



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Maria de los Milagros López Mendilaharsu

Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) no Atlântico Sul Ocidental

Rio de Janeiro

2011

Maria de los Milagros López Mendilaharsu

Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) no Atlântico Sul Ocidental

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha

Rio de Janeiro

2011

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

M541 Mendilaharsu, Maria de los Milagros López.
Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de
megulho de tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*)
no Atlântico Sul Ocidental / Maria de los Milagros López
Mendilaharsu. - 2011.
102[37] f: il.

Orientador: Carlos Frederico Duarte da Rocha
Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de
Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
Bibliografia: f. 102.

1. Tartaruga marinha – Migração - Teses. 2.
Tartaruga marinha – Comportamento - Teses. I. Rocha,
Carlos Frederico Duarte da. II. Universidade do Estado
do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara
Gomes. III. Título.

CDU 639.15

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial
desta dissertação.

Assinatura

Data

Maria de los Milagros López Mendilaharsu

Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) no Atlântico Sul Ocidental

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 09 de fevereiro de 2011.

Banca examinadora:

Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha (Orientador)
Departamento de Ecologia da UERJ

Prof. Dr. Alexandre de Freitas Azevedo
Departamento de Ecologia da UERJ

Prof. Dr. Salvatore Siciliano
FIOCRUZ

Prof. Dra. Cecilia Baptistotte
Projeto TAMAR-ICMBio

Rio de Janeiro

2011

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução da UERJ, em especial a Henrique e Sonia pela disposição e ajuda proporcionada.

A CAPES, pela bolsa de estudo concedida.

Agradeço ao Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha, pela oportunidade de desenvolver este trabalho sob sua orientação e pelo aprendizado proporcionado. Muito obrigada Fred!

A CMS (*Convention on Migratory Species*), WWF como parte da Iniciativa de Conservação das Tartarugas-de-couro no Atlântico (TALCIN, *Trans-Atlantic Leatherback Conservation Initiative*) e People Trust for Endangered Species, UK, pelo apoio financeiro para realizar este estudo.

Aos observadores de bordo e colegas do PNOFA-DINARA, tripulação e dono do F/V Torres del Paine, pescadores artesanais de Kiyú, San José, Uruguay. Daniel del Bene (PROFAUMA), Zoe Di Rienzo e equipe do PRICTMA (Argentina).

A toda equipe do Karumbé, principalmente a Alejandro.

A Scott Eckert pelo treinamento na instalação dos transmissores e a base do TAMAR em Regencia principalmente ao Joca e Tonim pela oportunidade de acompanhar o trabalho logístico na instalação dos transmissores e pela disposição para discutir dados.

A toda equipe do TAMAR, em especial a Neca pelo apoio e aprendizado nestes últimos anos.

A todos os colegas da pós-graduação, em especial a Pedro e Milena.

Aos membros da banca avaliadora, Prof. Dr. Alexandre Azevedo, Prof. Dr. Salvatore Siciliano e Prof. Dra. Cecília Baptistotte que certamente agregam um valor imenso a esse trabalho.

Finalmente agradeço a minha família, em especial aos meus pais, irmã e avó pelo apoio e compreensão, sem os quais, este trabalho não se realizaria.

RESUMO

MENDILAHARSU, Maria de los Milagros López. *Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro (Dermochelys coriacea) no Atlântico Sul Ocidental*. 2011. 139f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Rio de Janeiro, 2011.

As tartarugas marinhas são espécies ameaçadas, altamente migratórias que apresentam um ciclo de vida longo e uma ampla distribuição geográfica. Assim, melhorar a nossa compreensão sobre a ecologia espacial das tartarugas marinhas é essencial para a elucidação de aspectos da sua história de vida e para o desenvolvimento de medidas eficazes de conservação. Esta tese compreende um conjunto de artigos ou capítulos que visam contribuir ao conhecimento da ecologia espacial da tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*. Este estudo utilizou novas tecnologias como a telemetria por satélite (que proporciona um método útil para monitorar os movimentos de espécies migratórias) e um conjunto de ferramentas de geoprocessamento como abordagem metodológica que visou: examinar os movimentos e migrações da tartaruga-de-couro, identificar áreas de uso intenso e padrões espaço-temporais no uso do habitat, e integrar dados biológicos e oceanográficos para descrever as estratégias comportamentais desta espécie. Cinco tartarugas-de-couro (um subaduto, dois machos adultos e duas fêmeas adultas) foram equipadas com transmissores por satélite no Atlântico Sul Ocidental entre 2005 e 2008. Além de fornecer dados de localização geográfica os transmissores permitiram registrar informações de mergulho tais como profundidade e duração máxima e média dos mergulhos, perfis completos de mergulhos individuais e dados de temperatura do mar. Movimentos e migrações de tartarugas-de-couro marcadas no Atlântico Sul foram documentados pela primeira vez. Além disso, foi possível identificar áreas de uso intenso (ou alimentação) previamente desconhecidas para a espécie, assim como uma residência sazonal nestas áreas localizadas em águas tropicais e temperadas fora da costa sul-americana (19-45°S). A sazonalidade dos movimentos esteve intimamente associada a processos físicos sazonais de pequena e mesoescala. Dependendo do ambiente marinho explorado, durante os períodos de residência, as tartarugas apresentaram diferentes estratégias alimentares identificadas através da análise dos padrões de mergulho.

Palavras-chave: Tartaruga-de-couro. Rotas migratórias. Áreas de uso intenso. Padrões de mergulho. Telemetria por satélite.

ABSTRACT

Sea turtles are long-lived, highly migratory endangered species with a wide distribution. Thus improving our knowledge of the spatial ecology of sea turtles is essential for elucidating aspects of their life history and for the development of effective conservation measures. This thesis comprises a collection of articles or chapters that aim to contribute to the knowledge of the spatial ecology of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. This study used new technologies such as satellite telemetry (which provides a useful approach for tracking the movements of migratory species) and a set of geoprocessing tools as a methodological approach that aimed to: examine the movements and migrations of leatherback turtles, identify high use areas and spatio-temporal patterns of habitat use, and integrate biological and environmental data to describe foraging strategies of this species.

Five leatherback turtles (a subadult, two adult males and two adult females) were fitted with satellite transmitters in the Southwest Atlantic between 2005 and 2008. Besides providing geographical location data the transmitters also recorded dive information such as mean and maximum dive depth and duration, individual dive profiles and water temperature data. For the first time the movements and migrations of leatherback turtles tagged in the South Atlantic were documented. Previously unidentified high use areas (or foraging areas) were recognized for this species, also a seasonal residence along those areas located in tropical and temperate areas off the coast of South America (19-45 °S). The seasonal movements were closely associated with small and mesoscale physical seasonal processes. Depending on the marine environment exploited during periods of residence, the turtles showed different foraging strategies identified through the analysis of the diving patterns.

Keywords: Leatherback turtle. Migratory paths. High use areas. Dive patterns. Satellite telemetry.

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	09
1	COMPORTAMENTO DE MOVIMENTAÇÃO HORIZONTAL E VERTICAL DA TARTARUGA-DE-COURO <i>Dermochelys coriacea</i>	12
1.1	Resumo	12
1.2	Abstract	12
1.3	Introdução	14
1.4	Tipos de movimentação	17
1.4.1	<u>O uso do ambiente tridimensional oceânico pelas tartarugas-de-couro: movimentos verticais e horizontais</u>	18
1.4.2	<u>Movimentos horizontais</u>	19
1.4.3	<u>Movimentos verticais</u>	21
1.5	Tendências comportamentais durante as migrações e os deslocamentos geográficos	22
1.5.1	<u>Movimentos nas áreas de desova (ou habitats internidais)</u>	22
1.5.2	<u>Movimentos migratórios entre áreas de desova e de alimentação</u>	23
1.5.3	<u>Movimentos em áreas de alimentação</u>	24
1.5.4	<u>Movimentos migratórios desde áreas de alimentação</u>	26
1.5.5	<u>O sexo e a condição reprodutiva afetando os padrões comportamentais na migração</u>	27
1.6	Tendências na movimentação vertical	28
1.6.1	<u>Os mergulhos em áreas de reprodução ou desova</u>	28
1.6.2	<u>Os mergulhos em habitats neríticos e em habitats oceânicos</u>	30
1.7	Conclusões	33
1.8	Referências	34
2	DESCOBERTAS SOBRE OS MOVIMENTOS E ÁREAS DE USO INTENSO DAS TARTARUGAS-DE-COURO NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL	40
2.1	Resumo	40
2.2	Abstract	40
2.3	Introdução	42
2.4	Materiais e métodos	44
2.5	Resultados	46
2.5.1	<u>Rotas migratórias gerais</u>	46
2.5.2	<u>Áreas de uso intenso</u>	49
2.5.3	<u>Sazonalidade dos movimentos</u>	51
2.5.4	<u>Síntese das atividades de mergulho</u>	52
2.5.5	<u>Mudanças espaciais no comportamento de mergulho</u>	53
2.6	Discussão	57
2.7	Referências	62
3	MERGULHOS PROLONGADOS E PROFUNDOS DA TARTARUGA-DE-COURO <i>Dermochelys coriacea</i>: EMPURRANDO SEUS LIMITES DE MERGULHO AERÓBICO	67
3.1	Resumo	67
3.2	Abstract	67
3.3	Nota	68
3.4	Referências	71

4	ALIMENTANDO-SE AO LONGO DE AMBIENTES TEMPORALMENTE DINÂMICOS: AS TARTARUGAS-DE-COURO NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL	73
4.1	Resumo	73
4.2	Abstract	73
4.3	Introdução	75
4.3.1	<u>Área de estudo</u>	77
4.4	Metodologia	78
4.5	Resultados	80
4.5.1	<u>Distribuição e movimentos</u>	80
4.5.2	<u>Características ambientais nos períodos de trânsito e residência</u>	85
4.5.3	<u>Comportamento de mergulho nas áreas de residência</u>	91
4.6	Discussão	93
4.6.1	<u>Movimentos e oceanografia</u>	93
4.6.2	<u>Distribuição das presas e comportamento vertical das tartarugas</u>	94
4.7	Referências	97
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	100
	REFERÊNCIAS	102
	ANEXO A – Fotografias das tartarugas-de-couro rastreadas através de transmissores por satélite no âmbito da presente tese	103
	ANEXO B – Comportamento de movimentação horizontal e vertical da tartaruga-de-couro <i>Dermochelys coriacea</i>	109
	ANEXO C – Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean	125
	ANEXO D – Prolonged deep dives by the leatherback turtle <i>Dermochelys coriacea</i> : pushing their aerobic dive limits	136

INTRODUÇÃO

Esta tese foi dividida em seções (ou capítulos), sendo o foco primário dos mesmos a ecologia espacial da tartaruga-de-couro (*Dermochelys coriacea*). De esta forma eles ressaltam a importância de adotar uma perspectiva espacial na hora de analisar e interpretar dados biológicos, principalmente em espécies de ampla distribuição geográfica como é o caso dos mega-vertebrados marinhos. Neste sentido, o conhecimento sobre o comportamento referente aos deslocamentos e o uso do habitat (tais como as áreas de alimentação e as de reprodução) podem auxiliar e orientar a definição de áreas prioritárias onde focar os esforços de conservação (Luschi et al. 2006, Doyle et al. 2008).

O primeiro artigo desenvolvido no âmbito da presente tese (López-Mendilaharsu & Rocha 2009) apresenta uma revisão abrangente sobre os movimentos comportamentais horizontais e verticais realizados pelas tartarugas-de-couro, e também como esses movimentos são influenciados por diferentes fatores biológicos e ambientais. A incorporação de equipamentos com capacidade de coleta, armazenamento e de envio de dados via satélite tem permitido avançar no conhecimento de como as tartarugas utilizam o ambiente marinho tridimensional (Godley et al. 2008). Por conseguinte nesta revisão são apresentadas as tendências comportamentais observadas em populações de *Dermochelys coriacea* nas diversas fases do ciclo migratório (ex. áreas de reprodução e desova, migração e alimentação). O artigo serve como introdução para as subseqüentes seções da tese, situando o nível de conhecimento disponível sobre a ecologia espacial das tartarugas-de-couro. Este artigo foi publicado na revista Oecologia brasiliensis <http://www.oecologiaaustralis.org/ojs/index.php/oa/article/view/oeco.2009.1301.08> (ANEXO B).

O segundo artigo científico desenvolvido ao longo da presente tese (López-Mendilaharsu et al. 2009a) focou o uso da telemetria por satélite para investigar a distribuição, os movimentos e o uso do habitat das tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) no Atlântico Sul Ocidental. Este artigo, por constituir os primeiros dados sobre uso do habitat desta espécie para essa região traz uma importante contribuição ao nosso conhecimento sobre os movimentos de tartarugas-de-couro no Atlântico Sul. Além das fêmeas adultas, o estudo proporciona informação sobre o comportamento e a ecologia de machos e subadultos, para os

quais até o momento este conhecimento está limitado às áreas do Atlântico Norte. Por outro lado, fornece informações sobre as variações espaço-temporais no uso do habitat, e identifica áreas de uso intenso ou áreas de alimentação, direcionando futuros estudos e esforços de conservação nestas áreas de importância crítica. Este artigo foi publicado na revista *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.010> (ANEXO C).

O capítulo 3, uma nota científica resultado do desenvolvimento da presente tese, tratou do registro de mergulho mais longo já registrado para a tartaruga-de-couro, através do uso de armazenadores de dados transmitidos via satélite (*Satellite Relay Data Loggers*) (López-Mendilaharsu et al. 2009b). Esse novo recorde estende o nosso conhecimento sobre a capacidade de mergulho desta espécie, e levanta questionamentos sobre o propósito desses mergulhos extremamente profundos e prolongados. Este artigo foi publicado na revista *Marine Biodiversity Records* <http://journals.cambridge.org/action/displayAbstract?aid=3481868> (ANEXO D).

No quarto artigo desta tese os dados de telemetria por satélite foram integrados e utilizados para investigar as interações espaciais e temporais entre as tartarugas-de-couro *Dermochelys coriacea* e o ambiente marinho com o qual interagem. Dados oceanográficos obtidos a partir do sensoriamento remoto por satélite (temperatura superficial do mar, taxa de clorofila, anomalias no nível médio do mar, etc.) foram analisados em conjunto com os movimentos e informações de mergulho das tartarugas-de-couro numa escala temporal fina (ex. ciclo diário) durante os períodos de residência e de trânsito. Desta forma foi possível obter uma visão mais detalhada das estratégias comportamentais (ex. distribuição sazonal, busca e exploração de recursos alimentares, entre outros aspectos) nos diferentes ambientes marinhos. A abordagem apresentada tem utilidade para o estudo do comportamento das tartarugas marinhas (por exemplo, o comportamento alimentar) e seu ambiente biológico (ex. distribuição e abundância do zooplâncton).

Objetivos

O objetivo principal desta tese intitulada “Rotas migratórias, áreas de uso intenso e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) no Atlântico Sul Ocidental” foi incrementar o conhecimento sobre a ecologia espacial da tartaruga-de-couro no Atlântico Sul através do uso de armazenadores de dados de posição e mergulho transmitidos via satélite. Os objetivos específicos incluíram:

- Identificar as tendências comportamentais de movimentação e uso de habitat das tartarugas-de-couro nas diversas fases do ciclo migratório e regiões oceanicas.
- Documentar os movimentos migratórios e identificar as áreas de uso intenso, de indivíduos de *D. coriacea* no Atlântico Sul.
- Analisar as informações de mergulho nas áreas de uso intenso.
- Investigar a distribuição e migração das tartarugas-de-couro em função das características oceanográficas.
- Identificar os padrões do comportamento de mergulho (indicativos de alimentação) em uma escala fina durante a fase de residência nos diferentes ambientes marinhos.

