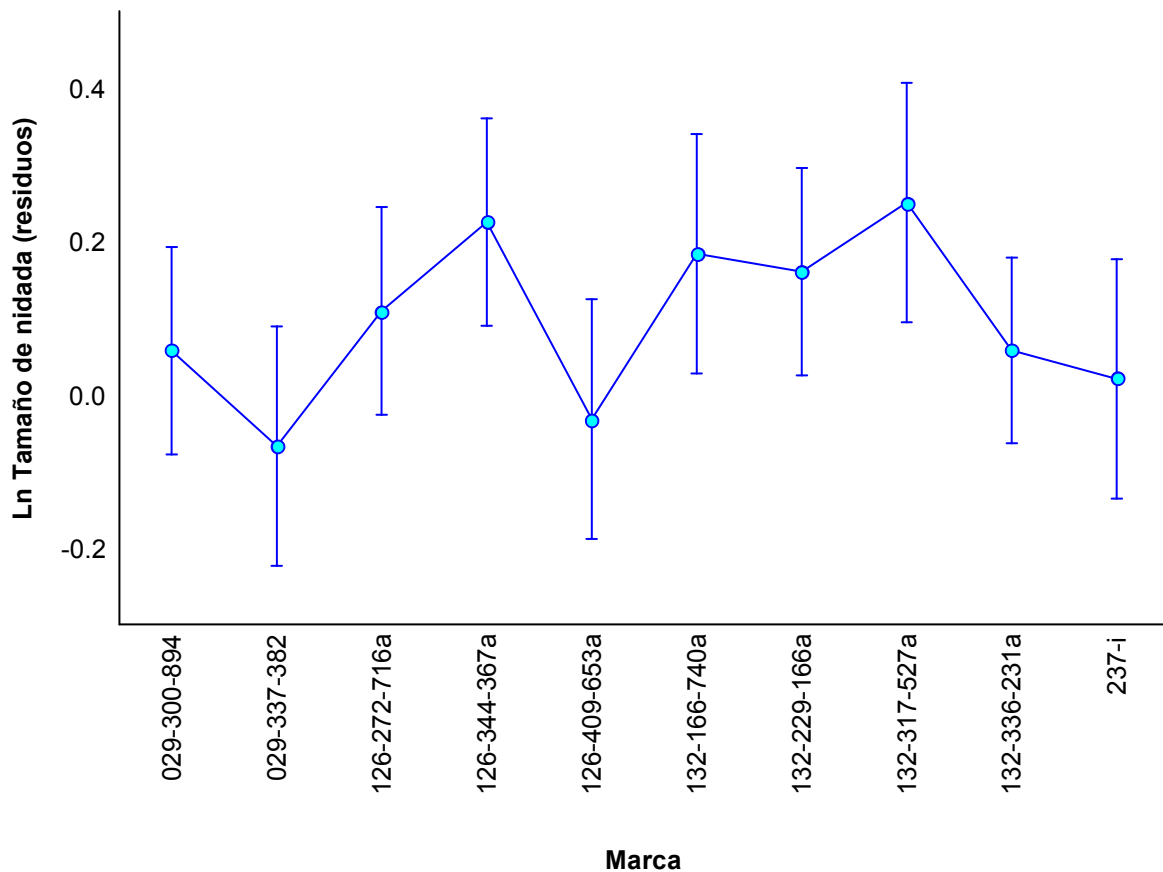


Fig. 11. Variación intraindividual de los tamaños de nidada en la temporadas de anidación 2005-2006, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{9, 26} = 2.17$, $P = 0.60$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

D. Decremento general en los tamaños de nidada individuales a lo largo de las temporadas reproductoras

De acuerdo con el ANOVA de medidas repetidas, no existieron diferencias significativas ($F_{3, 318} = 1.01$, $P = 0.39$) a lo largo de la temporada en el número de huevos que pone una misma tortuga ($N = 114$; Tabla 8). Sin embargo, hay un ligero decremento entre las diferentes ocasiones de puesta (solo se tomaron en cuenta cuatro puestas escogidas al azar por cada tortuga ordenadas cronológicamente; Fig. 12).

Tabla 8. Resultados del ANOVA de medidas repetidas que analiza la variación en el tamaño de nidada entre las diferentes ocasiones de puesta a lo largo de la temporada de anidación. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
Temporada	8018.40	7	1145.50	2.03	0.06
Error	59731.70	106	563.50		
Puesta	450.60	3	150.20	1.01	0.39
Puesta*Temporada	4158.20	21	198.00	1.34	0.15
Error	47093.50	318	148.10		

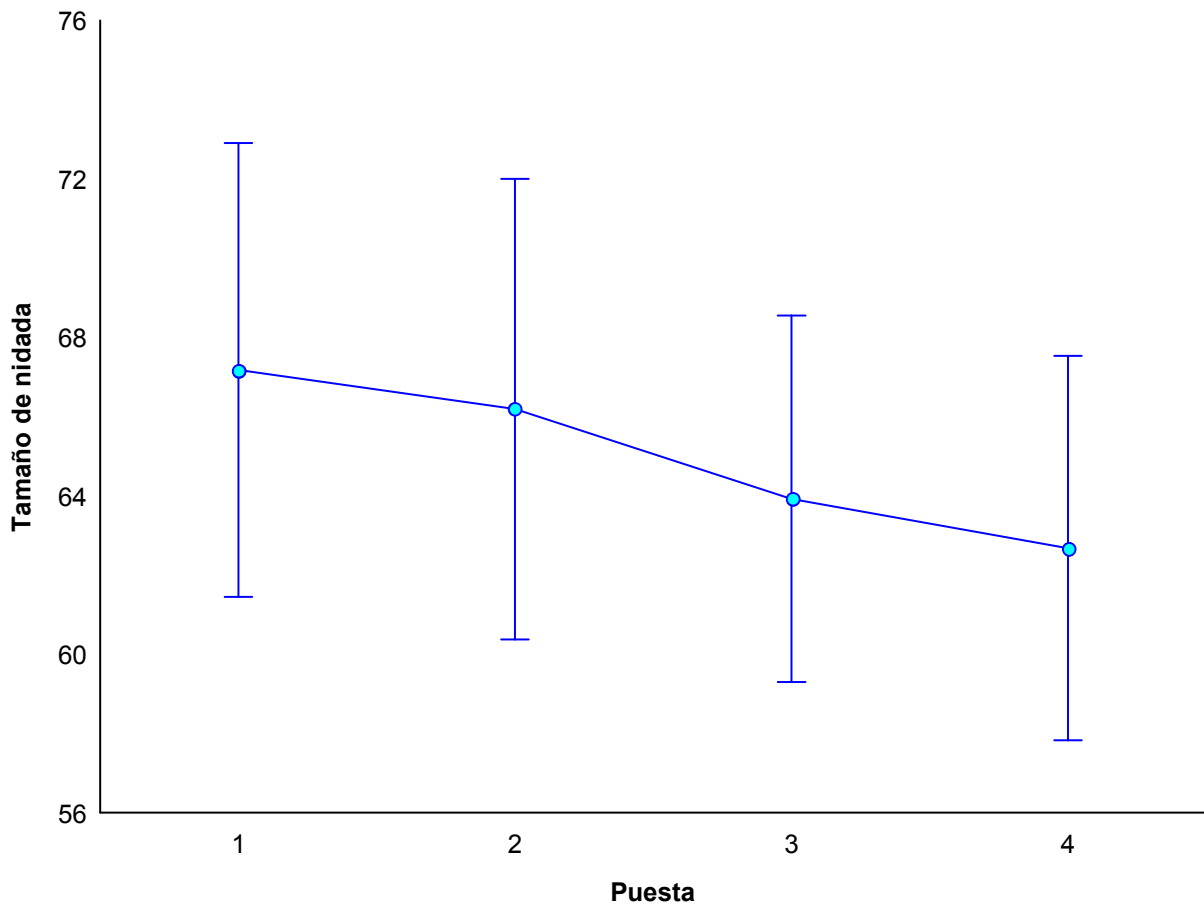


Fig. 12. Tamaños de nidada ordenados de manera cronológica a lo largo de la temporada de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{3, 318} = 1.01$, $P = 0.39$). Estos promedios resumen los datos para las temporadas comprendidas entre 1998-1999 y 2005-2006. Las barras indican intervalos de confianza al 95%.

4. Variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos

A. Variación entre años en el éxito de eclosión promedio

Se encontraron diferencias significativas entre temporadas en el éxito de eclosión una vez que se eliminaron los posibles efectos de la talla ($F_{8, 348} = 5.30$, $P < 0.001$; Tabla 9). Ninguna de las dos covariables incluidas en el análisis tuvieron un efecto significativo sobre el éxito de eclosión (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados del ANCOVA que prueba el efecto del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y de la temporada sobre el éxito de eclosión promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.00	1	0.00	0.04	0.84
ACC	0.04	1	0.04	0.37	0.54
Temporada	4.32	8	0.54	5.30	<0.001
Error	35.42	348	0.10		

Se realizó una prueba post-hoc Tukey para identificar los años que presentan diferencias significativas. El año 1999-2000, que fue justo el que resultó en el mayor éxito de eclosión promedio, presentó diferencias significativas con los años 2000-2001 y 2005-2006, que fueron los años con el menor éxito de eclosión promedio. Además el año 2005-2006 que presentó menor éxito de eclosión promedio presentó diferencias significativas con el año 2003-2004 que presentó un mayor éxito de eclosión (Fig. 13).

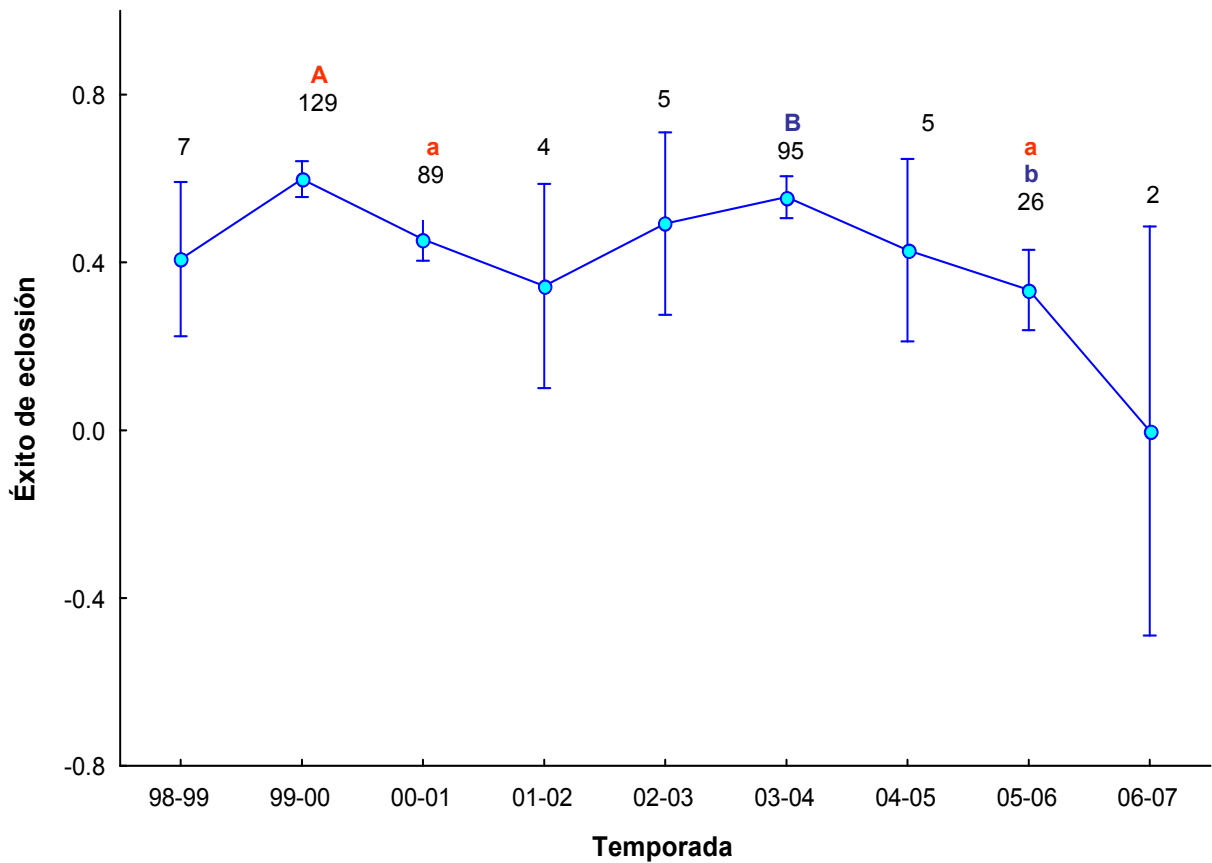


Fig. 13. Éxito de eclosión promedio para 9 temporadas de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{8, 348} = 5.30$, $P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza (95%). El éxito de eclosión se convirtió a su arcoseno de la raíz cuadrada. Los números representan los tamaños de muestra.

B. Variación entre meses en el éxito de eclosión

Se detectaron diferencias significativas entre los meses ($F_{17, 313} = 3.42$, $P < 0.001$) y entre las temporadas de anidación ($F_{7, 313} = 6.16$, $P < 0.001$) en el éxito de eclosión (Tabla 10, Fig. 14). Las dos covariables incluidas en el análisis no tuvieron un efecto significativo sobre el éxito de eclosión (Tabla 10). La prueba post-hoc de muestras desiguales identificó que el mes de noviembre de la temporada 2000-2001 mostró diferencias significativas con meses de las temporadas 1999-2000, 2001-2002, 2003-2004 y 2005-2006.

Tabla 10. Resultados del ANCOVA anidado que prueba los efectos del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC), de la temporada de anidación (temporada) y del mes (anidado en temporada) sobre el éxito de eclosión promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.11	1	0.11	0.84	0.36
ACC	0.00	1	0.00	0.00	0.99
Temporada	5.71	7	0.82	6.16	<0.001
Mes(Temporada)	7.70	17	0.45	3.42	<0.001
Error	41.49	313	0.13		

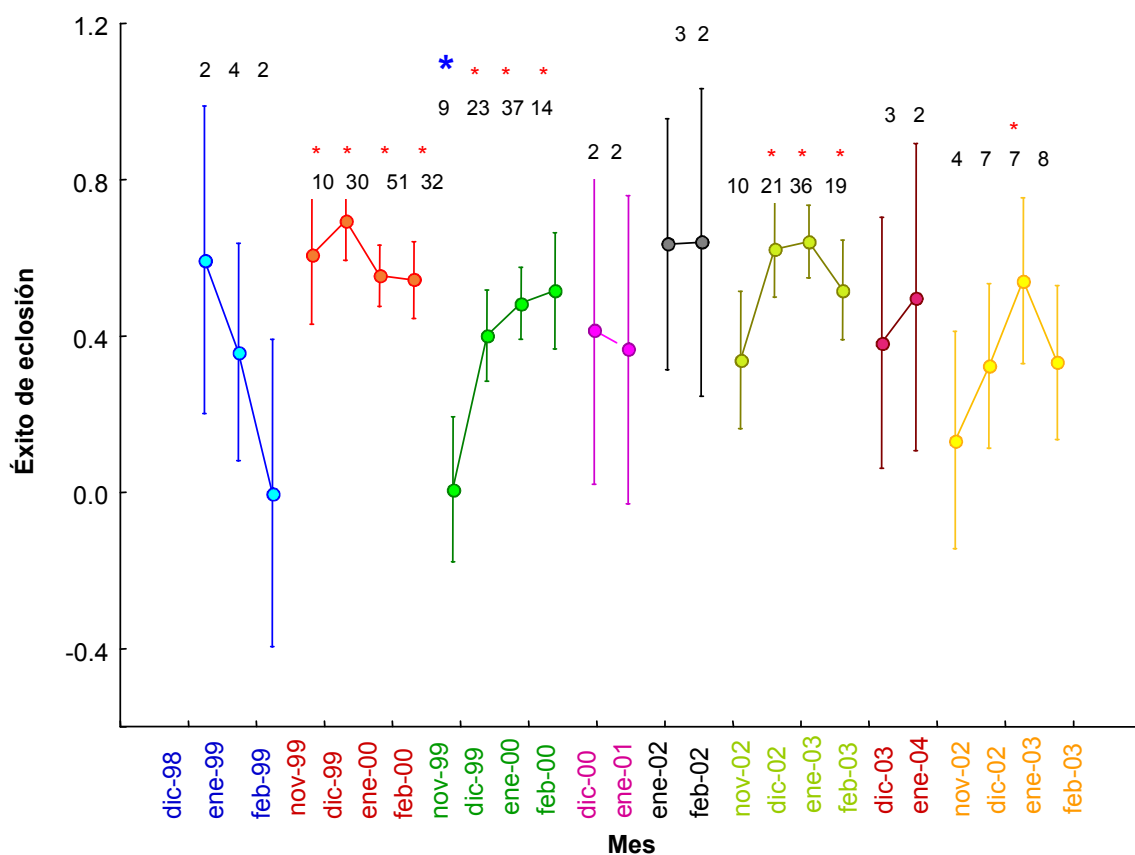


Fig. 14. Éxito de eclosión por mes para 8 temporadas de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán (temporada: $F_{7,313} = 6.16$, $P < 0.001$; mes: $F_{17,313} = 3.42$, $P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza (95%). El éxito de eclosión se convirtió a su arcoseno de la raíz cuadrada. Los números representan tamaños de muestra.

C. Variación entre individuos en el éxito de eclosión

En la temporada 1999-2000 se observaron diferencias significativas en el éxito de eclosión entre los individuos ($F_{59, 193} = 4.17, P < 0.001$; Fig. 15). Las pruebas post-hoc para muestras desiguales mostraron que existen diferencias entre en el tamaño de la nidada de las tortugas de la misma temporada y alcanzaron $P < 0.001$. En la temporada 2000-2001 no se observaron diferencias significativas entre las tortugas en el éxito de eclosión ($F_{29, 82} = 1.50, P = 0.08$; Fig. 16). En la temporada 2003-2004 se observaron diferencias significativas entre las tortugas en el éxito de eclosión ($F_{49, 116} = 2.56, P < 0.001$; Fig. 17). Las pruebas post-hoc para muestras desiguales mostraron que existen diferencias entre en el éxito de eclosión de las tortugas y alcanzaron $P < 0.001$.

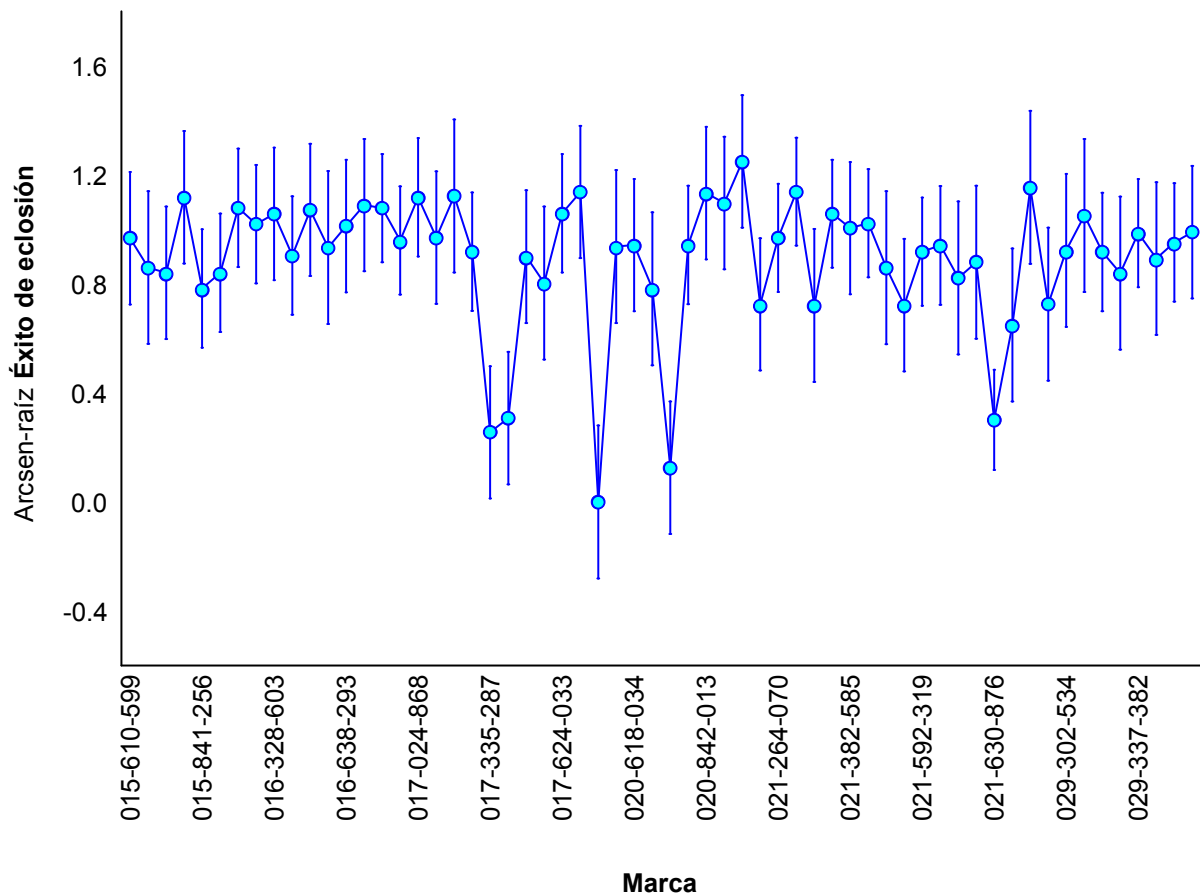


Fig. 15. Variación intraindividual del éxito de eclosión en la temporada de anidación 1999-2000, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{59, 193} = 2.17, P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El éxito de eclosión se convirtió a su arcoseno de la raíz cuadrada. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

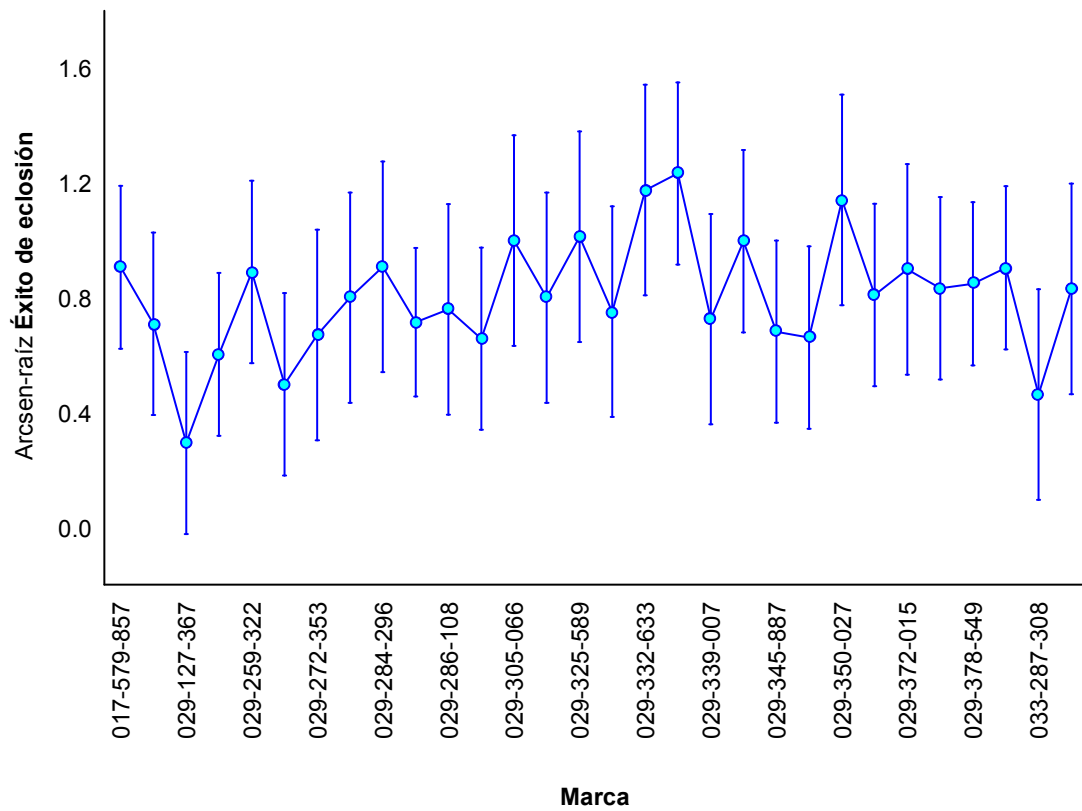


Fig. 16. Variación intraindividual del éxito de eclosión en la temporada de anidación 2000-2001, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{29, 82} = 1.50$, $P = 0.08$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El éxito de eclosión se convirtió a su arcoseno de la raíz cuadrada. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

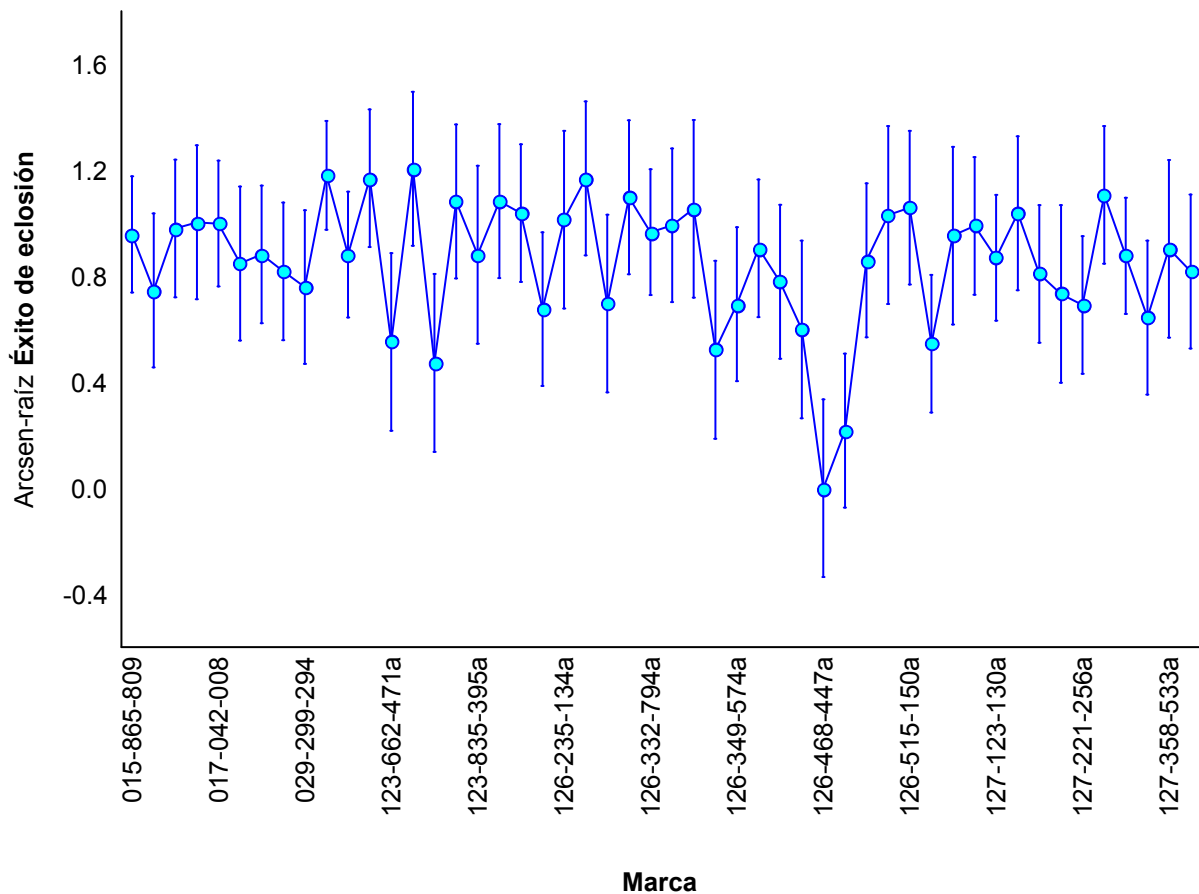


Fig. 17. Variación intraindividual del éxito de eclosión en la temporadas de anidación 2003-2004, en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{49,166} = 2.56, P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El éxito de eclosión se convirtió a su arcoseno de la raíz cuadrada. En el eje x se muestran los números de marcas PIT correspondientes a algunas tortugas.

