



Evaluación trienal de la actividad de anidación de la tortuga marina *Chelonia mydas* en Playa Lagarto, Los Santos, Panamá

Triennial evaluation of the nesting activity of the sea turtle *Chelonia mydas* in Playa Lagarto, Los Santos, Panama

Jorge M. Castillo-Beitia

Universidad Autónoma de Chiriquí, Panamá.

jorge.castillo@unachi.ac.pa

<https://orcid.org/0009-0005-2414-1240>

Roberto Lombardo

Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Veraguas, Panamá.

roberto.lombardo@up.ac.pa

<https://orcid.org/0000-0002-0279-8621>

Eimy Suaza

Save The Turtles Venao, Panamá.

evsuaza@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-7877-2284>

Yerson Cruz-Mendivelso

University of Greifswald, Alemania.

yerson9311@hotmail.com

<https://orcid.org/0009-0006-5810-703X>

Santiago Jiménez-Arias

Organización Tortugas Pedasí, Panamá.

santiago.jimenez.arias1@gmail.com

<https://orcid.org/0009-0004-0813-5812>

Luisa F. López-Lozano

Organización Tortugas Pedasí, Panamá.

luisa.lopez3110@gmail.com

<https://orcid.org/0009-0003-5904-0330>

Deikel Saavedra

Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Veraguas, Panamá.

deikelsaavedra@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-3012-5459>

Fecha de recepción: 9 de agosto de 2024

Fecha de aceptación: 16 de abril 2025

DOI: <https://doi.org/10.48204/j.tecno.v27n2.a7659>

RESUMEN

Con el objetivo de evaluar la actividad de anidación de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) durante tres años en Playa Lagarto, se realizaron monitoreos nocturnos desde mayo de 2021 a abril de 2024. Para ello se delimitaron nueve segmentos en la playa donde se registraron los siguientes datos para cada tortuga anidante: fecha, horario de anidación, número de actividad de anidación, datos biométricos, rastros, tipos de rastros, número de cama y zona de anidación. Se registraron 535 eventos de anidación, distribuidos en actividades de anidación falsa (41.12%), arrastres (26.36%), nidos efectivos (21.87%) y casos desconocidos (10.65%). *Chelonia mydas* anida con mayor frecuencia desde diciembre a abril y sale a anidar principalmente entre las 21:00 horas hasta las 23:00 horas. Se registraron 193 medidas de hembras anidantes, de las cuales se registró el promedio del largo curvo del caparazón (92.4 ± 7.12 cm) y el ancho curvo del caparazón promedio (86.1 ± 6.35 cm). Entre los 110 nidos observados, un 87.27% fueron exitosos y el 12.73% fueron saqueados. Este estudio contribuye a la focalización de esfuerzos de protección, para diseñar estrategias de conservación más efectivas, proteger hábitats esenciales y garantizar la conservación de las tortugas verdes.

PALABRAS CLAVE

Bermas, conservación, tortuga verde, nido, Panamá.

ABSTRACT

To evaluate the nesting activity of the green turtle (*Chelonia mydas*) over a three-year period at Playa Lagarto, nighttime monitoring was conducted from May 2021 to April 2024. The beach was divided into nine segments to determine whether the turtles preferentially use specific areas for nesting. For each turtle, data on date, nesting time, nesting activity number, biometric measurements, tracks, track types, nest count, and nesting segment were recorded. A total of 535 nesting events were documented, categorized as false nesting (41.12%), false crawls (26.36%), successful nests (21.87%), and unknown cases (10.65%). *Chelonia mydas* was found to nest most frequently between December and April, predominantly between 21:00 and 23:00 hours. Biometric data were recorded for 193 nesting females, with an average curved carapace length of 92.4 ± 7.12 cm and an average curved carapace width of 86.1 ± 6.35 cm. Among the 110 observed nests, 87.27% were successful, while 12.73% were poached. This study aids in optimizing conservation efforts by informing the design of effective strategies to protect essential habitats and ensure the long-term survival of green turtles.

KEYWORDS

Berms, conservation, green turtle, nest, Panama.

INTRODUCCIÓN

La tortuga *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758), al igual que todas las especies de tortugas marinas emplean diferentes hábitats en su periodo de vida (Kim *et al.*, 2024). Durante sus primeros años habitan zonas pelágicas, mientras que, en etapas juveniles se traslada a zonas costeras poco profundas y migran entre zonas de alimentación, lo cual puede ser influenciado por varios factores como: los cambios en la temperatura del agua (Kubis *et al.*, 2009; Limpus

& Chaloupka, 1997), las corrientes predominantes (Bass *et al.*, 2006) y las variaciones en la calidad del hábitat (Godley *et al.*, 2001). Por otra parte, su tendencia a la filopatría implica que los juveniles migran desde su sitio de origen hacia áreas de alimentación, regresando años después para reproducirse en el mismo lugar (Bowen *et al.*, 1992; Carr & Ogren, 1960). Finalmente, en el periodo de adultez alternan entre áreas de reproducción y alimentación (Bolten, 2003).

Se considera que esta especie es principalmente herbívora, ya que se alimenta de pastos marinos en su rango de distribución (Mortimer, 1982); sin embargo, también pueden alimentarse de algas (Bjorndal, 1980, 1985; Brand-Gardner *et al.*, 1999; Ferreira *et al.*, 2006; Forbes, 1994; Read, 1991). El número de la población de tortugas verdes es un indicador fiable del estado de conservación de los ecosistemas marinos, dado que desempeña un papel integral en las interacciones interespecíficas como presa, consumidor y competidor, a la vez que modifica la estructura física de los hábitats con su actividad de forrajeo (Chaloupka *et al.*, 2008).

Los cambios de hábitat durante el desarrollo suelen estar asociados con la maximización de las tasas de crecimiento, ya que las tortugas se desplazan hacia ambientes que favorecen una mayor ingesta de nutrientes (Bjorndal & Bolten, 1988; Koch *et al.*, 2007). La dinámica espacial y temporal de la distribución de estos nutrientes puede causar diferencias en las tasas de crecimiento, la medida correspondiente a la madurez sexual inicial y los ciclos de desarrollo gonadal a lo largo de la vida de las tortugas (Bjorndal & Bolten, 1988; Kubis *et al.*, 2009; Limpus & Chaloupka, 1997). En consecuencia, la longitud del caparazón varía entre los sitios de anidación de tortugas marinas: en México, de 65 a 117 cm; en Galápagos, entre 74 y 100 cm; y en el Golfo de California, de 59 a 107 cm (Márquez, 1990).

La anidación representa una etapa fundamental en el ciclo vital de las tortugas marinas (Rubiano, 2011). Una vez alcanzada su etapa reproductiva (10 y 50 años), estas se aparean y se desplazan a las playas para comenzar su período de desove, a lo largo de este proceso, es posible que las tortugas realicen tres o más ciclos de desove, un comportamiento denominado reanidación (Chacón *et al.*, 2008). Esta especie mayormente anida en las zonas costeras de Michoacán en México, la región del Pacífico de Costa Rica y las Islas Galápagos en Ecuador (Eckert *et al.*, 2000). En el Pacífico panameño, la temporada para *C. mydas* va de junio a enero (Lombardo & Saavedra, 2023).

Durante la anidación, que generalmente ocurre de noche, la hembra que ha sido fecundada emerge del mar y se desplaza en dirección a la playa (Márquez, 2000). Una vez cruzada la zona de marea alta, explora minuciosamente el sitio para realizar su nido, seguidamente, utiliza sus aletas delanteras para despejar el área y construir una cavidad somera (cama) en la arena. Luego, con las aletas caudales, cava una fosa conocida como cámara de incubación

donde deposita los huevos (Chacón *et al.*, 2008). Una vez completado el desove, recubre con arena los huevos y el nido lo camufla mediante un movimiento de "limpiaparabrisas" que realiza con sus aletas delanteras y finalmente regresa al mar (Bennett, 2018).