1 COMPORTAMENTO DE MOVIMENTAÇÃO HORIZONTAL E VERTICAL DA TARTARUGA-DE-COURO *Dermochelys coriacea*

1.1 Resumo

A biologia da tartaruga-de-couro (*Dermochelys coriacea*) é ainda relativamente pouco conhecida, fundamentalmente devido a seus hábitos de vida. *D. coriacea* é uma espécie altamente pelágica e cosmopolita que passa a maior parte da sua vida no oceano aberto, e que pode realizar migrações transoceânicas entre áreas de reprodução e de alimentação. Ao longo de sua extensa movimentação por porções oceânicas, a tartaruga-de-couro executa movimentos horizontais (ex. migrações) e verticais (ex. mergulhos) que constituem respostas comportamentais a diferentes fatores, como busca de ambiente apropriado para o crescimento, a alimentação e a reprodução, entre outros. No presente artigo, apresentamos uma revisão abrangente acerca do estado atual do conhecimento sobre os movimentos comportamentais horizontais e verticais realizados por *D. coriacea*, analisando como estes comportamentos são influenciados por diferentes fatores que regem a ecologia da espécie. Os estudos indicam que as feições oceanográficas constituem fatores-chave na determinação dos padrões de movimentação registrados para *D. coriacea*, principalmente durante as migrações e durante sua permanência em áreas de alimentação. Em geral a tartaruga-de-couro utiliza diferentes estratégias de navegação e dispersão nas diferentes regiões oceânicas, em alguns casos, os indivíduos da espécie se dispersam amplamente em varias direções e, em outros casos, seguem um padrão relativamente uniforme e persistente através do oceano. As tendências de movimentação durante o período de desova variam nas diferentes regiões oceânicas, influenciadas pela topografia do local e pela estratégia comportamental das fêmeas em relação aos custos energéticos durante a temporada reprodutiva (ex. comportamento de busca de alimento *versus* pouca atividade para reduzir o gasto metabólico).

Palavras-chave: Tartarugas marinhas. Migrações. Deslocamentos. Duração do mergulho. Profundidade do mergulho.

1.2 Abstract

The general biology of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) still remains poorly understood, mainly because of its life-history characteristics. *D. coriacea* is a highly pelagic cosmopolitan species that spends most of its life in the open sea, and is able to perform transoceanic migrations from reproductive to foraging zones and back. Over their long travels throughout the sea, the leatherback turtle moves both horizontally (e.g., migrations) and vertically (i.e. dives) in response to different factors, like searching for suitable habitats for growth, feeding and reproduction. The present article is a comprehensive review of the current knowledge about the horizontal and vertical behavioral movements performed by *D. coriacea*.

An analysis of how these behaviors are influenced by different factors governing the ecology of this species is presented. Some studies indicate that oceanographic features are the key factors determining the movement patterns observed for *D. coriacea*, mainly during their geographic migrations and residence in feeding zones. In short, the leatherback turtle employs different navigation and dispersion strategies while in each different oceanic zone. On certain occasions, individuals may disperse in different directions while on other occasions they may follow a roughly uniform path across the sea. Movement trends during the nesting period vary between different oceanic zones depending on local topography and on the behavioral strategy adopted by the nesting females with respect to how to invest energy during the reproductive season (e.g. actively searching for prey *versus* limiting activity to reduce metabolic rate).

Keywords: Marine turtles. Migrations. Displacements. Dive duration. Dive depth.

1.3 Introdução

A tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, constitui a única espécie da família Dermochelyidae, e difere consistentemente das demais espécies de tartarugas marinhas em alguns aspectos. Os indivíduos adultos de *D. coriacea* podem atingir tamanho corpóreo de mais de 2m de comprimento do casco e pesar mais de 900kg, sendo o maior dos quelônios e um dos maiores répteis do mundo (Márquez 1990, Figura 1). As tartarugas-de-couro são os répteis de distribuição geográfica mais ampla e ocorrem ao longo de todos os oceanos tropicais, temperados e frios do mundo, desde o mar de Barents no hemisfério norte a até a ilha Sul de Nova Zelândia no hemisfério sul (Carr 1952, Pritchard 1973, Márquez 1990).



Figura 1- Perspectiva de uma tartaruga-de-couro *Dermochelys coriacea*
Fonte: Banco de Imagens: Projeto Tamar.

Esta espécie apresenta uma redução extrema dos ossos da carapaça, que é composta por um mosaico de pequenas peças osteodérmicas poligonais

sustentadas em uma matriz de tecido dérmico cartilaginoso. Possui sete quilhas longitudinais dorsais e cinco ventrais; as quilhas dorsais convergem posteriormente em uma base caudal arredondada, acima da cauda (Márquez 1990). Apresenta características anatômicas (ex. forma hidrodinâmica da carapaça, grandes nadadeiras anteriores, entre outras) e fisiológicas que as difere de outras espécies de tartarugas marinhas, especialmente pela possibilidade de controlar a temperatura (ex. mantendo a temperatura do corpo relativamente constante, tanto nas águas quentes dos trópicos ou frias das regiões temperadas) através de uma série de adaptações, tais como ajustes do fluxo sanguíneo, mecanismos do tipo "contra-corrente" de troca de calor no fluxo sanguíneo, isolamento periférico (ex. presença de tecido adiposo subepidérmico) e metabolismo muscular independente da temperatura (Wallace & Jones 2008). Essas características e outras adaptações fisiológicas e cardiovasculares, por exemplo, uso de reservas de oxigênio no sangue disponíveis através de ajustes do fluxo sanguíneo, diminuição da frequência cardíaca para conservar oxigênio durante mergulho ou aumento da mesma para facilitar o intercâmbio de gases em superfície (Lutcavage et al. 1992, Southwood et al. 1999), permitem que esta espécie consiga sobreviver em ambientes com baixas temperaturas ($< 10^{\circ}\text{C}$) (James & Mrosovsky 2004) e mergulhar a grandes profundidades ($> 1000\text{m}$) (Doyle et al. 2008).

A biologia de *D. coriacea* é ainda relativamente pouco conhecida, fundamentalmente devido a seus hábitos de vida. São tartarugas altamente pelágicas e cosmopolitas que passam a maior parte da sua vida no oceano aberto e que podem realizar migrações transoceânicas entre áreas de reprodução e de alimentação (Benson et al. 2007a). Sua dieta consiste quase exclusivamente de zooplâncton gelatinoso (como medusas, sifonóforos e tunicados) (Davenport 1998, James & Herman 2001, Witt et al. 2007).

O destino dos filhotes recém eclodidos dos ovos, após abandonarem as praias de desova, assim como quais são os habitats onde os jovens desta espécie ocorrem, ainda constituem grandes mistérios referentes à biologia desta espécie (Musick & Limpus 1997). Alguns registros esporádicos sobre indivíduos jovens ($< 100\text{cm}$ de comprimento curvilíneo da carapaça - CCC) indicaram que eles geralmente permanecem em águas com temperaturas superiores a 26°C (Eckert 2002b).

Sabe-se que esta espécie migratória pode realizar movimentos trans-oceânicos através de milhares de quilômetros desde as praias tropicais de desova até as áreas temperadas de forrageio. Em escala global, as principais áreas de desova desta espécie se localizam no Oceano Atlântico, no nordeste da América do Sul (Guiana Francesa e Suriname) e no Gabão, África (Fosette et al. 2008a). No Atlântico ocidental, outras colônias menores estão situadas em ilhas do Caribe e na América Central, enquanto um número reduzido de fêmeas regularmente desova no litoral norte do estado do Espírito Santo, Brasil (Thomé et al. 2007). No Oceano Pacífico oriental as principais áreas de desova de *D. coriacea* se encontram no México e na Costa Rica (Eckert & Sarti 1997, Reina et al. 2002), enquanto no Pacífico ocidental estão localizadas na Papua-Indonésia e na Papua-Nova Guiné (Benson et al. 2007b, Hitipew et al. 2007). No entanto, a situação desta espécie é crítica em escala global. O forte declínio no número de fêmeas de *D. coriacea* em suas principais praias de desova no Oceano Pacífico nas últimas décadas (superior a 90% em algumas colônias) (Spotila et al. 2000) é atribuído à morte acidental de indivíduos pela pesca industrial e artesanal e à intensa coleta de ovos nas praias de desova (Eckert & Sarti 1997). Como resultado, as tartarugas-de-couro atualmente se encontram listadas como “criticamente em perigo” (IUCN 2007) e podem estar enfrentando um processo de iminente desaparecimento em algumas áreas do Oceano Pacífico (Spotila et al. 2000).

Esta espécie, que possui considerável vagilidade, caracteristicamente executa movimentos horizontais (migrações e deslocamentos) e verticais (mergulhos). Estes movimentos constituem respostas comportamentais a diferentes fatores, como busca de ambiente apropriado para o crescimento e escape a predadores, de áreas adequadas para obtenção de recursos alimentares e de sítios favoráveis ao acasalamento e à reprodução, entre outros. O termo "migração" refere-se ao movimento periódico ou sazonal do animal em resposta a fatores abióticos (ex. temperatura da água), à disponibilidade de alimento ou, ainda, para garantir a reprodução. No presente artigo, apresentamos uma revisão abrangente acerca do estado atual do conhecimento sobre os movimentos comportamentais horizontais e verticais realizados por *D. coriacea*, analisando como estes comportamentos são influenciados por diferentes fatores que regem a ecologia da espécie.

Ao realizar esta revisão nos restringimos aos artigos científicos publicados em renomados periódicos científicos, na última década (artigos no prelo, comunicações

peçoais, textos monográficos e dissertações não foram utilizados). Os artigos analisados possuem variações nas metodologias utilizadas na obtenção dos dados. Por exemplo, o comportamento das fêmeas nas áreas de desova tem sido estudado através do uso de marcas eletrônicas (*archival tags*) as quais são capazes de coletar e armazenar dados comportamentais e ambientais (ex. Eckert *et al.* 1989, 1996, Southwood *et al.* 1999, 2005, Eckert 2002, Reina *et al.* 2005) e também mediante o uso de radiotransmissores (ex. Eckert 2002, Reina *et al.* 2005); os movimentos pós-desova têm sido conhecidos através do uso de placas metálicas convencionais (ex. Pritchard 1976) e através de telemetria por satélite (ex. Hughes *et al.* 1998, Luschi *et al.* 2003, Hitipew *et al.* 2007, Benson *et al.* 2007a). Neste último caso, com o surgimento de equipamentos capazes de coletar, armazenar e de transmitir dados de forma remota, também foi possível avançar no conhecimento sobre o comportamento vertical (mergulho) e horizontal (migração e deslocamento) nas diferentes fases do ciclo migratório de *D. coriacea* (ex. James *et al.* 2005b,c, James *et al.* 2006b, Doyle *et al.* 2008, Hays *et al.* 2006, Sale *et al.* 2006, Eckert 2006, Luschi *et al.* 2006). Embora tais estudos difiram quanto às abordagens e às metodologias utilizadas na obtenção dos dados, não temos razões para supor que as variações metodológicas possam prejudicar a qualidade das informações que os artigos fornecem.

1.4 Tipos de movimentação

A habilidade de nadar e mergulhar eficientemente constitui uma característica central na sobrevivência de qualquer vertebrado marinho de respiração aérea. Principalmente para aqueles que vivem em um ambiente tridimensional sem refúgios e onde o alimento se encontra caracteristicamente distribuído em manchas (*patches*). Estes parâmetros do comportamento de movimentação são exemplos claros que permitem explicar o sucesso e a persistência com eficiência na vida aquática marinha por uma espécie como *D. coriacea*, um dos poucos répteis que apresenta hábitos de vida exclusivamente pelágicos.

Historicamente, a informação sobre a distribuição e os deslocamentos de *D. coriacea* esteve limitada aos dados de capturas acidentais obtidos a partir da indústria pesqueira, aos dados de recaptura de placas metálicas colocadas nas

nadadeiras das tartarugas nas praias de desova e a observações episódicas no ambiente marinho (Pritchard 1973, 1976, Meylan 1982, Fretey 2001). Contudo, nas ultimas décadas, os avanços na tecnologia microeletrônica associada à telemetria por satélite têm permitido estudar o comportamento de movimentação deste quelônio em vida livre (Eckert 1998). Além da possibilidade de rastrear os movimentos e as migrações destes répteis, o desenvolvimento de equipamentos capazes de coletar, armazenar e transmitir dados de forma remota permitiu conhecer também o comportamento de mergulho de *D. coriacea* durante sua permanência em áreas de desova bem como durante suas migrações e permanência em áreas de alimentação (Hays et al. 2004b, Sale et al. 2006, James et al. 2006b).

1.4.1 O uso do ambiente tridimensional oceânico pelas tartarugas-de-couro: movimentos verticais e horizontais

A compreensão dos padrões comportamentais de movimentação no oceano pelas tartarugas-de-couro tem sido intensivamente buscada nas últimas décadas e esses padrões podem ser considerados ainda pouco conhecidos (Eckert 2002a). Um ambiente como o oceânico, de natureza tridimensional, implica em complexas atividades que envolvem tanto movimentações horizontais quanto verticais, cada qual possivelmente determinada por funções específicas. Em termos de atividade de submersão, estudos nas áreas de desova com medidores de tempo e profundidade (TDRs - *time depth recorders*) permitiram conhecer alguns aspectos do comportamento de deslocamento vertical de *D. coriacea*, embora em uma janela de tempo relativamente limitada pela necessária recuperação dos equipamentos para tornar possível a obtenção dos dados. Com o tempo, o uso da telemetria por satélite permitiu incrementar o conhecimento sobre os deslocamentos e movimentações horizontais além das praias de desova. Inicialmente, devido às limitações tecnológicas dos aparelhos (tempo de vida da bateria, durabilidade do material implantado, entre outros), na maioria dos casos os trabalhos eram concluídos com uma simples descrição do ponto final da rota. Finalmente, após a incorporação de equipamentos com capacidade de armazenamento e de envio de dados via satélite (ex. profundidade e duração dos mergulhos, temperatura do ambiente, etc.) tem sido

permitido avançar no conhecimento de como as tartarugas utilizam o ambiente tridimensional da coluna d'água nas diferentes regiões dos oceanos (Godley et al. 2008).

1.4.2 Movimentos horizontais

Os padrões comportamentais e as características dos deslocamentos da tartaruga-de-couro variam ao longo do ciclo migratório; assim encontramos diferentes tipos de movimentação horizontal como os movimentos nas áreas de desova (ou movimentos internidais), os movimentos entre as áreas de desova/reprodução e as áreas de alimentação e os movimentos em áreas de alimentação. Cada um deles possui particularidades comportamentais e possivelmente tem finalidades específicas que são decisivas para a aptidão dos indivíduos.

Os movimentos internidais são os movimentos realizados pelas fêmeas entre desovas consecutivas (às vezes percorrendo distâncias de dezenas até centenas de quilômetros) (Georges et al. 2007); os machos também se aproximam dessas áreas durante o período reprodutivo, mas nunca abandonam o mar (Miller 1997).