D. Incremento del éxito de eclosión en las nidadas individuales a lo largo de las temporadas reproductoras

De acuerdo con el ANOVA de medidas repetidas existen diferencias significativas ($F_{3,300} = 8.08, P < 0.001$) en el éxito de eclosión entre las diferentes puestas de una misma tortuga a lo largo de una temporada (N = 107; Tabla 11, Fig. 18). La prueba post-hoc de muestras desiguales identificó que el éxito de eclosión de la primera puesta es significativamente menor que el éxito de eclosión de la segunda, tercera y cuarta puestas (Fig. 18).

Tabla 11 Resultados del ANOVA de medidas repetidas que analiza la variación en el éxito de eclosión entre las diferentes ocasiones de puesta a lo largo de la temporada de anidación. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
Temporada	30142.30	6	5023.70	3.61	0.002
Error	139077.00	100	1390.80		
Puesta	10421.10	3	3473.70	8.08	<0.001
Puesta*Temporada	19477.20	18	1082.10	2.52	<0.001
Error	128926.70	300	429.80		

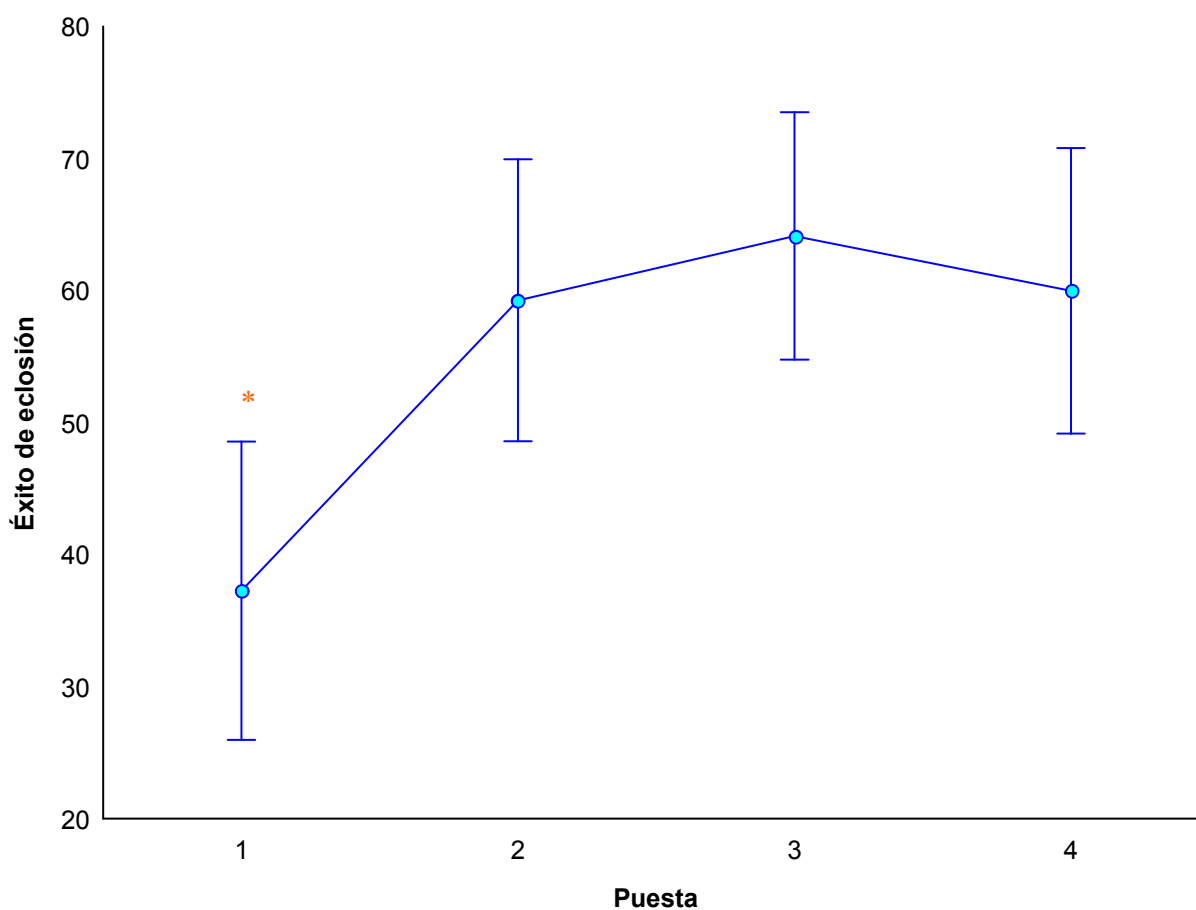


Fig. 18. Éxito de eclosión de las diferentes ocasiones de puesta para las temporadas de anidación 1998-99 a 2005-2006 en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{3, 300} = 8.08$, $P < 0.001$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%.

5. Diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre tortugas neófitas y remigrantes

A. Porcentaje de hembras remigrantes

Desafortunadamente el porcentaje de hembras remigrantes de esta especie es muy bajo. En la Fig. 19 se muestra el número de hembras registradas en cada temporada, el número de remigrantes y el porcentaje de hembras remigrantes en las 9 temporadas de anidación analizadas. Hay temporadas en las que los registros de hembras neófitas son mínimos y, por lo tanto, los porcentajes de hembras remigrantes se elevan.

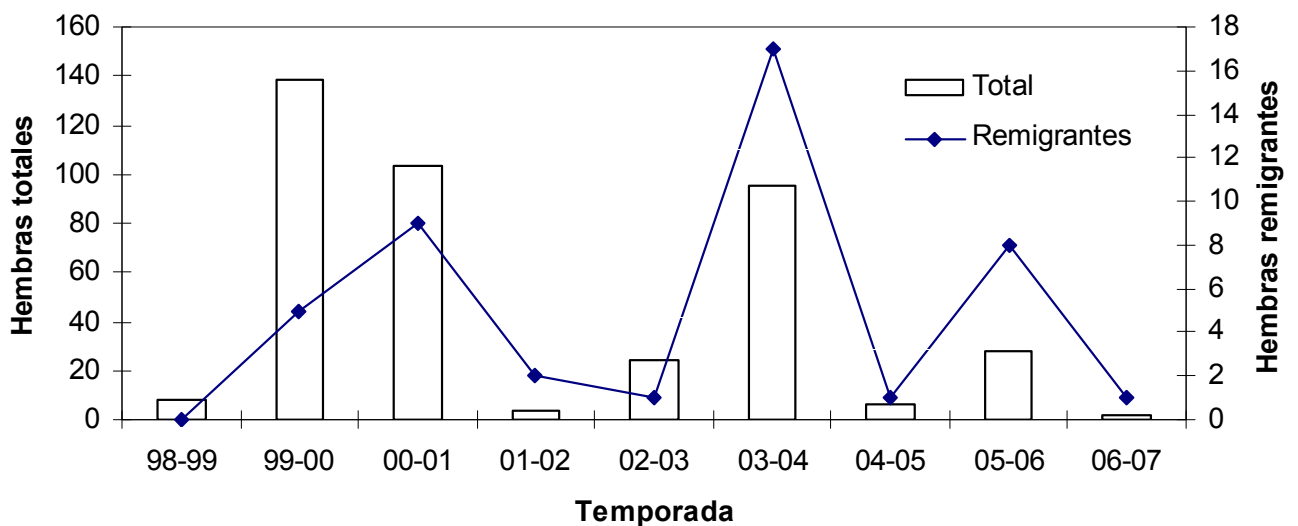


Fig. 19. Número total de hembras, hembras remigrantes y porcentaje de remigrantes registradas en cada temporada.

B. Diferencias del tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes

Se encontraron diferencias significativas en el tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes, una vez que se corrigieron los posibles efectos de la talla ($F_{1,358} = 5.21$, $P = 0.02$; Fig. 20, Tabla 12). Se observó que hay un mayor tamaño de nidada en hembras neófitas respecto a las remigrantes. De las dos covariables, solamente el LCC tuvo un efecto significativo sobre el tamaño de la nidada ($F_{1,358} = 12.57$, $P < 0.001$; Tabla 12).

Tabla 12. Resultados del ANCOVA que prueba los efectos del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y las diferencias entre hembras neófitas y remigrantes sobre el tamaño de nidada promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.74	1	0.74	12.57	< 0.001
ACC	0.03	1	0.03	0.52	0.47
Neófitas / Remigrantes	0.31	1	0.31	5.21	0.02
Error	21.07	358	0.06		

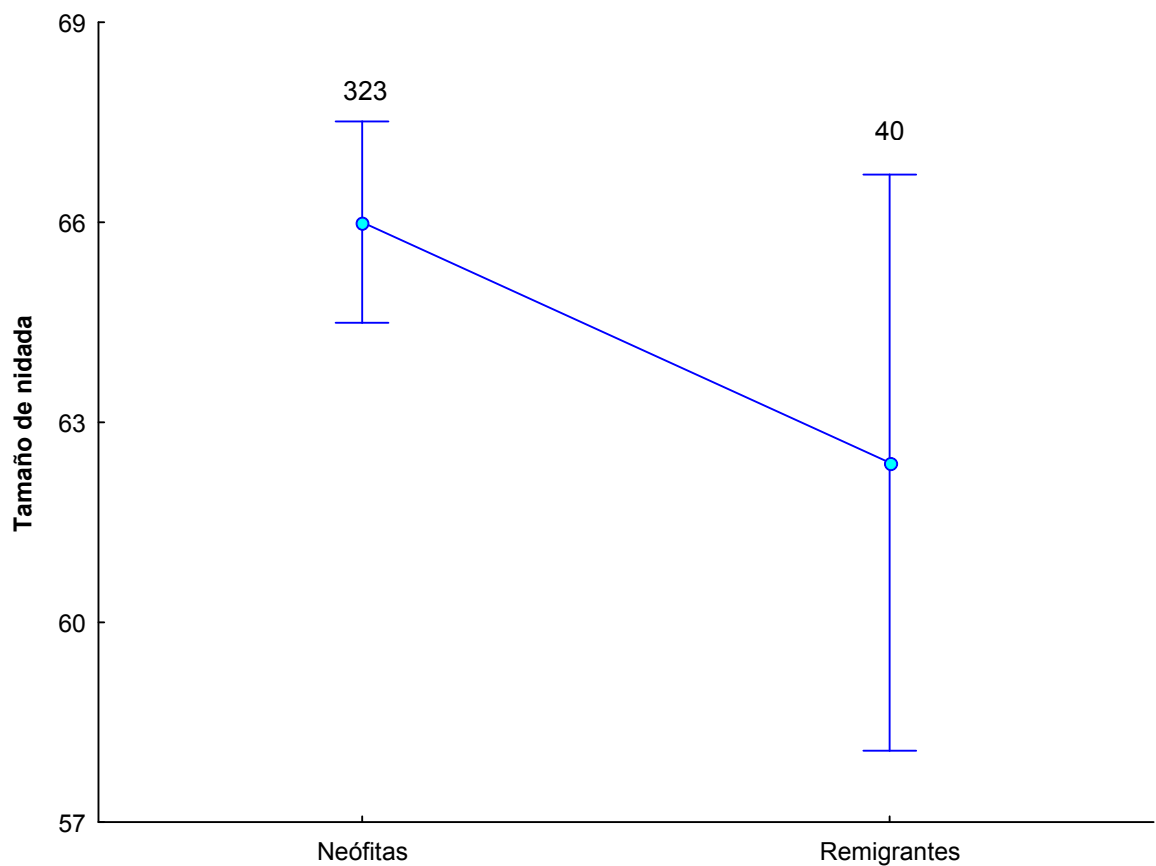


Fig. 20. Comparación del tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes en las temporadas comprendidas entre 1998-1999 a 20005-2006. ($F_{1,385} = 5.21$, $P = 0.02$) Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El tamaño de la nidada se encuentra en escala logarítmica. Los números representan tamaños de muestra.

C. Diferencias en el éxito de eclosión de hembras neófitas y remigrantes

Se encontraron diferencias marginalmente significativas en el éxito de eclosión entre hembras neófitas y remigrantes ($F_{1,368} = 3.38$, $P = 0.07$; Fig. 21, Tabla 13). Las dos covariables (LCC y ACC) no tuvieron un efecto significativo sobre el tamaño de la nidada (Tabla 13).

Tabla 13. Resultados del ANCOVA que prueba los efectos del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y las diferencias entre hembras neófitas y remigrantes sobre el éxito de eclosión promedio. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.02	1	0.02	0.23	0.63
ACC	0.01	1	0.01	0.06	0.80
Neófitas / remigrantes	0.37	1	0.37	3.38	0.07
Error	39.83	368	0.11		

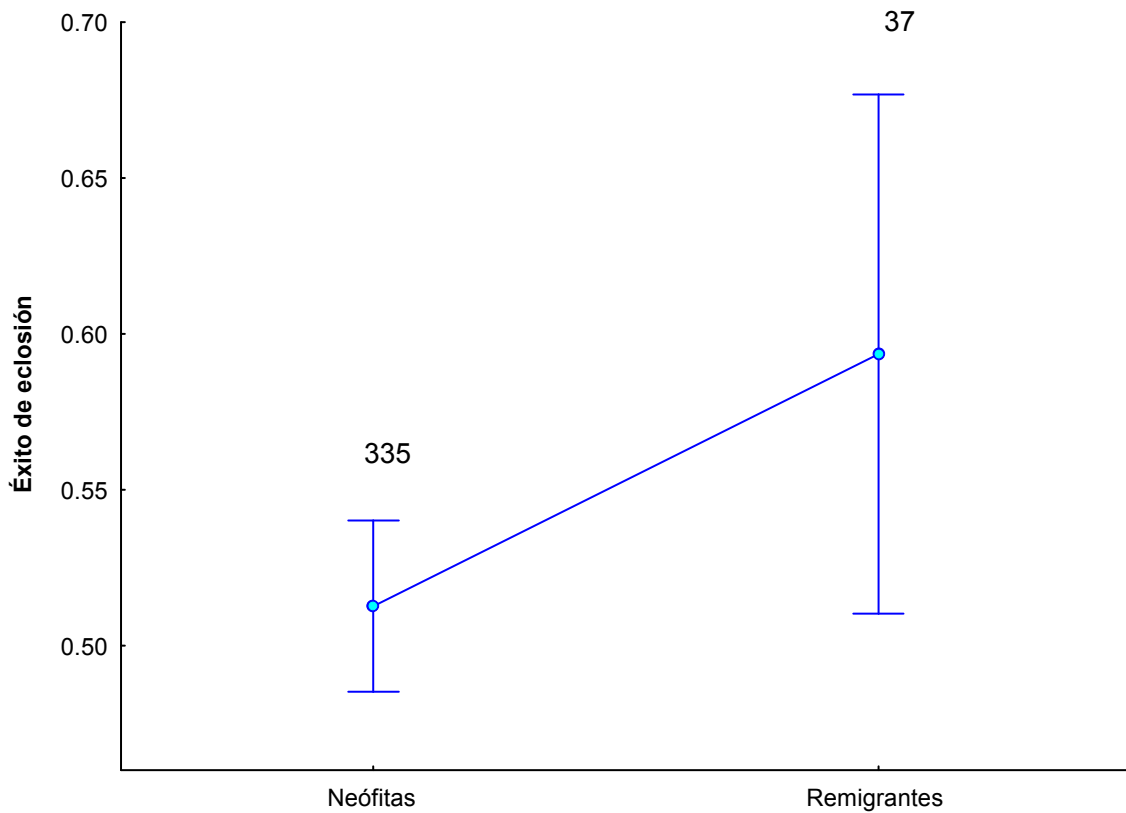


Fig. 21. Comparación del éxito de eclosión de las hembras neófitas y remigrantes en las temporadas comprendidas entre 1998-1999 y 2005-2006 ($F_{1,368} = 3.38$, $P = 0.07$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. El éxito de eclosión se transformó a su arcoseno de la raíz cuadrada. Los números representan tamaños de muestra.

D. Variación anual en el tamaño de la nidada de hembras remigrantes

No se encontraron diferencias significativas entre las temporadas en el tamaño de la nidada promedio de tortugas anidadoras remigrantes ($F_{4, 31} = 0.86$, $P = 0.50$; Fig. 22, Tabla 14). Las dos covariables (LCC y ACC) no tuvieron un efecto significativo sobre el tamaño de la nidada (Tabla 14).

Tabla 14. Resultados del ANCOVA que prueba el efecto del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y de la temporada sobre el tamaño de nidada promedio de hembras remigrantes. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.01	1	0.01	0.06	0.81
ACC	0.17	1	0.17	1.26	0.27
Temporada	0.47	4	0.12	0.86	0.50
Error	4.25	31	0.14		

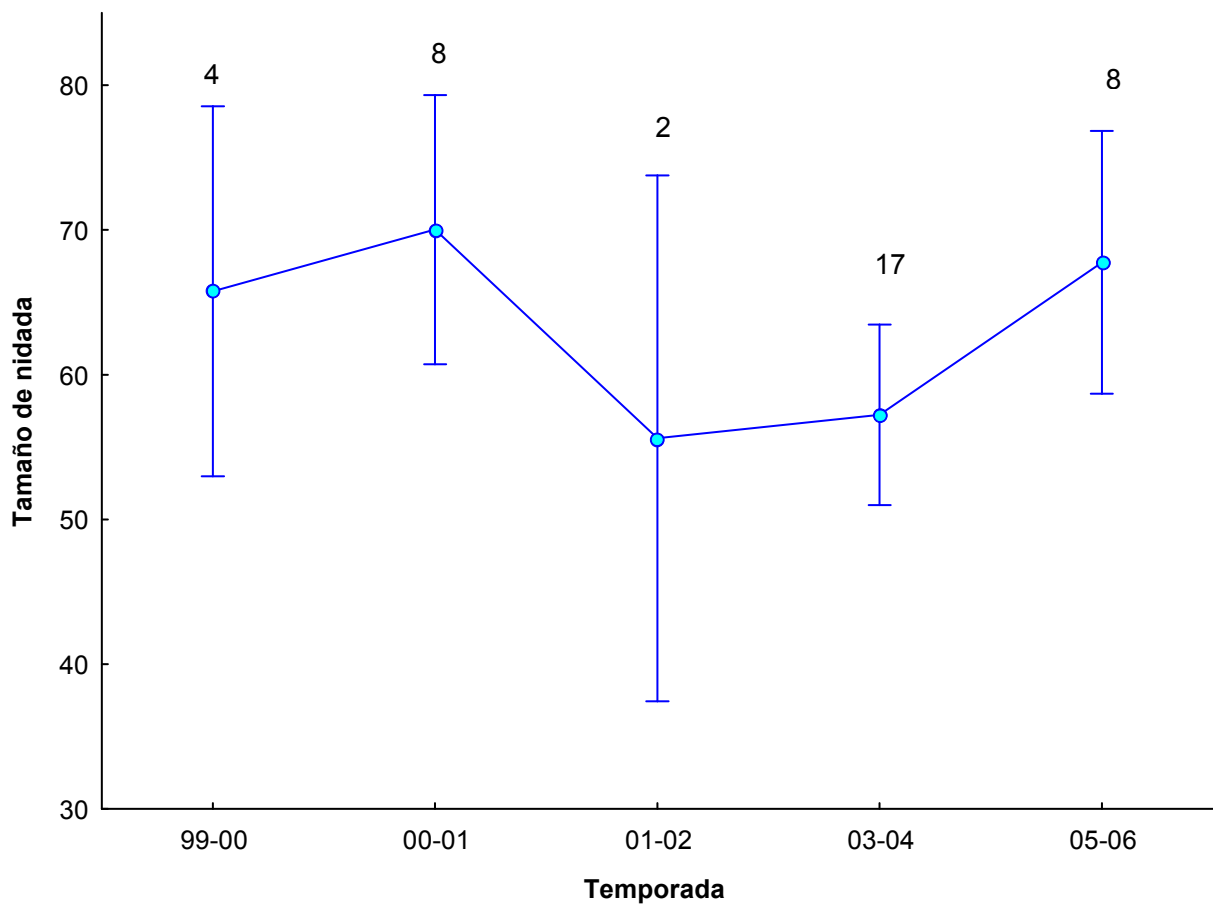


Fig. 22. Tamaños de nidada promedio de hembras remigrantes para 5 temporadas de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{4, 31} = 0.86$, $P = 0.50$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. Los números representan los tamaños de muestra.

E. Variación anual en el éxito de eclosión de hembras remigrantes

Se encontraron diferencias significativas entre temporadas en el éxito de eclosión promedio de tortugas remigrantes ($F_{4, 29} = 3.38$, $P = .02$; Fig. 23, Tabla 15). Las dos covariables (LCC y ACC) no tuvieron un efecto significativo sobre el tamaño de la nidada (Tabla 15). La prueba post-hoc de Tukey mostró diferencias significativas entre las temporadas 2003-2004 con mayor éxito de eclosión contra las temporadas 2001-2002 y 2005-2006 con éxitos de eclosión menores.

Tabla 15. Resultados del ANCOVA que prueba el efecto del largo curvo del caparazón (LCC), del ancho curvo del caparazón (ACC) y de la temporada sobre el éxito de eclosión promedio de hembras remigrantes. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio.