Las poblaciones de tortuga verde del Pacífico Oriental han experimentado declives significativos debido al aumento de la caza en los sitios de reproducción (Alvarado-Díaz *et al.*, 2001; Green & Ortiz, 1982; Seminoff *et al.*, 2002) y la captura incidental en pesquerías artesanales e industriales (Alvarado-Díaz y Figueroa, 1990; NMFS, 1998). Declives poblacionales recientes de *C. mydas* han sido reportados en Costa Rica (Restrepo *et al.* 2023). A pesar de los esfuerzos de conservación, seis de las siete especies de tortugas marinas siguen amenazadas a nivel mundial, lo que ha impulsado acciones de conservación y restauración por parte de países y organizaciones como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) (Hilton-Taylor, 2000; Kim *et al.*, 2024).

Las poblaciones de la tortuga verde (*C. mydas*) están ampliamente distribuidas en los océanos Índico, Atlántico y Pacífico (Carr & Ogren, 1960). Sin embargo, muestran una considerable variación morfológica (cráneo, coloración indentaciones en bordes del caparazón) entre regiones (Bocourt, 1868; Kamezaki & Matsui, 1995). Esto llevó a la distinción de dos subespecies: *C. mydas mydas*, presente en los océanos Atlántico, Mediterráneo, Pacífico e Índico, y *C. mydas agassizii*, presente en el Pacífico oriental, la cual Bocourt (1868) describió originalmente como una especie distinta. A pesar de estas diferencias, los análisis de ADN mitocondrial (ADNmt) en diversas poblaciones de *Chelonia* no respaldan la distinción de la forma *agassizii* (Bowen *et al.*, 1992). Recientemente, se identificaron 11 linajes, entre los cuales el del Pacífico Central y Oriental es único, donde todas las poblaciones son monofiléticas (Jensen *et al.*, 2019). Esto significa que *a priori* se trata de una sola especie, *C. mydas*.

En Panamá, existen publicaciones sobre la actividad reproductiva, parámetros demográficos y biometría de tortugas marinas (Castillero *et al.*, 2024; Garcés *et al.*, 2020; Lombardo & Saavedra, 2023), que podrían ser utilizados para evaluar tendencias a largo plazo sobre las poblaciones de *C. mydas* e informar esfuerzos de conservación. La actividad de anidación y el éxito de los nidos son factores fundamentales para evaluar la natalidad y el contexto demográfico; incluso, su análisis a largo plazo permite identificar amenazas específicas (Chaloupka *et al.*, 2008; Kim *et al.*, 2024; Whiting *et al.*, 2020). Por lo tanto, este estudio tuvo como objetivo evaluar la actividad de anidación y las variables biométricas de *C. mydas* en Playa Lagarto, Pedasí, Los Santos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Playa Lagarto se localiza en el Refugio de Vida Silvestre Pablo Arturo Barrios, en el distrito de Pedasí, provincia de Los Santos. El clima de Los Santos se clasifica como sabana tropical (Aw) según el sistema Köppen, caracterizado por dos estaciones principales: húmeda y seca. Las temperaturas suelen oscilar alrededor de 28°C, con una precipitación anual promedio de 1100 mm, aproximadamente (Peel *et al.* 2007).

El refugio de vida silvestre fue designado como zona protegida por medio de la resolución AG0313-2009, el 4 de mayo de 2009. Este abarca una extensión total de 137,99 km², de los cuales 136,06 km² corresponden a áreas marinas. El área terrestre consiste de una franja costera que es vulnerable al crecimiento de comunidades y turismo (Pinto & Yee, 2011). Los límites del área protegida están definidos al norte con el río Purio y el Golfo de Panamá (845205.27 N; 602918.71 W), al este con el Refugio de Vida Silvestre Isla Iguana (845220.72 N; 603546.06 W), al sur con Punta Mala y el Océano Pacífico (845367.06 N; 609823.77 W), y al oeste por los corregimientos de Purio, Mensabé y Pedasí (843836.08 N; 609842.48 W) (Garcés *et al.* 2020) (Fig. 1).

Muestreo en campo

De mayo de 2021 a abril de 2024, se realizó un monitoreo de la actividad de anidación de *C. mydas* en Playa Lagarto. La intensidad del monitoreo varió a lo largo de la temporada de anidación en función de la actividad registrada en la playa. Entre diciembre y abril, se llevaron a cabo monitoreos nocturnos con una duración de cuatro horas, tanto antes como después de la marea alta, acumulando un total mensual de 160 horas de observación. En contraste, durante el periodo de mayo a junio, el esfuerzo de monitoreo se redujo a censos diurnos de una hora debido a la escasa actividad de las tortugas. Para facilitar el monitoreo, la playa se dividió en segmentos señalizados con nueve postes guía, marcados desde la letra P1 hasta la P8 y el poste LG (Playa La Garita; Fig. 1), con una separación de 200 metros cada uno, con el objetivo de detectar posibles preferencias de anidación (Chacón *et al.*, 2008). Cuando se encontraron tortugas anidando, se midió el largo curvo del caparazón (LCC) y el ancho curvo del caparazón (ACC). Si las tortugas ya estaban marcadas, se registró el código de la placa; de lo contrario, se les colocó una placa metálica tipo Inconel en la aleta anterior derecha, entre la segunda y tercera escama para identificar posibles eventos de reanidación.

Figura 1.

*Imágenes satelitales del contexto geográfico y ubicación de los postes de referencia para la actividad de anidación de *Chelonia mydas* en Playa Lagarto, Pedasí, Los Santos. Imagen de Google Earth Pro, Airbus 2024 (WGS-84). Escalas: 100 km en el recuadro superior e inferior, 300 m.*



Se registró el tipo de rastro, la ubicación de la zona de anidación en el perfil de la playa (baja, media o alta) en relación con el poste guía más cercano, así como el tipo de rastro, si el intento de anidación fue fallido o no y estado del nido. Una vez se determinó el tipo de rastro como verdadero, es decir hubo un nido, se clasificó el estado del mismo en función de las características descritas en el Cuadro 1.

Tabla 1.

Descripción de las variables de anidación registradas para Chelonia mydas en Playa Lagarto, Pedasí, Los Santos.

Variable	Categoría	Descripción
Tipo de rastro	Verdadero	Hubo construcción de la cama y nido.
	Falso	Esfuerzo de anidación incompleto.
	Desconocido	No se logró determinar si la tortuga logró anidar
Estado del nido	<i>In situ</i>	El nido quedó ubicado donde la tortuga desovó.
	Reubicado	El nido fue trasladado en un vivero.
	Saqueado	El nido fue intervenido por saqueadores.
	Depredado	Los huevos fueron consumidos por animales silvestres o domésticos.
Intento fallido	No puso	La tortuga intentó hacer cama, pero no logró terminarla o realizó la cama sin desovar.
	Arrastre	Regresó al mar (rastro en “U”) sin intentar anidar.

En los casos en que solo se encontraron rastros, se midió el ancho de la huella externa (HE) y también se registraron datos sobre la fase lunar y el estado de la marea (Bolten, 2000; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007; Chacón *et al.*, 2008; Brenes *et al.*, 2015). Se utilizaron los datos de temperatura media mensual (enero a diciembre) del Instituto de Meteorología e Hidrología de Panamá (IMHPA), obtenidos de la estación más cercana a la provincia de Los Santos. Se calculó el éxito de anidación de las temporadas, entre el número de nidos con la actividad de anidación en su temporada. También entre el número de nidos y la actividad de anidación de cada rango de tamaño de las tortugas. Para calcular el éxito de anidación se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Éxito de anidación} = \frac{\text{Número de nidos}}{\text{Número de actividad de anidación}} \times 100$$

Análisis estadístico

Se utilizaron pruebas de Chi-cuadrado de bondad de ajuste para analizar las proporciones de actividad de anidación por las horas, los años, los nidos por zona (alta, media y baja), estado

de la marea, la actividad de anidación por mes, el número de nidos por segmentos en la playa y el éxito de anidación según el tamaño de la tortuga. Dado que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se optó por utilizar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y se evaluó la actividad de anidación según la fase lunar y el estado del nido. Además, se empleó la misma prueba para determinar en qué mes se registraba el mayor número de nidos y el tamaño de las tortugas por año. Estos análisis se realizaron utilizando el programa estadístico SPSS v19 y los gráficos fueron realizados con Jamovi 2.5.6.