Os indivíduos após realizarem a atividade reprodutiva tendem a migrar para áreas mais produtivas em termos de recursos alimentares (Myers & Hays 2006) com a finalidade de alimentação para reposição da energia e tecidos investidos na reprodução, para que um novo processo reprodutivo possa ser iniciado com eficiência (Broderick et al. 2001). Da mesma forma, após uma apropriada aquisição/reposição de recursos alimentares em áreas de alimentação e conseqüente reserva de energia, para subsequente episódio de reprodução, a movimentação dos indivíduos tende a ocorrer das áreas de alimentação para as áreas de reprodução dando continuidade ao ciclo. Durante esses movimentos (ou migrações) os indivíduos podem percorrer distâncias de até milhares de quilômetros (Benson et al. 2007a). As fêmeas geralmente não desovam todos os anos, sendo que a maioria apresenta um intervalo de remigração (tempo entre sucessivas temporadas de desova) de 2-3 anos (Miller et al. 1997). Ainda assim, no Atlântico norte tem sido observado que alguns indivíduos costumam fazer migrações para regiões tropicais durante seus anos não reprodutivos (James et al. 2005b, 2006b).

Para muitas espécies de tartarugas marinhas, as condições oceanográficas existentes nas áreas de alimentação antecedendo a temporada de desovas irão determinar a probabilidade de que ocorra nidificação (Broderick et al. 2001). Assim, diferenças na produtividade em determinadas regiões oceânicas afetam significativamente o intervalo de remigração das fêmeas (Saba et al. 2008, Caut et al. 2008).

Há ainda os movimentos que ocorrem enquanto os indivíduos se encontram nas áreas de alimentação, em áreas neríticas e/ou oceânicas com características oceanográficas favoráveis para a concentração de presas (James et al. 2005a, 2005b, Eckert 2006).

A partir da velocidade de navegação, da trajetória e da forma das rotas e do tempo de permanência em certos locais é possível discriminar os tipos de movimentação horizontal (James et al. 2005b, Eckert 2006, Gaspar et al. 2006). Os movimentos migratórios entre áreas de reprodução e de alimentação (e vice-versa) se caracterizam por velocidades de deslocamento maiores que aquelas observadas durante o período reprodutivo ou durante a permanência em certas áreas de alimentação (James et al. 2005b, 2005c, Eckert 2006). Por sua vez, a análise do trajeto e da forma da rota percorrida pelos indivíduos permite diferenciar comportamentos *de viagem* (movimento direto) e *de alimentação* (movimento errático) ao longo do ciclo migratório (Gaspar et al. 2006). Adicionalmente, o uso de determinadas técnicas para análise de séries temporais de localização espacial (*state-space models*) permite estimar parâmetros de movimento e modos comportamentais para definir os limites entre as diferentes fases do ciclo migratório (ex. período internidal, migrações e áreas de forrageamento) (Bailey et al. 2008, Jonsen et al. 2006).

Para animais marinhos que vivem e se deslocam em um meio em contínuo movimento, como é o oceano, os movimentos desse meio podem exercer consideráveis efeitos nas trajetórias dos indivíduos (Luschi et al. 2003, Lambardi et al. 2008). As áreas oceânicas visitadas pelas tartarugas-de-couro se caracterizam pela presença de correntes oceânicas e por feições oceanográficas prevaletentes que podem consistentemente afetar as trajetórias dos deslocamentos de duas formas: (1) diretamente, exercendo uma ação mecânica durante a movimentação, afetando a forma da rota; (2) indiretamente, a circulação oceânica é responsável pela distribuição espacial diferencial dos recursos alimentares no oceano,

determinando a distribuição dos produtores (planctônicos) primários e consequentemente a dos níveis tróficos superiores incluindo os predadores de topo como as tartarugas-de-couro (Lambardi et al. 2008).

1.4.3 Movimentos verticais

Como todos os vertebrados marinhos de respiração aérea, as atividades subaquáticas das tartarugas marinhas estão limitadas pela necessidade de repor as reservas de oxigênio. Um parâmetro fisiológico que permite fazer estimativas dos limites fisiológicos e energéticos das atividades é o limite aeróbico do mergulho ou *aerobic dive limit* (ADL), termo que se refere à duração do mergulho além do qual os níveis de lactato aumentam acima dos níveis de descanso (Kooyman et al. 1980). As tartarugas-de-couro apresentam adaptações fisiológicas cardiovasculares e respiratórias (tais como ajustes nos fluxos sanguíneos, bradicardia e grandes reservas de oxigênio nos músculos e no sangue) para realizar mergulhos profundos e prolongados (Lutcavage et al. 1992). Contudo, além dessas adaptações fisiológicas cardiovasculares e respiratórias, as necessidades metabólicas destes répteis marinhos também influenciam de forma significativa os investimentos de tempo nas diferentes atividades (Wallace & Jones 2008).

Devido ao fato de que os movimentos das tartarugas-de-couro podem estar fortemente afetados por fatores oceanográficos, o comportamento de mergulho destas tartarugas pode apresentar variações espaciais e temporais, influenciados tanto por fatores ambientais como a temperatura da água, como pela disponibilidade local e a distribuição vertical das presas.

As tartarugas-de-couro apresentam padrões de mergulho distintos durante as diferentes atividades. Por exemplo, no mergulho subsuperficial (< 2-3m), as tartarugas utilizam esta profundidade de mergulho para percorrer maiores distâncias de forma mais eficiente, já que o mergulho é o suficientemente profundo para eliminar os efeitos de turbulência gerada pelo nado da tartaruga, mas ao mesmo tempo, raso o bastante para permitir uma rápida respiração quando necessário (Eckert 2002a, Reina et al. 2005); durante os mergulhos tipo-U, as tartarugas diminuem sua atividade próximo ao fundo oceânico, onde descansam imóveis ou se movimentam de forma lenta; já os mergulhos tipo-V, caracterizados por um período

de tempo < 1min na profundidade máxima do mergulho, aparentemente possuem função de trânsito ou de busca (Reina et al. 2005).

1.5 Tendências comportamentais durante as migrações e os deslocamentos geograficos

Há diferentes tendências comportamentais realizadas durante os movimentos migratórios, que podem diferir dependendo se os movimentos migratórios são realizados nas áreas de desova, se realizados entre as áreas de desova e as áreas de alimentação, se realizados nas áreas de alimentação acompanhando manchas de produtividade, ou se realizados desde áreas de alimentação para áreas de reprodução após acumulo de energia para o processo reprodutivo. Cada um desses movimentos possui particularidades que são inerentes aos processos ecológicos e fisiológicos envolvidos. A seguir, detalhamos os comportamentos envolvidos em cada um desses movimentos migratórios.

1.5.1 Movimentos nas áreas de desova (ou habitats internidais)

As fêmeas adultas de forma geral retornam para as praias de desova em ciclos de aproximadamente 2 a 3 anos. Durante a temporada reprodutiva elas costumam desovar nas praias em intervalos que variam entre 9 a 10 dias, chegando a colocar em média de 4 a 7 ninhadas (Miller 1997, Reina et al. 2002). Nesse período as fêmeas grávidas podem percorrer grandes distâncias (até centenas de quilômetros) entre eventos reprodutivos consecutivos, visitando águas jurisdicionais de diferentes países (Fossette et al. 2008b, Witt et al. 2008, Eckert 2006, Hitipeuw et al. 2007). As praias de desova das tartarugas-de-couro se localizam tanto em ilhas oceânicas, como em áreas continentais, onde os ambientes marinhos próximos às praias geralmente apresentam características físicas distintas. Em geral as tartarugas-de-couro viajam distâncias maiores entre uma desova e outra em regiões caracterizadas por extensas plataformas continentais (como no caso da Guiana Francesa ou Gabão) em comparação com as fêmeas que desovam nas ilhas do Caribe onde a plataforma peri-insular é muito estreita (Eckert 2002a, Georges et al.

2007). As diferenças observadas indicam a realização de mergulhos mais rasos com predominância de movimentos horizontais que são restritos em termos da profundidade pela batimetria local nas áreas de plataforma *versus* mergulhos mais profundos com deslocamentos menores no plano horizontal nas regiões onde as águas profundas ocorrem à pequena distância da costa (Eckert 2002a, George et al. 2007). As oportunidades de forrageamento geralmente são limitadas nas áreas de desova, onde as condições bióticas e abióticas diferem consistentemente em relação às aquelas em geral encontradas nas áreas de alimentação (Eckert et al. 2006). Dessa forma, as tartarugas marinhas podem compensar os elevados custos energéticos (para a produção de ovos e nas atividades envolvidas no processo de oviposição) dispendidos durante a temporada reprodutiva de duas formas: (1) reduzindo a atividade e permanecendo em áreas restritas perto do local de desova, como foi observado para as fêmeas da região leste do Oceano Pacífico na Costa Rica (Reina et al. 2005); ou (2) mantendo uma atividade de busca e possível alimentação, como foi sugerido no caso de algumas colônias no Mar do Caribe e Oceano Atlântico tropical (Fossette et al. 2007, Georges & Fossette 2006, Myers & Hays 2006).

1.5.2 Movimentos migratórios entre áreas de desova e de alimentação

Os movimentos de migração entre áreas de desova e aquelas de alimentação em geral são caracterizados por maiores velocidades de navegação que podem incluir extensos deslocamentos em águas oceânicas ou movimentos tanto costeiros como oceânicos com destino a habitats neríticos (< 200m) de alimentação (Eckert et al. 2006, Eckert 2006, James et al. 2005b).

No Pacífico leste, após a temporada reprodutiva, as fêmeas que desovam nas praias da Costa Rica e do México seguem por um corredor migratório localizado ao sul da Costa Rica que atravessa a região equatorial passando pelas ilhas Galápagos rumo ao Pacífico sul (Morreale et al. 1996, Eckert & Sarti 1997, Shillinger et al. 2008). Durante esse percurso as tartarugas-de-couro atravessam fortes correntes na região equatorial que modelam a forma das rotas até seu destino final (Shillinger et al. 2008).

No entanto, algumas fêmeas que foram rastreadas desde colônias localizadas no Pacífico oeste (Indonésia e Nova Guiné) apresentaram diferentes comportamentos migratórios influenciados em parte pela época do ano em que ocorre a desova (verão boreal – Indonésia, ou verão austral - Nova Guiné), o que tenderá a determinar a realização de migrações para o hemisfério norte ou para o hemisfério sul (Hitipew et al. 2007, Benson et al. 2007a,b). As fêmeas que desovam no verão boreal nas praias da Indonésia têm mostrado que podem realizar migrações em diversas direções: rumo ao norte próximo do Japão, para o Pacífico leste (neste caso incluindo migrações trans-oceânicas até os Estados Unidos), ou rumo ao oeste permanecendo em águas tropicais perto da Malásia e Filipinas (Benson et al. 2007a). No caso da população que desova no verão austral, as fêmeas monitoradas mostraram um padrão consistente e relativamente uniforme de movimentação em direção sudeste rumo às águas do Pacífico sul (Benson et al. 2007b). Assim, foi sugerido que o destino final de tais migrações pode estar relacionado à disponibilidade de presas (na época adequada) nas diferentes regiões oceânicas (Benson et al. 2007a).

No Atlântico oeste, algumas fêmeas monitoradas desde as praias de desova localizadas na Guiana Francesa e Suriname (Ferraroli et al. 2004), Granada (Hays et al. 2004a), Trinidad (Eckert 2006) e Flórida, Estados Unidos (Eckert et al. 2006) se dispersaram amplamente através do Atlântico norte seguindo diversas rotas migratórias.

Já no Oceano Índico, logo após as fêmeas abandonarem as praias de desova na África do Sul, estas se mantiveram em ambientes oceânicos realizando movimentos ao longo do continente africano até o Oceano Atlântico, em provável associação com os fortes sistemas de correntes ali existentes (Lambardi et al. 2008).

1.5.3 Movimentos em áreas de alimentação

O determinante primário dos movimentos e do comportamento das tartarugas-de-couro nas áreas de alimentação é a distribuição espacial e temporal da sua principal presa, o zooplâncton gelatinoso. No Atlântico norte ao longo da costa do Canadá, assim como no Pacífico leste, na costa de Oregon e da Califórnia, nos Estados Unidos, a ocorrência de tartarugas-de-couro têm sido frequentemente

registrada nos meses da primavera e do verão e alimentando-se em habitats neríticos, quando ocorrem grandes agregações de medusas (James & Hermann 2001, James et al. 2005b, Benson et al. 2007a). Geralmente os indivíduos realizam movimentos mais localizados e restritos a pequenas áreas geográficas, sem uma direção aparente durante extensos períodos de tempo (desde semanas até vários meses) (James et al. 2005b, Benson et al. 2007b); alguns indivíduos já foram monitorados durante jornadas de ida e de volta ao longo de um ano e mantiveram uma fidelidade regional em relação às áreas de alimentação (James et al. 2005b). Esta fidelidade regional também foi observada em fêmeas monitoradas desde as praias de desova no Mar do Caribe, quando algumas das fêmeas permaneceram na costa oeste do Atlântico norte, enquanto outras viajaram rumo ao norte e nordeste do Atlântico, e outras restringiram seus movimentos ao Atlântico tropical (Hays et al. 2006).

As agregações sazonais de medusas ocorrem frequentemente em áreas de ressurgências ou de descontinuidades físicas (e.g. talude continental) (Graham et al. 2001), as quais são freqüentadas por indivíduos de *D. coriacea* (Eckert 2006, Eckert et al. 2006). Nos ambientes oceânicos *D. coriacea* se alimenta ao longo de frentes oceânicas, áreas de convergência, e outras feições oceanográficas, as quais provêm condições adequadas para a concentração de organismos gelatinosos. As tartarugas-de-couro têm sido observadas utilizando as águas produtivas associadas à corrente do Golfo, no Atlântico norte, e em sistemas dinâmicos de fortes correntes na passagem entre os oceanos Índico e Atlântico, ao sul do continente Africano. Nestas áreas, as tartarugas em geral alternam deslocamentos diretos a uma velocidade maior (favorecidos pelas fortes correntes) com traslados mais lentos circulares relacionados a feições oceanográficas específicas que sugerem a presença de comportamentos de alimentação (Luschi et al. 2006, Lambardi et al. 2008).

No Pacífico leste, as fêmeas que desovam na Costa Rica e México, após a migração através do corredor migratório, utilizam as águas oceânicas do Pacífico sul oriental como áreas de alimentação. Estas áreas são menos previsíveis em termos de produtividade (comparadas com as regiões costeiras perto do Peru e Chile no Pacífico leste) e, portanto, o comportamento de busca das manchas (*patches*) de presas por parte dos indivíduos é mais intenso (Shillinger et al. 2008, Reina et al. 2008). Essa diferença na produtividade primária líquida entre bacias oceânicas (por

exemplo, entre o Pacífico e o Atlântico) permite explicar, em grande parte, as diferenças de tamanho e de sucesso reprodutivo (ex. produção total de ovos) das fêmeas. Assim, fêmeas maiores que amadureceram mais rápido depositam mais ovos do que fêmeas comparativamente menores (Saba et al. 2007).