	SC	gl	CM	F	P
LCC	0.09	1	0.09	3.07	0.09
ACC	0.02	1	0.02	0.69	0.41
Temporada	0.38	4	0.09	3.38	0.02
Error	0.81	29	0.03		

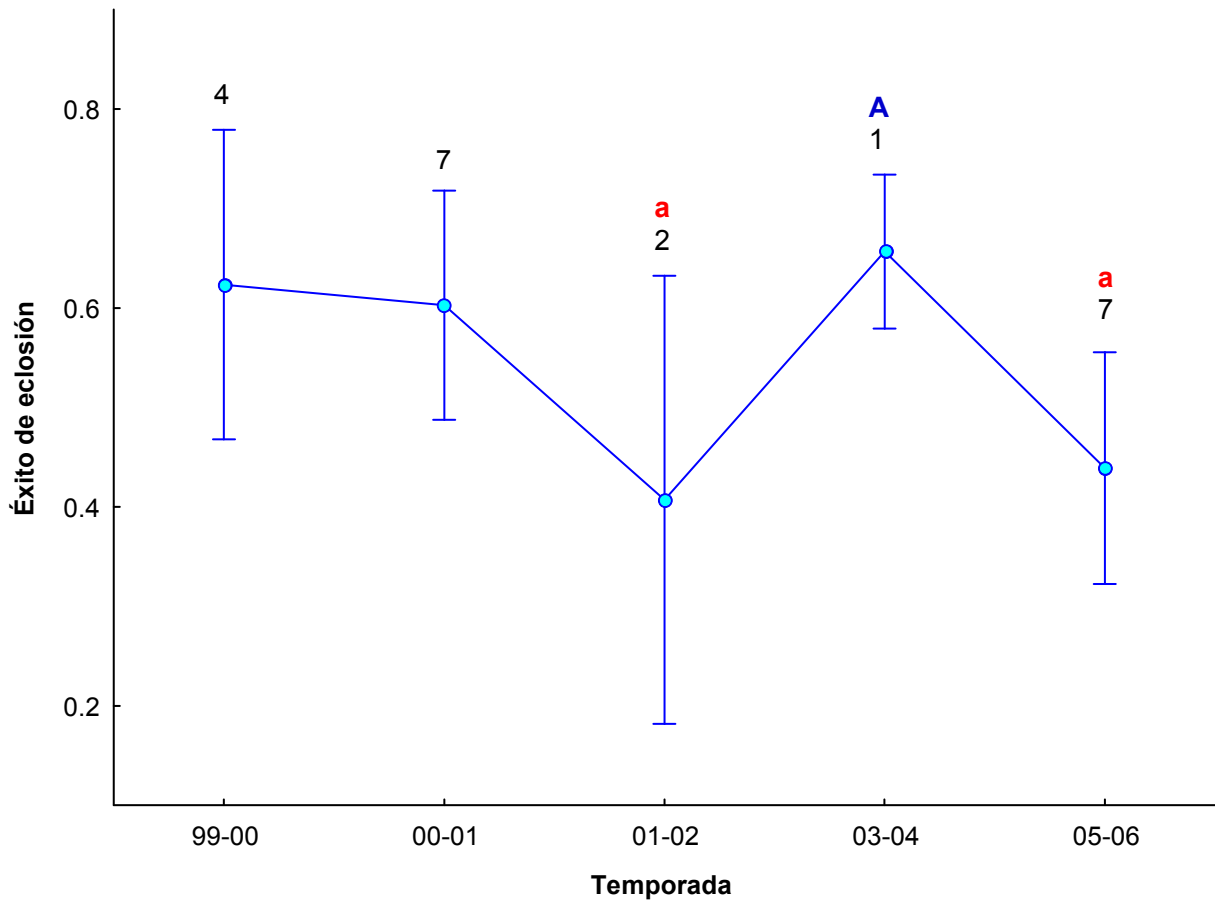


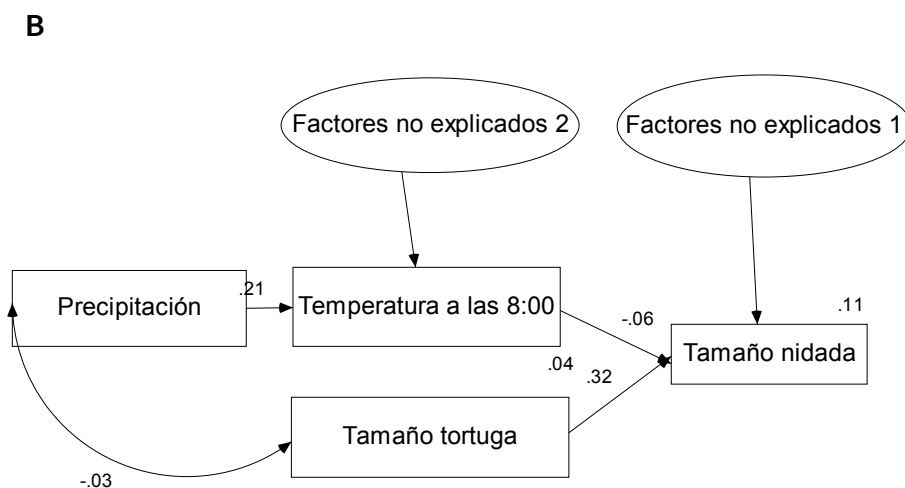
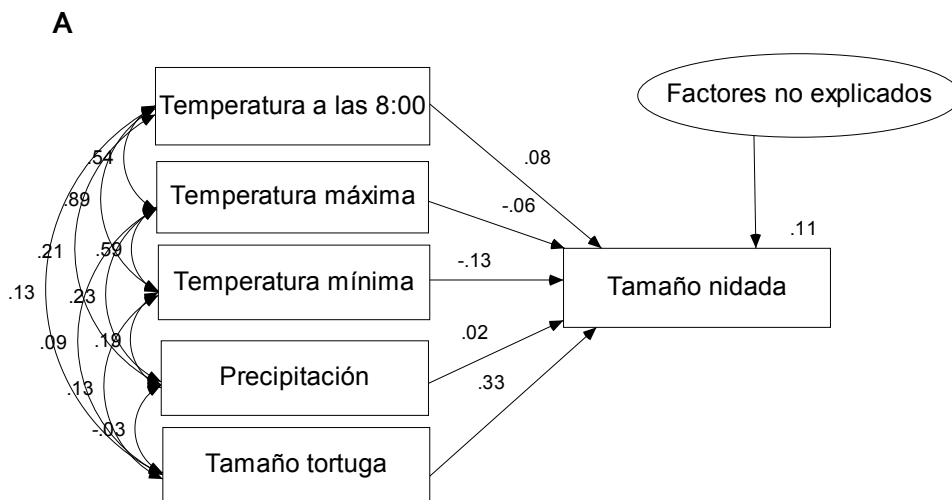
Fig. 23. Éxito de eclosión promedio de hembras remigrantes para 6 temporadas de anidación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán ($F_{4, 29} = 3.38$, $P = 0.02$). Las barras indican intervalos de confianza al 95%. Los números representan los tamaños de muestra.

6. Factores que promueven la variación interanual en el tamaño promedio de la nidada

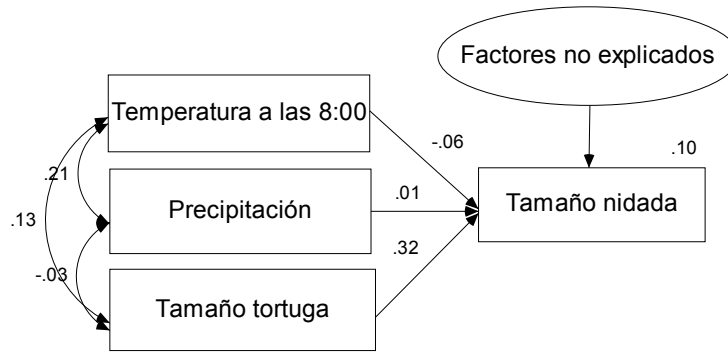
La Fig. 24 con los paneles A, B, C, D y E muestran los modelos causales que se pusieron a prueba. Ninguno de los modelos aquí presentados explicó más del 11% de la varianza en el tamaño de la nidada. El mejor modelo, es uno en el cual se tomaron en cuenta tan solo dos variables explicativas, la temperatura a las 8 de la mañana y el tamaño de la tortuga, las cuales afectan directamente el tamaño de la nidada ($R^2 = 0.10$, $AIC = 12.00$; Fig. 24D, Tabla 16).

Tabla 16. Ajuste de los modelos causales que explican la variación en el tamaño de la nidada. R^2 = coeficiente de determinación. AIC= Criterio de Información de Akaike.

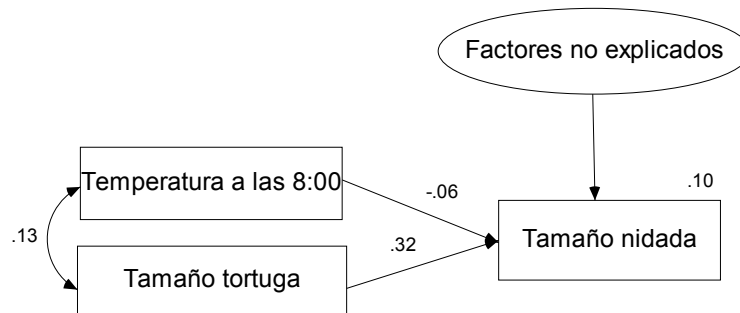
Modelo	R^2	AIC
A	0.11	42.00
B	0.11	35.24
C	0.10	20.00
D	0.10	12.00
E	0.00	12.00



C



D



E

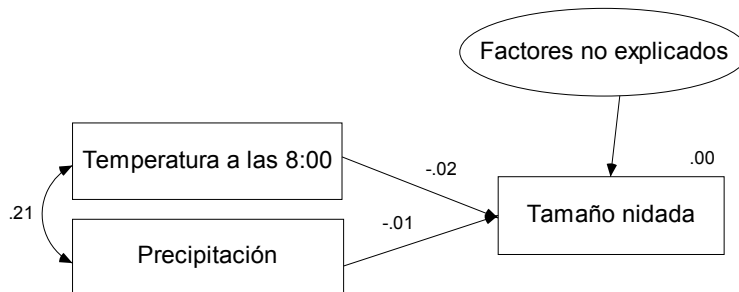


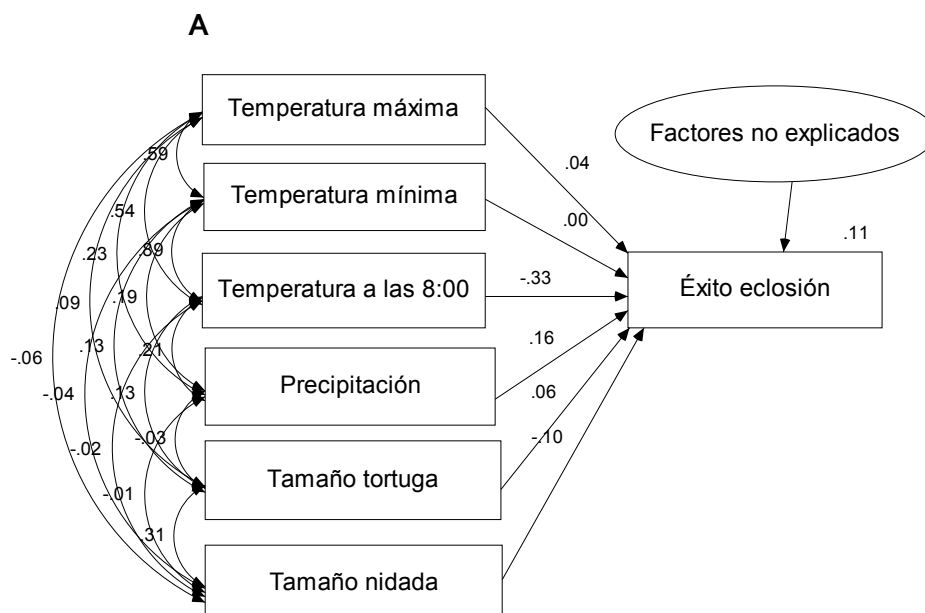
Fig. 24. Modelos causales, que explican hasta el 11% de la variación en el tamaño de la nidada. Los números asociados a las flechas representan el nivel de impacto de una variable sobre otra (coeficientes de rutas). La variable denominada como factores no explicados representa a la proporción de varianza que no queda explicada por las otras variables causales incluidas en el modelo.

7. Factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión

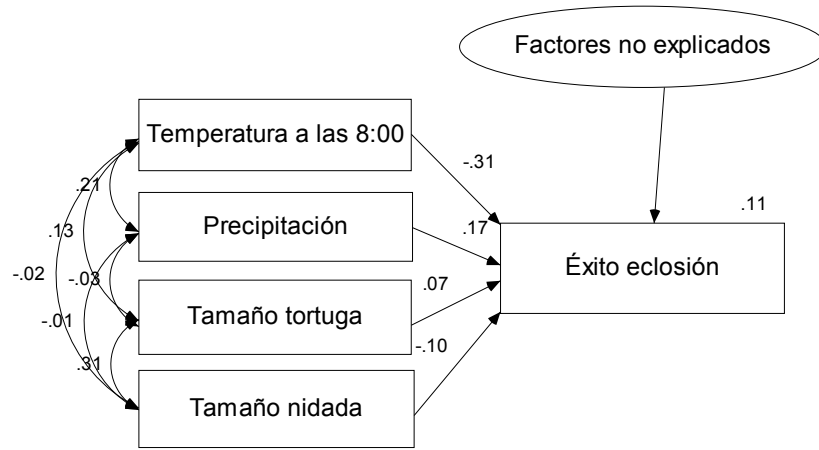
La Fig. 25 con los paneles A, B, C, D y E muestran los modelos causales que se pusieron a prueba. Ninguno de los modelos aquí presentados explicó más del 11% de la varianza en el éxito de eclosión. El mejor modelo es uno en el cual se tomaron en cuenta tan solo dos variables explicativas, la temperatura a las 8 de la mañana y la precipitación, las cuales afectan directamente el éxito de eclosión ($R^2 = 0.10$, AIC = 12.00; Fig. 25D, Tabla 17).

Tabla 17. Ajuste de los modelos causales que explican la variación en el éxito de eclosión. R^2 = coeficiente de determinación. AIC = Criterio de Información de Akaike.

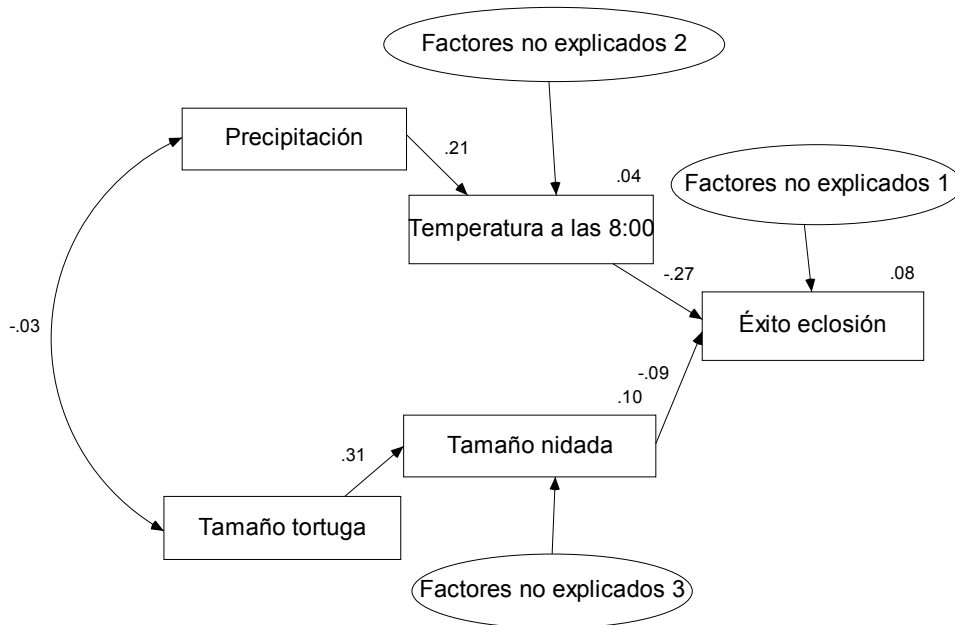
Modelo	R^2	AIC
A	0.11	56.00
B	0.08	73.20
C	0.11	30.00
D	0.10	12.00
E	0.01	12.00



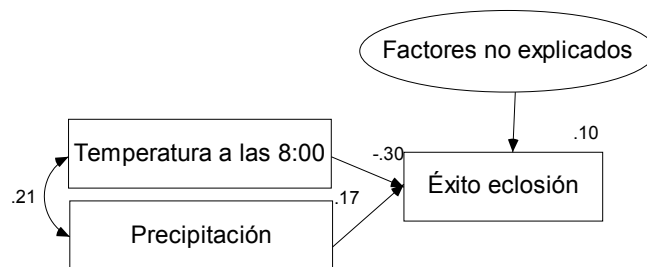
B



C



D



E

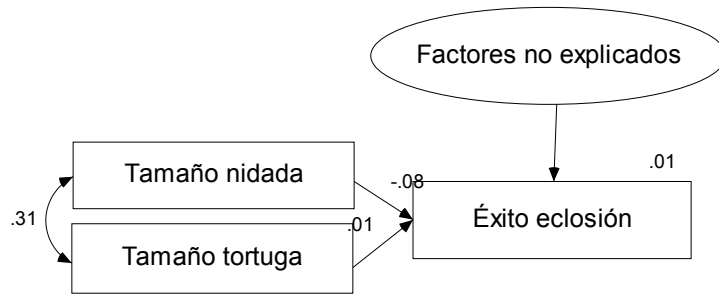


Fig. 25. Modelos causales, que explican hasta el 11% de la variación en el éxito de eclosión. Los números asociados a las flechas representan el nivel de impacto de una variable sobre otra (coeficientes de rutas). La variable denominada como factores no explicados representa a la proporción de varianza que no queda explicada por las otras variables causales incluidas en el modelo.

VII. DISCUSIÓN

1. Talla mínima reproductora de las hembras en el Playón de Mexiquillo, Michoacán

La talla mínima a la madurez es el parámetro demográfico que tiene más influencia en la adecuación de las poblaciones. Se ha demostrado en diversos taxa que pequeños cambios en este atributo resultan en cambios drásticos en las tasas de crecimiento poblacional. La adecuación es más sensible a éste carácter que a otras características de historia de vida como el tamaño de nidada, la fecundidad o la edad a la última reproducción (Stearns, 1992).

En la literatura sobre tortugas marinas la talla mínima reproductora se ha reportado como la talla más pequeña registrada de la población anidadora en determinada temporada de estudio. Algunos autores mencionan que el promedio de las tortugas más pequeñas, es un buen indicador de la talla mínima reproductora (Price *et al.*, 2006). En este trabajo la talla mínima reproductora, se reportó como el límite inferior de confianza de las dimensiones del caparazón para cada temporada, para no subestimarla con solo el valor mínimo reportado para cada temporada (Frazer y Ehrhart, 1985). Además se reportó el promedio de la talla para cada temporada, con el fin de hacerlo comparable con la mayoría de los trabajos realizados para la especie.

En el Playón de Mexiquillo, las dimensiones promedio de las tortugas en las temporadas analizadas no mostraron una tendencia de disminución de la talla como posible consecuencia de presiones de selección por falta de alimento, por la pesca descontrolada o los cambios en los patrones climáticos. Sin embargo, es necesario continuar con la medición de las tallas en las siguientes temporadas, ya que si ocurriera una disminución en la talla en la especie por estos u otros factores de selección, solo sería posible evaluarse a largo plazo tomando en cuenta muchas temporadas de anidación. Por ejemplo, en la población de la Guyana, se estimó que el 80% de la población anidadora moría cada año por pesca comercial, lo que propiciaba la disminución de su talla a la madurez (Pritchard, 1986). El registro de captura de tortuga laúd por pesquerías de redes agalleras en el Pacífico muestra que las tallas más frecuentes van de 100 a 160 cm de LCC y tallas menores a 50 cm se capturan con menor frecuencia por este tipo de pesca, lo que implicaría una selección de

hembras que son reproductoras (Wetherall, 1997). Ocampo (2007), reporta diferencias significativas en el tamaño promedio del LCC en algunas de las temporadas comprendidas entre 1983 y 1999 en la población anidadora del Playón. No obstante, no existe un patrón claro en la reducción de la talla, aunque sí hay una tendencia a disminuir el LCC a mediados de los años noventa, cuando la pesca aumentó considerablemente (Ocampo, 2007).

En algunas temporadas analizadas en este trabajo (e.g., 2001-2002), se presentaron menores tallas tanto en promedio como en el límite inferior de confianza. Sin embargo, el registro del número de hembras en la población para estos periodos fue muy pequeño (e.g., n de 2001-2002 = 4). Por lo tanto, estas tallas menores pudieron deberse al bajo número de muestra y no a un patrón claro de disminución de tallas en la población. En reportes de temporadas anteriores para la población del Playón (antes de 1998), las tallas promedio no son tan pequeñas ya que el número de hembras registradas por temporada era mayor (Ocampo, 2007).

El registro de tallas reproductoras menores en los últimos años, también puede deberse a que el número de hembras remigrantes registradas es pequeño. Es decir, el valor promedio de la talla se inclina más hacia la talla de las hembras neófitas con menores dimensiones que las hembras remigrantes, como ha sido reportado para otras poblaciones (Hughes, 1996; García, 2000; Ocampo, 2007).

El promedio del LCC de las hembras anidadoras del Pacífico, Atlántico e Índico es de 155 cm, mientras que el promedio del ACC es de 106 cm (Stewart *et al.*, 2007). Estas medidas son mayores a los promedios y mínimos obtenidos para la población anidadora del Playón, en los años analizados (LCC promedio = 140.30 ± 0.33 , ACC promedio = 100.21 ± 0.22). En la literatura, se reportan diferencias en las tallas de las hembras anidadoras del Pacífico y el Atlántico, por lo que el promedio general no es comparable para las diferentes poblaciones anidadoras. En general, las hembras anidadoras del Atlántico presentan dimensiones mayores a las del Pacífico (Smiley, 1994; Reina *et al.*, 2002). En promedio las hembras del Pacífico son 10 ó 20 cm menores que las hembras del Atlántico (Van Buskirk y Crowder, 1994; Zug y Parham, 1996). Wallace y colaboradores (2006) mencionan que las hembras del Atlántico norte en promedio son más grandes, comparadas con las poblaciones del Pacífico oriental, ya que en el Pacífico los recursos están limitados por fluctuaciones ambientales. Sin embargo, Stewart y colaboradores (2007) no encontraron diferencias significativas entre hembras anidadoras del Pacífico (Irian Jaya, Indonesia; Las Baulas, Costa Rica; Michoacán, México; Papua, Nueva Guinea; Playa Naranjo, Costa Rica y Queensland,

Australia) y del Atlántico (Indonesia, Puerto Rico y Guayana Francesa y playas del caribe de Costa Rica). Stewart y colaboradores (2007) también reportaron que las dimensiones del caparazón de hembras anidadoras del Pacífico presentan una distribución bimodal. Las hembras anidadoras del Pacífico occidental exhiben dimensiones mayores respecto a las del Pacífico oriental, lo que podría mostrar que existen diferentes disponibilidades de recursos y distintas presiones selectivas entre estas dos zonas de distribución (Wallace *et al.*, 2006).

Las diferencias en el promedio de las dimensiones entre las poblaciones anidadoras del Pacífico y el Atlántico, posiblemente también pueden deberse a que presentan diferentes edades a la madurez (Price *et al.*, 2006). Es decir, las poblaciones podrían alcanzar la madurez sexual en diferentes edades, ya que se ven afectadas de manera distinta por: el acceso al alimento (Gibson y Hamilton, 1984), la depredación (Van Buskirk y Crowder 1994), la contaminación (Albers, *et al.*, 1986), la productividad de las zonas de alimentación (Tucker *et al.*, 1999), y los intervalos de remigración (Hays, 2000). Se considera que la población del Atlántico presenta una edad a la madurez más temprana y mayores tasas de crecimiento que la población del Pacífico (Saba *et al.*, 2008).

Por lo tanto nuestros datos son comparables con poblaciones que se encuentran bajo presiones semejantes; es decir, con otra población anidadora del Pacífico. Por ejemplo, en la población de El Parque Nacional Marino, Las Baulas, Costa Rica, el intervalo de valores observados de LCC durante las temporadas de anidación 1988-1989 a 1999-2000 fue de 123 – 170 cm con una media de 145 cm. El intervalo de valores del ACC fue de 94 – 118 cm (Reina *et al.*, 2002). En comparación con el Playón de Mexiquillo, la LCC promedio es similar (LCC promedio = 140.30) pero los intervalos de valores son menores (137.30 – 145.18).

Para las tortugas marinas Carey (*Eretmochelys imbricata*), verde (*Chelonia mydas*) y caguama (*Caretta caretta*) algunos individuos pueden ser hasta 10 cm mayores que la talla mínima reproductora promedio y aún ser inmaduros. Por lo que la talla mínima y promedio reproductora no es necesariamente un indicador de la madurez o estatus reproductor (Miller, 1997). Por otro lado Eckert (2002), clasifica a la tortuga laúd en estadio juvenil si presentan una talla menor a 145 cm de LCC. Sin embargo, en el Playón de Mexiquillo, la talla mínima reproductora (131.36 cm) y el promedio (137.30 cm) son considerablemente menores a esa talla. Stewart y colaboradores (2007) también reportan tallas mínimas reproductoras menores a 145 cm. Por lo tanto, las tallas de los diferentes estadios: neonatos, juveniles y adultos no deben ser delimitadas tajantemente, ya que como se menciona anteriormente las dimensiones pueden variar entre poblaciones de acuerdo a

diferentes presiones de selección local (Broderick *et al.*, 2003; Price *et al.*, 2006; Saba *et al.*, 2008).