RESULTADOS

Actividad de anidación

Para las tres temporadas la actividad de anidación fue de 535 eventos, distribuidos en anidación falsa (41.12%), arrastres (26.36%), nidos efectivos (21.87%) y casos desconocidos (10.65%). Las tortugas *C. mydas* en Playa Lagarto anidan desde enero hasta diciembre, siendo la temporada alta desde diciembre hasta abril con 491 actividades de anidación. Febrero fue el mes con mayor actividad de anidación con 146, seguido del mes de marzo con 136. La temporada baja fue durante los meses de mayo a noviembre con 44 actividades de anidación. Hubo diferencia significativa en la actividad de anidación entre los meses de los años estudiados ($X^2 = 373$, $gl = 11$, $p < 0.001$, Fig. 2.A). La temporada baja fue la que presentó el mayor éxito de anidación (34.09%), mientras que la temporada alta tuvo el menor (17.31 %). El mes de marzo fue el que presentó el mayor porcentaje de eventos sin anidación (13.83%), seguido del mes de febrero (10.65%).

Los eventos de anidación se concentraron entre las 19:00:00 hasta las 7:00:00 horas y la mayor frecuencia de anidación se concentró desde las 21:00:00 hasta las 22:59:59 horas, con 191 eventos de anidación. Los horarios donde hubo menor actividad fueron desde las 3:00:00 hasta las 7:00:00 horas con 93 eventos; la diferencia entre estas proporciones fue significativa ($X^2 = 176$, $gl = 5$, $p < 0.001$, Fig. 2.B).

Durante los años 2021 y 2022 hubo la mayor frecuencia de anidación (219), la cual disminuyó en los dos periodos siguientes (2022-2023 = 162; 2023-2024 = 154). Se encontraron diferencias significativas en la actividad de anidación entre los años ($X^2 = 23.5$, $gl = 2$, $p = 0.001$, Fig. 2.C). A partir del periodo 2021-2022 la temperatura ambiental fue aumentando en los meses de febrero a marzo (mayor número de eventos falsos), tendencia que estuvo acompañada por una disminución en la actividad de anidación (Fig. 2.D), además de observar que el periodo de 2023 a 2024 fue el que presentó la mayor temperatura ambiental (Fig. 3.A). Por otro lado, las tortugas verdes mientras anidan pueden realizar varias camas, durante los años estudiados se obtuvo un promedio de 2.04 ± 1.16 camas/ind. (1-7 camas/ind.).

De acuerdo con las fases lunares, la mayor actividad de anidación durante el periodo de 2021-2022 fue durante gibosa creciente, en el 2022-2023 fue en gibosa menguante y en el 2023-2024 fue en gibosa creciente. Se determinó diferencias significativas entre la actividad de anidación con las fases lunares ($H = 36.3$, $gl = 7$, $p = 0.0001$). Las tortugas verdes fueron más activas en la luna gibosa creciente, seguido de la luna menguante y se reportó menor actividad en luna llena y nueva (Fig. 3.C). Asimismo, se determinó diferencias significativas entre la actividad de anidación con el estado de la marea ($X^2 = 206$, $gl = 5$, $p < 0.001$). Estas anidaron con mayor frecuencia en marea media subiendo, alta bajando y alta (Fig. 3.D).

Biometría y éxito de anidación

Se registraron 193 medidas de hembras durante las tres temporadas de anidación, sin poder determinar si se trataba de individuos diferentes. Las mediciones se distribuyeron en 85 tortugas del periodo de 2021 a 2022, 53 en el periodo de 2022 a 2023 y 55 en el periodo de 2023 a 2024. El LCC promedio fue de 92.4 ± 7.12 cm (70-109 cm), el ACC promedio fue de 86.1 ± 6.35 cm (63.1-97 cm) y el tamaño promedio de la HE fue de 97.0 ± 10.3 cm (77-120 cm). No se encontró diferencias significativas en el LCC, el ACC y la HE durante los años estudiados, indicando que las tortugas durante el periodo estudiado fueron de tamaños similares ($H = 1.232$, $gl = 2$, $p = 0.540$; $H = 0.300$, $gl = 2$, $p = 0.861$; $H = 2.13$, $gl = 2$, $p = 0.344$; respectivamente). Sin embargo, las tortugas de menor talla entre el rango de LCC de 70.01 a 80.01 (3.84%) y 80.01 a 90 (33.33%) cm tuvieron mayor éxito de anidación, en contraste con las tortugas de mayor talla, con medidas de LCC, entre el rango de 90.01 a 100 (43.58%) y 100.01 a 120 (19.23%) cm ($X^2 = 10.2$, $gl = 3$, $p = 0.0017$, Fig 3.B).

Reanidación y selección de sitios de anidación

Se marcaron 26 tortugas en las temporadas de anidación de 2022 a 2024, de las cuales 19 fueron reanidantes, con un intervalo promedio de 18.9 ± 6.32 días. Las tortugas con la placa PY257 (LCC = 100.3; ACC = 93 cm) y PY274 (LCC = 102; ACC = 95 cm) reanidaron cuatro veces, con un promedio de 17.75 ± 2.52 días y 16.75 ± 2.34 días, respectivamente. Entre los 110 nidos observados, 96 resultaron exitosos, representando un 87.27%, estos se distribuyen en 48 en 2021-2022, 38 en 2022-2023 y 24 en 2023-2024. Sin embargo, durante los años de estudio el 12.73 % fueron saqueados por los extractores furtivos. En el periodo de 2023 a 2024, no se registró actividad de saqueo de huevos de tortugas verdes, a diferencia de los años anteriores en los que sí se observó. Los intentos de anidación fallidos (no puso y arrastre) ocurrieron con mayor frecuencia que los exitosos ($H = 18.7$, $gl = 5$, $p = 0.002$, Fig 4.A).

Se observó que el mayor número de nidos fue en el mes de febrero (33 nidos), el cual presenta la mayor variación, y el mes de diciembre fue el segundo mes con mayor número de nidos (22 nidos) (Fig. 4.B). Además, las tortugas anidaron con mayor frecuencia en el segmento

P5 (44 nidos), seguido del P6 (16 nidos) y luego P4 (14 nidos) (Fig. 4.C). El mayor número de nidos se ubicaron en la zona alta de la playa (94 nidos), mientras que en la zona baja no

hubo desove (Fig. 4.D). Existen diferencias significativas en el número de nidos por mes, los segmentos en la playa y zona de puesta ($H = 23.1$, $gl = 11$, $p = 0.017$; $X^2 = 84.4$, $gl = 8$, $p = 0.001$; $H = 28.1$, $gl = 2$, $p < 0.001$, respectivamente).

Figura 2.

Actividad de anidación de Chelonia mydas respecto a variables temporales y factores abióticos en Playa Lagarto, Los Santos, Panamá. A. Actividad de anidación por mes, B. Horarios de actividades de anidación, C. Actividad de anidación por años. D. Temperatura ambiental anual del 2021-2024.

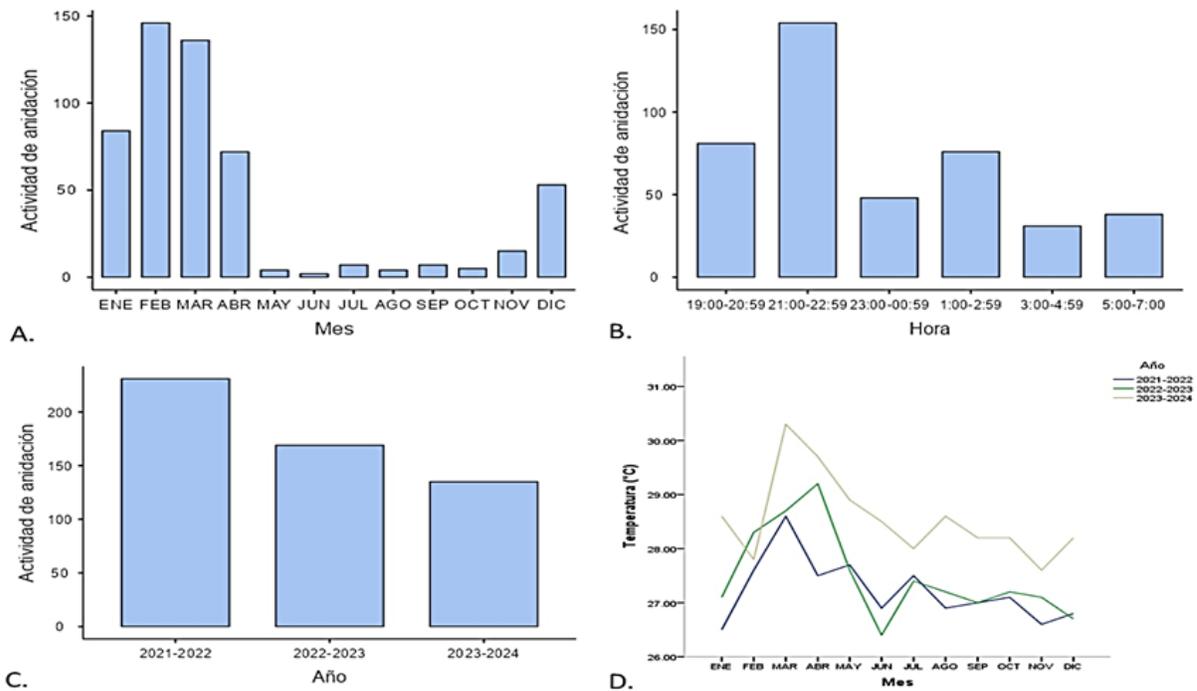


Figura 3.