1.5.4 Movimentos migratórios desde áreas de alimentação

Até o momento, poucos transmissores colocados em fêmeas em áreas de desova têm transmitido por tempo suficiente para permitir que seja observado o comportamento das tartarugas durante seu retorno para estas áreas, especialmente porque o intervalo de remigração é geralmente igual ou superior a dois anos. Contudo, alguns estudos pioneiros na costa do Canadá, onde indivíduos de *D. coriacea* foram capturados no mar e monitorados via satélite, permitiram acompanhar os deslocamentos migratórios desde estas áreas de alimentação (James et al. 2005a,b,c, James et al. 2006b).

Durante os movimentos migratórios realizados desde as áreas temperadas de forrageamento localizadas na costa de Canadá em direção às áreas tropicais, as tartarugas-de-couro não transitam por rotas comuns e, em geral, utilizam extensas áreas do Atlântico norte. Apesar das variações existentes nas rotas individuais, em geral as tartarugas-de-couro que foram monitoradas durante migrações de ida e de volta entre áreas temperadas e tropicais apresentam uma certa fidelidade regional pelas áreas de alimentação (ex. voltam para a mesma região ocupada previamente) (James et al. 2005a). Geralmente o momento de partida das áreas de alimentação ocorre depois do verão boreal, durante os meses de outono. Nesta fase, a velocidade de navegação aumenta consideravelmente durante os primeiros dias ou nas primeiras semanas e se mantém relativamente elevada durante o período migratório (James et al. 2005b), sendo maior durante o período diurno do que durante o período noturno (Jonsen et al. 2006).

Indivíduos subadultos (comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) < 140cm; James et al. 2006b) e adultos de ambos os sexos têm mostrado que realizam movimentos migratórios entre áreas temperadas e tropicais, inclusive durante anos não reprodutivos (ex. machos e fêmeas). A motivação para a realização de tais movimentos é ainda desconhecida, mas acredita-se que sirvam para aproveitar

oportunidades de forrageamento sobre as agregações sazonais de presas durante o retorno às áreas de alimentação neríticas (James et al. 2005b).

1.5.5 O sexo e a condição reprodutiva afetando os padrões comportamentais na migração

O rastreamento de indivíduos nas áreas de alimentação oferece a oportunidade de examinar o comportamento de indivíduos de diferentes sexos e estágios reprodutivos. Assim, tem sido observado que os machos também realizam migrações para as áreas reprodutivas tropicais próximas às praias de desova localizadas no Mar do Caribe e na América Central, possivelmente em uma frequência maior do que as fêmeas (James et al. 2005a,b,c). Além disto, algumas fêmeas, durante anos não reprodutivos, e alguns subadultos também costumam realizar migrações entre as áreas de alimentação na costa do Canadá e as áreas tropicais, embora tendam a permanecer em áreas oceânicas (longe da costa), em contraposição aos machos e as fêmeas durante os anos reprodutivos, os quais em geral se localizam em habitats costeiros (James et al. 2005b,c).

Embora a fidelidade por áreas de desova (ex. retorno para as mesmas áreas de desova durante sucessivas temporadas reprodutivas) tenha sido demonstrada para as fêmeas de *D. coriacea* (através da recaptura de indivíduos marcados), estudos de telemetria por satélite com machos desta espécie indicaram que estes também apresentam fidelidade por áreas de reprodução específicas (James 2005c).

Uma diferença interessante entre os sexos é que durante os anos reprodutivos os machos tendem a chegar antes do começo da temporada de desova das fêmeas e tendem a se localizar em áreas próximas às praias de desova, ao contrário das fêmeas, que podem percorrer grandes distâncias no período entre uma desova e outra. Este comportamento tem sido visto como uma adaptação dos machos para maximizar as probabilidades de acasalamento com várias fêmeas antes que as primeiras desovas aconteçam (James et al. 2005c). Em geral, os machos iniciam a migração rumo às áreas de alimentação mais cedo do que as fêmeas, em período próximo ao mês de pico da temporada de desova (James et al. 2005c). Este padrão já foi observado em outras espécies de tartarugas marinhas, uma vez que as fêmeas de algumas espécies em geral rejeitam os machos após

terem iniciado o período inicial de cópula (Hays et al. 2001) ou de oviposição (Plotkin et al. 1996).

1.6 Tendências na movimentação vertical

Um importante aspecto das movimentações comportamentais das tartarugas-de-couro diz respeito às movimentações verticais por elas realizadas, as quais implicam em um considerável conjunto de ajustes fisiológicos, morfológicos e comportamentais que interagem para permitir e para tornar eficiente o mergulho em um amplo espectro de profundidades nos oceanos.

1.6.1 Os mergulhos em áreas de reprodução ou desova

Considerando que as características físicas dos ambientes marinhos próximos às praias de desova, em especial a batimetria, variam entre as regiões geográficas, os indivíduos de *D. coriacea* tendem a ajustar o seu comportamento de mergulho, de acordo com a batimetria do local (Georges et al. 2007).

A realização de mergulhos de maior profundidade e duração foram observados em indivíduos de *D. coriacea* em áreas de desova localizadas nas ilhas do Mar do Caribe, onde ambientes de águas profundas (> 1000 m) ocorrem próximos à costa (Eckert 2002b, Eckert et al. 1989), em oposição aos mergulhos comparativamente mais rasos e de menor duração observados em áreas de desova continentais caracterizadas por extensas plataformas continentais (ex. Guiana Francesa) (Fosette et al. 2007).

Os mergulhos de maior duração de permanência no fundo (os chamados tipo-U), que indicam comportamentos de descanso ou de diminuição do gasto metabólico, foram observados em áreas do Pacífico oeste no Mar da China (Eckert et al. 1996) e no Pacífico leste na Costa Rica (Reina et al. 2005). Nessas áreas, as tartarugas permanecem em águas pouco profundas, realizando mergulhos de maior duração próximos ao fundo oceânico. Esse tipo de comportamento foi indicado como uma possível tentativa das fêmeas em evitar interações com os machos (Reina et al. 2005). A permanência delas por mais tempo no fundo oceânico restringiria a

possibilidade das interações sexuais. Em contraste, no Atlântico, tanto nas áreas de desova localizadas em algumas ilhas do Mar do Caribe como na Guiana Francesa, as fêmeas de *D. coriacea* percorrem grandes distâncias e mergulham com acentuada frequência, indicando que mantêm uma intensa atividade de movimentação entre uma e outra desova (Eckert 2002a, Fosette et al. 2007). Para fêmeas de *D. coriacea* na ilha Granada, no sul do Mar do Caribe foram observadas claras diferenças nos padrões de mergulho ao longo do ciclo diário, com a realização de mergulhos mais freqüentes e mais rasos durante o período noturno, sugerindo que as fêmeas em geral se alimentam de organismos gelatinosos que realizam migrações verticais (sobem em direção à superfície durante a noite e descem a maiores profundidades ao amanhecer) (Eckert et al. 1989, Myers & Hays 2006). Embora na região da Guiana Francesa as fêmeas não possuam diferenças diárias nos padrões de mergulho, um tipo de mergulho (chamado como tipo-W), que é caracterizado por contínuas mudanças de profundidade (> 2 m) e por acentuados movimentos na fase profunda do mergulho, tem sido associado a possíveis eventos de alimentação (os quais foram inferidos a partir de registros de movimentos do bico, através de sensores mandibulares) (Fosette et al. 2008b).

De forma geral, as tartarugas-de-couro mostram uma tendência a realizar mergulhos mais profundos quanto maior for a distância que estejam da costa. Isto é sugestivo de que na maioria dos casos elas tendem a acompanhar a batimetria do fundo oceânico, principalmente nas áreas em que a plataforma continental é extensa (Fosette et al. 2007, Eckert et al. 1996). Tem sido mostrado que, próximo à costa, as tartarugas-de-couro costumam realizar mergulhos comparativamente mais rasos e com menor duração (o chamado mergulho sub-superficial ou do tipo-1). Este tipo de mergulho permite aos indivíduos se deslocarem de forma mais efetiva (ex. maior eficiência no nado, ver acima) na hora de abandonar as regiões do mar no entorno das praias de desova ou também em momentos próximos ao término do intervalo internidal, quando as tartarugas novamente se aproximam da costa (Southwood et al. 1999, Myer & Hays 2006, Fosette et al. 2007).

O mergulho mais longo registrado até agora para *D. coriacea* foi de 86,5 min (López-Mendilaharsu et al. 2008), contudo, a maioria dos mergulhos apresenta uma duração 10-20 min (Hays et al. 2004, Sale et al. 2006). Vários autores têm calculado estimativas para o limite aeróbico do mergulho (ADL) (Lutcavage et al. 1992, Southwood et al. 1999, Wallace et al. 2005, Bradshaw et al. 2007) com a finalidade

de avaliar os custos tempo-atividade para estes répteis marinhos (Wallace & Jones 2008). Recentemente, utilizando medidas do gasto metabólico de indivíduos no mar, Wallace et al. (2005) estimaram esse limite entre 11,7 e 44,3 min, e Bradshaw et al. (2007), através de inferências do gasto metabólico de perfis de mergulho, reportaram que esse limite varia entre 19 e 48 min. De acordo com Thompson & Fedak (2001), os vertebrados marinhos de respiração aérea devem regularmente se aproximar dos limites do mergulho aeróbico (ADL) ou mesmo excedê-los, mesmo quando as condições de forrageamento forem vantajosas. Nas áreas de desova, as tartarugas-de-couro geralmente mergulham nesses limites, o que em alguns casos tem sido considerado como um indício adicional da ausência de alimentação (Wallace et al. 2005) e, em outros, como um comportamento de forrageamento oportunista embora não-ótimo (Fossette et al. 2007).

1.6.2 Os mergulhos em habitats neríticos e em habitats oceânicos

Em ambientes oceânicos as tartarugas-de-couro são capazes de mergulhar até profundidades maiores do que 1000m (Doyle et al. 2008, López-Mendilaharsu et al. 2008), mas a maioria dos mergulhos ocorre na zona epipelágica (< 200 m) (Hays et al. 2004b). Em habitats neríticos, onde a batimetria restringe a profundidade máxima dos mergulhos, esta tartaruga se alimenta de organismos na coluna de água (James et al. 2006b). Portanto, as tartarugas-de-couro podem modificar seus padrões de mergulho de forma oportunista, já que as presas geralmente se distribuem em manchas tanto em ambientes neríticos como oceânicos. *Dermochelys coriacea* apresenta então uma grande plasticidade comportamental para explorar áreas de forrageamento heterogêneas em termos de produtividade (Hays et al. 2006).

Um estudo realizado em filhotes e juvenis de *D. coriacea* (criados em cativeiro), onde foi monitorado o comportamento vertical e a resposta às presas nesses estágios de desenvolvimento, permitiu comprovar a existência de mergulhos tipo-V nos mesmos. Adicionalmente, os indivíduos maiores (7-10 semanas de vida) realizaram mergulhos mais profundos e de maior duração do que os indivíduos menores (2-6 semanas de vida), sendo que todos se alimentaram exclusivamente de

organismos gelatinosos, indicando que os hábitos de vida de *D. coriacea* estão presentes após as primeiras semanas de vida dos filhotes (Salmon *et al.* 2004).

Nos adultos, o comportamento de movimentação vertical durante as migrações apresenta variações, dependendo do destino dos mesmos. Os indivíduos retornando para as áreas de alimentação imediatamente após a temporada de desova geralmente tendem a aproveitar as oportunidades de forrageamento ao longo da trajetória, modificando os padrões de mergulho e as suas atividades diárias de acordo com as condições locais (Hays *et al.* 2006). Deste modo as tartarugas passam a mergulhar continuamente e, geralmente, a duração dos mergulhos aumenta consideravelmente, sugerindo que isto se deva a uma maior taxa de encontro de presas (Hays *et al.* 2004a). Nesse período, os padrões de mergulho diários são evidentes e, em geral são caracterizados por mergulhos relativamente rasos e de maior duração durante a noite, em contraposição aos mergulhos profundos esporádicos e uma permanência de tempo predominante em águas superficiais durante o dia, sugerindo uma alimentação sobre organismos que realizam migrações verticais (Hays *et al.* 2004a, Hays *et al.* 2006, Eckert 2006, Sale *et al.* 2006) (ver acima).

Por outro lado, o comportamento vertical de *D. coriacea* tende a se modificar conspicuamente nas áreas de alimentação neríticas de regiões temperadas. Nessas áreas, os mergulhos tendem a ser mais rasos e mais breves e as diferenças nos padrões de mergulho entre períodos diurno e noturno tendem a desaparecer (James *et al.* 2006b). Geralmente nesses habitats as presas se concentram e se distribuem próximo à superfície, razão pela qual as tartarugas-de-couro não precisam mergulhar profundamente para localizar e capturar suas presas (James *et al.* 2006b, Hays *et al.* 2006, Eckert 2006). Este comportamento foi observado nas águas temperadas do Atlântico oeste, próximo à costa do Canadá (James *et al.* 2006b), em uma área de ressurgência em frente à costa da Mauritânia, na África (Eckert 2006) e ao sudoeste do continente Africano, na passagem do Oceano Índico para o Atlântico, em região sob a influência da corrente fria de Bengala (Sale *et al.* 2006). Em algumas áreas de alimentação da zona temperada (ex. costa este do Canadá) tem também sido observado que durante o período diurno as tartarugas-de-couro em geral permanecem mais tempo na superfície (Eckert 2006, James *et al.* 2006 b). Isto é compatível com a observação de tartarugas manipulando as presas (James & Herman 2001) e descansando na superfície (James *et al.* 2006b). Este

comportamento observado em indivíduos de *D. coriacea* parece ter função em facilitar a digestão de grandes volumes de presas, as quais se encontram a baixas temperaturas, nas frias águas das regiões temperadas (James et al. 2005b, James et al. 2006b).

Em contraste ao comportamento dos indivíduos nas áreas temperadas de forrageamento, as tartarugas-de-couro apresentam diferenças características nos padrões diários de mergulho durante as migrações para as áreas de reprodução e/ou de alimentação localizadas nos trópicos (James et al. 2006b). Estes padrões ao longo do ciclo diário de 24 horas (ex. maior proporção de tempo em águas superficiais durante o dia em relação à noite, mergulhos diurnos consideravelmente mais profundos e esporádicos em contraste aos mergulhos noturnos a menores profundidades e de longa duração) semelhantes aos observados durante as migrações pós-desova (ver acima) são consistentes com o comportamento de alimentação de *D. coriacea* sobre organismos que realizam migrações verticais (Hays et al. 2004a). Hipóteses alternativas para explicar estas variações nos padrões de mergulho também foram apresentadas por alguns autores, sendo que os indivíduos, após deixarem as áreas alimentação localizadas em altas latitudes, possivelmente apresentam uma menor necessidade de aproveitar as oportunidades de forrageamento durante a migração (James et al. 2005b, James et al. 2006b). Uma das hipóteses considera que os mergulhos profundos e de maior duração representam um comportamento para evitar possíveis predadores (ex. redução visual da silhueta na superfície). Contudo, se a predação nestas classes de tamanho (adulto e sub-adulto) é baixa, possivelmente existem vantagens adicionais que justifiquem passar esses longos períodos de tempo mergulhando. Adicionalmente, diferenças na flutuação dos indivíduos pela redução do tecido adiposo durante a migração, poderiam explicar as mudanças nos padrões de mergulho em relação às áreas de forrageamento (James et al. 2005b). Por outro lado, outras hipóteses indicam que os mergulhos profundos durante o dia podem ter uma função termorreguladora (ex. mergulhos profundos para esfriar o corpo durante períodos de elevada atividade) (James et al. 2005b) e que a maior proporção de tempo passado em águas superficiais durante o dia pode indicar oportunidades de receber indicações de navegação pelo sol durante a migração (James et al. 2006b).