2. Relación entre la talla de las hembras anidadoras y el tamaño promedio de la nidada

En estudios con reptiles, se ha reportado una relación significativa de la talla de las hembras y el tamaño de la nidada (Elgar y Heaphy, 1989; Rowe, 1994; Roosenbur y Dunham, 1997; Marco y Pérez-Mellado, 1998; Congdon *et al.*, 2001; Niejalke, 2006). El fenómeno general es que hembras más grandes son más fecundas. Esta es la razón de que en muchas especies de interés biológico y/o comercial, los esfuerzos se enfocan en las hembras más grandes, debido a que tienen un mayor valor reproductor (Márcano *et al.*, 2002; Ávila y Baqueiros, 2006; Hannah *et al.*, 2009).

Para las tortugas marinas también ha sido reportada una relación significativa y positiva entre las dimensiones del caparazón y el tamaño de la nidada. Tal es el caso de la tortuga verde, *Chelonia mydas* (Bjorndal y Carr, 1989), la tortuga carey, *Eretmochelys imbricata* (Hirth, 1980), la tortuga caguama, *Caretta caretta* (Frazer y Richardson, 1986; Pinckney, 1990; Hays y Speakman, 1991) y la tortuga plana, *Natator depressa* (Hays, 2001). Por ejemplo, la tortuga caguama en Potamakia, Grecia, presentó una relación del LCC y el tamaño de nidada ($F_{1,38} = 94.9$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.30$; Hays y Speakman, 1991). La forma y la intensidad de estas relaciones talla-fecundidad por unidad de tiempo varían de acuerdo a la especie y población de estudio (Broderick *et al.*, 2003).

Para el caso de la tortuga laúd, algunos trabajos reportan una relación positiva y significativa de la talla y el tamaño de la nidada (Hirth y Ogren, 1987; Hirth *et al.*, 1993; Price *et al.*, 2006). Los resultados de esta investigación demuestran también una relación positiva y significativa entre talla y número de huevos por puesta, aunque con una baja proporción de varianza explicada. Los coeficientes de determinación entre estas dos variables son bajos en general, por lo que Hall (1987) y Wallace *et al.* (2007) sugieren que existen otras variables que podrían explicar mejor la variación en el tamaño de la nidada, como la disponibilidad de recursos. De hecho, existen trabajos que sugieren que no existen relaciones ni entre el tamaño de la nidada y el LCC (Tucker y Frazer, 1991; Duque *et al.*, 2000; Reina *et al.*, 2002; Quiñones *et al.*, 2007), ni entre el tamaño de la nidada y el ACC (Reina *et al.*, 2002). La

ausencia de relación entre las dimensiones de los organismos y el tamaño de la nidada también ha sido mencionada para otros reptiles (Ruane *et al.*, 2008).

Quiñones y colaboradores (2007) argumentan que el ACC y el tamaño de la nidada, tienen por lo general una mayor relación. Por lo tanto, proponen que el ACC se utilice como indicador del esfuerzo reproductor de la tortuga en lugar del LCC. En la actual investigación ambas variables tienen correlaciones notables con el tamaño de nidada (LCC y tamaño de nidada, $F_{1, 361} = 35.97$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.10$; ACC y tamaño de nidada, $F_{1, 361} = 23.37$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.06$), lo cual era de esperarse puesto que la LCC y la ACC también mostraron una correlación significativa (ACC y LCC, $F_{1, 361} = 460.40$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.56$). Un punto importante que se desprende del debate mencionado, es que en algunas poblaciones puede haber una presión de selección sobre incrementar el tamaño de nidada en función de la talla. En contraste otras poblaciones, incluso de la misma especie, pueden no experimentar tal presión y por lo tanto, no expresar la relación talla-fecundidad por unidad de tiempo (Roff, 2002).

Está claro que los organismos de mayor tamaño, pueden designar más energía para la reproducción y ser capaces de tener mayor cantidad de huevos, puesto que presentan cavidades más grandes. Evolutivamente, la relación del tamaño de las tortugas marinas y el número de huevos puede estar asociado a la alta depredación, ya que los huevos y los neonatos presentan tasas de depredación muy altas. En consecuencia, en estos organismos se ha favorecido la producción del mayor número posible de neonatos, escenario que incrementa sus posibilidades conforme aumenta el tamaño (Van Buskirk y Crowder, 1994). Adicionalmente, alta depredación puede también favorecer un aumento en la frecuencia de nidadas (Mrosovsky, 1983; Wilbur y Morin, 1988).

Alternativamente, las hembras más largas no necesariamente presentan mayor tamaño de nidada pero sí nidadas con huevos de mayor peso. Las hembras más grandes podrían tener mayores reservas energéticas que podrían destinar a la producción de huevos de más calidad (Dalton, 2006). Este fenómeno se ha llegado a observar en tortugas laúd de La Playona Chocó, Colombia (Quiñones *et al.*, 2007). En estos casos, el tamaño de la hembra tiene una relación significativa con el volumen de los huevos. Estos dos escenarios posibles (más huevos pequeños o menos huevos grandes) reflejan claramente la existencia de un compromiso entre los dos caracteres. En otras palabras, la energía y el espacio disponible dentro de las tortugas para la producción de huevos son finitos. Por lo tanto, la

optimización de uno de los dos atributos (e.g., el número de huevos), debe tener un impacto negativo sobre el otro (e.g., tamaño de los huevos; Van Buskirk y Crowder, 1994).

En el caso de la tortuga laúd, también es probable que las hembras de mayor tamaño inviertan su potencial energético en producir mayor número de puestas en la temporada (mayor frecuencia de puesta) en comparación con hembras más pequeñas. Esta es otra posible respuesta a la alta depredación de los huevos que sufren las tortugas marinas. En estos casos es posible esperar una relación positiva entre el tamaño corporal y la frecuencia de puestas. De hecho, esta relación se ha documentado ampliamente en las tortugas láud: hembras más grandes tienen mayor número de evento de anidación por temporada (Tucker y Frazer, 1991; Reina *et al.*, 2004; Dalton, 2006).

3. Variación en el tamaño de la nidada entre años, meses e individuos

A. Variación entre años en el tamaño de la nidada promedio

En este trabajo sólo se encontraron diferencias en el tamaño de la nidada entre las temporadas 2003-2004 y 2005-2006. Marcada variación interanual del tamaño de la nidada ha sido reportada para otras especies de tortugas marinas. Por ejemplo, en la tortuga caguama (Frazer y Richardson, 1985) y la tortuga verde (Niethammer *et al.*, 1997) la magnitud de la variación oscila aproximadamente entre 127.54 y 114.40 huevos y entre 85.6 y 98.5 huevos por nidada, respectivamente. Notablemente, Broderick y colaboradores (2003) documentan que para estas mismas dos especies, la variabilidad en el tamaño de nidada es relativamente pequeña. Para la tortuga laúd en general se ha reportado baja variación en este atributo de historias de vida en diversas localidades y temporadas (Tucker y Frazer, 1991; Tucker y Frazer, 1994; Dalton, 2006; Santidrián, 2007; Reina *et al.*, 2008, Santidrián *et al.*, 2009). Estos resultados contrastantes demuestran que el tamaño de nidada de tortugas marinas puede o no variar dependiendo de las condiciones ambientales particulares (Broderick *et al.*, 2001).

Una de las posibles explicaciones es que las temporadas donde se registran tamaños de nidada promedio pequeños, se caracterizan por un mayor número de hembras de talla menor, con cavidades menores y por lo tanto menor cantidad de huevos (Roff, 1992; Olsson y Shine, 1997). Otra posible explicación de la variación interanual en este parámetro, son las variaciones ambientales. El clima extremo o el alimento escaso podrían ocasionar esta

variación. La productividad de las zonas de alimentación puede ser muy diferente entre años. En consecuencia, la cantidad de nutrientes que obtienen las hembras y la cantidad de energía utilizada para la reproducción varía entre las temporadas (Jordan y Snell, 2002; Antworth *et al.*, 2006; Wallace *et al.*, 2006). Además, se ha observado que en la tortuga verde *Chelonia mydas* hay una correlación con el ENOS (El Niño Oscilación del Sur) y el número de nidadas (Chaloupka, 2001). En el caso de la tortuga laúd, se ha sugerido que el aumento del número de anidaciones en algunos años en el Pacífico Ecuatorial está asociado con el fenómeno de La Niña. Este último se caracteriza por el enfriamiento atípico de las aguas tropicales del océano Pacífico, provocando una mayor productividad que se traduce en mayor disponibilidad de recursos. En contraste, El Niño se caracteriza por un aumento de las temperaturas del Pacífico y tiene los efectos contrarios, es decir menor disponibilidad de alimento y por tanto de energía para las migraciones y la reproducción (Wallace *et al.*, 2006; Tomillo *et al.*, 2007; Wallace y Saba, 2009). Existen estudios donde se observa que el ENOS afecta la distribución y abundancia de los organismos gelatinosos de los cuales se alimenta la especie, por lo cual este fenómeno tiene un efecto directo en su ciclo de vida (Raskoff, 2001).

La temporada 2001-2002, presentó el tamaño de nidada promedio más bajo, pero como el número de hembras fue muy pequeño no se alcanzan a detectar diferencias estadísticas con las demás temporadas (i.e. los intervalos de confianza son muy amplios). No obstante, cabe mencionar que en esta temporada ocurrió la transición del fenómeno de La Niña y El Niño, lo que podría explicar la baja en éste parámetro reproductor y en el número de hembras registradas.

En la temporada 2000-2001 ocurrió el fenómeno climático La Niña. El tamaño de nidada promedio fue relativamente alto, aunque una vez más no significativo debido en parte al bajo número de hembras observadas. En otros estudios se ha observado que años con este tipo de fenómenos, se caracterizan por temperaturas relativamente bajas y con una mayor productividad en el océano. Es decir, mayores recursos que pueden ser asignados a la reproducción y a la migración (Rostal *et al.*, 1996; Wallace *et al.*, 2006; Tomillo *et al.*, 2007). También este evento se asocia con un registro elevado de tortugas remigrantes como ocurrió en la temporada de 1998-1999 en Las Baulas, Costa Rica (Saba *et al.*, 2007).

A partir de la temporada 2002-2003 se observó una tendencia hacia el aumento en el tamaño de la nidada (Fig. 6). Este patrón posiblemente estuvo relacionado con el aumento de alimento en los sitios de forrajeo. Sin embargo, no hay estudios que comparen las

densidades de poblaciones de cnidarios anualmente y, por lo tanto, no ha sido posible establecer directamente la existencia de una relación entre tamaño de nidada promedio y abundancia de estos organismos. Ocampo (2007), describe que a partir de 1996 en el Playón se observó una reducción en la talla de las hembras anidadoras y un aumento en el tamaño de la nidada.

En la temporada 2006-2007 no fue posible realizar las actividades de manera normal, por motivos de seguridad (Barragán *et al.*, 2007). No obstante, se contabilizaron 105 nidos, pero se desconocen los datos de las hembras, por lo cual solo se tomaron en cuenta las nidadas de las hembras marcadas. Estas circunstancias (i.e., 2 hembras identificadas) generaron estimaciones muy imprecisas de las que no se puede derivar ninguna inferencia sobre la reproducción de laúd en esta temporada.

La variabilidad en el tamaño de la nidada promedio quizá no es el mejor carácter para comprobar diferencias anuales de parámetros reproductores. La mayoría de los trabajos evalúan la variación temporal en la fecundidad de los organismos (i.e., número total de huevos por temporada) o en el número de puestas por temporada. Estas medidas por lo general sí demuestran cambios significativos entre años en el esfuerzo reproductor y asociaciones claras con fenómenos climáticos y con la productividad de zonas de forrajeo (Hawkes *et al.*, 2009).

B. Variación entre meses en el tamaño de la nidada

No se registró variación del tamaño de la nidada entre los meses más importantes de anidación de la especie en el Playón (noviembre – febrero). Originalmente, se esperaba una posible variación en el tamaño de la nidada entre estos meses, por la posibilidad de que hubiera disponibilidad de alimento o nivel de experiencia diferentes entre hembras que llegan en los primeros meses y hembras que llegan en los últimos meses de la temporada.

Dalton (2006) describe que las tortugas remigrantes en Las Baulas, Costa Rica, se caracterizan por llegar a anidar en los primeros meses de la temporada como posible estrategia reproductora para obtener mayor éxito de eclosión, ya que aparentemente las condiciones ambientales son más favorables para el proceso de incubación. Además de que tales condiciones ambientales iniciales, producen proporciones sexuales intermedias (la determinación sexual en tortugas marinas es a través de la temperatura de los nidos;

Mrosovsky *et al.*, 1984). Por lo general, las remigrantes producen más nidadas por temporada, en comparación con tortugas neófitas. Sin embargo, el tamaño de cada nidada de estas remigrantes es menor. Las hembras neófitas presentan un mayor número de huevos por puesta respecto a las remigrantes, aunque producen nidadas de forma menos frecuente. Estas últimas, de acuerdo con los datos de Dalton (2006) tienden a anidar hacia el final de la temporada. De hecho, en el Playón el tamaño de nidada promedio de las hembras remigrantes es menor en comparación con el de las neófitas (medias ajustadas: neófitas 66.01 ± 0.77 , remigrantes 62.39 ± 2.20). En consecuencia, si las hembras remigrantes (nidadas con menos huevos) anidan al inicio de cada temporada y las neófitas (nidadas con más huevos) hacia el final, era posible predecir menores tamaños de nidada promedio en los primeros meses de la temporada (noviembre – diciembre) y, en contraste, tamaños de nidada promedio mayores en los meses tardíos (enero – febrero).

Los datos para el Playón no son congruentes con los escenarios recién descritos. Los tamaños de nidada promedio no son diferentes entre los distintos meses que componen a una temporada. Esto se puede deber a varias causas. (1) Las condiciones ambientales durante la temporada (e.g., variación entre meses en el alimento) no determinan la variación en el número de huevos producidos. Estos últimos deben estar determinados por el alimento consumido (i.e., la energía adquirida) a lo largo de uno o varios años antes de la temporada de anidación. (2) En el Playón las hembras remigrantes no ovipositan con mayor frecuencia durante los primeros meses de la temporada. (3) Las tortugas remigrantes fueron muy pocas (Remigrantes promedio por año = 4.89) durante el periodo de estudio como para detectar diferencias estadísticamente significativas.

Adicionalmente, en el Playón, se observó que mayor número de hembras remigrantes inician la temporada de anidación en los meses de diciembre (14) y enero (15), aunque también hay varias hembras remigrantes que inician la anidación en el mes de noviembre (12) y pocas en los últimos meses de anidación, febrero, marzo y abril (3). Entonces, en realidad las remigrantes están presentes durante toda la temporada, en contraste con lo que Dalton (2006) detectó en Costa Rica.

Cabe destacar que en el mes de noviembre en el Playón de Mexiquillo durante las temporadas analizadas se presentaron los porcentajes de eclosión más bajos, mientras que en los meses de diciembre y enero no se observa un patrón claro en los porcentajes de eclosión. Una vez más este resultado es drásticamente distinto a lo que se encontró para la especie en la población Costarricense, en la que los porcentajes de eclosión son más altos al

inicio de la temporada de anidación (noviembre). De aquí se demuestra, con tortugas laúd, las drásticas variaciones en características de historias de vida entre poblaciones de una misma especie.

C. Variación entre individuos en el tamaño de la nidada

En la mayoría de las temporadas se registraron diferencias en el tamaño de la nidada entre individuos. Las variaciones fenotípicas observadas en el tamaño de la nidada reflejan distintos genotipos y diferentes patrones de interacción genotipo-ambiente (Reznick *et al.*, 2000; Price *et al.*, 2006). Wallace y colaboradores (2007) mencionan que las hembras laúd que anidan en el Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica presentan diferencias significativas en el tamaño de nidada y no una variación en el tamaño de los huevos, debido a que las hembras maximizan el tamaño de la nidada en respuesta a la alta mortalidad embrionaria “más huevos es mejor que grandes huevos”. Por lo tanto, podría existir elevada plasticidad fenotípica en este carácter. Esta estrategia es extrapolable a especies con tasas de mortalidad embrionaria alta o impredecible en estadios tempranos. El aumento en la talla del neonato resulta en una disminución en la fecundidad y las ventajas de ser grandes son superadas por una producción elevada de neonatos cuando hay intensa mortalidad en neonatos (Roff, 1992; Congdon *et al.*, 1999).

Antworth y colaboradores (2006) mencionan que si bien hay una variación en el tamaño de la nidada entre los individuos de la temporada, se debe más al tamaño de la hembra anidadora que a presiones ambientales como al cambio climático o a la disponibilidad de recursos. Sin embargo, Wallace y colaboradores (2007) mencionan que la variación del tamaño de la nidada sí esta influenciada directamente por la estocasticidad ambiental principalmente en la disponibilidad de recursos. Van Buskirk y Crowder (1994) mencionan que el número de nidadas y el tamaño de éstas varían considerablemente debido a la dieta, comportamiento y fisiología del individuo (Van Buskirk y Crowder, 1994). Tukey y Frazer (1991) reportan que no hay diferencias en el tamaño de la nidada en hembras de la misma población anidadora puesto que están expuestas a presiones parecidas.

En el caso particular de las tortugas que anidan en el Playón, aparentemente la variación entre individuos no está determinada por el tamaño de la hembra, tal como argumentan Antworth *et al.* (2006). Esta conclusión está basada en que la comparación que se llevó a cabo entre individuos eliminó el efecto de la talla a través del uso de residuos. Por

lo tanto, las diferencias detectadas deben estar determinadas por distintos genotipos e interacciones genotipo-ambiente.

D. Decremento general en los tamaños de nidada individuales a lo largo de las temporadas reproductoras

En las temporadas analizadas, el tamaño de la nidada que produce una misma tortuga presenta una tendencia hacia menor número de huevos conforme transcurren los meses. Aunque este patrón no alcanza a ser significativo es bastante claro: en la primera puesta el promedio del tamaño de la nidada fue de 67.17 ± 2.89 , en la segunda fue de 66.19 ± 2.93 , en la tercera fue de 63.92 ± 2.33 y por último en la cuarta fue de 62.68 ± 2.45 . El decremento en los tamaños de nidada a lo largo de la temporada reproductora independientemente de la talla de las hembras se ha reportado para otros reptiles (Nussbaum, 1981; Ferguson *et al.*, 1990). Particularmente en las tortugas marinas como la tortuga caguama (Le Buff y Beatty, 1971; Davis y Whiting, 1977; Broderick *et al.*, 2003), tortuga verde (Carr y Hirth, 1962; Mortimer y Carr, 1987) y tortuga laúd (Caldwell, 1959; Tucker y Frazer, 1994). Una de las causas de este fenómeno es que las reservas energéticas van disminuyendo a lo largo de la temporada (Tucker y Frazer, 1994). Otra posible explicación que se da en la tortuga semiacuática *Pseudemydura umbrina* es que los folículos ováricos atrésicos restantes en los ovarios son retenidos y reabsorbidos, lo cual hace que las últimas nidadas sean de menor tamaño. Al parecer, con estos huevos atrésicos se obtiene energía suficiente para iniciar su migración. Es decir, estos ajustes en el número de huevos en las últimas puestas pueden representar un trueque entre el éxito reproductor presente y el futuro (Kuchling y Bradshaw, 1993).

Sin embargo, en otras poblaciones de la tortuga caguama (Kaufmann, 1975) y de la tortuga verde (Bjorndal y Carr, 1989; Broderick *et al.*, 2003) ocurre lo contrario, es decir hay un incremento en el tamaño de la nidada a lo largo de la temporada. Esto se asocia a un aumento gradual en la eficiencia de la capacidad del proceso relacionado con la vitelogénesis (Broderick *et al.*, 2003).

Wallace y colaboradores (2007) mencionan que existen diferencias significativas en las puestas de la misma hembra en tortugas laúd en Las Baulas, Costa Rica, sin embargo no se muestra una tendencia de aumento o disminución de esta. En contraste, Quiñones y colaboradores (2007) reportan que no hay una variación significativa en tamaño de la nidada

de estas tortugas en función de la fecha de puesta. Simplemente, algunas hembras se caracterizan por poner un mayor número de huevos, otras pocos y en algunas tortugas el número de huevos es variable, pero sin un patrón estacional. Esto también se ha reportado en otra población de tortuga laúd (Chua y Furtado, 1988) y de tortuga caguama (Frazer y Richardson, 1986). Quiñones *et al.* (2007) exponen que la poca variabilidad en el tamaño de la nidada de la misma tortuga puede deberse a que la energía almacenada durante el periodo de reposo entre puestas de la misma temporada, puede estar repartida equitativamente, ya que, la adquisición de alimento durante la estación reproductora permite mantener el esfuerzo reproductor estable durante la temporada.

Tucker y Frazer (1994) mencionan que para evaluar los posibles cambios en el tamaño de nidada se debe tomar en cuenta el tamaño de la muestra. Además, de ser posible deben eliminarse aquellas tortugas de inicio y fin de la temporada reproductora, pues con éstas no es posible asegurar un registro confiable del número total de puestas por temporada (i.e., pueden haber comenzado la anidación antes o pueden haber terminado después del periodo de muestreo). No obstante, en la mayoría de los trabajos citados, incluyendo el presente, se ha reconocido que no siempre es posible contabilizar exactamente todas las nidadas de una misma tortuga en una misma temporada. Tucker y Frazer (1994) realizaron el mismo análisis estadístico (medidas repetidas) y no encontraron diferencia en el tamaño de nidada de una misma tortuga entre los diferentes eventos de anidación. Sin embargo, cuando compararon la última nidada contra las primeras sí se registran diferencias. Estos autores no ofrecen ninguna explicación tentativa de este fenómeno.

4. Variación en el éxito de eclosión entre años, meses e individuos

A. Variación entre años en el éxito de eclosión promedio

Se ha reportado un bajo porcentaje de eclosión de la tortuga laúd (entre el 20 y el 60% en promedio) con respecto a otras especies de tortugas marinas, en las que este porcentaje es del 70% o más (Miller, 1997). La alta fecundidad y tiempo de reproducción activa de la especie probablemente compensa la alta mortalidad embrionaria en estadios tempranos y por lo tanto, los bajos porcentajes de eclosión que caracterizan a la especie (Wallace *et al.*, 2007).

El éxito de eclosión, es decir el porcentaje de huevos por nidada en los que se registró rompimiento exitoso de los cascarones, varió entre las temporadas. En estudios previos se considera que los altos porcentajes de mortalidad embrionaria y bajos porcentajes de eclosión en la población de Mexiquillo están relacionados a condiciones de humedad y temperatura extremas. Se ha descartado que el manejo previo a la incubación sea la causa principal de la baja productividad de neonatos de los nidos reubicados, aún cuando el porcentaje de eclosión se reduce en un 20% en el vivero (García, 1998).

En otros trabajos la alta mortalidad embrionaria que se refleja en bajos porcentajes de eclosión, se atribuye principalmente a factores ambientales (temperatura, humedad, salinidad, intercambio gaseoso, tipo de grano de la arena, contenido orgánico, infecciones bacterianas, parásitos, contaminantes químicos, etc.) y maternas (estado nutricional, disponibilidad de nutrientes, efectos hormonales; Ackerman, 1997). Estos factores pueden variar sustancialmente de un año a otro, provocando las diferencias observadas en el estudio.

Desafortunadamente, no se tienen datos de temperatura y humedad de los nidos en el Playón para cada una de las temporadas analizadas, por lo cual es difícil correlacionar los porcentajes de eclosión de las temporadas con estas características del micro-ambiente. Además los análisis estadísticos no pudieron detectar diferencias en temporadas con muestras pequeñas, a pesar de que el promedio en esas temporadas puede ser muy diferente, como en el caso de las temporadas: 1998-1999, 2001-2001 y 2006-2007, que son aquellas con los porcentajes de eclosión más bajos (ver Fig. 13).

En el informe de la temporada 1998-1999 en la que se registró uno de los más bajos éxitos de eclosión (40.59%), la temperatura promedio ambiental en la playa fue de 22.2°C, la máxima de 34.1°C, la mínima de 19.1°C y la humedad ambiental promedio fue de 89.6% (García *et al.*, 1999). Desafortunadamente el tamaño de muestra de ese periodo (7 tortugas) fue pequeño, lo que no permite precisión en la estimación ni detectar diferencias estadísticas con otras temporadas. En contraste, en la temporada 1999-2000 se observó un éxito de eclosión promedio alto de 59.91% y significativamente diferente a temporadas malas, como la temporada 2000-2001 en la que sólo eclosionaron el 45.56% de los huevos. Sin embargo, en estas temporadas 1999-2000 y 2000-2001 no se reportan datos ambientales en los informes, por lo que no se pueden detectar las posibles causas de cambios en los porcentajes de eclosión.

La temporada 2001-2002, fue la peor temporada, tanto en el número de hembras, en el tamaño de nidada y en el éxito de eclosión (33.91%). Esto también ocurrió en otras playas del Pacífico mexicano (Huerta *et al.*, 2002; Sarti *et al.*, 2002). Sin embargo, el análisis estadístico no distingue si es diferente de otras temporadas por el tamaño de muestra (4 tortugas). Las temporadas 2002-2003 (49.12%) y 2004-2005 (43.14%) presentan éxitos de eclosión parecidos, con temperatura en los nidos en un intervalo de 28.8 a 32.3°C (Sarti *et al.*, 2005).