Variables que influyen la actividad de anidación de Chelonia mydas en Playa Lagarto, Los Santos, Panamá. A. Influencia de la temperatura media ambiental (°C) en la actividad media de anidación, B. Éxito de anidación según la biometría de la tortuga, C. Actividad de anidación de acuerdo a la fase lunar, D. Actividad de anidación según el estado de la marea.

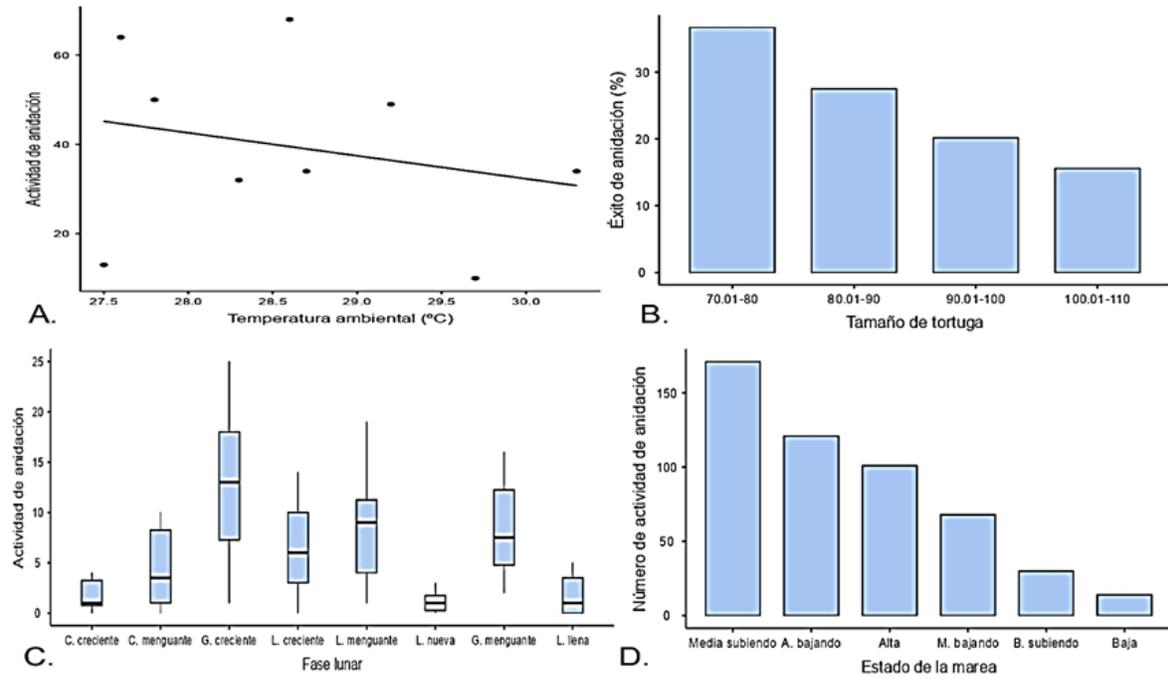
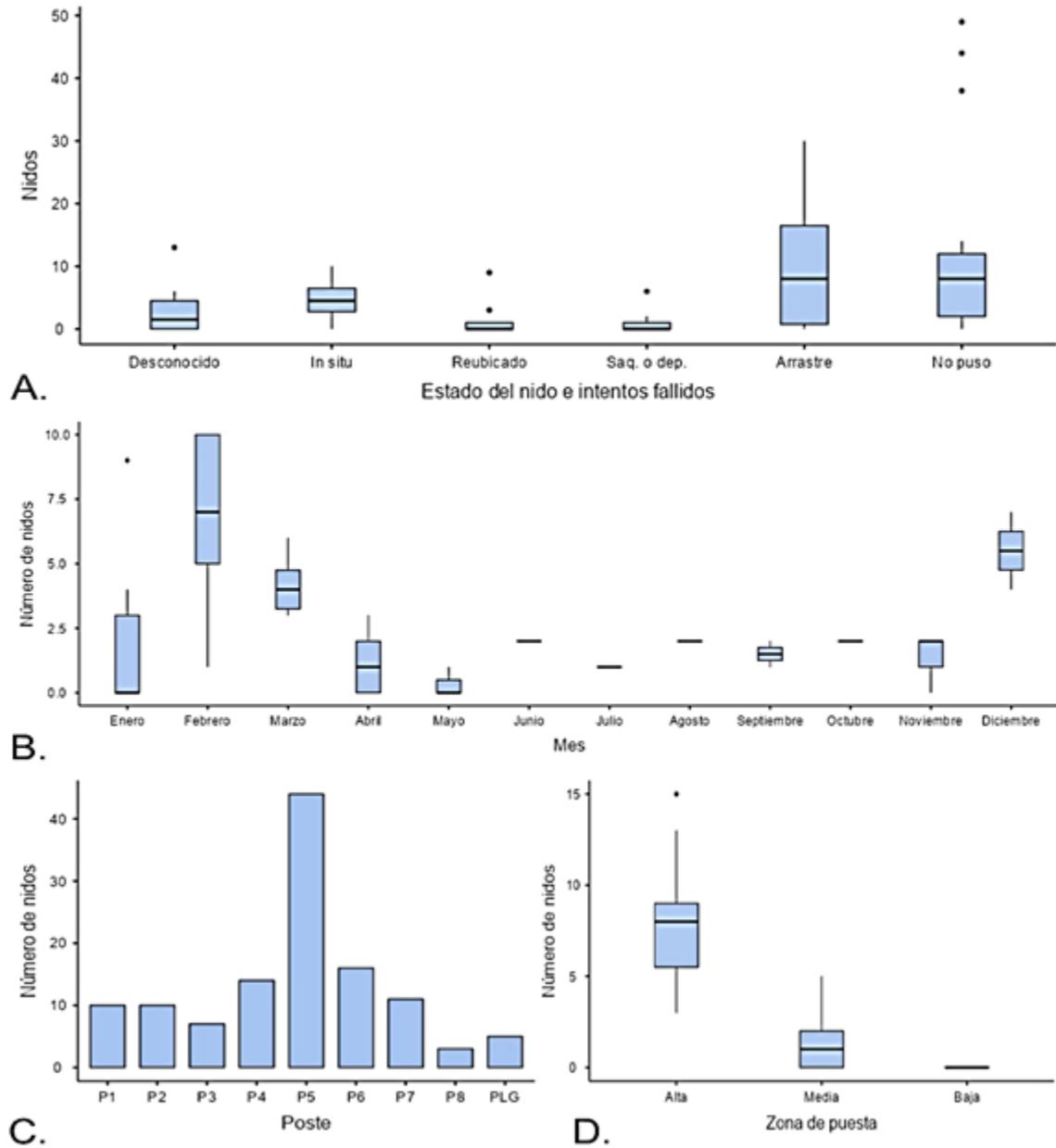


Figura 4.

Variables asociadas a parámetros de natalidad en Chelonia mydas en Playa Lagarto, Pedasí, Los Santos, Panamá. A. Actividad de anidación de acuerdo al estado del nido, B. Número de nidos de acuerdo al mes, C. Número de nidos en cada segmento de la playa, D. Número de nidos en cada zona de puesta en la playa.