1.7 Conclusões

Os estudos têm mostrado que as feições oceanográficas (sistemas de correntes, vórtices (*eddies*), frentes oceânicas e áreas de convergência, entre outros) são fatores-chave na determinação dos padrões de movimentação registrados em *D. coriacea*, produzindo movimentos de curso reto e constante em grande escala e trajetórias erráticas ou circulares em áreas pequenas. Em regiões caracterizadas por dinâmicas oceanográficas diferentes, as tartarugas-de-couro podem mostrar estratégias diversas de navegação, tanto aproveitando as correntes como nadando de forma independente a estas.

Existem diferenças comportamentais entre as colônias que desovam nas diversas regiões oceânicas. Por exemplo, encontramos tendências de ampla dispersão e movimentos migratórios em várias direções após o fim da temporada reprodutiva (ex. populações do Atlântico oeste e do Pacífico oeste) em contraposição com os movimentos migratórios pós-desova de populações onde os indivíduos se movimentam através de um corredor migratório comum (população do Pacífico leste). O destino final dessas migrações em alguns casos vai depender da disponibilidade de presas no período adequado nas diversas regiões oceânicas.

Apesar de que não esteja claro se *D. coriacea* se alimenta durante o período reprodutivo, existem dois tipos de comportamento bem diferenciados, onde a tendência de uma pouca movimentação para reduzir o gasto metabólico durante essa fase do ciclo migratório de algumas colônias (ex. Pacífico leste) se contrapõe à intensa movimentação com uma aparente busca de alimento por parte de outras (ex. Atlântico oeste).

As fêmeas que utilizam áreas de alimentação menos previsíveis onde o comportamento de busca é mais intenso (ex. Pacífico leste), geralmente apresentam um intervalo de remigração mais prolongado do que as fêmeas que se alimentam em regiões onde a disponibilidade de recursos é maior.

Em geral existe uma tendência ao predomínio de comportamentos de mergulho mais rasos nas áreas temperadas e comportamentos de mergulho profundo em águas tropicais e subtropicais. Estas mudanças latitudinais nos padrões de mergulho de *D. coriacea* parecem refletir mudanças na composição local e distribuição vertical das presas, uma vez que existe maior ocorrência de organismos gelatinosos de distribuição mais rasa em regiões de águas temperadas

frias (altas latitudes) *versus* organismos de distribuição mais profunda em regiões de águas mais quentes (latitudes medias ou baixas) (Hays et al. 2006). Contudo, em regiões tropicais e subtropicais alguns fatores oceanográficos preponderantes (tais como as áreas de ressurgência, sistemas de correntes, frentes oceânicos, etc.) geralmente favorecem a concentração de organismos de distribuição mais rasa (ex. medusas), os quais podem provocar mudanças nos padrões de mergulho das tartarugas, fugindo em alguns casos, a essa tendência geral (Eckert 2006, Sale et al. 2006).

A relativa falta de informação sobre populações ameaçadas nas áreas marinhas freqüentemente impede que estratégias adequadas de conservação sejam definidas. Entender os movimentos e os padrões de uso espacial de populações ameaçadas ao longo da sua área de distribuição constitui um elemento essencial para sua conservação, principalmente para espécies como as tartarugas marinhas, que podem utilizar amplas áreas oceânicas (Doyle et al. 2008). Neste sentido, o conhecimento sobre o comportamento referente a deslocamentos e o uso do habitat (tais como áreas de alimentação e de reprodução) podem auxiliar e orientar a definição de áreas prioritárias onde os esforços de conservação precisam ser mais efetivamente implementados (Luschi et al. 2006, Doyle et al. 2008).

1.8 Referências

- Bailey H, Shillinger G, Palacios D, Bograd S, Spotila J, Paladino F, Block B. 2008. Identifying and comparing phases of movement by leatherback turtles using state-space models. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 356:128-135.
- Benson SR, Dutton PH, Hitipeuw C, Samber B, Bakarbesy J, Parker D. 2007. Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi. Bird's Head Peninsula Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*. 6:150–154
- Benson SR, Kisokau KM, Ambio L, Rei V, Dutton PH, Parker D. 2007b. Beach use internesting movement and migration of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* nesting on the north coast of Papua New Guinea. *Chelonian Conservation and Biology*. 6: 7-14.
- Broderick AC, Godley BJ, Hays GC. 2001. Trophic status drives inter-annual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*. 268:1481-1487.
- Carr A. 1952. *Handbook of Turtles*. Cornell University Press. Ithaca NY. 542 p.

- Caut S, Guirlet E, Angulo E, Das K., Girondot M. 2008. Isotope Analysis Reveals Foraging Area Dichotomy for Atlantic Leatherback Turtles. PLoS ONE 3(3): e1845.
- Davenport J. 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: energetics of the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. British Herpetological Society Bulletin. 62: 4-8.
- Doyle TK, Houghton JDR, Suilleabhain PF, Hobson VJ, Marnell F, Davenport J, Hays GC. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. Endangered Species Research. 4: 23-31.
- Eckert SA, Bagley D, Kubis S, Ehrhart L, Johnson C, Stewart K, DeFreese D. 2006. Internesting, post-nesting movements and foraging habitats of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in Florida. Chelonian Conservation Biology. 5(2): 239-248.
- Eckert SA, Chan EH, Liew HC, Eckert KL. 1996. Shallow water diving by leatherbacks turtles in the South China Sea. Chelonian Conservation and Biology. 2: 237-243.
- Eckert SA, Eckert KL, Ponganis P, Kooyman GL. 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). Canadian Journal of Zoology. 67: 2834-2840.
- Eckert SA, Eckert KL. 1986. Harnessing leatherbacks. Marine Turtle Newsletter. 37: 1-3.
- Eckert SA, Sarti LM. 1997. Distant fisheries implicated in the loss of the world's largest leatherback nesting population. Marine Turtle Newsletter. 78: 2-7.
- Eckert SA. 1998. Perspectives on the use of satellite telemetry and other electronic technologies for the study of marine turtles with reference to the first year long tracking of leatherback sea turtles. In: Epperly SP, Braun J, editors. Proceedings of the Seventeenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-415. 294 p.
- Eckert SA. 2002a. Swim speed and movement patterns of gravid leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) at St. Croix U.S. Virgin Islands. Journal of Experimental Biology. 205: 3689-3697.
- Eckert SA. 2002b. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. Marine Ecology Progress Series. 230: 289-293.
- Eckert SA. 2006. High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. Marine Biology. 149:1257-1267.
- Ferraroli S, Georges J-Y, Gaspar P, Maho YL. 2004. Where leatherback turtles meet fisheries. Nature. 429: 521-522.
- Fossette S, de Thoisy B, Kelle L, Verhage B, Fretey J, Georges J-Y. 2008. The world's largest leatherback rookeries' conservation and research in French Guiana, Surinam and Gabon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 356: 69-82.
- Fossette S, Ferraroli S, Tanaka T, Ropert-Coudert Y, Arai N, Sato K, Naito Y, Le Maho Y, Georges J-Y. 2007. Dispersal and dive patterns in gravid leatherback turtles during the nesting season in French Guiana. Marine Ecology Progress Series. 338: 233-247.
- Fossette S, Gaspar P, Handrich Y, Le Maho Y, Georges J.-Y. 2008b. Dive and beak movement patterns in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) during inter-nesting intervals in French Guiana. Journal of Animal Ecology. 77(2): 236-246.

Fretey J. 2001. Biogeography and Conservation of Marine Turtles of the Atlantic Coast of Africa. CMS Technical Series Publication no. 6 UNEP/CMS Secretariat Bonn Germany. 429 p.

Gaspar P, Georges J,Y, Fossette S, Lenoble A, Ferraroli S, Maho Y. 2006. Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273: 2697-2702.

Georges JY, Fossette S, Billes A, Ferraroli S, Fretey J, Grémillet D, Le Maho Y, Myers AE, Tanaka H, Hays GC. 2007. Meta-analysis of movements in Atlantic leatherback turtles during the nesting season: conservation implications. *Marine Ecology Progress Series*. 338: 225-232.

Georges JY, Fossette S. 2006. Estimating body mass in leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Marine Ecology Progress Series*. 318: 255-262.

Godley BJ, Blumenthal JM, Broderick AC, Coyne MS, Godfrey MH, Hawkes LA, Witt MJ. 2008. Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next?. *Endangered Species Research*. 4: 3-22.

Graham WM, Pages F, Hamner WM. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations a review. *Hydrobiologia* 451:199–212.

Hays GC, Broderick AC, Glen F, Godley BJ, Nichols WJ. 2001. The movements and submergence behavior of male green turtles at Ascension Island. *Marine Biology* 139: 395-399.

Hays GC, Hobson VJ, Metcalfe JD, Righton D, Sims DW. 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology*. 87: 2647–2656.

Hays GC, Houghton JD, Myers AE. 2004. Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*. 429: 522.

Hays GC, Houghton JDR, Isaacs C, King R, Lloyd C, Lovell P. 2004a. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles *Dermochelys coriacea* indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Animal Behaviour*. 67: 733-743.

Hitipeuw C, Dutton Ph, Benson Sr, Thebu J, Bakarbesy J. 2007. Population status and interesting movement of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* nesting on the northwest coast of Papua Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*. 6: 28-36.

Houghton JDR, Doyle TK, Wilson MW, Davenport J, Hays GC. 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. *Ecology*. 87: 1967–1972.

Hughes GR, Luschi P, Mencacci R, Papi F. 1998. The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 229: 209-217.

James M, Herman TB. 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. *Chelonian Conservation and Biology*. 4: 202-205.

James MC, Davenport J, Hays GC. 2006a. Expanded thermal niche for a diving vertebrate: A leatherback turtle diving into near-freezing water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 355: 221-226.

James MC, Eckert SC, Myers RA. 2005c. Migratory and reproductive movements of male leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Marine Biology*. 147: 845-853.

James MC, Mrosovsky N. 2004. Body temperatures of leatherback

James MC, Myers RA, Ottensmeyer CA. 2005b. Behaviour of leatherback sea turtles. *Dermochelys coriacea*. during the migratory cycle. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 272:1547-1555.

James MC, Ottensmeyer CA, Eckert SA, Myers RA. 2006b. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. Canadian Journal of Zoology. 84: 754-765.

James MC, Ottensmeyer CA, Myers RA. 2005a. Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters new directions for conservation. Ecology Letters. 8: 195–201.

Jonsen ID, Myers RA, James MC. 2006. Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. Journal of Animal Ecology. 75:1046-1057.

Kooyman GL, Wahrenbrock EA, Castellini MA, Davis RW, Sinnett EE. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. Journal of Comparative Physiology B. 138: 335-346.

Lambardi P, Lutjeharms JRE, Mencacci R, Hays GC, Luschi P. 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series. 353: 289-301.

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD, Domingo A, Wallace BP, Miller P. 2008. Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* pushing their aerobic dive limits. JMBA2 - Biodiversity Records No. 6274: 1-3.

Luschi P, Lutjeharms JRE, Lambardi P, Mencacci R, Hughes GR, Hays GC. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. South African Journal of Science. 102: 51-58.

Luschi P, Sale A, Mencacci R, Hughes GR, Lutjeharms JRE, Papi F. 2003. Current transport in leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 270 (Suppl 2):129-132.

Lutcavage ME, Bushnell PG, Jones DR. 1992. Oxygen stores and aerobic metabolism in the leatherback sea turtle. Canadian Journal of Zoology 70 348-351.

Marquez MR. 1990. Sea turtles of the world. FAO Fisheries Synopsis No. 125 Vol. 11. Rome FAO. 81 p.

Meylan AB. 1982. Sea turtle migration - evidence from tag returns. pp 91-100. In: Bjorndal KA, editor. Biology and Conservation of Sea Turtles. Smithsonian Institution Press Washington DC. 583 p.

Miller JD. 1997. Reproduction in sea turtles. pp 51-81. In: Lutz PL, Musick JA, editors. The Biology of Sea Turtles Vol. 1. CRC Press Boca Raton USA. 432 p.

Morreale SJ, Standora EA, Spotila JR, Paladino FV. 1996. Migration corridor for sea turtles. Nature. 384: 319-320.

Musick JA, Limpus CJ. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA, editors. The Biology of Sea Turtles, Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, USA. p. 137-163

Myers AE, Hays GC. 2006. Do leatherback turtles *Dermochelys coriacea* forage during the breeding season? A combination of data-logging devices provide new insights. Marine Ecology Progress Series. 322: 259–267.

Plotkin PT, Owens DW, Byles RA, Patterson R. 1996. Departure of male olive ridley turtles (*Lepidochelys olivacea*) from a nearshore breeding ground. Herpetologica. 52: 1-7.

Pritchard PCH. 1973. International migrations of South American sea turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae). Animal Behaviour. 21: 18-27.

Pritchard PCH. 1976. Post-nesting movements of marine turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia*. 1976: 749-754.

Reina RD, Abernathy KJ, Marshall GJ, Spotila JR. 2005. Respiratory frequency dive behavior and social interactions of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 316:1-16.

Reina RD, Mayor PA, Spotila JR, Piedra R, Paladino FV. 2002. Nesting ecology of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas Costa Rica: 1988-89 to 1999-2000. *Copeia*. 2002: 653-664.

Saba VS, Santidrian-Tomillo P, Reina RD, Spotila JR, Musick JA, Evans DA, Paladino FV. 2007. The effect of the El Niño Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *Journal of Applied Ecology*. 44: 395-404.

Saba VS, Shillinger GL, Swithenbank AM, Block BA, Spotila JR, Musick JA, Paladino FV. 2008. An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: Consequences of the ENSO. *Deep-Sea Research I*. 55: 646-660.

Sale A, Luschi P, Mencacci R, Lambardi P, Hughes GR, Hays GC, Benvenuti S, Papi F. 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 328:197–210.

Salmon M, Jones TT, Horch KW. 2004. Ontogeny of Diving and Feeding behavior in Juvenile Seaturtles: Leatherback Seaturtles (*Dermochelys coriacea* L) and Green Seaturtles (*Chelonia mydas*) in the Florida Current. *Journal of Herpetology*. 38 (1): 36-43.

Shillinger GL, Palacios DM, Bailey H, Bograd SJ, Swithenbank AM, Gaspar P, Wallace BP, Spotila JR, Paladino FV, Piedra R, Eckert SA, Block BA. 2008. Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biology*. 6(7): e171.

Southwood AL, Andrews RD, Lutcavage ME, Paladino FV, West NH, George RH, Jones DR. 1999. Heart rates and diving behavior of leatherback sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Experimental Biology*. 202: 1115-1125.

Spotila JR, Dunham AE, Leslie AJ, Steyermark AC, Plotkin PT, Paladino FV. 1996. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: Are leatherback turtles going extinct? *Chelonian Conservation and Biology*. 2: 209-222.

Spotila JR, Reina RD, Steyermark AC, Plotkin PT, Paladino FV. 2000. Biodiversity Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*. 405: 529-530.

Thomé JCA, Baptisotte C, Moreira LM, Scalfoni JT, Almeida AP, Rieth DB, Barata PCR. 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 Conservation and Biology*. 6(1): 15-27.