En la temporada 2003-2004 el éxito de eclosión es alto y difiere de temporadas posteriores. La temperatura ambiental varió entre 15°C y 35°C y la humedad relativa entre el 50 y el 90% (Huerta y Machuca, 2004). En los nidos se observó que la temperatura osciló de 27.9°C a 33.6°C y en la arena fue de 28°C a 33.3°C. Estas temperaturas son superiores a los óptimos para la incubación de nidos de laúd (29.5°C; Mrosovsky *et al.*, 1984), pero se encuentran en el rango de las temperaturas de tolerancia (25-27°C a 33-35°C; Ackerman, 1997) e inferiores a las temperaturas letales para la especie (40.2°C; Drake y Spotila, 2002). En esta temporada se registraron lluvias intensas, algo que no se reportaba en temporadas anteriores, lo cual pudo haber favorecido también la eclosión.

En la temporada 2005-2006 se vuelve a registrar un porcentaje de eclosión bajo y significativamente diferente a temporadas favorables. La temperatura ambiental fluctuó entre los 19.35°C y 30.86°C y la humedad relativa se mantuvo entre 54 y 80% (Sarti y Barragán, 2006). En los nidos no se registraron temperaturas letales para los embriones (Drake y Spotila, 2002). Las condiciones de manejo no fueron las ideales en esta temporada, ya que sólo se hacía un patrullaje en toda la noche (en contraste con varios en otras temporadas) y los huevos eran expuestos a mayor tiempo de superficie (tiempo en el cual las nidadas se encuentran fuera del sitio de incubación). Además, se trató de no rebasar la tolerancia de manejo de 5 horas (Chan *et al.*, 1985; Eckert y Eckert 1990). En contraste, en la población de Playa Grande, Costa Rica, esta misma temporada 2005-2006 presentó diferencias significativas con otros años comparados y presentó éxito de eclosión altos y temperaturas bajas (Santidrián, 2007; Santidrián *et al.*, 2009). Por lo tanto, las condiciones micro-ambientales de los nidos y el manejo de las nidadas pueden ser diferentes entre playas de anidación y resultar en distintos éxitos de eclosión.

En la temporada 2006-2007 no fue posible realizar las actividades por motivos de seguridad (Barragán *et al.*, 2007). Se contabilizaron 105 nidos; sin embargo, se desconocen los datos de las hembras, por lo cual sólo se tomó en cuenta la eclosión de nidadas de

hembras identificadas y éste fue de 0%. No es posible afirmar que esta temporada fue mala en cuanto al reclutamiento de la población por la falta de datos. De hecho, en la base de datos de esta temporada se registra un porcentaje de eclosión promedio de 55.36%, porcentaje que incluye nidadas de las cuales no fue posible determinar la tortuga madre.

En algunas temporadas se observaron hembras que presentaron 0% de éxito de eclosión en sus diferentes puestas, lo cual sugiere que no sólo las condiciones ambientales de la playa determinan el éxito de eclosión. Es decir, hay caracteres propios de la hembra (e.g., condición materna) que tienen gran peso en este parámetro.

En general en el Playón, a partir de la temporada 2003-2004 se observa una disminución en el éxito de eclosión. En Guanacaste, Costa Rica ocurrió algo parecido a partir de las temporadas 1999-2000 con un porcentaje promedio de 68.9% y en la temporada 2002-2003 el porcentaje promedio disminuye a 30.4%. Esta disminución del éxito de eclosión coincide con la disminución en el número de hembras que llegaron a la playa. Los autores consideran que puede haber una relación con las condiciones en los océanos (Piedra *et al.*, 2007). En Espíritu Santo, Brasil también se reportan diferencias significativas entre las temporadas comprendidas entre 1994 y 2004 (Thomé *et al.*, 2007).

El porcentaje de eclosión podría estar influenciado por el manejo entre las diferentes temporadas. Cada año se presentan diferentes voluntarios. Aunque el coordinador asesora el trabajo de manejo, las condiciones de trabajo, los cuidados en el transporte y el transplante de las nidadas podrían ser diferentes.

B. Variación entre meses en el éxito de eclosión

No se observó un patrón general de aumento o descenso del éxito de eclosión en los meses de anidación analizados (noviembre a febrero) en el Playón de Mexiquillo. Sin embargo, las condiciones ambientales (temperatura y humedad) sí variaron dentro de la misma temporada. En el caso particular de las temperaturas de los nidos, se han reportado fluctuaciones menores a 1° C en el caso de nidadas de tortuga laúd, verde y caguama durante un ciclo de día-noche. Además existen variaciones en la temperatura a lo largo y ancho de la playa (Hewavisenthi y Parmenter, 2002). En los meses que corresponden al invierno (noviembre – febrero) disminuye la temperatura y durante la primavera (marzo – mayo) ésta se incrementa en grado considerable (Booth, 1998).

En las temporadas 1998-1999 y 1999-2000 se observa una tendencia negativa en el éxito de eclosión; es decir, los primeros meses fueron mejores que los últimos. Sin embargo, en la mayoría de las temporadas ocurre lo contrario: en los últimos meses se incrementa ligeramente el porcentaje de huevos eclosionados (ver Fig. 14). En los informes de las temporadas se registró una muerte embrionaria diferencial al inicio y al final de éstas, repercutiendo en los porcentajes de eclosión. Esto es, en los primeros meses la mayor cantidad de embriones muertos corresponde a estadios tempranos de desarrollo y, por otro lado, en los últimos meses mueren más embriones en estadios tardíos de desarrollo (Sarti *et al.*, 1989). Sin embargo, tanto el número como la proporción de embriones que mueren en estadios tempranos de desarrollo son mayores respecto a los embriones que mueren en estadios tardíos (Romano *et al.*, 2007). Este fenómeno es uno de los principales responsables de los relativamente bajos porcentajes de eclosión en los primeros meses de la temporada.

En general, los porcentajes de eclosión más bajos se dan en el mes de noviembre en las temporadas 2000-2001 (0.01%), 2003-2004 (33%) y 2005-2006 (13%). El caso más extremo fue el mes de noviembre de 2001 en el que el porcentaje de eclosión fue cercano a 0% (n = 9). Los porcentajes de eclosión más altos se reportaron en diciembre de 1999 (69%) y en enero de 2003 y 2004 con el mismo porcentaje de eclosión (64%).

Al explorar posibles relaciones entre condiciones climáticas y la variación temporal en el éxito de eclosión se detectó que en noviembre de los años 2000, 2003 y 2005 la temperatura a las 8 de la mañana fue de las más altas. Estos mismos meses fueron en los que se registraron porcentajes de eclosión más bajos (Fig. 26).

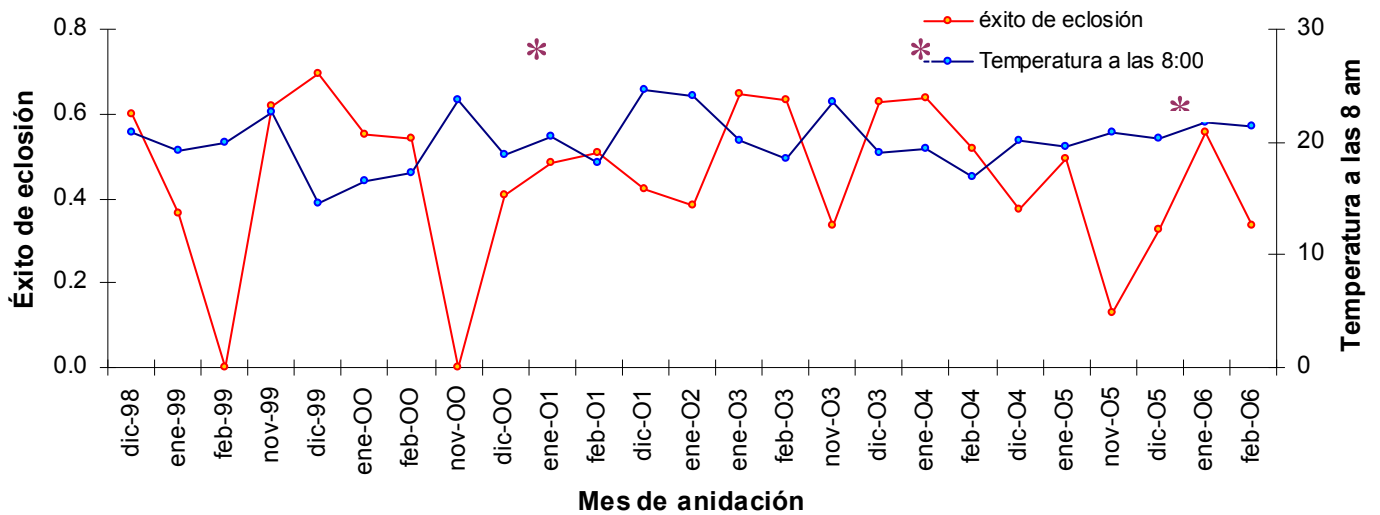
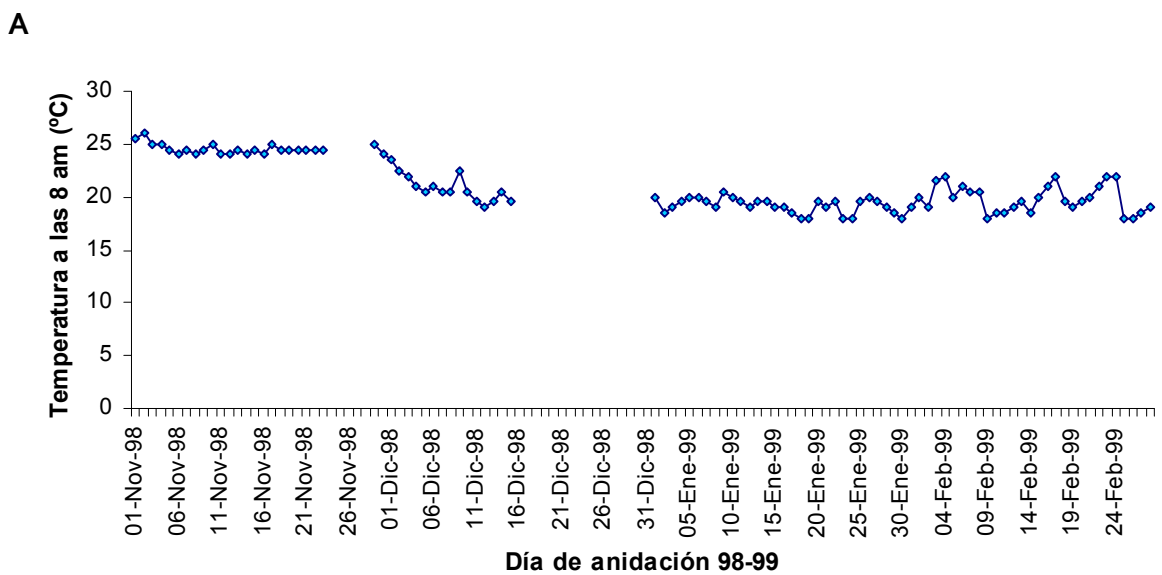


Fig. 26. Éxito de eclosión y temperaturas registradas a las 8 de la mañana para los meses de anidación de las temporadas 1998-2006. Los asteriscos denotan los meses que presentaron éxitos de eclosión bajos y temperaturas altas.

Cabe resaltar que no solo el promedio mensual, también en la mayoría de los días que corresponden al mes de noviembre se presentaron las temperaturas más altas de las temporadas de anidación 1998-2004 (Fig. 27; paneles A, B, C, D). Estos meses fueron los que presentaron más bajos porcentajes de eclosión. Sin embargo las fluctuaciones bruscas de temperaturas que podrían afectar el desarrollo embrionario se dan en los últimos meses de la temporada (enero y febrero; Fig. 27; paneles A, B, C, D).



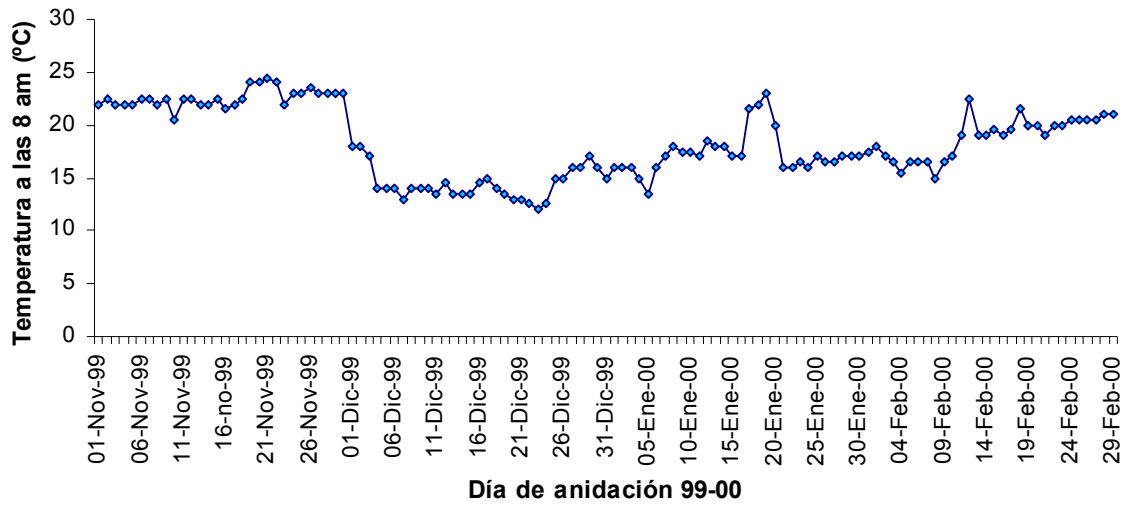
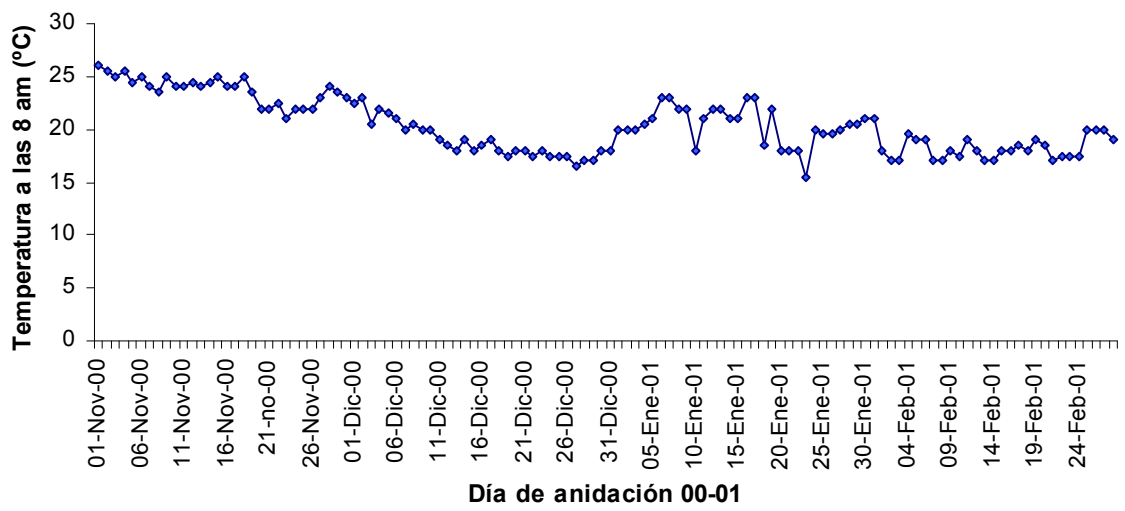
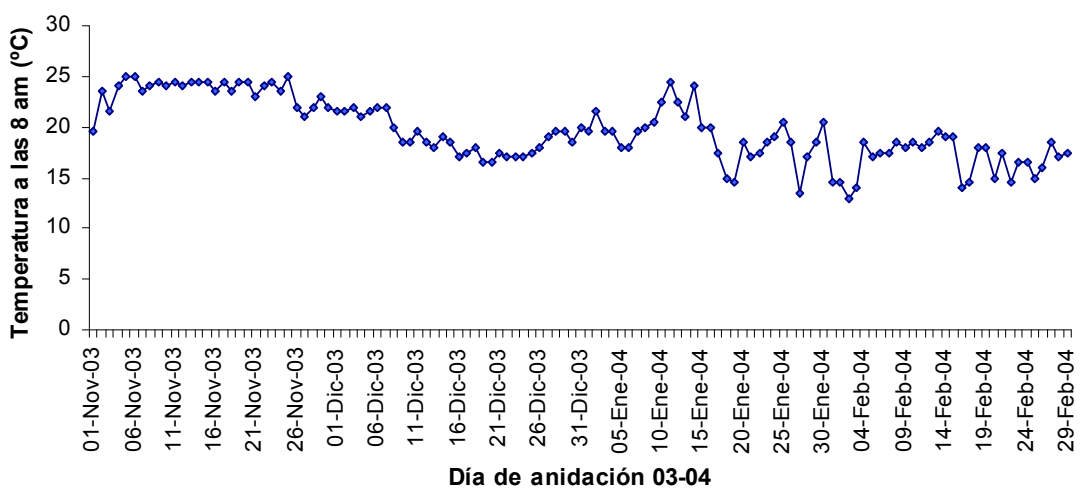
B**C****D**

Fig. 27. Temperaturas diarias registradas a las 8 de la mañana durante las temporadas de anidación de la tortuga laúd de 1998-2004.

En la población de Playa Grande, Costa Rica, el éxito de eclosión disminuyó en los últimos meses de las temporadas. La causa aparente son las temperaturas ambientales y de la arena que van aumentando conforme la temporada avanza y esto a su vez induce la mortalidad de los embriones (Santidrián *et al.*, 2009). En Playa Parguito, Isla Margarita, Venezuela, el éxito de eclosión en el último mes de anidación (julio) es significativamente mayor que los primeros meses (mayo y junio), esto se atribuye a los cambios ambientales, principalmente a la temporada de lluvias y a la variación en la temperatura (Hernández *et al.*, 2007). Sin embargo, en otras playas como Espíritu Santo, Brasil se observa que no hay una variación significativa en el éxito de eclosión entre los meses que abarca la temporada de anidación (Thomé *et al.*, 2007).

Otro factor que no puede omitirse es el transporte de los huevos a los viveros en los que se siembran y vigilan. En otras palabras, los bajos porcentajes de eclosión en los primeros meses también pueden estar influenciados por el manejo de las nidadas. Al inicio de cada temporada nuevos voluntarios se enlistan para trabajar en las playas anidadoras. En consecuencia, la baja experiencia de los voluntarios en los primeros meses en la construcción del nido, la compactación y el manejo de los huevos puede impactar negativamente (al menos en cierto grado) el número de huevos que completan su desarrollo.

C. Variación entre individuos en el éxito de eclosión

En dos temporadas (1999-2000, 2003-2004) se observó claramente la variación en el éxito de eclosión entre las hembras. En estas temporadas se observaron porcentajes de eclosión que van de 0 a 100%. Trabajos previos habían reportado ya este intervalo de variación en esta misma playa de anidación. Sarti y colaboradores (2007) mencionan para el Playón un porcentaje que va de 0 a 30% como mínimo y de 58 a 78% como máximo promedio para las hembras en el Playón.

Wallace y colaboradores (2007) mencionan que el éxito de eclosión en Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica también es drásticamente variable entre hembras. De hecho, documentan que una sola tortuga puede exhibir porcentajes de eclosión que oscilan entre 0 y 67%. En Playa Gandoca, Costa Rica el promedio de eclosión fue de 42.6% con un rango de 0 a 100% (Chacón *et al.*, 2007). En Babunsanti, Surinam, los porcentajes son muy bajos (0 a 25.8%). En Matapica, Surinam la proporción de huevos exitosos oscila de 0 a

56%, lo que se ha asociado a alta depredación y a infecciones por hongos y bacterias (Hilterman y Goverse, 2007). Bell y colaboradores (2003) en Playa Grande, Costa Rica también reportan diferencias en el éxito de eclosión entre hembras. Algunas presentaron valores de entre 71 y 81% y otras de entre 23 y 32%. En Papua, Indonesia, el éxito de eclosión también varía de 0 a 100%, pero con promedios menores al 50%, debido principalmente a la depredación, a inundaciones y a temperaturas extremas (Tapilatu y Tiwari, 2007). En Espíritu Santo, Brasil se observa un porcentaje promedio de eclosión del 65.1 % con intervalos de 0 a 100% (Thomé *et al.*, 2007). Las hembras tienen un papel fundamental en este parámetro, ya que hay hembras que se caracterizan por presentar bajos porcentajes y otras hembras altos porcentajes de eclosión. Diferencias genéticas, de edad y de condición corporal deben ser las principales responsables.

La eclosión nula, que se define como 0% de huevos eclosionados en todas las puestas de una hembra a lo largo de una temporada es un fenómeno poco común, pero que sí ocurre. Esta eclosión nula podría estar asociada a una baja salud materna, a contaminantes químicos o a infecciones bacterianas (Bell *et al.*, 2003). En general, bajos porcentajes de eclosión se asocian a factores extrínsecos que provocan mortalidad embrionaria y también a factores intrínsecos como la infertilidad (i.e., presencia de huevos sin fecundar). En la mayoría de las poblaciones de tortuga laúd se han reportado porcentajes altos de fecundidad pero bajos de éxito de eclosión (Leslie *et al.*, 1996; Bell *et al.*, 2003). Sin embargo, en el campo se suele subestimar la fecundidad, ya que su estimación se lleva a cabo después de que los neonatos eclosionan. En este momento no es posible saber con certeza el número original de embriones ya que muchos murieron tempranamente y el proceso de descomposición en ocasiones impide distinguir si fueron huevos fértiles o no (Bell *et al.*, 2003). Los bajos porcentajes de eclosión de la especie también se asocian a la gran masa de la nidada, a la profundidad a la que se encuentran y al calor producido por los propios embriones. Esto provoca que el intercambio gaseoso de los embriones sea limitado, la temperatura se eleve y se induzca la muerte (Wallace *et al.*, 2004).

D. Incremento del éxito de eclosión de las nidadas individuales a lo largo de las temporadas reproductoras

Se observó un aumento en el éxito de eclosión en las diferentes puestas de una misma hembra conforme transcurre la temporada en el Playón (ver Fig. 18). El promedio del éxito de eclosión de la primera puesta es de $31.47\% \pm 7.16$, en la segunda es de $49.46\% \pm 7.07$, el tercero es de $49.87\% \pm 6.15$, mientras que el de la última es de $46.29\% \pm 6.73$. De hecho, el porcentaje de eclosión de la primera puesta es significativamente diferente a los de las restantes puestas. En el tamaño de la nidada ocurrió la tendencia contraria: el número de huevos que pone una misma hembra disminuye conforme avanza la temporada de anidación (ver Fig. 12). Estos resultados indican que a mayor tamaño de nidada el éxito de eclosión parece disminuir.

Garner (2006) observó que las nidadas grandes de tortuga laúd (más de 60 huevos) presentaban porcentajes de eclosión más bajos respecto a nidadas con menor cantidad de huevos (menos de 60 huevos), en Sandy Point, St. Croix, E. U. A. En el Playón el tamaño de nidada promedio es mayor a 60 huevos (en la primera puesta el promedio del tamaño de la nidada fue de 67.17 ± 2.89 , en la segunda fue de 66.19 ± 2.93 , en la tercera fue de 63.92 ± 2.33 y por último en la cuarta fue de 62.68 ± 2.45 ; ver Fig. 12).

La explicación de la relación inversa entre el tamaño de la nidada y el éxito de eclosión, es que conforme se producen más huevos, se genera más calor por el metabolismo de los embriones. Esto a su vez aumenta la temperatura provocando altas tasas de mortalidad embrionaria. Además, las nidadas que presentan una gran masa, limitan el flujo de gases en la arena (Bell *et al.*, 2003). También es posible sugerir que el comportamiento podría variar en el transcurso de la temporada, de tal forma que las tortugas eligen mejores zonas para anidar y por tanto se ven favorecidas con éxitos de eclosión mayores.

Sin embargo, autores como Quiñones y colaboradores (2007) reportan que no hay una variación significativa en el éxito de eclosión en función de la fecha de puesta en La Playona, Chocó, Colombia. Wallace y colaboradores (2007) reportan que no existe tal relación entre el tamaño de nidada y el éxito de eclosión. Pero que sí hay una variación significativa del éxito de eclosión en la misma hembra. Una vez más, la variación geográfica en las características reproductoras de la tortuga laúd parece ser drástica.

5. Diferencias en el tamaño de nidada y éxito de eclosión entre tortugas neófitas y remigrantes

A. Porcentaje de hembras remigrantes

En general el número de remigrantes en el Playón es muy bajo. De 1998-1999 a 2006-2007, de 408 hembras identificadas solo 44 fueron remigrantes; sólo el 10.78% de la población. Los porcentajes son un poco menores a los reportados en los informes anuales para el Playón. Para esta investigación, se asumió que una hembra es remigrante solo si tenían marcas previas o cicatrices de marca en ambos pliegues de las aletas posteriores.