DISCUSIÓN

Garcés *et al.* (2020) reportaron un total de 4 nidos entre agosto de 2016 y febrero de 2017, en Playa Lagarto, cifra considerablemente menor que la observada en nuestro estudio para esos mismos meses, en los que se registró un promedio anual de 28 nidos. Por su parte, Lombardo y Saavedra (2023) documentaron 25 nidos entre junio de 2021 y enero de 2022, mientras que nuestro estudio reportó un promedio de 29 nidos por año en ese mismo periodo. De igual forma, López & Arias (2024) informaron 32 nidos entre diciembre de 2022 y marzo de 2023, cifra muy similar a la registrada en nuestro estudio, con 31 nidos en promedio anual durante esos meses. Nuestro trabajo documentó una mayor actividad de anidación en la mayoría de los periodos analizados, lo que podría reflejar un incremento reciente en la utilización de la playa o diferencias en el esfuerzo de monitoreo entre estudios, condiciones ambientales locales, o a la fidelidad de las tortugas a playas específicas. En comparación con Castellero *et al.* (2023), en Playa Morrillo, se reportaron 45 nidos entre julio y noviembre, mientras que en nuestro estudio se registró un promedio anual de 36 nidos para estas mismas fechas.

Nuestros resultados sugieren que no todos los estudios previamente citados son directamente comparables, quizás debido a diferencias metodológicas, ya que el análisis de los datos en el presente estudio demuestra una disminución en la actividad de anidación de las tortugas verdes a lo largo de los años. Este patrón, junto con la prevalencia de anidaciones fallidas y el incremento de la temperatura ambiental, sugiere que las condiciones necesarias para una anidación efectiva en la playa están cambiando. Contrario a lo esperado, las tortugas de menor tamaño tuvieron un mayor éxito de anidación en comparación con las de mayor tamaño. Este resultado posiblemente se deba a que, al ser más jóvenes y tener menor cantidad de huevos para depositar (Le Gouvello *et al.*, 2020), el periodo necesario para finalizar el proceso de anidación sea menor, lo que reduce la probabilidad de ser interrumpidas. Dado que existe una correlación positiva entre el tamaño de las tortugas y la cantidad de huevos por nidada (Le Gouvello *et al.* 2020), las tortugas grandes contribuyen con un mayor número de reclutas a la población (Johnson & Ehrhart, 1996). Esto implica que, aunque los individuos de menor talla presenten un mayor éxito de anidación, los cambios en la estructura de tallas de las hembras anidantes podrían tener consecuencias demográficas negativas.

En la Isla de Penang, Malasia, se observó que la cantidad de nidos tiende a ser mayor durante los meses de marzo a julio, aunque también se registró una cantidad relativamente alta de nidos durante los meses de agosto a febrero debido a temperaturas más bajas que homogenizan la distribución temporal de los nidos (Salleh *et al.*, 2020). Aunque el pico de anidación de las tortugas verdes generalmente ocurre en febrero, hubo una cantidad significativa de nidos en diciembre y marzo, especialmente en los meses donde se reportaron las temperaturas más bajas, lo cual puede favorecer la anidación. Esto sugiere que, aunque

diciembre y marzo no son los meses de mayor actividad, sigue siendo un período importante para la anidación de las tortugas verdes en Playa Lagarto.

Bruno *et al.*, (2020) explican que temperaturas elevadas alteran las fuentes de nutrición disponibles para las tortugas, lo que a su vez afecta la cantidad de tortugas hembra que llegan a ser reproductivamente activas cada año. Esto podría explicar, al menos en parte, por qué disminuyó la actividad de anidación en el periodo 2023-2024, donde se registraron las temperaturas más altas. Más aún, las investigaciones señalan que la mayor actividad se observa en los meses de octubre a diciembre (temporada lluviosa), hasta el comienzo de la temporada seca, con un pico entre noviembre y enero (Peñalba & Ríos, 2013). Comparado con nuestro estudio, la mayor frecuencia de anidación se observó en el mes de febrero; sin embargo, los períodos de mayor actividad de anidación son similares. Aunque ambos enfoques destacan la relevancia de la transición entre la temporada lluviosa y la seca, estos difieren levemente en la precisión de los meses de mayor actividad de anidación. En Lanyu, Taiwán, las tortugas verdes anidan todo el año, principalmente en temporada de veranos cálidos y secos, afectando el comportamiento de anidación por las condiciones ambientales y las interferencias humanas (Cheng *et al.*, 2009). En ambas latitudes, el incremento de la anidación en las tortugas verdes parece estar relacionado con la mayor disponibilidad de alimento. Aunque el alcance de nuestro estudio es limitado en este sentido, Valverde-Cantillo (2019) reportó un incremento en la anidación en febrero en el Pacífico Oriental, coincidiendo con mayores concentraciones de clorofila- β en la zona de alimentación respecto a la temporada anterior. Este periodo también coincide con afloramiento en el Pacífico panameño durante época seca, con termoclina somera, bajas temperaturas y altas concentraciones de clorofila (D'croz & O'dea, 2007). Esto podría explicar el incremento de eventos de anidación durante febrero en nuestro estudio, asociado a mayor productividad.

Por otra parte, el estudio de Veelenturf *et al.* (2021) subraya que las playas de anidación de *C. mydas* se caracterizan por presentar condiciones tales como, un gradiente de elevación variable que posibilita la ubicación de nidos en zonas adecuadas por encima de la línea de marea alta, cerca de la vegetación. Otros factores importantes, que afectan la construcción y mortalidad de los nidos por colapso, incluyen la temperatura, humedad, tamaño del grano de arena y el ancho de la playa (Mortimer, 1990; Pertiwi & Lathifah, 2021). Playa Lagarto cuenta con estas condiciones (Lombardo & Saavedra, 2023); sin embargo, la temperatura ambiental fue mayor en el último año de estudio y posiblemente esto causó resequedad de la arena. Este fenómeno fue confirmado directamente a partir de observaciones en las que la arena de la cámara excavada por las tortugas colapsó, impidiendo la formación de los nidos. Este evento se registró especialmente en los meses de marzo y abril de 2024.

El aumento de la temperatura puede afectar la actividad reproductiva de las tortugas, ya que observaciones de nuestro estudio indican que, en condiciones óptimas, las tortugas verdes

pueden tardar menos tiempo en anidar (Lindborg *et al.* 2019; Mortimer, 1990). El éxito de excavación de los nidos por parte de las hembras está fuertemente ligado a la compactación del sustrato y la cobertura vegetal, que son condiciones claves, que influyen significativamente en las áreas de anidación (Chen *et al.* 2007). Sin embargo, en playas con arena reseca y condiciones extremas, este proceso puede extenderse considerablemente. En efecto, se observó casos donde las tortugas realizaron entre cuatro a cinco camas y demoraron varias horas en anidar; en un caso particular, el proceso fue de siete horas, sin éxito, debido a que la arena colapsaba sobre cada cámara. La prolongación del tiempo de anidación y la realización de múltiples camas indican que las tortugas están enfrentando dificultades para encontrar sitios adecuados para sus nidos. Esto es consistente con lo reportado previamente por Lombardo & Saavedra (2023), para nuestro sitio de estudio, quienes indican que la degradación de las condiciones de la playa tiene impacto negativo sobre la anidación. Así mismo, estudios de otros países, señalan que el aumento de las temperaturas también afecta negativamente la anidación de las tortugas verdes (Chen *et al.*, 2007; Houtan & Bass, 2007; Miller, 1997; Mortimer, 1990).

En contraste, la cobertura vegetal influye positivamente en el número de nidos y el éxito de anidación, observándose mayores densidades de nidos en áreas con vegetación (Chen *et al.*, 2007; Mortimer, 1990). La vegetación también influye en las condiciones internas del nido, como la temperatura y la humedad, que son cruciales para el desarrollo embrionario y el éxito en la emergencia de las crías. Asimismo, las tortugas verdes prefieren anidar en elevaciones por encima de la marea alta, lo que mejora la supervivencia de la nidada al evitar inundaciones (Limpus *et al.*, 2021). La selección de los sitios de anidación óptimos tiene un impacto directo en el éxito reproductivo de las tortugas, ya que los nidos más fríos, situados cerca de la vegetación, producen crías más grandes, las cuales pueden tener mejores tasas de supervivencia debido a una dispersión más rápida y una mayor capacidad para evadir a los depredadores (Guerra *et al.*, 2021; Le Gouvello *et al.*, 2020; Patricio *et al.*, 2018). En este contexto, el hecho que la mayor frecuencia de anidamiento ocurrió en el segmento P5 de la playa sugiere que las condiciones óptimas están focalizadas en un área relativamente pequeña respecto al área total de la playa.