Thompson D, Fedak MA. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour*. 61: 287-296.

turtles *Dermochelys coriacea* in temperate waters off Nova Scotia Canada. *Canadian Journal of Zoology*. 82:1302-1306.

Wallace BP, Jones TT. 2008. What makes sea turtles go: A review of metabolic rates and their consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 356: 8-24.

Wallace BP, Williams CL, Paladino FV, Morreale SJ, Lindstrom RT, Spotila JR. 2005. Bioenergetics and diving activity of internesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas Costa Rica. *Journal of Experimental Biology*. 208: 3873-3884.

Witt MJ, Broderick AC, Coyne M, Formia A, Ngouesso S, Parnell RJ, Sounguet G-P, Godley BJ. 2008. Satellite tracking highlights difficulties in the design of effective protected areas for leatherback turtles during the internesting period. *Oryx*. 42(2): 296-300.

Witt MJ, Broderick AC, Johns DJ, Martin C, Penrose R, Hoogmoed MS, Godley BJ. 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*. 337: 231-244.

2 DESCOBERTAS SOBRE OS MOVIMENTOS E ÁREAS DE USO INTENSO DAS TARTARUGAS-DE-COURO NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

2.1 Resumo

As tartarugas de couro, *Dermochelys coriacea*, realizam amplos movimentos oceânicos, enquanto viajam entre as áreas de reprodução e alimentação. Enquanto a telemetria via satélite tem sido utilizada para investigar os movimentos de longo prazo e padrões de mergulho de tartarugas-de-couro ao redor do mundo, as informações comportamentais desta espécie no Atlântico Sul é limitada. Aqui nós apresentamos os primeiros dados sobre os movimentos, uso do habitat e comportamento de mergulho de tartarugas-de-couro no Atlântico Sul Ocidental (ASO). Quatro tartarugas (duas fêmeas, um macho e um subadulto) foram equipadas com armazenadores de dados transmitidos via satélite (*satellite relayed data loggers*- SRDL) em 2005 e 2006, após serem capturadas incidentalmente em pescarias uruguaias industriais (espinhel pelágico de alto mar) e artesanais (redes de emalhar costeiras de fundo). As tartarugas tenderam a permanecer no lado ocidental do Atlântico Sul, onde áreas específicas foram frequentadas, em uma ocasião, inclusive, realizando uma migração de ida e volta entre as águas temperadas e tropicais. Áreas de uso intenso não identificadas foram reconhecidas ao longo da plataforma e talude continental do ASO, tanto em regiões temperadas como tropicais. As tartarugas-de-couro apresentaram padrões de migração sazonal e mostraram mudanças marcantes no comportamento de mergulho entre as áreas de uso intenso. Além disso, nossos resultados reforçam a importância do estuário do Rio da Prata como uma área chave de alimentação de *D. coriacea* no ASO que deve ser considerada foco central de atenção para futuras pesquisas e esforços de conservação.

Palavras-chave: Tartarugas marinhas, *Dermochelys coriacea*, duração do mergulho, profundidade do mergulho, áreas de uso intenso, áreas de alimentação.

2.2 Abstract

Leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, undertake broad oceanic movements while traveling between breeding and foraging areas. While satellite telemetry has been used to investigate long-term movements and diving patterns of leatherback turtles around the world, behavioral information for this species in the South Atlantic Ocean is limited. Here we present the first data on movements, habitat use and diving behavior of leatherback turtles in the Southwest Atlantic Ocean (SWA). Four leatherback turtles (two females, one male and one subadult) were fitted with satellite relayed data loggers (SRDL) in 2005 and 2006 after being incidentally captured by industrial (high seas pelagic longlines) and artisanal (coastal bottom-set gillnets) Uruguayan fisheries. Turtles tended to remain in the western side of the South Atlantic Ocean where specific areas were frequented, in one instance

showing a round-trip migration between temperate and tropical waters. Previously unidentified high use areas were recognized along continental shelf and break waters in the SWA, both in temperate and tropical regions. Leatherback turtles exhibited seasonal migration patterns and displayed marked changes in diving behavior between high use areas. Furthermore, our results highlight the importance of the Rio de la Plata estuary as a key foraging area for *D. coriacea* in the SWA which should be considered a central focus of attention for future research and conservation efforts.

Key words: Marine turtles. *Dermochelys coriacea*. Dive duration. Dive depth. High use areas. Foraging grounds.

2.3 Introdução

A tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, é uma espécie cosmopolita que passa a maior parte de sua vida em oceano aberto, ocorrendo ao longo dos oceanos tropicais, temperados e polares do mundo (Pritchard 1973, James et al. 2006a). Elas são predadores especializados do zooplâncton gelatinoso, como celenterados (classe Cifozoários e Sifonóforos) e tunicados pelágicos, tais como pirossomas e salpas (Davenport 1998, James & Herman 2001, Estrades et al. 2007, Witt et al. 2007). Portanto, seu comportamento de mergulho pode mostrar variações espaciais e temporais, que é afetado não apenas por fatores ambientais, mas também pela disponibilidade local e pela distribuição vertical das espécies de presas (Hays et al. 2004a, Sale et al. 2006, Luschi et al. 2006). Essa preferência pelas presas pelágicas distribuídas em manchas faz com que esta espécie se movimente por grandes regiões em busca de macrozooplâncton (Hays et al. 2004b, Sale et al. 2006).

Os movimentos da tartaruga-de-couro podem ser fortemente influenciados pelas características oceanográficas, tais como zonas de frentes que são comumente encontradas onde as correntes convergem, ou ao longo de suas margens, gerando comportamentos diferentes, tais como deslocamentos em linha reta em grande escala ou rotas tortuosas em áreas pequenas (Ferraroli et al. 2004, Hays et al. 2006, Luschi et al. 2006). Globalmente as tartarugas-de-couro migram longas distâncias ao longo de milhares de quilômetros (Benson et al. 2007). Dados de pós-desova de tartarugas-de-couro, através de transmissores por satélite, revelaram comportamentos migratórios divergentes entre bacias oceânicas. Por exemplo, foi sugerido que logo da temporada de desova as tartarugas-de-couro do Atlântico, dispersam-se largamente nas águas do Atlântico Norte, e demonstram uma variação comportamental inter-individual (Ferraroli et al. 2004, Hays et al. 2004b, Eckert 2006), enquanto que as fêmeas pós-desova, partindo do Pacífico oriental, migram através de um corredor migratório constante em direção aos habitats oceânicos localizados no Pacífico Sul e Leste Tropical (Morreale et al. 1996, Shilinger et al. 2008).

Adultos reprodutivamente ativos convergem para habitats tropicais e subtropicais costeiros onde nasceram para reprodução e desova (Miller 1997). As principais áreas de desova para *D. coriacea* no Atlântico estão localizadas no nordeste da América do Sul (ex. Guiana Francesa e Suriname) e Trinidad (Eckert

2006, Fosette et al. 2008) e no oeste da África Central (ex. Gabão e Congo) (Fretey 2001, Fosette et al. 2008). No Atlântico Sul Ocidental (ASO), a desova das tartarugas-de-couro ocorre regularmente ao longo do litoral norte do estado do Espírito Santo, Brasil (referido como ES a partir deste ponto), onde um pequeno número (<20) de fêmeas de tartarugas-de-couro desovam a cada temporada reprodutiva (Thomé et al. 2007), desovas esporádicas (muito raras) também tem sido registradas no norte e leste do Brasil (Barata et al. 2002, Loebmann et al. 2008). Além disso, tartarugas-de-couro marcadas nas praias de desova do Gabão (África) foram recuperadas no ASO (como resultado da captura incidental nas pescarias e encalhes), documentando a primeira conexão entre estas duas áreas localizadas em ambos os lados do Oceano Atlântico (Billes et al. 2006).

A morte incidental de tartarugas-de-couro na pesca comercial, e a coleta insustentável de ovos resultaram na diminuição drástica das tartarugas-de-couro nas principais praias de desova, principalmente no Oceano Pacífico (Chan & Liew 1996, Spotila et al. 2000, Sarti Martinez et al. 2007). Após a diminuição da população mundial nas últimas duas décadas, a tartaruga-de-couro está registrada como Criticamente em Perigo na Lista Vermelha da União Mundial para Conservação da Natureza de 2007 (IUCN 2007). Embora as tendências de desova no Atlântico estejam estáveis ou em crescimento (NOAA 2007), existe um elevado nível de capturas incidentais que ocorrem em habitats internidais nas Guianas, Trinidad e Gabão (Turtle Expert Working Group 2007), bem como no ambiente oceânico (Domingo et al. 2006, Carranza et al. 2006, Giffoni et al. 2008). Estimativas espaciais limitadas sobre o tamanho e distribuição das populações, e a falta de monitoramento de longo prazo em algumas praias índices (Fosette et al. 2008), torna muito difícil avaliar a situação global das populações de tartarugas-de-couro.

Compreender o movimento de espécies ameaçadas em toda a sua extensão é importante para a conservação das espécies. Ao longo das duas últimas décadas, o uso de telemetria por satélite tem delineado áreas de alimentação e também fornecido informações valiosas sobre a ampla gama de migrações das tartarugas-de-couro em águas oceânicas e costeiras (James et al. 2005b, Hays et al. 2006, Eckert 2006, Doyle et al. 2008), no entanto, informações sobre os movimentos das tartarugas-de-couro no ASO são limitadas.

Os objetivos deste estudo são documentar os movimentos, identificar as áreas de uso intenso e analisar o comportamento de mergulho de indivíduos de *D.*

coriacea no ASO, utilizando dados de posição e mergulho transmitidos por satélite.

2.4 Materiais e métodos

Quatro tartarugas-de-couro, duas fêmeas adultas, um macho adulto e um subadulto de sexo indeterminado foram equipados com transmissores por satélite (armazenadores de dados transmitidos via satélite - *Satellite Relay Data Loggers* - SRDLs, fabricados pela Unidade de Investigação de Mamíferos Marinheiros, St Andrews, Reino Unido) ao longo do ASO (ver Tabela 1 para detalhes e ANEXO A para ver fotografias dos animais). Três dos transmissores foram colocados por observadores científicos de bordo (Programa Nacional de Observadores de bordo da Frota Atunera - PNOFA, Direção Nacional de Recursos Aquáticos, DINARA, Uruguai) em tartarugas-de-couro incidentalmente capturadas durante as operações de pesca pelágica com espinhel, dirigidas ao peixe espada, atuns e tubarões no ASO. As tartarugas foram enredadas na linha principal e nas alças das artes de pesca. O quarto transmissor foi colocado em uma fêmea adulta, que foi trazida para a praia após a captura incidental em uma rede de emalhe de fundo artesanal no estuário do Rio da Prata (RP), Uruguai (Tabela 1).

Os indivíduos capturados foram medidos, sexados, equipados com um transmissor via satélite, e identificados com marcas metálicas convencionais. Aqueles com comprimento curvilíneo da carapaça (CCL), maior que 145 centímetros, foram considerados adultos sexualmente maduros (de acordo com Eckert 2002).

Dois tipos de mochilas foram usados para prender os SRDLs às carapaças das tartarugas-de-couro. Uma mochila elástica, feita de uma correia tubular de nylon, cheia de fios de borracha e coberta com tubo de polivinil, foi usada para instalar o transmissor à tartaruga T1; e mochilas feitas de correia de nylon não elástico, cobertas com tubo de polivinil e um anel de tubo flexível de silicone, onde foram incorporados aros de aço corrosível para garantir a liberação do mesmo, foram utilizados nas tartarugas T2, T3 e T4. Os SRDLs das tartarugas T2, T3 e T4 foram revestidos com tinta anti-incrustante para reduzir a incrustação biológica.

Transmissores de satélite foram localizados com o sistema Argos (<http://www.argosinc.com>). As localizações Argos são atribuídas a diferentes classes de precisão, chamadas de classe de localização (LC). As classes 3, 2, 1, 0 são

categorizadas para estar entre 150 m, 150-350 m, 350-1000 m, ou > 1000 m respectivamente da verdadeira posição do transmissor, enquanto que as classes A e B não têm estimativa de erro de localização (ARGOS UsMO, 2007). As rotas foram reconstruídas usando as posições LC 1-3 e posições Argos filtradas (LC 0, A e B), com base em uma velocidade máxima de deslocamento de 5 km / h, a qual é consistente com 99% das velocidades de deslocamento calculadas para esta espécie (James et al. 2005a).

Dados de mergulho foram analisados e condensados a bordo do SRDL, posteriormente os dados de profundidade e duração máximas de cada mergulho foram retransmitidos via Argos (Myers et al. 2006). Eventos de mergulho foram considerados quando as tartarugas-de-couro mergulharam mais fundo do que 2 metros por mais de 30 s. Os mergulhos foram caracterizados como profundos ou rasos quando maiores ou menores do que 10 m, respectivamente. Além de fornecer dados de localização e informações de mergulho, o SRDL também forneceu dados de temperatura registrados em várias profundidades através de um sensor de condutividade-temperatura- profundidade (ver McMahon et al. 2006). Os dados de temperatura não registrados através do SRDLs foram obtidos e analisados utilizando a Ferramenta de Análise e Rastreamento por Satélite (STAT - *Satellite Tracking and Analysis Tool*) (Coyne & Godley, 2005), que fornece informações sobre a temperatura superficial do mar associada às localizações das tartarugas.

O software GIS (ArcGis 9.3, Instituto de Pesquisa de Sistemas Ambientais - *Environmental Systems Research Institute, Inc.*) foi usado para mapear os movimentos das tartarugas-de-couro e analisar o uso total do espaço. Para identificar as áreas de uso intenso das tartarugas-de-couro, uma grade composta de células 0,5° x 0,5° foi sobreposta na região de estudo. Uma única melhor posição diária foi usada para cada tartaruga para calcular o tempo total (dias) gasto pelas tartarugas em cada célula. Áreas de uso intenso (AUI) para tartarugas-de-couro foram indicadas por > 5 posições geográficas (dias) dentro de uma única célula. A isóbata de 200 m foi usada para distinguir as águas da plataforma continental das águas oceânicas. As estações do ano foram definidas da seguinte forma: verão (janeiro a março), outono (abril a junho), inverno (julho a setembro) e primavera (outubro a dezembro). Os dados dos mergulhos individuais foram utilizados para examinar os padrões espaciais na utilização da profundidade e duração do mergulho. O teste t de *Student* foi utilizado para analisar diferenças no

comportamento de mergulho (ex. duração e profundidade média do mergulho) das tartarugas-de-couro ao longo das AUI identificadas.

2.5 Resultados

2.5.1 Rotas migratórias gerais

Os movimentos e comportamento de quatro tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) foram monitorados durante 383 ± 172 dias (amplitude: 237 a 631 dias), durante este período elas viajaram entre 6.178 e 21.203 km (Tabela 1). As tartarugas permaneceram exclusivamente do lado ocidental do Atlântico Sul e a maioria delas (com exceção da tartaruga T1) passou a maior parte do tempo (71%, 56% e 75% para T2, T3, T4, respectivamente) sobre a plataforma continental (Fig. 1). Nenhuma das tartarugas-de-couro monitoradas neste estudo se aventurou no Atlântico Norte durante o período de rastreamento.