Los bajos porcentajes de remigración en playas del Pacífico oriental y central se adjudican a las altas tasas de mortalidad de la población por pesquerías agalleras de Perú (Alfaro-Shigueto *et al.*, 2007), Chile (Eckert y Sarti, 1997) y de palangre en Hawai (Wetherall, 1997). Se estima que las pesquerías palangreras y agalleras mataban a un mínimo de 1500 hembras por año en el Pacífico en los 90's. (Spotila *et al.*, 1996, Eckert y Sarti, 1997; Spotila *et al.*, 2000; Griffin *et al.*, 2007). Cuando aumentó el esfuerzo pesquero en Chile, el número de nidadas registradas en el Playón disminuyó dramáticamente (Eckert y Sarti, 1997). La pesca incidental es considerada aún el principal problema en la recuperación de distintas poblaciones de tortugas marinas (Lewison y Crowder, 2007; Poloczanska *et al.*, 2009).

En la actualidad, se desconoce el efecto de la pesca artesanal en las poblaciones anidadoras de laúd de México. En otras especies, como aves marinas (*Diomedea exulans*, *D. amsterdamensis* y *Phoebastria nigripes*, *P. irrorat*, *Procellaria conspicillat*; Ayala *et al.*, 2001; Lewison y Crowder, 2003) y mamíferos marinos como (*Tursiops truncatus*, *Stenella longirostris*, *S. attenuata* y *Pseudorca crassidens*; Northridge, 1984) se ha comprobado que este tipo de pesca provoca altas tasas de mortalidad. Por lo cual, es posible que se hayan extraído muchos individuos de laúd de la población del Pacífico, que se caracterizan por forrajear zonas costeras y presentaban intervalos de remigración cortos por la alta productividad de las zonas. En los últimos años, las poblaciones del Pacífico registran intervalos de remigración más largos característico de los individuos que forrajean en zonas alejadas de la costa (Saba *et al.*, 2008; Wallace y Saba, 2009). Es importante resaltar que durante la década que inició en 1990 el número de tortugas remigrantes era aún más bajo que el observado en las temporadas de estudio. El pequeño incremento de hembras

remigrantes en las últimas temporadas puede deberse a recientes regulaciones de la pesca en sus zonas de forrajeo (Sarti *et al.*, 2005).

Desafortunadamente, en los 90's la tasa anual de declive para la población del Playón de Mexiquillo fue muy alta: de alrededor del 22.66% (Sarti, 1996). Posiblemente el también número pequeño de hembras neófitas en los últimos años sea el efecto de un mínimo reclutamiento en la década de los 80's, debido a otro factor determinante en el declive de esta población: el intenso saqueo de huevos a lo largo del Pacífico mexicano.

Otra explicación de la disminución de individuos remigrantes de la población en el Playón, podrían ser cambios a nuevas zonas de anidación no registradas. Cabe mencionar que existen otras tres playas de anidación importantes en el Pacífico mexicano (Tierra Colorada, Guerrero, Cahuitán y Barra de la Cruz, Oaxaca; Sarti *et al.*, 2007) y que en algunas ocasiones, la misma hembra puede anidar en las diferentes playas. Sin embargo, estos sitios en Guerrero y Oaxaca también han sufrido fuertes disminuciones en sus poblaciones de tortuga laúd (Sarti *et al.*, 2007). Censos aéreos descartaron la posibilidad de nuevas playas de anidación importantes para esta especie en las costas del Pacífico mexicano (Sarti *et al.*, 2007).

Adicionalmente, las condiciones ambientales también son un factor determinante en el declive de la población. Se ha observado que si la productividad de los sitios de forrajeo es alta, estas tortugas incrementan su esfuerzo reproductor y visitan más veces las playas de anidación (Hays, 2000; Reina *et al.*, 2008). Esto ha sido reportado para la tortuga laúd en las Baulas, Costa Rica. Cuando ocurre el fenómeno de La Niña (evento que se caracteriza por temperaturas bajas y mayor productividad) corresponde con altas probabilidades de remigración, mientras que el Niño (evento caliente y que disminuye la productividad) corresponde a una baja probabilidad de remigración (Saba *et al.*, 2007). Aparentemente este no es el caso del Playón de Mexiquillo, aunque aún son necesarios estudios que verifiquen si la disminución en el porcentaje de remigración en esta localidad se debe a baja productividad de los sitios de forrajeo de estas tortugas.

El Programa de Acción para la Conservación de la Tortuga Laúd y su Hábitat tiene como objetivo principal lograr que se recupere la población de la tortuga laúd en el Pacífico mexicano a partir de diferentes acciones. El programa tiene seis estrategias principales: Conocimiento, Manejo, Protección, Cultura, Gestión y Recuperación. Las prioridades en las playas de anidación se concentran en la protección de nidadas, producción de neonatos, creación de áreas protegidas, participación comunitaria y control de depredadores. Las

prioridades en el mar son la evaluación del impacto de la pesca costera en la población, modificación de formas de pesca, la participación del sector pesquero en el establecimiento de normas tecnológicas para eliminar o reducir la captura incidental, y la realización de talleres para sembrar conciencia en la población. Para lograr los objetivos de este programa es necesario fortalecer acuerdos nacionales e internacionales que permitan la recuperación y conservación de la especie (Ramírez *et al.*, 2007).

Se espera que al aumentar el reclutamiento de los neonatos a la población, y disminuir la mortalidad de adultos, la tendencia poblacional cambie después de aproximadamente 15 a 20 años del inicio de las actividades coordinadas en 1997 por el Proyecto Laúd (Sarti, 2007). Este periodo esperado concordaba con la edad a la madurez estimada por Zug y Parham (1996). No obstante, Avens y colaboradores (2009) estiman que la edad media a la madurez para la especie es de 24.5 a 29 años, por lo que es probable que se observe alguna recuperación hasta después de 25 años. Afortunadamente, la recuperación de esta especie se ha visto ya en otras playas de anidación en el Atlántico, con programas de protección de hembras anidadoras, neonatos y huevos similares al Proyecto Laúd. La población de St. Croix, Islas Vírgenes ha registrado un incremento en el número de hembras anidadoras del 13% anual desde principios de los 90's (Dutton *et al.*, 2005).

Sarti y colaboradores (2007) estiman que sólo del 30 al 45% de las nidadas de laúd en el Pacífico mexicano son protegidas, las demás siguen siendo saqueadas o depredadas. Las simulaciones poblacionales reportadas por Santidrián y colaboradores (2008) indicaron que el saqueo de huevos es la causa más importante del declive de la población anidadora de la tortuga laúd del Parque Nacional Las Baulas, Costa Rica. Generalmente se reporta que los esfuerzos de protección de organismos de vida larga deben de estar enfocados a la supervivencia de estados juveniles y adultos (Crouse *et al.*, 1987; Heppell *et al.*, 1996). Sin embargo, las simulaciones realizadas por Santidrián *et al.* (2008) con tortugas laúd indicaron que la población disminuiría mas rápidamente con un saqueo de huevos del 90% (algo que ocurrió en la zona durante aproximadamente 20 años) en comparación con una mortalidad adulta del 20%. Por lo tanto, en especies de vida larga que se encuentran amenazadas como la tortuga laúd, se debe de proteger los estadios tempranos (huevos y neonatos) y tardíos (juveniles y adultos) para evitar su declive.

Las poblaciones anidadoras del Atlántico no presentaron un declive tan dramático como las poblaciones del Pacífico en los últimos 20 años (Troëng *et al.*, 2004). Por ejemplo, en Las Baulas, Costa Rica (población del Pacífico) de 1993-1994 a 1999-2000, se observaron

207 tortugas remigrantes de 1349 hembras marcadas (sólo el 15%). Otro reporte indica que en la temporada 1998-1999 solo el 2% de las hembras fueron remigrantes y en la temporada 2000-2001, el 19% (Reina *et al.*, 2008). En contraste, en Gandoca, Costa Rica (población del Atlántico) en 15 años monitoreados (1990-2004) se ha observado que, en promedio, de 181.47 hembras que anidan anualmente, 76.8 son remigrantes y 105.7 son neófitas; es decir, el 42.3% son remigrantes (Chacón *et al.*, 2007).

Como demuestran los datos, las diferencias entre las poblaciones del Pacífico y del Atlántico son varias. La variación climática provocada por el ENOS en el Pacífico promueve bajas tasas de productividad, las cuales se relacionan con el bajo esfuerzo reproductor (Chavez *et al.*, 2003 y Trites *et al.*, 2007; Hawkes *et al.*, 2009). Además, en el Pacífico, la población fue expuesta en las últimas dos décadas a niveles de hasta 90% de saqueo de huevos. También, el éxito de eclosión es menor, los nidos se encuentran más dispersos, la edad a la madurez podría estar variando de acuerdo a las diferencias en la disponibilidad de alimento y la tasa de crecimiento podría ser menor. Es igualmente destacable que las tasas de mortalidad fueron muy altas en el Pacífico en los últimos años (Spotila *et al.*, 1996, Ferraroli *et al.*, 2004; Wallace y Saba, 2009). Aunque en la actualidad la pesca por palangre en el Atlántico es mayor a lo que ocurre en el Pacífico (Lewison *et al.*, 2004; Donoso y Dutton, 2007). Sin embargo, la población del Atlántico aparentemente es más resiliente que la del Pacífico (Kaplan, 2005; Wallace *et al.*, 2006).

B. Diferencias del tamaño de nidada entre hembras neófitas y remigrantes

El tamaño de la nidada de las hembras neófitas fue significativamente mayor que el de las hembras remigrantes en el Playón durante el periodo analizado. Dalton (2006) también lo reporta para la población de las Baulas, Costa Rica. Sin embargo, las remigrantes al exhibir nidadas más frecuentes tienen un número mayor de huevos promedio por temporada respecto a las neófitas. Distribuir el esfuerzo reproductor a lo largo de la temporada puede ser benéfico para las tortugas remigrantes, puesto que se reduce el riesgo de exposición a depredadores y a condiciones ambientales adversas. En esta población de Centroamérica también se observó que las hembras neófitas ponen huevos más pequeños que las remigrantes. Una vez más, las remigrantes tienen ventajas, ya que se considera que entre más grande sea el huevo, más grande será la cría. Crías grandes presentan mayores tasas de supervivencia debido a su mayor habilidad de locomoción para llegar al agua

(Dalton 2006). Tucker y Frazer (1991) también reportan que las tortugas remigrantes tienen mayor número de puestas que las neófitas y no hay diferencias significativas en la talla entre hembras remigrantes y neófitas. Reina y colaboradores (2004) en 5 temporadas continuas observaron también que las hembras remigrantes llegan primero a anidar y ponen más nidadas en la temporada. Las hembras remigrantes son 25 a 40% más productivas (mayor número de huevos) respecto a las neófitas. En resumen, las hembras remigrantes tienen una mayor contribución en el reclutamiento de la población respecto a las hembras jóvenes.

C. Diferencias en el éxito de eclosión de hembras neófitas y remigrantes

El éxito de eclosión fue marginalmente significativo entre hembras neófitas y remigrantes ($P = 0.07$). Las tortugas remigrantes presentan un mayor porcentaje de eclosión ($59.35\% \pm 4.23$ vs. $51.26\% \pm 13.99$; ver Fig. 21). Una explicación posible es su experiencia para elegir un sitio adecuado para poner los huevos (Dalton, 2006).

En Las Baulas, Costa Rica, las tortugas remigrantes llegan al inicio de la temporada (Octubre y Noviembre) mientras que las neófitas llegan en Diciembre, Enero y Febrero. Las tortugas remigrantes presentan mayor éxito de eclosión que las neófitas aparentemente porque las condiciones ambientales son más favorables en los primeros meses (con temperaturas más bajas). Además se producen proporciones sexuales intermedias (Bell *et al.*, 2003; Dalton, 2006). En el Playón de Mexiquillo las tortugas remigrantes llegan continuamente durante la temporada. Aunque la mayoría inicia la temporada de anidación en los meses de enero (15), diciembre (14) y noviembre (12) y pocas en los últimos meses de anidación: febrero, marzo y abril (3). En otro estudio, llevado cabo también en Costa Rica, no se reportaron diferencias en el éxito de eclosión entre hembras remigrantes y neófitas (Reina *et al.*, 2004).

D. Variación anual en el tamaño de la nidada de hembras remigrantes

No se registraron diferencias significativas en el tamaño de la nidada promedio entre las temporadas analizadas. Hasta la fecha, no existen trabajos que evalúen la variación interanual en este parámetro para las hembras remigrantes. Se esperaban encontrar diferencias anuales en el tamaño de la nidada entre las hembras remigrantes por la variación en la disponibilidad de recursos ocasionada por las condiciones ambientales diferentes en cada temporada. Sin embargo, las hembras remigrantes son más grandes que las neófitas y pueden presentar cavidades de tamaños mayores y, por lo tanto, exhibir tamaños de nidada grandes y similares entre sí. La variación en este parámetro sí fue observada a nivel poblacional debido a que este último análisis incluye a tortugas neófitas y remigrantes.

E. Variación anual en el éxito de eclosión de hembras remigrantes

Se registraron diferencias significativas en el éxito de eclosión promedio de las hembras remigrantes entre las temporadas analizadas. En este caso tampoco existen estudios que exploren la variación temporal en este parámetro para las hembras remigrantes. La variación se atribuye a las condiciones ambientales como la temperatura, precipitación y salinidad diferenciales a las que son expuestas las nidadas en cada temporada de anidación. Cabe resaltar que al considerar tanto neófitas como remigrantes se registraron las mismas diferencias interanuales. La temporada 2003-2004 presentó mayor éxito de eclosión que las temporadas 2005-2006 y 2001-2002. Con los datos disponibles no ha sido posible identificar los factores ambientales particulares que pudieron haber promovido estas variaciones temporales.

6. Factores que promueven la variación interanual en el tamaño promedio de la nidada

En los modelos que se ajustaron a los datos, los factores ambientales considerados, como la temperatura a las 8:00 am, temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación, parecen no tener una relación directa con el tamaño de la nidada. El tamaño de la nidada fue mayormente explicado por las dimensiones de la hembra. Esta relación es muy común entre diversos grupos de reptiles (Rowe, 1994; Roosenbur y Dunham, 1997;

Congdon *et al.*, 2001; Niejalke, 2006). Entre los modelos que propusimos, los que presentan menos variables son más verosímiles (indicados por bajos valores del AIC). Sin embargo, ninguno de los modelos explica de manera satisfactoria el tamaño de la nidada. En otras palabras, la alta proporción de varianza no explicada indica que deben existir otros factores que no se consideraron y que son los responsables de la variación en este atributo.

En otros estudios se argumenta que el tamaño de la nidada está relacionado con las condiciones del océano, donde se encuentran la mayor parte del ciclo de vida las tortugas marinas. Factores como la temperatura del mar, que repercute directamente en la productividad de las zonas de forrajeo y fenómenos meteorológicos como El Niño y La Niña tienen un efecto directo en las características reproductoras de la especie como el tamaño de la nidada y la fecundidad total (Rostal *et al.*, 1996; Wallace *et al.*, 2006; Santidrián *et al.*, 2007). En este trabajo, no fue posible incluir este tipo de variables, pero es necesario que se evalúen en trabajos posteriores para demostrar la influencia de las temperaturas superficiales del mar y de la productividad de zonas de forrajeo sobre la población del Pacífico mexicano. Además, es importante comparar años favorables y desfavorables y examinar su relación con los parámetros reproductores de la especie, tales como el tamaño de la nidada, la fecundidad total, la frecuencia de puesta y la migración.

7. Factores que promueven la variación interanual en el éxito de eclosión

Los factores ambientales examinados, como la temperatura a las 8:00 am, temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación, parecen no tener una relación fundamental con el éxito de eclosión. El éxito de eclosión fue mayormente explicado por la temperatura a las 8:00 y la precipitación. Sin embargo, ninguno de los modelos explica de manera satisfactoria el éxito de eclosión (proporción de varianza explicada = 11%).

En otros estudios se ha dado a conocer que el microambiente (temperatura, humedad, salinidad, intercambio gaseoso, tipo de arena, componentes bacterianos del ambiente de incubación) y la salud maternal (estatus nutricional, disponibilidad de nutrientes, influencias hormonales) están relacionados directamente con el éxito de eclosión (Ackerman, 1997; Bell *et al.*, 2003; Garner, 2006). Un microclima conveniente para la incubación es generado por la interacción de las características físicas del material que compone la playa, la estructura física, el clima local y los huevos en el nido. El microambiente es dinámico y cambia con el estado de la actividad biológica dentro del nido

y a lo largo de la temporada (Ackerman, 1997). En otras palabras, el número de huevos que eclosionan exitosamente se ve afectado por las condiciones del nido y no por los factores climáticos de la playa.

El cambio climático afecta el éxito de eclosión y la mortalidad embrionaria (Griffin *et al.*, 2007). Por ejemplo, los huracanes y la lluvia intensa modifican los perfiles de la playa y la composición del sedimento. Periodos de sequía extensos, impiden a la tortuga hacer los nidos y provocan la deshidratación de los embriones (Jiménez, 2003).

En otros reportes se observa que el tamaño de la nidada también influyó el éxito de eclosión. Tamaños de nidada menores o iguales a 60 presentan porcentajes de eclosión significativamente mayores que aquellas nidadas con más de 60 huevos (Garner, 2006). En el Playón de Mexiquillo el tamaño de la nidada es mayor a 60 huevos. De hecho, el promedio de nidada es de 65.78 ± 5 huevos. Sin embargo, en los modelos ajustados el tamaño de la nidada no parece explicar un porcentaje considerable del éxito de eclosión. Es importante conocer, a través de experimentos controlados, los efectos de las características micro-ambientales del nido sobre la probabilidad de eclosión de los huevos.

VIII. CONCLUSIONES

- La talla mínima reproductora en el Playón de Mexiquillo fue de 139.65 cm LCC y de 99.78 cm ACC, dimensiones similares a lo reportado en otras poblaciones anidadoras del Pacífico.
- Las dimensiones promedio de las tortugas en las temporadas analizadas no mostraron una tendencia de disminución de la talla, como posible consecuencia de presiones de selección por falta de alimento, por la pesca descontrolada o por los cambios en los patrones climáticos.
- Al igual que en otras especies de tortugas marinas, se observó una relación positiva y significativa entre el tamaño de la nidada y el tamaño de la hembra. Es decir, organismos de mayor tamaño, pueden destinar más energía para la reproducción y son capaces de tener mayor cantidad de huevos, puesto que presentan cavidades más grandes.
- Se observó variación anual del tamaño de la nidada en las temporadas analizadas. Esto se puede deber a (a) variaciones ambientales que provocan baja productividad en zonas de forrajeo. Por ejemplo, fenómenos como El Niño y La Niña podrían estar influenciado de manera directa este parámetro. (b) hembras pequeñas, en la temporada hubo mayor número de hembras con tallas pequeñas que soportan una menor cantidad de huevos.
- No se registró variación del tamaño de la nidada entre los meses más importantes de anidación de la especie en el Playón de Mexiquillo. Esto se puede deber a: (1) variaciones ambientales en las condiciones ambientales y energía adquirida antes de iniciar la anidación- (2) en el Playón las hembras remigrantes no ovipositan con mayor frecuencia durante los primeros meses de la temporada. (3) las tortugas remigrantes fueron muy pocas durante el periodo de estudio como para detectar diferencias.
- En la mayoría de las temporadas se registraron diferencias en el tamaño de la nidada entre individuos. Las variaciones fenotípicas observadas en el tamaño de la nidada reflejan diferentes patrones de interacción genotipo-ambiente entre los individuos. El tamaño de la nidada depende del tamaño de la hembra y de las presiones ambientales del momento.

- El tamaño de la nidada presenta una tendencia hacia menor número de huevos conforme transcurre la temporada. Con una diferencia aproximada de 4 huevos entre la primera y la última puesta. Esto se debe posiblemente a que las reservas energéticas podrían emplearse principalmente en las primeras puestas de la temporada y conforme transcurre ésta hay una reducción en las reservas tanto por limitaciones fisiológicas como ambientales.
- El éxito de eclosión varió anualmente. Esta variación puede estar relacionada a las condiciones ambientales (humedad y temperatura letales para la especie), a la salud maternal y al manejo previo a la incubación.
- Hay una relación entre los meses de noviembre de varios años con éxitos de eclosión considerablemente bajos. En este mes se han registrado las temperaturas mensuales más altas en las estaciones meteorológicas cercanas al Playón de Mexiquillo.
- En tres temporadas se observó claramente la variación en el éxito de eclosión entre las hembras. En estas temporadas se observaron porcentajes de eclosión que van de 0 a 100%.
- Se observó un aumento en el éxito de eclosión conforme transcurre la temporada de anidación. En el tamaño de la nidada ocurrió la tendencia contraria: el número de huevos disminuye conforme avanza la temporada. Esto sugiere un compromiso entre cantidad y calidad de los huevos: a mayor tamaño de nidada menor éxito de eclosión.
- En general el número de tortugas remigrantes en el Playón de Mexiquillo es bajo. De 1998-1999 a 2006-2007, de 408 hembras identificadas solo 44 fueron remigrantes; tan sólo el 10.78% de la población. Los bajos porcentajes de remigración en playas del Pacífico se adjudican principalmente a las altas tasas de mortalidad de la población por pesquerías agalleras en el pasado.
- El número pequeño de hembras neófitas en los últimos años puede ser el efecto de un mínimo reclutamiento en la década de los 80's, debido a otro factor determinante del declive de esta población: el intenso saqueo de huevos a lo largo del Pacífico mexicano.
- Se espera que al aumentar el reclutamiento de los neonatos a la población, y disminuir la mortalidad de adultos, la densidad poblacional aumente después de aproximadamente 15 a 20 años del inicio de las actividades coordinadas en 1997.

- El tamaño de la nidada de las hembras neófitas fue significativamente mayor que el de las hembras remigrantes en el Playón de Mexiquillo. Sin embargo, las remigrantes tienen una mayor fecundidad total a lo largo de la temporada respecto a las neófitas.
- El éxito de eclosión presentó diferencias entre las hembras remigrantes y neófitas. Las tortugas remigrantes presentan un mayor porcentaje de eclosión, esto posiblemente se deba a su experiencia para elegir un sitio adecuado para poner los huevos.
- No se registraron diferencias significativas en el tamaño de la nidada entre las hembras remigrantes en las temporadas analizadas.
- Existen diferencias notables en el éxito de eclosión entre las hembras remigrantes en las temporadas analizadas. La variación se atribuye a las condiciones ambientales diferenciales a las que son expuestas en cada temporada de anidación.
- Los factores ambientales de la playa, como la temperatura a las 8:00 am, temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación, parecen no tener una relación directa con el tamaño de la nidada. El tamaño de la nidada fue mayormente explicado por las dimensiones de la hembra.
- Los factores ambientales de la playa parecen tampoco tener una relación fundamental con el éxito de eclosión. La temperatura a las 8:00 am y la precipitación tienen un efecto sobre el éxito de eclosión. Sin embargo, gran parte de la variación en este parámetro podría estar explicado por las condiciones micro-ambientales de los nidos, de las cuales no se disponen datos.
- Los parámetros reproductores evaluados (talla mínima reproductora, tamaño de nidada y éxito de eclosión) así como su variación temporal, nos puede permitir optimizar los planes de manejo y conservación de laúd en el Playón de Mexiquillo. Además de contribuir con el conocimiento de la historia de vida de la especie.

IX. REFERENCIAS

- Ackerman, R. A. 1994. Temperature, time, and reptile egg water exchange. *Isr J Zool*, 40: 293 - 306.
- Ackerman, R. A. 1997. The nest environment and the embryonic development of sea turtles. En: Lutz, P. L. y Musick, J. A. (editores) *The Biology of Sea Turtles.*, CRC Press, New York, 83 - 106.
- Albers, P. H., Sileo, L. y Mulhern, B. M. 1986. Effects of environmental contaminants on snapping turtles of a tidal wetland. *Arch Environ Contam Toxicol*, 15: 39 - 49.
- Alfaro-Shigueto, J., Dutton, P. H., Van Bressemer, M. y Mangel, J. 2007. Interactions Between Leatherback Turtles and Peruvian Artisanal Fisheries. *Chelonian Conserv Biol*, 129 - 134.
- Antworth, R. L., Pike, D. A. y Stiner J. C. 2006. Nesting ecology, current status, and conservation of sea turtles on an uninhabited beach in Florida, USA. *Biol Conserv*, 130: 10 - 15.
- Araúz-Almengor, M y Naranjo, R. 1994. Status of marine turtles *Dermochelys coriacea*, *Chelonia agassizii*, and *Lepidochelys olivacea* at Playa Naranjo, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. 14th Annual Symposium on Sea turtle Biology and Conservation. Hilton Head Island, South Carolina, U.S.A, 1 - 5.
- Arzola, J. 2007. Moisture and temperature in hatching of olive turtle *Lepidochelys olivacea* (Eschsholtz 1829). *Revista de Biología y Oceanografía* 42 (3): 377 - 383.
- Avens, L., Taylor, C., Goshe, L. R., Jones, T. T. y Hastings, M. 2009. Use of skeletochronological analysis to estimate the age of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* in the western North Atlantic. *Endang Species Res*, 8: 65 - 177.
- Ávila, O. P. y Baqueiros, E. C. 2006. Size at sexual maturity in the Queen Conch *Strombus Gigas* from Colombia. *Biol Invemar*, 35 (1): 223 - 233.
- Ayala, L., Amorós, S. y Céspedes, C. 2001. By-catch of albatross and petrel in artisan longline and gillnet fisheries in northern peru Progress report. *Waterbirds*, 24: 137 - 141.
- Barragán, A., Ocampo, E., García, D., Sarti, L. y Dutton, P. 2007. Conservación de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en las playas índice del Pacífico mexicano. Temporada 2006-2007. Informe Técnico Final. Dirección de Especies Prioritarias para la Conservación, CONANP. Kutzari Asoc. Para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas A. C., 15 pp.
- Bell, B., Spotila, J., Paladino, F. y Reina, R. 2003. Low reproductive success of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, is due to high embryonic mortality. *Biol Conserv*, 115: 131 - 138.
- Bell, C. D., Blumenthal, J. M., Broderick A. C. y Godley B. J. 2009. Investigating Potential for Depensation in Marine Turtles: How Low Can You Go?. *Conserv Biol*, DOI: 10.1111/j.1523 - 1739.2009.01313.x, 10 pp.
- Benabib, M. 1983. Algunos aspectos de la biología de *Dermochelys coriacea* en el Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Benabib, M. 1984. Efecto de la temperatura de incubación, la posición del nido y la fecha de anidación en la determinación del sexo de *Dermochelys coriacea*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Benabib, M. y Cruz L. 1982. Establecimiento de un campamento tortuguero en Caleta de Campos, Mich. Estudio de algunos aspectos de la Biología. Biología de campo.
- Binckley, C., Spotila, J., Wilson, K. y Paladino, F. 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia*, 1998: 291 - 300.
- Bjorndal, K. A. y Carr, A. 1989. Variation in clutch size and egg size in the green turtle nesting population at Tortuguero, Costa Rica. *Herpetologica*, 45: 181 - 189.
- Bonin, F., Devaux, B. y Dupré, A. 2006. *Turtles of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 416 pp.
- Booth, D. 1998. Incubation of turtle eggs at different temperatures: do embryos compensate for temperature during development?. *Physiol Zool*, 71 (1): 23 - 26.