Un estudio sobre cómo el fenómeno “El Niño-Oscilación del Sur” y la temperatura del océano influyen en la reproducción de tortugas verdes en Tortuguero, Costa Rica, revela que las anomalías de temperatura cálida en la superficie del mar durante los inviernos del hemisferio norte aumentan el número de puestas de tortugas verdes. Sin embargo, se observa una reducción en las puestas dos años después de los eventos de El Niño (Bruno *et al.*, 2020). Las fluctuaciones térmicas podrían dar origen a la variabilidad en la producción de nidadas por individuo o al intervalo de reanidación, lo que resalta la importancia de la consistencia en la temperatura para la estabilidad de las poblaciones de tortugas. El intervalo promedio de reanidaciones (18.9 días) en este estudio es mayor que los intervalos reportados en estudios

previos: 12.5 días en Tortuguero (& Ogren, 1960), 13.4 días en Surinam (Schulz, 1975), 14.5 días en Isla Ascensión (Carr, 1975) y en el Pacífico, de 12 a 15 días (Amorocho *et al.*, 2015). Sin embargo, las variaciones entre individuos son consistentes con la falta de tendencias significativas en las variaciones de intervalos observadas en estudios anteriores; esto sugiere que, aunque los intervalos promedio varían entre diferentes estudios y ubicaciones, la variabilidad entre individuos dentro de cada estudio es una característica común (Carr & Ogren, 1960).

En playa Lagarto, las tortugas, en general, afrontan amenazas de orden antropogénico. Según Pinto & Yee (2011), la porción de tierra firme frente al litoral consiste en una estrecha franja costera altamente susceptible al desarrollo de comunidades y proyectos turísticos asociados al distrito. Tal como se observa en la figura 1, la zona de estudio presenta zonas intervenidas por la agricultura y casas ubicadas frente a la playa donde anidan las tortugas, aunque sin éxito. Esto sugiere que el desarrollo inmobiliario (ruido, luces, entre otros) podría estar afectando negativamente su actividad de anidación (Witherington, 1992).

Vera y Buitrago, (2012) encontraron que las horas con mayor cantidad de eventos de anidación ocurren entre las 21:00 y las 02:00, con 42% de las tortugas registradas entre las 22:00 y las 23:00, similar a lo encontrado en nuestro estudio. Asimismo, los horarios de mayor anidación coinciden con los resultados de investigaciones anteriores realizadas en Isla de Aves (Venezuela) durante las décadas de 1970 y 1980, así como estudios posteriores (Gremone & Gómez, 1983; Narciso & Solé, 1999; Solé & Medina, 1989; Witherington, 1992). Este patrón y su consistencia sugieren que los horarios de actividad de anidación tienen naturaleza adaptativa que maximiza las probabilidades de éxito reproductivo. Adicionalmente, Azanza *et al.* (2023) encontraron que las tortugas pueden verse influenciadas por los cambios lunares, al igual que en nuestro estudio. Durante la fase de luna llena y luna nueva, se presentan las mareas más altas y ocurre una disminución en la actividad. Sin embargo, en la luna llena, es más baja la actividad, ya que la luna permanece brillante durante toda la noche, lo que incrementa el riesgo de depredación (Cháves, 1994). Estos resultados pueden relacionarse con nuestro estudio, donde las tortugas salen mayormente en la fase lunar gibosa creciente y menguante, pero anidan en pocas ocasiones durante la luna nueva y llena. Esto implica que las tortugas son especialmente vulnerables a la contaminación lumínica, situación latente en el área de estudio, por la cercanía de proyectos inmobiliarios (Lombardo & Saavedra, 2023).

El saqueo de nidos fue disminuyendo con el paso de los años, y en el periodo del 2023-2024 no hubo saqueos. Este cambio puede deberse al esfuerzo constante de monitoreo en la playa por parte la fundación Tortugas Pedasí, investigadores, observadores, voluntarios y otros colaboradores. Investigaciones efectuadas por Poti *et al.*, (2021), indican que la ingesta de huevos de tortuga ha disminuido desde la implementación de medidas de protección, lo que ha provocado que los huevos sean de difícil acceso.

Otro factor que afecta la actividad de anidación es la erosión costera, ya que cambios en los procesos de sedimentación, dan lugar a barreras naturales que se forman paralelamente a la playa con pendientes abruptas, conocidas como bermas (Payo *et al.*, 2008; Rivera-Solís, 2021). Con respecto a los segmentos en la playa, las tortugas anidaron mayormente en el P4, P5 y P6. Esto puede deberse a que en estas zonas hay bermas de menor altura en comparación con las de otros segmentos. Estas pendientes pueden perjudicar el proceso de desove de las tortugas marinas, debido a que limitan el paso de la tortuga en las zonas de anidación (Sunamura, 1989; Recaséns *et al.*, 2010). Según Lombardo y Saavedra (2023), es probable que estas barreras naturales en la playa sean un factor adicional que haya influido en la zona de distribución, donde se encuentran ubicados los nidos. En el transcurso de los monitoreos se registraron falsas anidaciones delante de las bermas, donde solo se observaba el arrastre sin evidencia de desove, patrón que sugiere efecto negativo de procesos de erosión sobre la actividad de anidación (Recaséns *et al.*, 2010).

CONCLUSIONES

Aunque es difícil señalar la causa definitiva de la disminución de la actividad de anidación a lo largo de los años, las tortugas verdes en Playa Lagarto presentaron una marcada estacionalidad en su actividad de anidación, con un pico significativo entre diciembre y abril, especialmente en febrero y marzo. Esta concentración de eventos coincidió con condiciones ambientales favorables y patrones lunares específicos, subrayando la importancia de estos meses para la conservación de la especie.

El estudio evidenció que las altas temperaturas están afectando negativamente la anidación. La resequedad de la arena dificultó la excavación y formación de nidos, lo que ha resultó en un aumento de anidaciones fallidas. Además, las tortugas emplearon más tiempo y esfuerzo en encontrar sitios adecuados, lo que impacta su éxito reproductivo. Las tortugas más pequeñas tuvieron un mayor éxito de anidación, probablemente debido a que poseen menos huevos y requirieron menos tiempo para anidar. Sin embargo, las hembras más grandes aportan más crías por nidada. Este cambio en la estructura de tallas podría tener implicaciones negativas para la población a largo plazo.

La vegetación y la localización del nido son factores clave para el éxito reproductivo. Las zonas con vegetación y mayor elevación sobre la línea de marea alta fueron seleccionadas con mayor frecuencia, sugiriendo que ofrecen mejores condiciones para el desarrollo embrionario y la supervivencia de las crías. En Playa Lagarto, la mayor frecuencia de nidos en el segmento P5 indicó que solo una porción de la playa posee condiciones óptimas para la anidación. Dado que la tortuga verde se encuentra en peligro de extinción, según la lista roja de la UICN, es crucial implementar medidas de conservación urgentes para proteger hábitats críticos como Playa Lagarto.

AGRADECIMIENTOS

Se les agradece a los directores de Tortugas Pedasí, Robert e Isabelle Shahverdians por facilitar los datos para realizar este artículo y a los revisores anónimos su colaboración en las correcciones del manuscrito. También a Géminis Vargas por las observaciones al manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarado, J. & Figueroa, A. (1986). *The ecological recovery of sea turtles of Michoacan, Mexico: special attention, the black turtle (Chelonia mydas agassizi)*. World Wildlife Fund (US); US Fish and Wildlife Service.
- Amorocho, D. F., Rodríguez-Zuluaga, J. A., Payán, L. F., Zapata, L. A. & Rojas, P. A. (2015). Plan de manejo de las tortugas marinas del Parque Nacional Natural Gorgona. *Parques Nacionales Naturales, Cali, Colombia*.
- Azanza, J., Ibarra, M. E., Espinosa, G., Díaz, R. & González-Sansón, G. (2003). Conducta de anidación de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en las playas Antonio y Caleta de los Piojos de la Península de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 24(3), 231-240.
- Bennett, L. (2018). Sea Turtles, Cheloniidae and Dermatochelyidae. Ocean, find your blue. Smithsonian Ocean. <https://ocean.si.edu/ocean-life/reptiles/sea-turtles>
- Bjorndal, K. A. (1980). Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Marine Biology*, 56, 147-154.
- Bjorndal, K. A. (1985). Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia*, 736-751.
- Bjorndal, K. A. & Bolten, A. B. (1988). Growth rates of immature green turtles, *Chelonia mydas*, on feeding grounds in the southern Bahamas. *Copeia*, 555-564.
- Bocourt, M. (1868). Description de *quelques cheloniens* nouveaux appartenant a la Faune Mexicaine. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10, 121-122.
- Bolten, A. B. (2000). Técnicas para la medición de tortugas marinas. *Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas*, 4, 126-31.
- Bolten, A. B., Lutz, P. L., Musick, J. A. & Wyneken, J. (2003). Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. *The biology of sea turtles*, 2, 243-257.