Tabela 1 - Resumo de informações para as tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*)

Tarta-ruga	CCC (cm)	Sexo	Tipo de transmissor	Local de instalação (coordenadas)	Data da instalação	Ultima localização	Dias de transmissão	Distancia mínima percorrida (km)
T1	148,0	Fêmea	SRDL	AO (29.5°S, 41.7° W)	15/06/05	24/04/06	313	8968
T2	159,0	Macho	SRDL	AO (28.3°S, 44.0° W)	31/07/06	25/03/07	237	6761
T3	126,0	Desconhecido	SRDL	AO (28.2°S, 44.3° W)	14/08/06	29/07/07	349	6178
T4	155,5	Fêmea	SRDL	RP (34.7°S, 56.7° W)	29/10/06	21/07/08	631	21203

Legenda: *Dermochelys coriacea* (n = 4), equipadas com transmissores por satélite ao longo do Atlântico Sul Ocidental, entre junho de 2005 e julho de 2008. CCC, Comprimento curvilíneo da carapaça (cm); SRDL, Coletor de dados via satélite; AO, Águas oceânicas; RP, Rio da Prata (Uruguai).

As tartarugas mostraram padrões de movimento diferentes. A tartaruga T1 (uma fêmea adulta) realizou uma migração de longa distância nas águas oceânicas rumo ao NE por 165 dias, e depois deu meia volta rumo ao SW, sem permanecer em nenhuma área específica durante o período de monitoramento. As transmissões regulares diminuíram de fevereiro a março, mas retornaram durante o último mês do

período de monitoramento, quando ela chegou perto do estuário do Rio da Prata (RP), próximo ao Uruguai (Fig.1). A tartaruga T3 (um subadulto) manteve-se em águas da plataforma continental e oceânica brasileira, próximas dos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro (~ 23 a 29°S) durante todo o período de monitoramento, realizando movimentos tortuosos (Fig. 1).

A tartaruga T2 (um macho adulto) abandonou rapidamente a área onde ele foi marcado e se deslocou-se rumo ao norte, para águas tropicais próximas do estado do Espírito Santo (ES) no Brasil (Fig. 2). Depois de passar 40 dias (do final de agosto até outubro de 2006) nas proximidades das praias de desova (entre 50 e 250 km da costa), o macho migrou rumo ao sul, chegando no RP em dezembro de 2006, onde permaneceu até que as transmissões cessaram, três meses depois (Fig. 2).

Depois de marcada (outubro 2006), a tartaruga T4 (uma fêmea adulta) deixou o estuário do RP e deslocou-se para as águas oceânicas do sul (~ 41 a 44°S), onde realizou movimentos sinuosos antes de voltar para o estuário do RP (Fig.2). Após 13 semanas de permanência (fevereiro a maio de 2007), ela deixou o estuário novamente e migrou para o norte para águas da plataforma brasileira próximas do estado do Rio de Janeiro (RJ), onde passou três semanas no final de julho. Depois a tartaruga deslocou-se para perto das praias de desova do Espírito Santo, mas, depois de alguns dias migrou rumo a latitudes mais altas, chegando às águas do estuário do RP durante o verão (janeiro de 2008). Depois de passar 18 semanas no estuário, começou uma nova migração rumo ao norte para águas tropicais pouco antes do final das transmissões (Fig. 2).

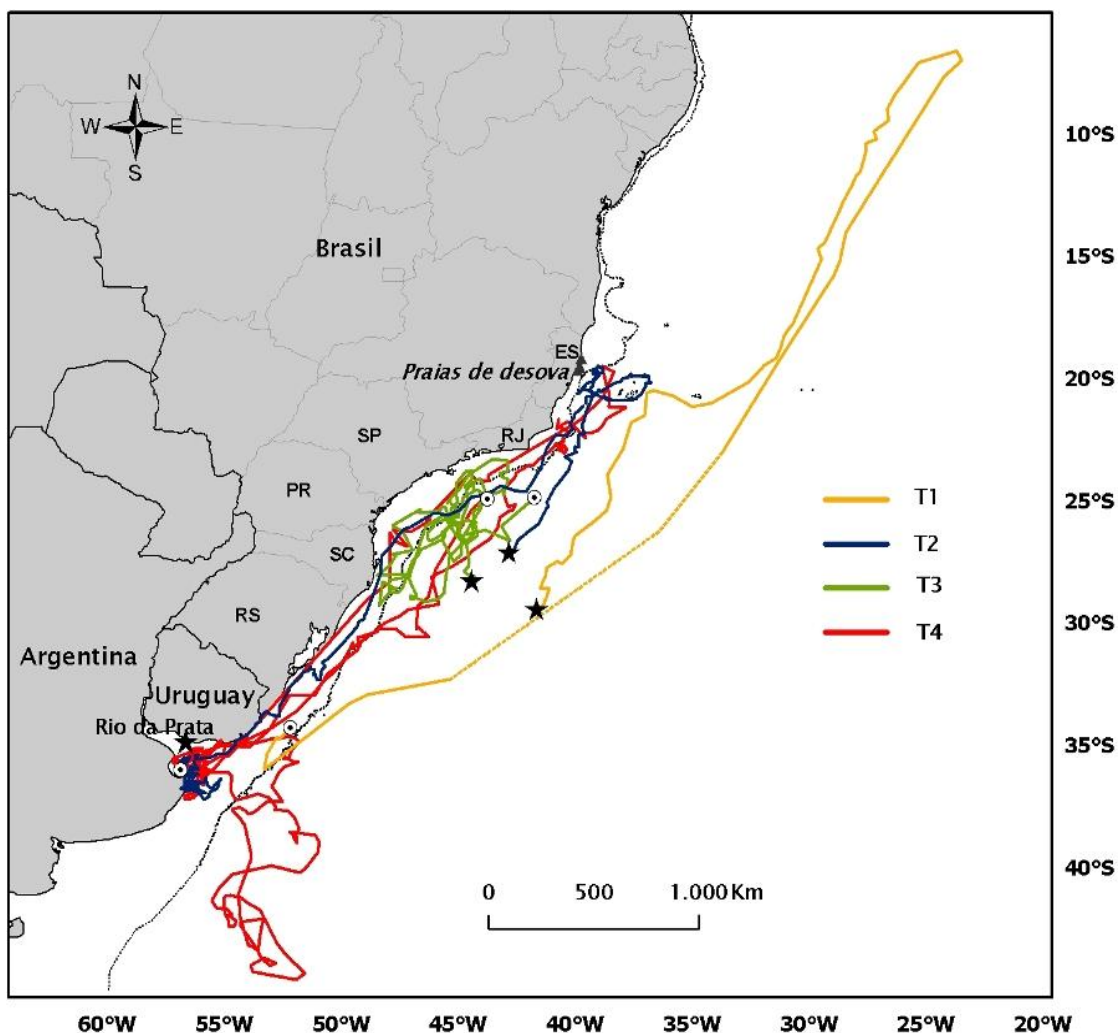


Figura 1 - As rotas de quatro tartarugas, marcadas com transmissores por satélite no Oceano Atlântico Sul Ocidental.

Legenda: O local de implantação do transmissor é indicado por um símbolo preto e a última localização por um círculo branco. O contorno batimétrico (linha tracejada = 200 m), indica que as tartarugas T2 (macho adulto), T3 (sub-adulto) e T4 (fêmea adulta) passaram a maior parte do seu tempo sobre a plataforma e quebra continental. Pelo contrário, a Tartaruga T1 (fêmea adulta) manteve-se em águas oceânicas, aventurando-se em águas rasas da plataforma continental, no final da jornada.

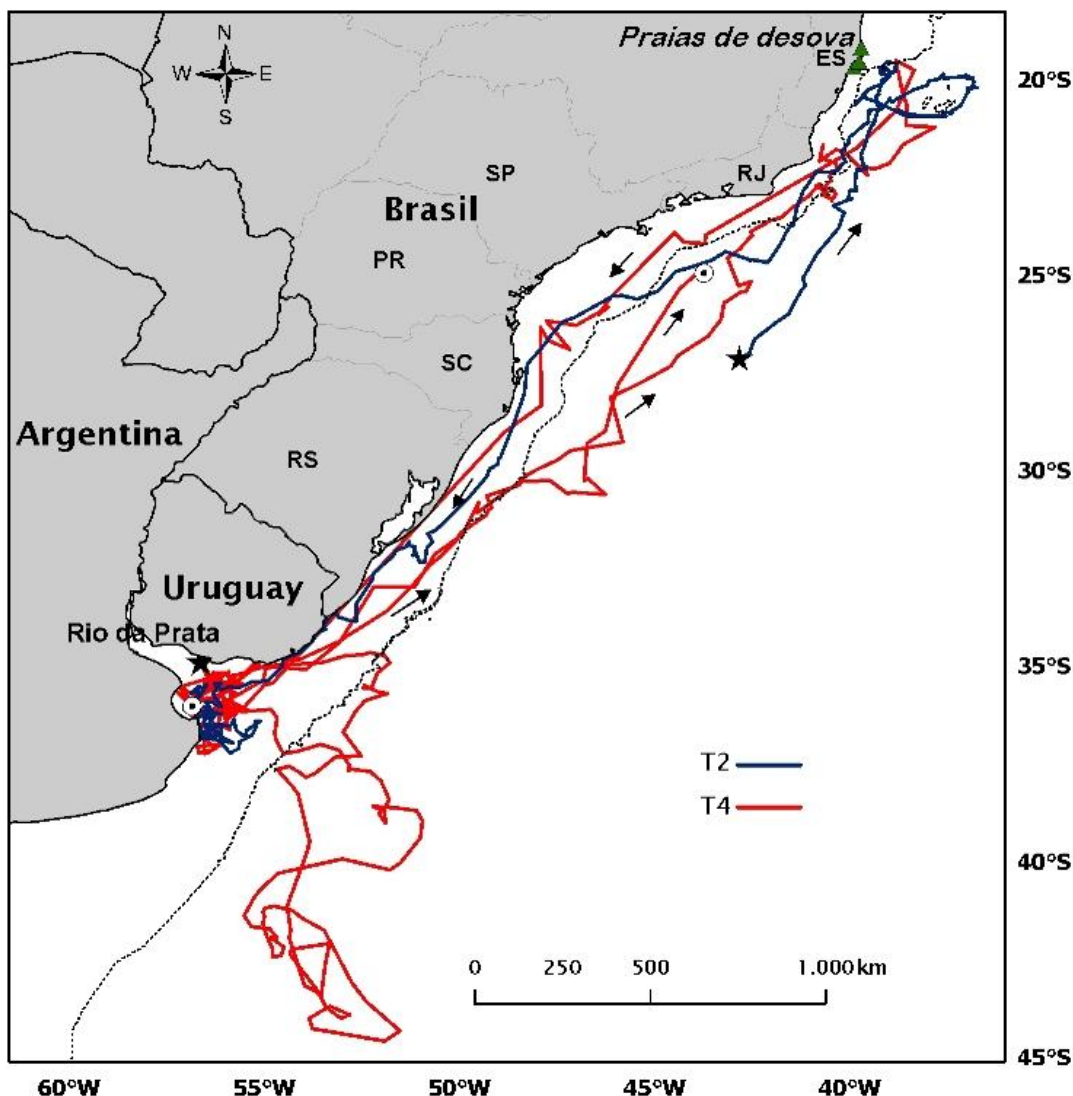


Figura 2 - Rotas migratórias realizadas por dois indivíduos de *Dermochelys coriacea*. Legenda: T2 (macho adulto) e T4 (fêmea adulta), monitorados ao longo do Atlântico Sul Ocidental, os movimentos norte e sul são indicados por setas.

2.5.2 Áreas de uso intenso

A maioria das AUI identificadas para as tartarugas-de-couro no presente estudo foram localizadas sobre a plataforma e talude continental, em águas de jurisdição brasileira, uruguaia e argentina. A área do Rio da Prata (RP) foi a mais intensamente utilizada com base em todos os rastros das tartarugas monitoradas por satélite (Fig. 3). A permanência a longo prazo de tartarugas-de-couro no estuário do RP foi observada para T2 e T4, que passaram 121 dias (51%) e 250 dias (40%) do respectivo tempo total de rastreamento.

Outras AUI foram identificadas em latitudes mais baixas em águas brasileiras, em áreas adjacentes às praias de desova próximas do estado do Espírito Santo e ao longo da plataforma e talude continental da porção norte do estado do Rio de Janeiro. Para a tartaruga T3 (subadulto), as AUI foram localizadas perto do talude continental e das águas oceânicas adjacentes próximas dos estados de São Paulo e de Santa Catarina.

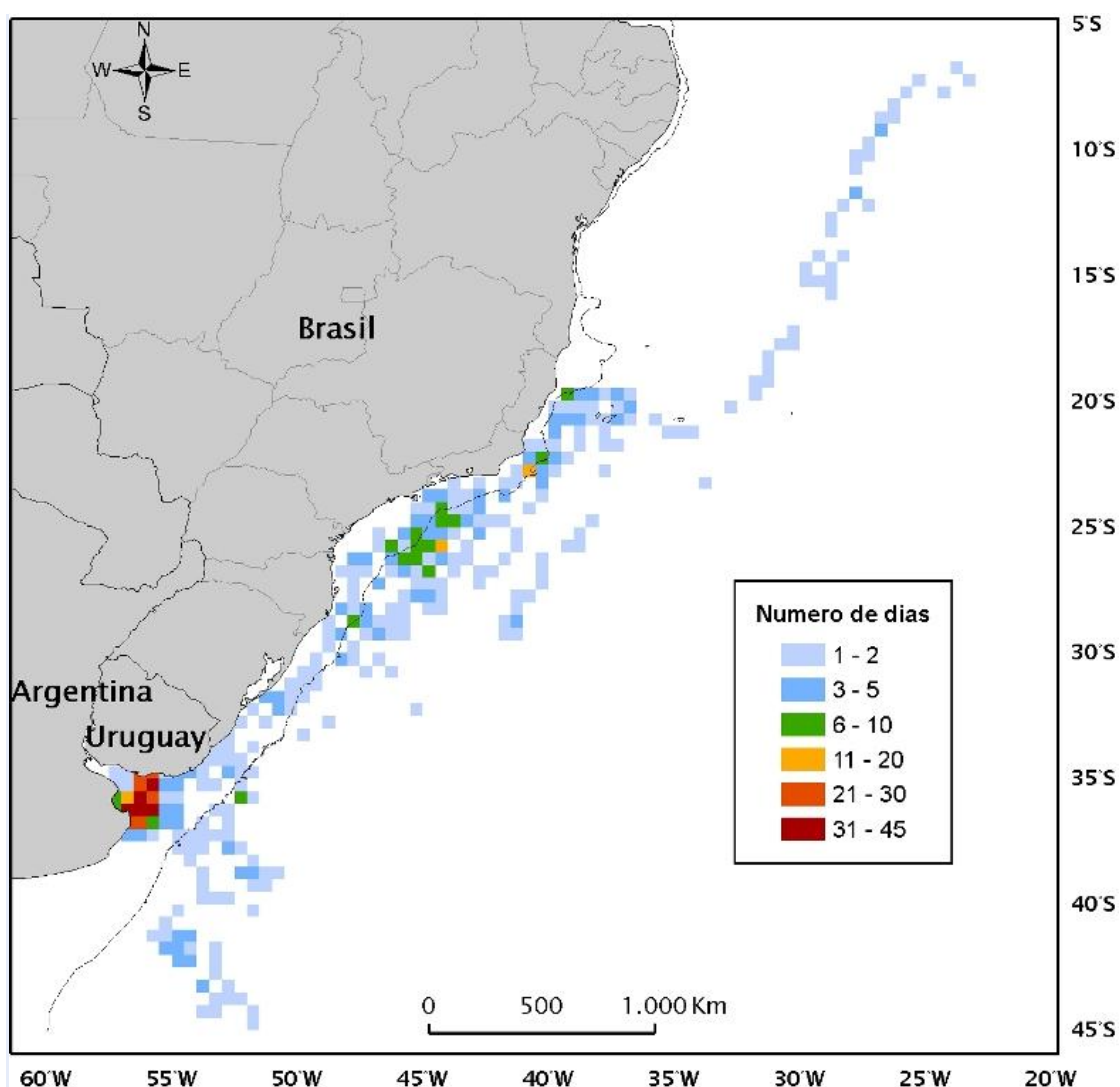


Figura 3 - Uso de habitat por tartarugas-de-couro ($n = 4$), monitoradas por satélite, usando uma única posição diária a partir de suas respectivas rotas.