- Booth, D. 2000. Incubation of eggs of the Australian broad-shelled turtle, *Chelonian expansa* (Testudines: Chelonidae), at different temperatures: effects on pattern of oxygen consumption and hatchling morphology. *Aust J Zool*, 48: 369 - 378.
- Booth, D. y Astill, K. 2001. Temperature variation within and between nests of the green sea turtle, *Chelonia mydas* (Chelonia: Chelonidae) on Heron Island, Great Barrier Ref. *Aust J Zool*, 49: 71 - 84.
- Boulon, R. H. 2000. Reducción de las Amenazas a los Huevos y las Crías, Protección In Situ, Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas. En: Eckert, K. L., Bjorndal, K. A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (editores) Grupo especialista en Tortugas Marianas UICN/CSE publicación, 4: 192 - 198.
- Boulon, R. H., Dutton, H. P. y McDonald, D. L. 1996. Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*) on St. Croix, U.S. Virgin Island: Fifteen Years of Conservation. *Chelonian Conserv Biol*, 2 (2): 141 - 147.
- Broderick, A. C., Glen, F., Godley, B. J. y Hays, G. C. 2003. Variation in reproductive output of marine turtles. *J Exp Mar Biol Ecol*, 288: 95 - 109.
- Broderick, A. C., Godley, B. J. y Hays, G. C. 2001. Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proc Roy Soc Lond Serie B*, 268: 1481 - 1487.
- Burnham, K.P. y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer, New York.
- Bustard, H. R. y Greenham, P. M. 1968. Physical and Chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Ecology*, 49: 269 - 276.
- Cabral, M., Cuevas, L., Domínguez, R., García, R., Sánchez, L. y Santos, G. 1988. Efecto de las Diferentes Temperaturas (15, 25, 30 y 35 ° C) sobre el Desarrollo embrionario de la Tortuga Laúd (*Dermochelys coriacea*). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F.
- Caldwell, D. K. 1959. On the status of the Atlantic leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, as a visitant to Florida nesting beaches, with natural history notes. *Quart J Flor Acad Science*, 21: 285 - 291.
- Carr, A. y Hirth, H. F. 1962. The ecology and migrations of sea turtles, 5. Comparative features of isolated green turtle colonies. *Amer Mus Novitates*, 2091, 42 pp.
- Caut, S., Hulin, V. y Girondot, M. 2006. Impact of density-dependent nest destruction on emergence success of Guiana leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Animal Conserv*, 9: 189 - 197.
- Chacón, D. y Eckert, K. L. 2007. Leatherback sea turtle nesting at Gandoca Beach in Caribbean Costa Rica: management recommendations from fifteen years of conservation. *Chelonian Conserv Biol*, 6 (1): 101 - 110.
- Chaloupka, M. Y. 2001. Historical trends, seasonality and spatial synchrony in green turtle egg production. *Biol Conserv*, 101: 263 - 279.
- Chan, E. H. y Liew, H. C. 1995. Incubation temperatures and sex-ratios in the Malaysian leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Biol Conserv*, 74: 169 - 174.
- Chan, E. H., Salleh, H. U. y Liew, H. C. 1985. Effects of handling on hatchability of eggs of the leatherback, *Dermochelys coriacea*. *Pertanika*, 8: 265 - 271.
- Chan, E.H., y Liew, H. C. 1996. Decline of the leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956-1995. *Chelonian Conserv Biol*, 2: 196 - 203.
- Chávez, A. 1998. Las regiones Geoecológicas. En Catálogo de biodiversidad en Michoacán. SEDUE.
- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. y Niquen M. C. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217 - 221.
- Chua, T. H. y Furtado, J. I. 1988. Nesting frequency and clutch size in *Dermochelys coriacea* in Malaysia. *J Herpetol*, 22: 208 - 218.
- Cochran, W. y C. Gertrude. 1978. Diseños experimentales. Editorial Trillas. México 661 pp.
- Congdon, J. D., Nagle, R. D., Dunham, A. E., Beck, C. W., Kinney, O. M., Yeomans, S. R. 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): an evaluation of the "bigger is better" hypothesis. *Oecologia*, 121: 224 - 235.

- Congdon, J. D., Nagle, R. D., Kinney, O. M. y Van Loben Sels, R. C. 2001. Hypotheses of aging in a long-lived vertebrate, Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*). *Exp Gerontol*, 36: 813 – 827.
- Convención Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES). Sitio en Internet: www.cites.org
- Convención sobre la Conservación de Especies Migratorias de Animales Silvestres (CMS). Sitio en Internet: www.cms.int
- Correa, P. 1974. Geografía física del estado de Michoacán. Gobierno del estado, Morelia, Michoacán. 459 pp.
- Crouse, D. T., Crowder, L. B. y Caswell, H. 1987. A stage-based population model for Loggerhead Sea Turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68: 1412 - 1423.
- Crowder, I. 2000. Leatherback's survival will depend on an international effort. *Nature*, 405: 881.
- Dalton, E. 2006. The leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*: a model to test age related reproductive hypotheses. Honours Thesis, School of Biological Sciences, Monash University.
- Davis, G. E. y Whiting, M. C. 1977. Loggerhead sea turtle nesting in Everglades National Park, Florida, USA. *Herpetologica*, 33: 18 - 28.
- Donoso, M. y Dutton, P. 2007. Distribución, abundancia relativa y origen de stock de tortugas marinas capturadas incidentalmente por la flota palangrera chilena del pez espada. XII Congreso Latino-Americano de Ciencias do Mar, Florianópolis, 3 pp.
- Dowling, H. G. y Duellman, W. E. 1978. Systematic Herpetology: A Synopsis of Families and Higher Categories. Hiss Publications, New York, 1974 – 1978.
- Drake, D. L. y Spotila, J. R. 2002. Thermal tolerances and the timing of sea turtle hatchling emergence. *J Thermal Biol*, 27 (1): 71 - 81.
- Du, W. y Ji, X. 2002. Effects of incubation temperature on duration of incubation, hatching success, and hatchling traits in the gray rat snake, *Ptyas korros* (Colubridae). *Acta Ecológica Sinica*. 22 (4) : 548- 553.
- Dutton, P. y Mc Donald, D. 1995. Hatch rates of leatherback (*Dermochelys coriacea*) clutches reburied with and without yolkless eggs. Proceedings of the 12th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-361, pp. 177-178. Jekyll Island, Georgia, EEUU.
- Duque, V. M., Páez, V. P. y Patiño, J. A. 2000. Nesting Ecology and Conservation of the Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, at La Playota, Chocoan Gulf of Urabá (Colombia), in 1998. *Actual Biol*, 22 (72): 37 - 53.
- Dutton, D. L., Dutton, P. H., Chaloupka, M. y Boulon, R. H. 2005. Increase of a Caribbean leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biol Conserv*, 126: 186 - 194.
- Dutton, P., Whitmore, C. y Mrosovsky, N. 1985. Masculinization of leatherback (*Dermochelys coriacea*) hatchlings from eggs incubated in Styrofoam boxes. *Biol Conserv*, 31: 249 – 264.
- Eckert, K. L. 1991. The Biology and Population status of Marine Turtles in the North Pacific Ocean. Final Report. NOAA/NMFS, 119 pp.
- Eckert, K. L. 1999. Estado de conservación y distribución de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en al Región del Gran Caribe. En: Conservación de tortugas marinas en la Región del Gran Caribe, un diálogo para el Manejo Regional Efectivo. Red para la conservación de tortugas marinas en el Gran Caribe (WIDECAST), 25 - 33.
- Eckert, K. L. y Eckert, S. A. 1983. Tagging and nesting research of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* on Sandy Point, St. Croix U. S. Virgin Islands. Final Report. U. S. Fish Wildlife Service, 21 pp.
- Eckert, K. L. y Eckert, S. A. 1990. Embryo mortality and hatch success in situ and translocated leatherback sea (*Dermochelys coriacea*) turtle eggs. *Biol Conserv*, 53: 37 - 46.
- Eckert, K. L. y Frazier, J. s/a. Synopsis of the leatherback turtle (DRAFT), 113 pp.

- Eckert, S. A. 2002. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Mar Ecol Prog Ser*, 230: 289 - 293.
- Eckert, S. y Sarti. L. M. 1997. Distant Fisheries implicated in the loss of the World's Largest Leatherback nesting population. *Marine Turtles Newsletter*, 78: 1 - 7.
- Elgar, M. A. y Heaphy, L. J. 1989. Covariation between clutch size, egg weight and egg shape: comparative evidence for chelonians. *J Zool*, 219: 137 - 152.
- Enciclopedia de Municipios de México. 2005. Estado de Michoacán. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Michoacán.
- Ewert, M. A. 1985. Embryology of Turtles. En: Gans, C., Billett, F. y Madereson, P. (editores). *Biology of the Reptiles* John Wiley and Sons. New York, USA, 75 - 267.
- Ferguson, G. W., Snell, H. L. y Landwer, A. J. 1990. Proximate control of variation of clutch, egg, and body size in a west-Texas population of *Uta stansburianae* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, 46: 227 - 238.
- Ferraroli, S., Georges, J., Gaspar, P. y Le Maho, Y. 2004. Where leatherback turtles meet fisheries. Conservation efforts should focus on hot spots frequented by these ancient reptiles. *Nature*, 429: 521 - 522.
- Folk, R. L. 1974. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill Pub. Co. Austin, Texas, 182 pp.
- Frair, W., Ackerman, R. A. y Mrosovsky, N. 1972. Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science*, 177: 791 - 793.
- Frazer, N. B. y Ehrhart, L. M. 1985. Preliminary growth models for green, *Chelonia mydas*, and loggerhead, *Caretta caretta*, turtles in the wild. *Copeia*, 73 - 79.
- Frazer, N. B. y Richardson J. I. 1985. Annual Variation in Clutch Size and Frequency for Loggerhead Turtles, *Caretta caretta*, Nesting at Little Cumberland Island, Georgia, USA. *Herpetologica*, 41 (3): 246 - 251.
- Frazer, N. B. y Richardson, J. I. 1986. The relationship of clutch size and frequency to body size in loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *J Herpetol.* 20: 81 - 84.
- Gamez, L. G. 1996. Descripción Histológica para la determinación sexual de las gónadas de crías recién eclosionadas de la tortuga marina *Dermochelys coriacea*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Gamez, L. G. 2001. Proporción sexual de crías de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) obtenidas mediante dos técnicas de incubación (Vivero y cajas de poliuretano). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- García, D. 2000. Estudio de la filopatría y tamaño poblacional de hembras anidadoras de tortuga laúd, *Dermochelys coriacea*, así como parámetros relacionados con la biología reproductiva en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, 82 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. 4ta. Edición. 220 p. SPP, 1981. Carta de Precipitación Total Anual, Carta de Temperaturas Medias Anuales, Carta Edafológica, Carta de Climas, Carta de Uso del suelo y Vegetación.
- García, N. T. 1998. Evaluación de traslado de nidos de tortuga marina *Dermochelys coriacea* como técnica de Conservación en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias. UNAM, 63 pp.
- García, N. T., Ordoñez, C. E. García, E. M y Huerta P. R. 1999. Informe Final de Actividades Campamento Mexiquillo, 1998-1999. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca, Instituto Nacional de Ecología, Delegación Michoacán, 79 pp.
- García, T. y Ordoñez, E. 1998. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología, Delegación Michoacán, Informe Final de Actividades Campamento Mexiquillo 1997 - 1998.

- García, T., Blanco, M. y Espinosa, C. 1997. Informe final. Programa de protección y conservación de tortugas marinas. Campamento Tortuguero Mexiquillo. Delegación Michoacán. INE-SEMARNAP, 35 pp.
- García, T., Ordoñez, E., García, M. y Huerta, P. R. 1999. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología, Delegación Michoacán, Informe Final de Actividades Campamento Mexiquillo, 1998 – 1999.
- García, T., Rodríguez, M., Ordoñez, C. y Huerta, P. R. 1996. Protección de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) y tortuga golfina (*Lepidochelys olivacea*) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Evaluación de algunas de sus características reproductivas durante la temporada 1995 - 1996. Informe Final. Delegación Michoacán. INE-SEMARNAP, 35 pp.
- Garner, J. A. 2006. An investigation into maternal impact on hatch success: A nest box experiment. En: Garner, J. A. (editor). 2006 Sea Turtle Research Report, St. Croix, U.S. Virgin Islands. WIMARCS publication.
- Garner, J., Garner, S., y Coles, W. 2005. Tagging and nesting research of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) on Sandy Point St. Croix, U.S. Virgin Islands. U.S. Fish and Wildlife Publication, 58 pp.
- Gibson, C. W. D. y Hamilton, J. 1984. Population processes in a large herbivorous reptile: the giant tortoise of Aldabra atoll. *Oecologia*, 61: 230 – 240.
- Godfrey, M., Barreto, R. y Mrosovsky, N. 1997. Metabolically-generated heat in sea turtles nests and its potential effect on the sex ratio of hatchlings. *J Herpetol*, 31: 616 - 619.
- Greer, A., Lazell, J. y Wright, R. 1973. Anatomical evidence for a countercurrent heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Nature*, 181 - 244.
- Griffin, E., Frost, E., White, L. y Allison, D. 2007. Climate Change and Commercial Fishing: A One-two Punch for Sea Turtles. Oceana. Protected the World's Oceans, 12 pp.
- Hall, K. 1987. The relationship between body size and reproductive characteristics in the Leatherback sea Turtle (*Dermochelys coriacea*). Proceedings of the eight Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, 30 - 32.
- Hannah, R. W., Blume, M. T. y Thompson, J. E. 2009. Length and age at maturity of female yelloweye rockfish (*Sebastes ruberimus*) and cabezon (*Scorpaenichthys marmoratus*) from Oregon waters based on histological evaluation of maturity. Oregon Department of Fish and Wildlife Marine Resources Program. Information Reports, 2009 - 2004, 34 pp.
- Hawkes, L. A., Broderick, A. C., Godfrey, M. H. y Godfrey B. J. 2009. Climate change and marine turtles. *Endang Species Res*, 7: 137 - 154.
- Hays, G. C. 2000. The implications of variable remigration intervals for the assessment of population size in marine turtles. *J Theor Biol*, 206: 221 - 227.
- Hays, G. C. 2001. The implications of adult morphology for clutch size in the flatback turtle (*Natator depressa*). *J Mar Biol Assoc UK*, 81: 1063 - 1064.
- Hays, G. C. y Speakman, J. R. 1991. Reproductive Investment and optimum clutch size of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *J Anim Ecol*, 60: 455 – 462.
- Heppell, S. S., Crowder, L. B. y Crouse, D. T. 1996. Models to evaluate hadstarting as a management tool for long-lived turtles. *Ecol Appl*, 6: 556 - 565.
- Hernández, R., Buitrago, J., Guada, H., Hernández-Hamón, H. y Llano, M. 2007. Nesting Distribution and Hatching Success of the Leatherback, *Dermochelys coriacea*, in Relation to Human Pressures at Playa Parguito, Margarita Island, Venezuela. *Chelonian Conserv Biol*, 6 (1): 79 - 86.
- Hewavisenthi, S. y Parmenter, C. 2002. Incubation environment and nest success of the flatback turtle (*Natator depressus*) from a natural nesting beach, *Copeia*, 302 - 312.
- Hilterman, M. L. y Goverse, E. 2007. Nesting and Nest Success of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 1999–2005. *Chelonian Conserv Biol*, 6 (1): 87 - 100.

- Hilterman, M. y Goverse, E. 2001. Aspects of nesting and nest success of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 2000. Guianas Forests and Environmental Conservation Project (CGECP). Technical Report, World Wildlife Fund Guianas / Biotopic Foundation, Amsterdam, the Netherlands, 44 pp.
- Hilterman, M. y Goverse, E. 2002. Aspects of nesting and nest success of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 2001. Guianas Forests and Environmental Conservation Project (CGECP). Technical Report, World Wildlife Fund Guianas / Biotopic Foundation, Amsterdam, the Netherlands, 34 pp.
- Hilterman, M. y Goverse, E. 2003. Aspects of nesting and nest success of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 2002. Guianas Forests and Environmental Conservation Project (CGECP). Technical Report, World Wildlife Fund Guianas / Biotopic Foundation, Amsterdam, the Netherlands, 31 pp.
- Hirth, H. F. 1980. Some aspects of the nesting behavior and reproductive biology of sea turtles. *Amer Zool*, 20: 507 - 523.
- Hirth, H. F. y Ogren, L. H. 1987. Some aspects of the ecology of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* at Laguna Jalova, Costa Rica. NOAA/National Marine Fisheries Service , (NOAA Technical Report NMFS, 20 pp.
- Hirth, H. F., Kasu, J. y Mala, T. 1993. Observations on a leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population New Guinea. *Biol Conserv*, 65: 77 - 82.
- Houghton, J., Myers, E., Lloyd, C., King, R., Isaacs, C. y Hays, G. 2007. Protracted rainfall decreases temperature within leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) clutches in Grenada, West Indies: Ecological implications for a species displaying temperature dependent sex determination. *J Experim Marine Biol Ecol*, 345: 71 - 77.
- Huerta, P. R. y Machuca C. 2004. Informe Final de Investigación de las actividades de Conservación desarrolladas en la Playa de Mexiquillo durante la temporada 2003-2004. En Sarti, L. M., Barragán y Juárez, A. C. (Compiladores). 2004. Conservación y evaluación de la población de tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico mexicano, temporada de anidación 2003-2004. DGVS-SEMARNAT-Kutzari, Asociación para el Estudio y Conservación e las Tortugas Marinas, A. C., 36 pp.
- Huerta, P. R., Escudero, A. H. y Pérez, O. P. 2002. Programa de Protección, Conservación, Investigación y Manejo de de Tortugas Marinas. Informe Final de Actividades 2001-2002 en el Centro de Protección y Conservación de la Tortuga Marinas, Mexiquillo, Michoacán. Dirección de Operaciones de Campo, Departamento de Conservación de la Vida Silvestre. Dirección General de Vida Silvestre, SEMARNAT, 42 pp.
- Huerta, R. y C. Machuca. 2004. Informe Final de Investigación de las Actividades de Conservación desarrolladas en la playa de México durante la temporada 2003-2004. En Sarti y Barragán (Eds.) Conservación y Evaluación de la población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico Mexicano, Temporada de anidación 2003-2004. DGVS-SEMARNAT. Kutzari Asociación para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas, A. C. 36 pp.
- Hughes, G. R. 1996. Nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Tongaland, Kwazulu-Natal, South Africa 1963-1995. *Chelonian Conserv Biol*, 2 (2): 153 - 158.
- Hunghes, G., Bass, A. y Mentis, M. 1967. Further studies on marine turtles in Tongaland, I. *The Lammergeyer*, 3: 6 - 54.
- INEGI. 1992. Anuario estadístico del estado de Michoacán. INEGI. 75 pp.
- INEGI. 2007. Mapa de temperatura media anual, División Municipal. Sitio del INEGI en Internet: www.inegi.gob.mx
- Ji, X. y Du, W. 2001. Effect of thermal and hydric environments on incubating eggs and hatchling traits in the cobra, *Naja naja atra*. *J Herpet*, 35 (2): 186 - 194.

- Jiménez, M. C. Q. 2003. Relación entre las variables ambientales y la reproducción de la tortuga lora (*Lepidochelys kempi*, Garman, 1880) en la Playa de Rancho Nuevo, Tamps. Tesis de Doctorado, México, UNAM, 320 pp.
- Jordan, M. A. y Snell, H. L. 2002. Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction of Galápagos lava lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia*, 130: 44 – 52.
- Kaplan, I. C. 2005. A risk assessment for Pacific leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Can J Fish Aquat Sci*, 62: 1710 – 1719.
- Kaufmann, R. 1975. Studies on the Loggerhead Sea Turtle, *Caretta caretta caretta* (Lineé) in Colombia, South America. *Herpetologica*, 31: 323 - 326.
- Kenney, J. S., Smith, J. L. D., Starfield, A. M. y McDougal, C. W. 1995. The long-term effects of tiger poaching on population viability. *Conserv Biol*, 9: 1127 - 1133.
- Kuchling, G. y Bradshaw, S. D. 1993. Ovarian cycle and egg production of the western swamp tortoise *Pseudemadura umbrina* (Testudines: Chelidae) in the wild and in captivity. *J Zool*, 229 (3): 405 – 419.
- Le Buff, C. R. y Beatty, R. W. 1971. Some aspects of nesting of the Loggerhead turtle, *Caretta caretta* (Linnaeus) on the Gulf Coast of Florida. *Herpetologica*, 27 (2): 153 - 156.
- Leslie, A., Penick, D., Spotila, J. y Paladino, F. 1996. Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, nesting and nest success at Tortuguero, Costa Rica, in 1990–1991. *Chelonian Conserv Biol*, 2: 159 – 168.
- Lewison, R. L. y Crowder, L. B. 2003. Estimating fishery bycatch and effects on a vulnerable seabird population. *Ecol. Appl.*, 13: 743 – 753.
- Lewison, R. L. y Crowder, L. B. 2007. Putting Longline Bycatch of Sea Turtles into Perspective. *Conserv Biol*, 21 (1): 79 - 86.
- Lewison, R. L., Freeman, S. A. y Crowder, L. B. 2004. Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecol Lett*, 7: 221 – 231.
- López, C., Sarti, L. y García, N. 1991. Tortugas marinas de la costa Sur del Estado de Michoacán. Informe Final de Biología de Campo 1990-1991. Facultad de Ciencias, UNAM, 101 pp.
- Machado, J. y Chacón, D. 2002. Informe Temporada 2002 anidación de la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) en la Playa del Parque Nacional Cahuita y Playa Negra- Puerto Viejo, Caribe Sur, Costa Rica. Proyecto para la Conservación de las Tortugas Marinas del Caribe Sur, Salamanca Costa Rica, 41 pp.
- Macip, R., Cisneros, M., Aguilar, X. y Casas, G. Population ecology and reproduction of the Mexican Mud Turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico Estado de México. *Western North American Naturalist*, en Prensa.
- Maloney, J., Darian-Smith, E., Takahashi, Y. y Limpus, C. 1990. The environment of the embryonic loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in Queensland. *Copeia*, 1990: 378 - 387.
- Márcano, L., Alió, J. y Altuve D. 2002. Biometry and size of first maturity of sea trout, *Cynoscion jamaicensis*, in the northern coast of Paria península, Sucre state, Venezuela. *Zootec Trop*, 20 (1): 89 - 103.
- Marco, A. y Pérez-Mellado, V. 1998. Influence of clutch date on egg and hatchling sizes in the annual clutch of *Lacerta schreiberi* (Sauria, Lacertidae). *Copeia*, 1: 145 - 150.
- Maros, A., Louveaux, A. Godfrey, M. y Girondot, M. 2003. *Scapteriscus didactylus* (Orthoptera, Gryllotalpidae), predator of leatherback turtle eggs in French Guiana. *Mar Ecol Prog Ser*, 249: 289 - 296.
- Márquez, M. R. 1990. FAO Species Catalogue. Vol. 11: Sea Turtle of the World. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date. FAO Fisheries Synopsis. Rome. FAO 25 (11): 81 pp.
- Márquez, M., Villanueva, A. y Flores, C. 1981. Anidación de la Tortuga laúd *Dermochelys coriacea schlegelii* en el Pacífico mexicano. *Ciencias Pesquera*, 1 : 45 - 52.