- Bowen, B. W., Meylan, A. B., Ross, J. P., Limpus, C. J., Balazs, G. H. & Avise, J. C. (1992). Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution*, 46(4), 865-881.
- Brand-Gardner, S. J., Limpus, C. J. & Lanyon, J. M. (1999). Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, south-east Queensland. *Australian Journal of Zoology*, 47(2), 181-191.
- Brenes Arias, O., Bonilla L., Bonilla, A. & Vega, A. (2015). Características de la anidación de *Lepidochelys olivacea* (Testudinata: Cheloniidae) entre el 2010 y 2012 en Playa Tortuga Ojochal de Osa, Puntarenas, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 63, 339-349.
- Bruno, R., Restrepo, J. & Valverde, R. (2020). Effects of El Niño Southern Oscillation and local ocean temperature on the reproductive output of green turtles (*Chelonia mydas*) nesting at Tortuguero, Costa Rica. *Marine Biology*, 167. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03749-z>
- Carr, A. (1975). The Ascension Island green turtle colony. *Copeia*, 547-555.
- Carr, A. & Ogren, L. (1960). The ecology and migrations of sea turtles, 4. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 121(1), 1-48.
- Castillero, R. G., López-Lozano, L. F. & Jiménez-Arias, S. (2024). Caracterización de la actividad de anidación de tortugas marinas en Playa Morrillo, Veraguas, Panamá. *Tecnociencia*, 26(1), 39–59. <https://doi.org/10.48204/j.tecno.v26n1.a4649>
- Chacón, D., Dick, B., Harrison, E., Sarti, L. & Solano, M. (2008). Manual sobre técnicas de manejo y conservación de las tortugas marinas en playas de anidación de Centroamérica. *Secretaría Pro Tempore de la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de las Tortugas Marinas (CIT)*, San José, Costa Rica.
- Chaloupka, M., Bjorndal, K. A., Balazs, G. H., Bolten, A. B., Ehrhart, L. M., Limpus, C. J. ... & Yamaguchi, M. (2008). Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 297-304. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00367.x>
- Chávez, A. (1994). Efecto de la Luna en la actividad de los animales. *Lunario 2002*.

- Chen, H. C., Cheng, I. J. & Hong, E. (2007). The influence of the beach environment on the digging success and nest site distribution of the green turtle, *Chelonia mydas*, on Wan-an Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *Journal of Coastal Research*, 23(5), 1277-1286. <https://doi:10.2112/05-0455.1>
- Cheng, I., Huang, C., Hung, P., Ke, B., Kuo, C. & Fong, C. (2009). Ten years of monitoring the nesting ecology of the Green Turtle, *Chelonia mydas*, on Lanyu (Orchid Island), Taiwan. *Zoological Studies*, 48, 83-94.
- D'Croz, L., & O'Dea, A. (2007). Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panama and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1-2), 325-340. <https://doi.org/10.1016/J.ECSS.2007.01.013>
- Eckert, K. L., Bjorndal, K. A., Abreu-Grobois, F. A. & Donnelly, M. (2000). Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas. *Grupo especialista en tortugas marinas UICN/CSE Publicación*, 4.
- Ferrerira, B., Garcia, M., Jupp, B.P. & Al-Kiyumi, A. (2006). Diet of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ra's Al Hadd, Sultanate of Oman. *Chelonian Conserv. Biol.* 5, 141-146.
- Flores, E., De La Cruz, J., Seminoff, J. & Urena, L. (2021). Local ecological knowledge supports identification of sea turtle nesting beaches in Panama.
- Forbes, G. A. (1994). The diet of the green turtle in an algal-based coral reef Community-Heron Island, Australia. In *Proc 13th Annu Symp Sea Turtle Biol Conserv. NOAA Tech Memo NMFSSEFSC-341* (pp. 57-59).
- Garcés, H., Batista, A. & Sánchez, N. (2020). Caracterización de sitios de anidación de tortugas marinas en Playa Lagarto, Pedasí, Provincia de Los Santos, Panamá. *Tecnociencia*, 22(2), 259-277.
- Godley, B., Broderick, A. & Hays, G. (2001). Nesting of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biological Conservation*, 97, 151-158. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00107-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00107-5)
- Green, D. & Ortiz-Crespo, F. (1982). Status of sea turtle populations in the central eastern Pacific. *Biology and conservation of sea turtles. Smithsonian Institution Press, Washington, DC*, 221-233.
- Gremone, C. & Gómez, J. L. (1983). Isla de Aves como área de desove de la tortuga verde *Chelonia mydas*. *Fudena, Caracas, Venezuela*.

- Guerra, C., Ricardo, J., Ávila, R., Bretos, F. & Álvarez, P. (2021). Influence of Sandy Coast Vegetation on the Reproductive Success of Green Turtles at Cuban Nesting Beaches. *Chelonian Conservation and Biology: Celebrating 25 Years as the World's Turtle and Tortoise Journal*, 20, 254 - 264. <https://doi.org/10.2744/CCB-1460.1>
- Hendrickson, J. R. (1958). The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.) in Malaya and Sarawak. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130(4), 455-535.
- Hilton-Taylor C (2000) IUCN Red List of threatened species. IUCN, Gland
- Houtan, K. & Bass, O. (2007). Stormy oceans are associated with declines in sea turtle hatching. *Current Biology*, 17, R590-R591. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.021>
- Instituto de Meteorología e Hidrología de Panamá. (2024). Instituto de Meteorología e Hidrología de Panamá. Recuperado 25 de julio de 2024, de <https://www.imhpa.gob.pa/es/>
- Jensen, M. P., FitzSimmons, N. N., Bourjea, J., Hamabata, T., Reece, J. & Dutton, P. H. (2019). *The evolutionary history and global phylogeography of the green turtle (Chelonia mydas)*. *Journal of Biogeography*. <https://doi:10.1111/jbi.13483>
- Johnson, S. A. & Ehrhart, L. M. (1996). *Reproductive Ecology of the Florida Green Turtle: Clutch Frequency*. *Journal of Herpetology*, 30(3), 407. doi:10.2307/1565180
- Kamezaki, N. & Matsui, M. (1995). *Geographic Variation in Skull Morphology of the Green Turtle, Chelonia mydas, with a Taxonomic Discussion*. *Journal of Herpetology*, 29(1), 51. <https://doi:10.2307/1565085>
- Kim, I. H., Park, I. K., Park, D., Kim, M. S., Cho, I. Y., Yang, D. ... & An, Y. R. (2024). Habitat use of loggerhead (*Caretta caretta*) and green (*Chelonia mydas*) turtles at the northern limit of their distribution range of the Northwest Pacific Ocean. *Plos one*, 19(4), e0290202. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0290202>
- Koch, V., Brooks, L. B. & Nichols, W. J. (2007). Population ecology of the green/black turtle (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, Mexico. *Marine Biology*, 153, 35-46. <https://doi:10.1670/08-115.1>
- Kubis, S., Chaloupka, M., Ehrhart, L. & Bresette, M. (2009). Growth rates of juvenile green turtles *Chelonia mydas* from three ecologically distinct foraging habitats along the