- Márquez, R. 1996. El hombre y las tortugas marinas. En: Las tortugas marinas y nuestro tiempo. Impresora y Encuadernadora Progreso. La Ciencia para todos.
- McGehee, M. A. 1979. Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta*). Master of Science Thesis, Univ. Central Florida, Orlando Florida.
- Merchán, M. F. 1992. El maravilloso mundo de las Tortugas. Ediciones Antiquaria, España, 478 pp.
- Meylan, A. B. y Meylan, P. A. 1999. An Introduction to the Evolution, Life History, and Biology of Sea Turtles. En Eckert, K. L., Bjorndal, K. A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (editores). Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. Pennsylvania, Estados Unidos, 278 pp.
- Miller, J. D. 1997. Reproduction in sea turtles. En P. L., Lutz y Musick, J. A. (editores). The Biology of Sea Turtles. CRC Press, Boca Raton, Fla, 51 - 82.
- Miller, J. D. y Limpus, C. J. 1981. Incubation period and sexual differentiation in the green turtle, *Chelonia mydas*. *L. Zoo B. Vict*, 6: 6 - 73.
- Mitchell, R. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path análisis and structural equation modelling. *Funcional Ecology* 6, 123 - 129.
- Mitchell, R. 2001. Path Analysis: Pollination. En: Scheiner, S. M. y Gurevitch, J. (editores). Design and analysis of ecological experiments, 211 - 231 .
- Morrison, C. y Hero, J. M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *J Animal Ecol*, 72: 270 - 279.
- Mortimer, J. A. 1995. Factors influencing beach selection by nesting sea turtles. En: Bjorndal, K. (editores) Biology and Conservation of the sea turtles. Smithsonian Institute Press. Washington, 615 pp.
- Mortimer, J. A. y Carr, A. 1987. Reproduction and Migrations of the Ascension Island Green Turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 1: 103 - 113.
- Mrosovsky, N. 1983. Ecology of nest site selection of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Biol Conserv*, 26: 47 - 56.
- Mrosovsky, N. y Yntema, C. 1980. Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: implications for conservation practices. *Biol Conserv*, 18: 271 - 280.
- Mrosovsky, N., Dutton, P. y Whitmore, C. 1984. Sex ratios of two species of sea turtle nesting in Suriname. *Can J Zool*, 62 (11): 2227 - 2239.
- Niejalke, D. P. 2006. Reproduction by a small agamid lizard, *Ctenophorus pictus*, during contrasting seasons. *Herpetologica*, 62 (4): 409 - 420.
- Niethammer, K. R., Balazs, G. H., Hatfield, J. S., Nakai, G. L. y Megyesi, J. L. 1997. Reproductive biology of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Tern Island, French Frigate Shoals, Hawaii. *Pac Sci* , 51 (1): 36 - 47.
- Northridge, S. P. 1984 World review of interactions between marine mammals and fisheries. FAO Fish.Pap, (251): 190 pp.
- Nussbaum, R. A. 1981. Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side blotched lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia*, 49: 8 - 13.
- Ocampo, E. O. 2007. Variación de algunos parámetros reproductivos de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán, México; durante la temporada de 1983 a 1999. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, 66 pp.
- Olsson, M. y Shine, R. 1997. The limits to reproductive output: offspring size versus number in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Am Nat*, 149: 179 - 188.
- Ordoñez, C. E. 1998. Análisis histológico para la identificación del sexo de las gónadas de crías de las tortugas marinas *Dermochelys coriacea* y *Lepidochelys olivacea*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Ortega, A., Smith, E., Zúñiga, J. y Méndez, F. 2007. Growth and Demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist* 67 (4): 492 - 502.

- Packard, G., Packard, M., Miller, K. y Boardman, T. 1987. Influence of moisture, temperature and substrate on snapping turtle eggs and embryos. *Ecology*, 68 (4): 983 - 993.
- Pardo M. y M. Ruiz. 2002, SPSS 10 Guía para el análisis de datos, Madrid: Mc Graw Hill. Capítulo 16, análisis de varianza con medidas repetidas, el procedimiento Modelo lineal general: Medidas repetidas, 1 - 28.
- Petratis, P., A. Dunham y P. Niewiarowski. 1996. Inferring multiple causality: the limitations of path analysis. *Functional Ecology* 10, 421 - 431.
- Phillips, J., Garel, A., Packard, G. y Packard, M. 1990. Influence of Moisture and Temperature on Eggs and Embryos of Green Iguanas (*Iguana iguana*). *Herpetologica*, 46 (2): 238 - 245.
- Piedra, R., Vélez, E., Dutton, P., Possardt, E. y Padilla, C. 2007. Nesting of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*) from 1999–2000 through 2003–2004 at Playa Langosta, Parque Nacional Marino Las Baulas de Guanacaste, Costa Rica. *Chelonian Conserv Biol*, 111 - 116.
- Pike, D. 2008. Environmental correlates of nesting in loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Animal Behavior*, 76 (3): 603 - 610.
- Pike, D. A. y Roznik, E. A. 2009. Drowning in a sea of development: Distribution and conservation status of a sand-swimming lizard, *Plestiodon reynoldsi*. *Herpetological Conservation and Biology*, 4 (1): 96 - 105.
- Pinckney, J. 1990. Correlation analysis of adult female, egg and hatchlings sizes in the loggerhead turtle, *Caretta caretta* (L.), nesting at Kiawah Island, South Carolina, USA. *Bull. Mar Sci*, 47: 670 – 679.
- Poloczanska, E. S., Limpus, C. J. y Hays, G. C. 2009. Vulnerability of Marine Turtles to Climate Change. En Sims, D. W. (editor) *Advances in Marine Biology*, Vol. 56, Burlington: Academic Press, 151 - 211.
- Price, E. R., Wallace, B. P., Reina, R. D., Spotila, J. R., Paladino, F. V., Piedra, R. y Vélez, E. 2006. Size, growth and reproductive output of adult female leatherbacks *Dermochelys coriacea*. *Endang Species Res*, 1: 41 – 48.
- Pritchard, P. 1971. The leatherback or leathery turtle, *Dermochelys coriacea*. IUCN Monograph, 1: 1 - 39.
- Pritchard, P. 1982. Nesting of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, in Pacific México, with a new estimate of the world population status. *Copeia*, (4): 741 – 747.
- Pritchard, P. 1986. Sea turtles in Guyana, 1986. Florida Audubon Society, 14 pp.
- Pritchard, P. H. y Mortimer, J. A. 1999. Taxonomy, External Morphology, and Species Identification. En Eckert, K. L., Bjorndal, K. A., Abreu-Grobois, F. A. y Donnelly, M. (editores). *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication Pennsylvania, Estados Unidos, número 4, 278 pp.
- Pritchard, P. y Trebbau, P. 1984. *The Turtles of Venezuela*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles: Oxford, Ohio, 403 pp.
- Protocolo Relativo a las Áreas y a la Flora y Fauna Silvestres Especialmente Protegidas del Convenio para la Protección y el Desarrollo del Medio Marino en la Región del Gran Caribe (SPAW). Sitio en internet: www.cep.unep.org
- Quiñones, L., Patiño, J. M. y Marco A. 2007. Factores que influyen en la puesta, la incubación y el éxito de eclosión de la tortuga laúd, *Dermochelys coriacea*, en La Playona, Chocó, Colombia. *Rev Esp Herí*, 21: 5 - 17.
- Ragotzkie, R. 1959. Mortality of Loggerhead Turtle Eggs from Excessive Rainfall. *Ecology*, 40 (2): 303 - 305.
- Ramírez, O. F., Sarti, L. M. y Barragán A. Programa de Acción para la Conservación de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* y su hábitat en México. 2007. En: Simposio sobre Medio Ambiente. Estado Actual y Perspectivas de la Investigación y Conservación de las Tortugas marinas en las Costas del Pacífico Sur Oriental. Centro Regional de Estudios y Educación Ambiental de la Universidad de Antofagasta, II Región, Chile, 32 pp.

- Raskoff, K. A. 2001. The impact of El Niño events on populations of mesopelagic hydromedusae. *Hidrobiología*, 451: 121 – 129.
- Reina, R. D., Mayor, P. A., Spotila, J. R., Piedra, R. y Paladino, F. V. 2002. Nesting ecology of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988-1989 to 1999-2000. *Copeia*, 653 - 664.
- Reina, R. D., Spotila, J. R. y Paladino, F. V. 2004. Why older ladies are better. En Proceedings of the twenty fourth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, San Jose, Costa Rica, 32 - 33 pp.
- Reina, R. D., Spotila, J. R., Paladino, F. V. y Dunham, A. E. 2008. Changed reproductive schedule of eastern Pacific leatherback turtles *Dermochelys coriacea* following the 1997-98 El Niño to La Niña transition. *Endang Species Res*, 7: 155 – 161.
- Reznick, D., Nunney, L. y Tessier, A. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends Ecol Evol*, 15: 421 – 425.
- Rimblot, F., Fretey, J., Mrosovsky, N., Lescure, J. y Pieau, C. 1985. Sexual differentiation as function of the incubation temperature of eggs in the sea-turtle *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). *Amphibia-Reptilia* 6: 83 - 92.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York, 552 pp.
- Roff, D. A. 2002. Life History Evolution. Sinauer Associates, Sunderland, M. A.
- Romano, M. G. 2007. Relación de la temperatura de incubación y la muerte embrionaria de la tortuga marina laúd (*Dermochelys coriacea*) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, 102 pp.
- Roosenburg, W. M. y Dunham, A. E. 1997. Allocation of Reproductive Output: Egg- and Clutch-Size Variation in the Diamondback Terrapin. *Copeia*, 2: 290 - 297.
- Rostal, D. C., Paladino, F. V., Patterson, R. M. y Spotila, J. R. 1996. Reproductive physiology of nesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Las Baulas National Park, Costa Rica. *Chelonian Conserv Biol*, 2: 230 - 236.
- Rowe, J. W. 1994. Reproductive variation and the egg size-clutch size trade-off within and among populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*). *Oecologia*, 99: 35 - 44.
- Ruane, S., Dinkelacker, A. y Iverson, J. B. Demographic and Reproductive Traits of Blanding's Turtles, *Emydoidea blandingii*, at the Western Edge of the Species' Range. *Copeia*, 4: 771 - 779.
- Ruiz, F. 1988. Fundamentos de embriología y fisiología de la reproducción. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. UNAM, 141 - 203.
- Saba, V. S., Santidrián, P. T., Reina, R. D., Spotila, J. R., Musick, J. A., Evans, D. A. y Paladino, F. V. 2007. The effect of the El Niño Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *J Appl Ecol*, 44 (2): 395 - 404.
- Saba, V. S., Shillinger, G. L., Swithernbank, A. M., Block, B. A., Spotila, J. R., Musick, J. A., Paladino, F. V. 2008. An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: consequences of ENSO. *Deep-Sea Res I*, 55: 646 - 660.
- Santidrián, P. T. 2007. Factors Affecting Population Dynamics of Eastern Pacific Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*). Tesis de Doctorado, Drexel University, 103 pp.
- Santidrián, P. T., Saba, V. S., Piedra, R., Paladino, F. V. y Spotila, J. R. 2008. Effects of Illegal Harvest of Eggs on the Population Decline of Leatherback Turtles in Las Baulas Marine National Park, Costa Rica. *Conserv Biol*, 22: 1216 - 1224.
- Santidrián, P. T., Suss, J. S., Wallace, B. P., Magrini, K. D., Blanco, G., Paladino, F. V. y Spotila, J. R. 2009. Influence of emergence success on the annual reproductive output of leatherback turtles. *Mar Biol*, 156: 2021 – 2031.

- Sarti, L. M. 2004. Situación actual de la Tortuga Laúd (*Dermochelys coriacea*) en el Pacífico Mexicano y medidas para su recuperación y conservación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Edición Jatziri Pérez, 20 pp.
- Sarti, L. M. 2007. Situación actual de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico Oriental. En Simposio sobre Medio Ambiente. Estado Actual y Perspectivas de la Investigación y Conservación de las Tortugas marinas en las Costas del Pacífico Sur Oriental. Centro Regional de Estudios y Educación Ambiental de la Universidad de Antofagasta, II Región, Chile, 15 pp.
- Sarti, L. M., Barragán A. y Dutton, P. (compiladores) 2005. Informe final de Conservación de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en las playas índice del Pacífico mexicano. Temporada 2004-2005. DGVS-SEMARNAT. Kutzari Asoc. Para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas A. C, 9 pp.
- Sarti, L. M., Barragan, A. R., García D. M., García, N., Huerta, P. y Vargas, F. 2007. Conservation and Biology of the Leatherback Turtle in the Mexican Pacific. *Chelonian Conserv Biol*, 6 (1): 70 - 78.
- Sarti, L. M., Barragán, A., Huerta, P., Vargas, F., Tavera, A., Ocampo, E., Escudero, A. Pérez, O., Licea, M. A., Vasconcelos, D., Ángeles, M. A. y Dutton, P. 2002. Distribución y estimación del tamaño de la población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico mexicano y centroamericano. Temporada 2001-2002. Informe Final de Investigación. DGVS-SEMARNAT, NMFS, USF&WS, CI- México.
- Sarti, L. M., Eckert, S. A., Garcia, N. T. y Barragan, A. R. 1996. Decline of the world's largest nesting assemblage of leatherback turtles. *Marine Turtle Newsletter*, 74: 2 - 5.
- Sarti, L. M., Villaseñor, A. E., Carranza, S. J. y Robles D. M. 1989. Investigación y Conservación de las Tortugas Laúd (*Dermochelys coriacea*) y Golfina (*Lepidochelys olivacea*) en Mexiquillo, Michoacán. V Informe de Trabajo. SEDUE. Subdelegación de Ecología, Michoacán 1988-1989, 40 pp.
- Sarti, L. M. y Barragán, A. R. (compiladores). 2006. Proyecto laúd. Conservación de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea*. Temporada de anidación 2005-2006. Especies Prioritarias para la Conservación. Conanp-Semarnat. Kutzari, Asociación para el Estudio y Conservación de las tortugas marinas.
- Sarti, L. M. 2000. *Dermochelys coriacea*. En: IUCN 2006. IUCN Red List of Threatened Species. Sitio en Internet www.iucnredlist.org
- Sarti, L., Barragán, A. García, N. y Eckert, S. 2000. Declinación de la población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico mexicano. Sociedad de Herpetología. Xalapa, Veracruz, 24 pp.
- Sarti, L., Barragán, A. y Huerta, P. 2001. Informe Final de Investigación de las Actividades de Conservación desarrolladas en la playa de México durante la temporada 2000-2001. Conservación y Evaluación de la población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico Mexicano, Temporada de anidación 2000-2001. DGVS-SEMARNAT. Kutzari Asociación para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas, A. C.
- Sarti, L., Barragán, A. y Huerta, P. 2004. Informe Final de Investigación de las Actividades de Conservación desarrolladas en la playa de México durante la temporada 2003-2004. Conservación y Evaluación de la población de la tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico Mexicano, Temporada de anidación 2003-2004. DGVS-SEMARNAT. Kutzari Asociación para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas, A. C.
- Sarti, L., Barragán, A., Huerta, P. y Vargas, F. 2005. Conservación y evaluación de la población de tortuga laúd en el Pacífico mexicano, temporada de anidación 2004-2005. DGVS-SEMARNAT-Kutzari, Asociación para el Estudio y Conservación de las Tortugas Marinas A. C.
- Sarti, L., C. López, N. García, C. Ordóñez, L. Gámez, C. Hernández, A. Barragán y F. Vargas. 1993. Protección e investigación de algunos aspectos biológicos y reproductivos de las tortugas marinas *Lepidochelys olivacea* (golfina) y *Dermochelys coriacea* (laúd) en el Playón de Mexiquillo,

- Michoacán. Informe final. Temporada de anidación 1992-1993. Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sarti, L., García, N., Barragán, A. y Eckert, S. 1996. Variabilidad genética y estimación del tamaño de la población anidadora de tortuga laúd y su distribución en el Pacífico mexicano. Temporada de anidación 1995-1996. Informe Técnico final de proyecto. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Sarti, L., García, N., Barragán, R. y Eckert, S. 1998. Estimación del Tamaño de la Población anidadora de Tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico Mexicano y su Distribución en el Playón de Mexiquillo. Durante la temporada de Anidación 1997-1998. Informe final de investigación, Facultad de Ciencias, UNAM, 24 pp.
- Sarti, L., Gómez, A., Jiménez, B., Robles, M. y Ruiz, T. 1987. III Informe de trabajo. Investigación y Conservación de las tortugas Laúd (*Dermochelys coriacea*) y Golfina (*Lepidochelys olivacea*) en Mexiquillo, Michoacán. Temporada de anidación 1986-1987. Informe Técnico. SEDUE Subdelegación de Ecología, Michoacán, 46 pp.
- Sarti, L., Jiménez, B. y López, C. 1988. Programa de investigación y de conservación en el área protegida para tortugas marinas en la zona sur de Michoacán. Temporada de anidación 1987-1988. Facultad de Ciencias, UNAM, 87 pp.
- Sarti, L., López, C., García, N., Ordóñez, C., Gamez, L., Hernández, C., Barragán, A. y Vargas, F. 1993. Protección e investigación de algunos aspectos biológicos y reproductivos de las tortugas marinas *Lepidochelys olivacea* (golfina) y *Dermochelys coriacea* (laúd) en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Informe final. Temporada de anidación 1992-1993. Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sarti, L., López, C., García, N., Ordóñez, C., Gamez, L., Hernández, C., Barragán, A. y Vargas, F. 1992. Estudio de las poblaciones de Tortugas Marinas *Lepidochelys olivacea* (golfina) y *Dermochelys coriacea* (laúd) con énfasis en aspectos conductuales y reproductivos en el Playón de Mexiquillo, Michoacán. Temporada 1991-1992. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Sarti, L., Villaseñor, A., Jiménez, B., Carranza, J. y Robles, M. 1989. Evaluation of Conservation Techniques utilized at Mexiquillo Beach, Michoacán, México for *Dermochelys coriacea* and *Lepidochelys olivacea* during the 1986-1987 nesting season. En Eckert, S., Eckert, K. y Richardson, T. (Compiladores). Proceedings of the Ninth Annual Workshop on Sea Turtle Conservation and Biology, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-232, 155 - 158.
- Sarti, L., Barragán, A., Balbuena, G., Carmona, R., Herrera, M., Gómez, C., Cuellar, L., Pineda, H., Cruz, F., Vargas, P., Karma, S. y Argueta, T. 1994. Biología de Campo "Aspectos biológicos y reproductivos de las tortugas marinas que anidan en México". Laboratorio de tortugas marinas. Depto. De Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Schwandt, A. J., Williams, K. L., Steyermark, A. C., Spotila, J. R. y Paladino, F. V. 1996. Hatching Success of the Leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Natural Nests at Playa Grande, Costa Rica. En: J.A. Keinath, D. E. Barnard, J.A. Musick, and B.A. Bell, 1996. Proceedings of the Fifteenth Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-387, 355 pp.
- Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Michoacán. 1988. Colección Enciclopédica de los municipios de México. Los municipios de Michoacán. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Michoacán (Editores).
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental- Especies nativas de México de Flora y Fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión y cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized?. *Evolution*, 46: 828 – 833.

- Smiley, H. 1994. A comparative study of nesting Atlantic and Pacific Sea Turtles (*Dermochelys coriacea*). *Bios*, 65 (1): 16 - 22.
- Smith, F. A., Brown, J. H. y Valone T. J. 1997. Path analysis: a critical evaluation using long-term experimental data. *The American Naturalist*, 149 (1): 29-42.
- Spotila, J. R., Dunham, A. E., Leslie, A. J., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T. y Paladino, F. V. 1996. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: Are leatherback turtles going extinct? *Chelonian Conserv Biol*, 2: 209 – 222.
- Spotila, J. R., Reina, R. D., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T. y Paladino, F. V. 2000. Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*, 405: 529 – 530.
- Standora E. A., Morreale, S. J., Ruíz, G. J. y Spotila, J. R. 1982. Sex determination in green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings can be influenced by egg position within the nest. *Bull Ecol Soc Am* 62: 83 - 84.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Stewart, K., Johnson, C. y Godfrey, M. H. 2007. The minimum size of leatherbacks at reproductive maturity, with a review of sizes for nesting females from the Indian, Atlantic and Pacific Ocean basins. *Herpetol J*, 17: 123 - 128.
- Tapilatu, R. F. y Tiwari, M. 2007. Leatherback Turtle, *Dermochelys coriacea*, Hatching Success at Jamursba-Medi and Wermon Beaches in Papua, Indonesia. *Chelonian Conserv Biol*, 154 - 158.
- Thomé, J. C. A., Baptistotte, C., Moreira, L., Scalfoni, J. T, Almeida, A. P., Rieth, D. B. Y Barata, P. C. 2007. Nesting Biology and Conservation of the Leatherback Sea Turtle (*Dermochelys coriacea*) in the State of Espírito Santo, Brazil, 1988–1989 to 2003–2004, *Chelonian Conserv Biol*, 6 (1): 15 - 27.
- Trites, A. W., Miller, A. J., Maschner, H. D., Alexander, M. A., Bograd, S. J., Calder, J. A., Capotondi, A., Coyle, K. O., Di Lorenzo, E., Finney, B. P., Gregr, E. J., Grosch, C. E., Hare, S. R., Hunt, G. L., Jahncke, J., Kachel, N. B., Kim, H., Ladd, C., Mantua, N. J., Marzban, C., Maslowski, W., Mendelssohn, R., Neilson, D. J., Okkonen, S. R., Overland, J. E., Reedy-Maschner, K. L., Royer, T. C., Schwing, F. B., Wang, J. X. y Winship, A. J. 2007. Bottom-up forcing and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatas*) in Alaska: assessing the ocean climate hypothesis. *Fisheries Oceanography*, 16: 46 - 67.
- Troëng, S., Chacón, D. y Dick, B. 2004. Posible decline in leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting along the coast of Caribbean Central America. *Oryx*, 38 (4): 395 - 403.
- Tucker, A. D. y Frazer, N. B. 1991. Reproductive Variation in Leatherback Turtles, *Dermochelys coriacea*, at Culebra National Wildlife Refuge, Puerto Rico. *Herpetologica*, 47(1): 115 - 124.
- Tucker, A. D. y Frazer, N. B. 1994. Seasonal Variation in Clutch Size of the Turtle, *Dermochelys coriacea*. *J Herpetol*, 28 (1): 102 - 109.
- Tucker, J. K., Moll, D. y Moll, E. O. 1999. Growth of slider turtles (*Trachemys scripta*) from temperate and tropical populations. *Chelonian Conserv Biol*, 3: 464 – 467.
- Van Buskirk, J. y Crowder, L. B. 1994. Life-history variation in marine turtles. *Copeia*, 1: 66 - 81.
- Verhage, S. B. y Moundjim, E. B. 2005. Three years of marine turtle monitoring in the Gamba Complex of Protected Areas, Gabon Central Africa, 2002-2005. Report for World Wide Fund for Nature, Gland, Switzerland, 64 pp.
- Wallace, B. P., Kilham, S. S., Paladino, F. V. y Spotila, J. R. 2006. Energy budget calculations indicate resource limitation in eastern Pacific leatherback turtles. *Mar Ecol Prog Ser*, 318: 263 – 270.
- Wallace, B. P., Saba, V. S. 2009. Environmental and anthropogenic impacts on intra-specific variation in leatherback turtles: opportunities for targeted research and conservation. *Endang Species Res*, 7: 11 – 21.
- Wallace, B. P., Sotherland, P. R., Spotila, J. R., Reina, R. D., Franks, B. F. y Paladino, F. V. 2004. Biotic and Abiotic Factors Affect the Nest Environment of Embryonic Leatherback Turtles, *Dermochelys coriacea*. *Phys Biochem Zool*, 77 (3): 423 – 432.

- , B. P., Sotherland, P. S., Santidrián, P. T., Reina, R. D., Spotila, J. R. y Paladino, F. V. 2007. Maternal investment in reproduction and its consequences in leatherback turtles. *Oecologia*, 152: 37 - 47.
- Wetherall, J. 1997. Mortality of sea turtles in the Hawaii longline Fishery: A preliminary assessment of population impacts. Honolulu Laboratory. Administrative Report, 54 pp.
- Whitmore, C. P. y Dutton, P. H. 1985. Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biol Conserv*, 34: 251 - 272.
- Whitmore, C. P. y Dutton, P. H. 1985. Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biol Cons*, 34: 251 - 272.
- Wilbur, H. y Morin, J. 1988. Life history evolution in turtles. En: Gans, C. y Huey, R. (editores). *Biology of the Reptilia*. Liss, New Cork, New Cork. 387 - 439.
- Wilhoft, D., Hotaling, E. y Franks, P. 1983. Effects of temperature on sex determination in embryos of the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *J. Herpetol*, 17: 38 - 42.
- Wood, D. y Bjorndal, K. 2000. Relation of Temperature, Moisture, Salinity, and Slope to Nest Site Selection in Loggerhead Sea Turtles. *Copeia*, 2000 (1): 109 - 119.
- Wootton, J. 1994. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology* 75 (1): 151-165.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, 663 pp.
- Zug, G. y Parham, J. 1996. Age and growth in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) A Skeletochronological analysis. *Chelonian Conserv Biol*, 2 (2): 244 - 249.