- east central coast of Florida, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 389, 257-269. <https://doi:10.3354/meps08206>
- Le Gouvello, D. Z. M., Nel, R. & Cloete, A. E. (2020). *The influence of individual size on clutch size and hatchling fitness traits in sea turtles. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 527, 151372. <https://doi:10.1016/j.jembe.2020.151372>
- Limpus, C. J. & Limpus, D. J. (2000). Mangroves in the diet of *Chelonia mydas* in Queensland, Australia. *Marine Turtle Newsletter*, 89, 13-15.
- Limpus, C. J., Miller, J. D. & Pfaller, J. B. (2020). Flooding-induced mortality of loggerhead sea turtle eggs. *Wildlife Research*, 48(2), 142-151. <https://doi.org/10.1071/WR20080>
- Limpus, C. & Chaloupka, M. (1997). Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). *Marine Ecology Progress Series*, 149, 23-34. <https://doi:10.3354/meps149023>
- Lindborg, R., Neidhardt, E., Smith, J. R., Schwartz, B., Hernandez, V., Savage, A. & Witherington, B. (2019). *An Ethogram Describing the Nesting Behavior of Green Sea Turtles (Chelonia mydas)*. *Herpetologica*, 75(2), 114-122. <https://doi:10.1655/d-18-00015>
- Lombardo, R. C. & Saavedra, D. Y. (2023). Características de la anidación de tortugas marinas: *Lepidochelys olivacea* y *Chelonia mydas*, en playa lagarto, Los Santos, Panamá. *Tecnociencia*, 25(1), 63-88.
- López, L. F. L. & Arias, S. J. (2024). Primer reporte de la temporada de anidación de la tortuga verde *Chelonia mydas* (Testudinata: Cheloniidae) en playa Lagarto, península de Azuero, Panamá. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 16(2), 99-113.
- Márquez, M. R. (1990). FAO species catalogue. Vol. 11. Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date.
- Márquez, R. & Farías, M. (2000). *Las tortugas marinas y nuestro tiempo* (pp. 197-197). México DF: Fondo de cultura económica.
- Miller, J. D. (2017). Reproduction in sea turtles. *The Biology of Sea Turtles, Volume I*, 51-81.
- Mortimer, J. A. (1982). Feeding ecology of sea turtles. *Biology and conservation of sea turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 103.

- Mortimer, J. A. (1990). The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 802-817. <https://doi:10.2307/1446446>
- NMFS. (1998) Recovery plan for East Pacific green turtle (*Chelonia mydas*). National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD
- Patricio, A., Varela, M., Barbosa, C., Broderick, A., Airaud, M., Godley, B. ... & Catry, P. (2018). Nest site selection repeatability of green turtles, *Chelonia mydas*, and consequences for offspring. *Animal Behaviour*, 139, 91-102. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.006>
- Payo, A., Kobayashi, N., Muñoz-Pérez, J. & Yamada, F. 2008. Predictibilidad de la formación de escarpe en playas de arena en un tanque multidireccional de oleaje. *Ciencias Mar.* 34(1): pp. 45–54. <https://doi:10.7773/cm.v34i1.1265>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. & McMahon, T. A. (2007). *Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences*, 11(5), 1633–1644. <https://doi:10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peñalba Laguna, M. D. L. Á. & Rios Rivera, R. M. (2013). Estudio reproductivo de *Chelonia mydas*, en la playa de anidación Brasilón en el pacífico sur de Nicaragua (Doctoral dissertation).
- Pertiwi, M. P. & Lathifah, S. S. (2019). Conditions of hilling habitat of *Chelonia Mydas* (Green Turtle) in Pangumbahan Beach Ujung Genteng, Sukabumi Selatan. *Journal of Science Innovare*, 1(2), 64-67. <https://doi.org/10.33751/JSI.V1I02.1003>
- Pinto, I. & Yee, J. (2011). Diagnóstico de las áreas marinas protegidas y de las áreas marinas para la pesca responsable en el Pacífico panameño. *Fundación Marviva, Panama*.
- Poti, M., Long, S., Rusli, M., Jani, J., Hugé, J. & Dahdouh-Guebas, F. (2021). Changing trends and perceptions of sea turtle egg consumption in Redang Island, Malaysia. *Ecology and Society*. <https://doi.org/10.5751/es-12717-260414>
- Read, M. A. (1991). *Observations on the feeding ecology of immature green turtles, Chelonia mydas, in the Moreton Banks region of Moreton Bay, South East Queensland* (Doctoral dissertation, University of Queensland).

- Recaséns, A. B. C., García, A. M., Rodríguez, V. T. & Vicario, A. G. (2010). Vulnerabilidad de sitios de anidación de tortugas marinas por efectos de erosión costera en el estado de Campeche. *En memoria*, 73.
- Restrepo, J., Webster, E. G., Ramos, I. & Valverde, R. A. (2023). Recent decline of green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. *Endangered Species Research*, 51, 59-72. <https://doi.org/10.3354/esr01237>
- Rivera-Solís, J. A. (2021). Depósitos eólicos del trópico húmedo: caso de la franja marino-costera del este de la Península de Azuero, Panamá. *Revista Geográfica de América Central*, (66), 79-105.
- Rubiano Ciodaro, D. (2011). Caracterización de playas de anidación de tortugas marinas en Isla Fuerte, Bolívar, Caribe Colombiano.
- Rueda-Almonacid, J. V., Mittermeier, C. G., Carr, J. L., Mittermeier, R. A., Rodríguez-Mahecha, J. V., ... & Mittermeier, C. G. (2007). *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico* (Serie Guías Tropicales de Campo No. 6). Conservación Internacional.
- Salleh, S., Nishizawa, H., Sah, S. & Chowdhury, A. (2020). Reproductive seasonality and environmental effects in green turtle (*Chelonia mydas*) nesting at Penang Island, Malaysia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100, 645 - 650. <https://doi.org/10.1017/S0025315420000399>
- Schulz, J. P. (1975). Sea turtles nesting in Surinam. *Zoologische Verhandelingen*, 143(1), 1-141.
- Seminoff J. A., Resendiz A. & Nichols W. J. (2002) Diet of the east Pacific green turtle, *Chelonia mydas*, in the central Gulf of California, Mexico. *Journal Herpetology* 36:447–453
- Seminoff, J. A. (2004). *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: Supplementary material.
- Seminoff, J. A., Jones, T. T. & Marshall, G. J. (2006). Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? *Marine Ecology Progress Series*, 322, 269-280.

- Sole, G. & Medina, G. (1989). The green turtles of Aves Island. In *Eckert SA, Eckert KA, Richardson TH (Compilers) Proc 9th Annu Workshop Sea Turtle Conservation Biology. NOAA Tech Memo NMFS-SEFC-232, US Dept Commerce, Miami, FL* (pp. 171-173).
- Sunamura, T. (1989). Sandy beach geomorphology elucidated by laboratory modeling. In *Elsevier Oceanography Series* (Vol. 49, pp. 159-213). Elsevier. [https://doi:10.1016/S0422-9894\(08\)70126-0](https://doi:10.1016/S0422-9894(08)70126-0)
- Torres, D. A. P., Rangel, J. L. H., Henríquez, A. R. B., Ojeda, M. J. D. & Sánchez, N. R. Q. (2012). De tortuga verde (*Chelonia mydas*) en el refugio de fauna silvestre Isla de Aves, Venezuela. *Revista Científica*, 22(3).
- Valverde-Cantillo, V., Robinson, N. J. & Santidrián Tomillo, P. (2019). Influence of oceanographic conditions on nesting abundance, phenology and interesting periods of east Pacific green turtles. *Marine Biology*, 166(7), 93. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3541-1>
- Veelenturf, C., Sinclair, E., Leopold, P., Paladino, F. & Honarvar, S. (2021). The effects of nest location and beach environment on hatching success for leatherback (*Dermochelys coriacea*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtles on Bioko Island, Equatorial Guinea. *Marine Biology*, 169. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04049-4>
- Vera, V. & Buitrago, J. (2012). Actividad reproductiva de *Chelonia mydas* (Testudines: Cheloniidae) en Isla de Aves, Venezuela (2001-2008). *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 745-758.
- Whiting, A. U., Chaloupka, M. & Limpus, C. J. (2020). Sampling nesting sea turtles: impact of survey error on trend detection. *Marine Ecology Progress Series*, 634, 213-223. <https://doi.org/10.3354/meps13202>
- Witherington, B. E. (1992). Behavioral responses of nesting sea turtles to artificial lighting. *Herpetologica*, 31-39.