Legenda: Tempo total (dias) que as tartarugas passaram em cada célula ($0,5^\circ \times 0,5^\circ$). A linha tracejada preta indica o contorno batimétrico de 200 m.

2.5.3 Sazonalidade dos movimentos

No presente estudo, as tartarugas-de-couro apresentaram movimentos norte-sul sazonais. AUI foram localizadas em latitudes mais baixas durante o inverno (T1, T2, T4) e em latitudes mais elevadas (estuário do RP) durante o verão e parte do outono (T2, T4). Exceto para o indivíduo imaturo (T3), que permaneceu em latitudes médias (~ 24 a 29°S), em geral as tartarugas-de-couro passaram o verão em latitudes superiores a 35°S , e durante o inverno permaneceram principalmente em latitudes menores que 25°S (Fig. 4).

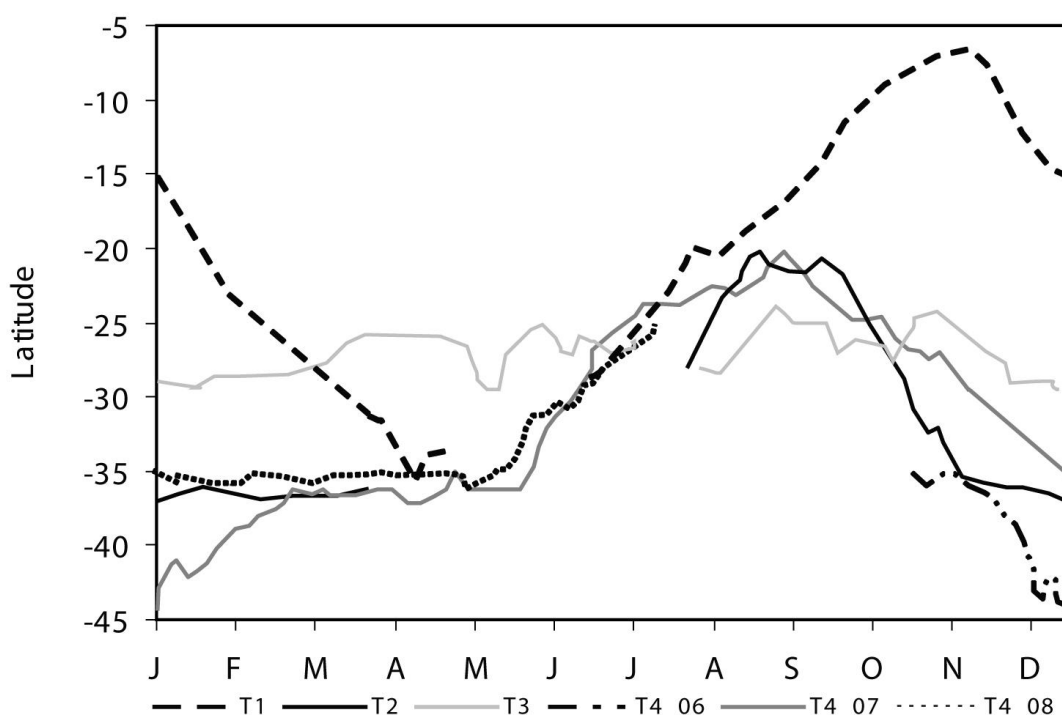


Figura 4 - Latitude versus os meses do ano para indicar o padrão sazonal de movimento das tartarugas-de-couro.

Nota: Em geral, as tartarugas passaram o verão em latitudes mais elevadas ($> 35^\circ\text{S}$) e os meses de inverno em latitudes mais baixas ($< 25^\circ\text{S}$), com exceção do indivíduo imaturo (T3), que manteve-se em latitudes médias (~ 23 - 29°S). Os movimentos rumo ao Norte começaram no final de maio (outono), enquanto os movimentos rumo ao Sul começaram na primavera (novembro-dezembro). Tartarugas T1, T2, T3, T4_06 (tartaruga T4-rastro 2006), T4_07 (tartaruga T4-rastro 2007) e T4_08 (tartaruga T4-rastro 2008).

As tartarugas T2 e T4 apresentaram um padrão sazonal semelhante em seus movimentos de longa distância (T4, também em dois anos consecutivos), viajando das AUI no estuário do RP para aquelas próximas dos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo (RJ-ES), principalmente no outono, e de volta durante a primavera, embora ambas tenham permanecido nas AUI durante parte dessas estações (Fig. 4). As tartarugas T2 e T4 chegaram ao estuário do RP entre dezembro e fevereiro e permaneceram na região por até 18 semanas.

As temperaturas da superfície do mar experimentadas pelas tartarugas-de-couro durante o período de monitoramento variaram entre 12°C e 28°C. A temperatura da água variou de 18-28°C para T1, 16-24°C para T2, 20-26°C para T3 e 12-26°C para T4. Exceto para T3, que permaneceu em latitudes médias, as tartarugas experimentaram temperaturas mínimas da água em altas latitudes no estuário do RP e em águas adjacentes, tanto no outono (ex. T1 e T4) quanto na primavera (ex. T2). É importante notar que após acentuadas diminuições na temperatura da água (12-15°C), registradas no final de maio de 2007 e 2008, a tartaruga T4 saiu do estuário do RP e migrou para latitudes mais baixas.

2.5.4 Síntese das atividades de mergulho

A média e a máxima duração e profundidade de mergulho de cada tartaruga são apresentados na Tabela 2. A profundidade e a duração média de mergulho registradas para todas as tartarugas variaram de $18,4 \pm 19,5$ m a $66,7 \pm 73,6$ m, e de $12,7 \pm 11,8$ min a $22,3 \pm 12,5$ min, respectivamente. A média da profundidade de mergulho da tartaruga T1 foi consideravelmente maior do que as outras. A tartaruga T1 também apresentou o maior e mais profundo registro de mergulho entre as tartarugas monitoradas (Tabela 2). O mergulho aconteceu em águas oceânicas próximas da costa sul do Brasil durante a migração para altas latitudes (ver Lopez-Mendilaharsu et al. 2008). Para todas as tartarugas juntas, a média da profundidade e de duração do mergulho foi $25 \pm 33,5$ m e $15,6 \pm 13,1$ min ($n = 5.687$ mergulhos), respectivamente.

Tabela 2 - Parâmetros de mergulho registrados a partir das tartarugas-de-couro (n = 4) monitoradas via satélite entre junho de 2005 e maio de 2008 no Oceano Atlântico Sul Ocidental (média $\pm$ DP).

Tartaruga	Numero de mergulhos registrados	Profundidade máxima de mergulho (m)	Duração máxima de mergulho (min)	Profundidade média de mergulho (m)	Duração média de mergulho (min)
T1	317	1186	86,5	66,7 $\pm$ 73,6	22,3 $\pm$ 12,5
T2	1711	626	49,8	22,5 $\pm$ 33,0	12,7 $\pm$ 11,8
T3	989	506	61,8	33,6 $\pm$ 32,4	19,5 $\pm$ 13,5
T4	2624	506	72,5	18,4 $\pm$ 19,5	15,2 $\pm$ 13,2

Noventa e três por cento de todos os mergulhos foram para profundidades inferiores a 70 metros, e apenas 16 mergulhos (0,3%) foram mais profundos do que 200 m (Tabela 3).

Tabela 3 - Frequência (%) de mergulhos realizados por cada tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, em diferentes intervalos de profundidade e para todas as tartarugas combinadas, ao longo do Oceano Atlântico Sul Ocidental entre junho de 2005 e maio de 2008.

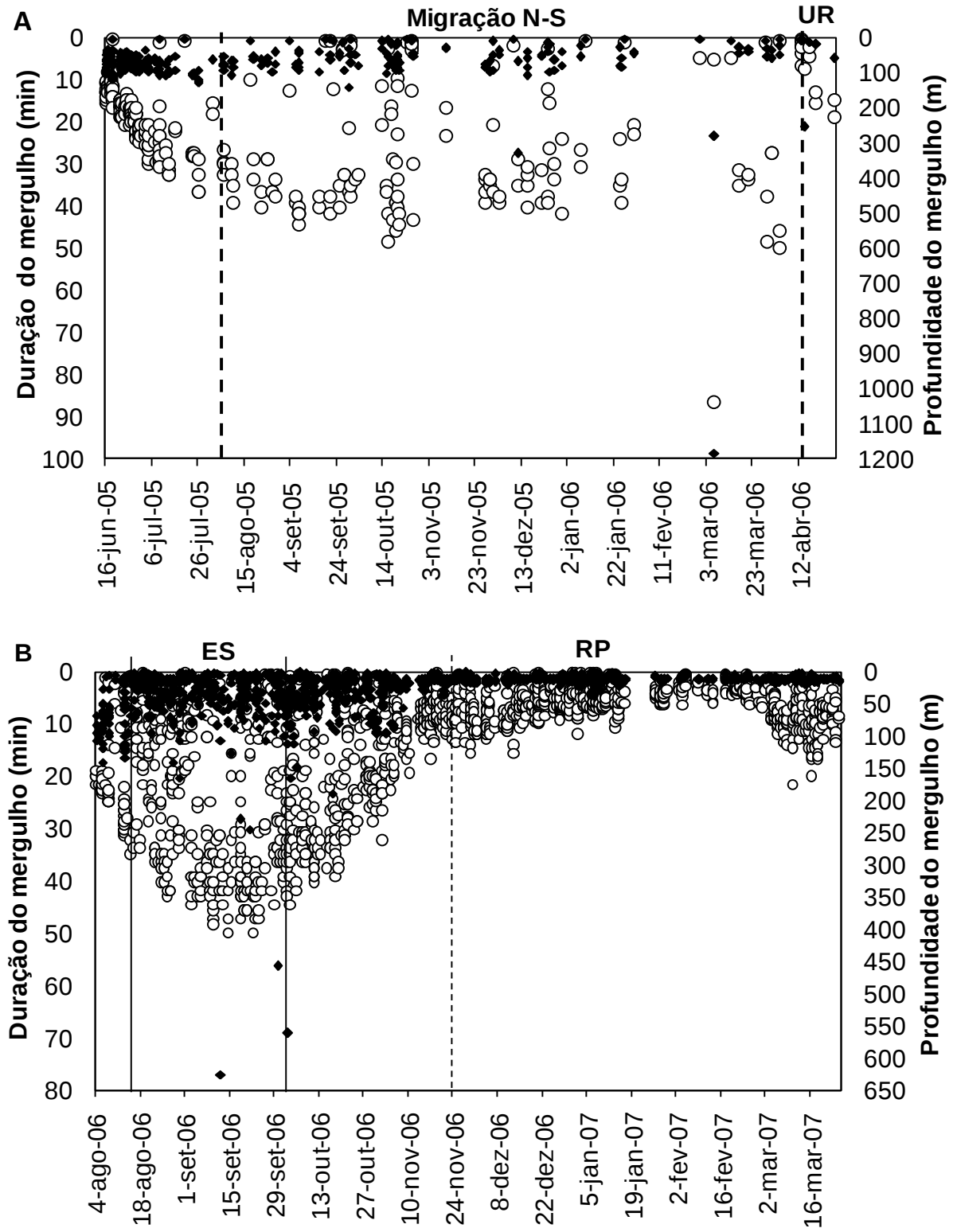
Tartaruga	0-10 m	>10-30 m	>30-70 m	>70-120 m	>120-200 m	> 200 m
T1	11,4	7,6	35,3	43,5	0,9	1,3
T2	40,7	38,7	14,5	5,2	0,5	0,3
T3	19,8	38,8	30,2	9,2	1,6	0,3
T4	38,6	41,7	18,6	0,9	0,1	0,2
Todas	34,1	38,6	20,2	6,3	0,6	0,3

2.5.5 Mudanças espaciais no comportamento de mergulho

Dois meses após a implantação do transmissor, a tartaruga T1 começou uma migração de longa distância onde a duração média de mergulho aumentou de 18,9 $\pm$

6,6 (n = 159) para $27,5 \pm 14,8$ min (n = 141), posteriormente perto do final do período de monitoramento, em águas da plataforma continental do Uruguai, a duração média de mergulho tornou-se mais curta 11 ± 15 min (n = 17) (Fig. 5A). A tartaruga T2 apresentou mudanças acentuadas nas AUI, com mergulhos curtos (média $5,9 \pm 3,5$ min; n = 885) e rasos (média $10,9 \pm 4,5$ m; n = 885) ao longo do estuário do RP, e mergulhos mais longos e profundos (média $24,4 \pm 14,8$ min, $t_{1246} = 34,8$, $p < 0,001$; média $39,6 \pm 56,5$ m, $t_{1246} = 14,9$, $p < 0,001$; n = 363), enquanto nas AUI tropicais (ex. Espírito Santo e Rio de Janeiro) (Fig. 5B). Para a tartaruga T3, perto do final do período de monitoramento (entre maio e julho de 2007), a profundidade média de mergulho tornou-se mais profunda (de $28,7 \pm 24,7$ m para $43,5 \pm 42,1$ m, $t_{987} = -6,9$, $p < 0,001$; n = 658 e n = 331, respectivamente) e a duração média mais longa (de $15,2 \pm 9,2$ m para $27,9 \pm 16,5$ m, $t_{987} = -15,5$, $p < 0,001$; n = 658 e n = 331 respectivamente) nas águas oceânicas próximas da costa de São Paulo, Brasil (Fig. 5C).

A tartaruga T4 também mudou seu comportamento de mergulho durante o curso da viagem. A duração e profundidade média de mergulho foram mais profundas ($24,7 \pm 19,3$ m média; n = 130) e mais longas (média $32,9 \pm 22,8$ min; n = 130) em baixas latitudes, perto das águas da plataforma do Rio de Janeiro em comparação com aquelas observadas durante a sua permanência no estuário do RP em 2007 (profundidade média $11,8 \pm 4,8$ m, $t_{850} = -15,6$, $p < 0,001$; duração média $14 \pm 10,6$ min, $t_{850} = -14,9$, $p < 0,001$; n = 722) e em 2008 (profundidade média $9,9 \pm 3,6$ m, $t_{617} = 16,1$, $p < 0,001$; duração média $7,6 \pm 5,7$ min, $t_{617} = 22,1$, $p < 0,001$; n = 489) (Fig. 5D).



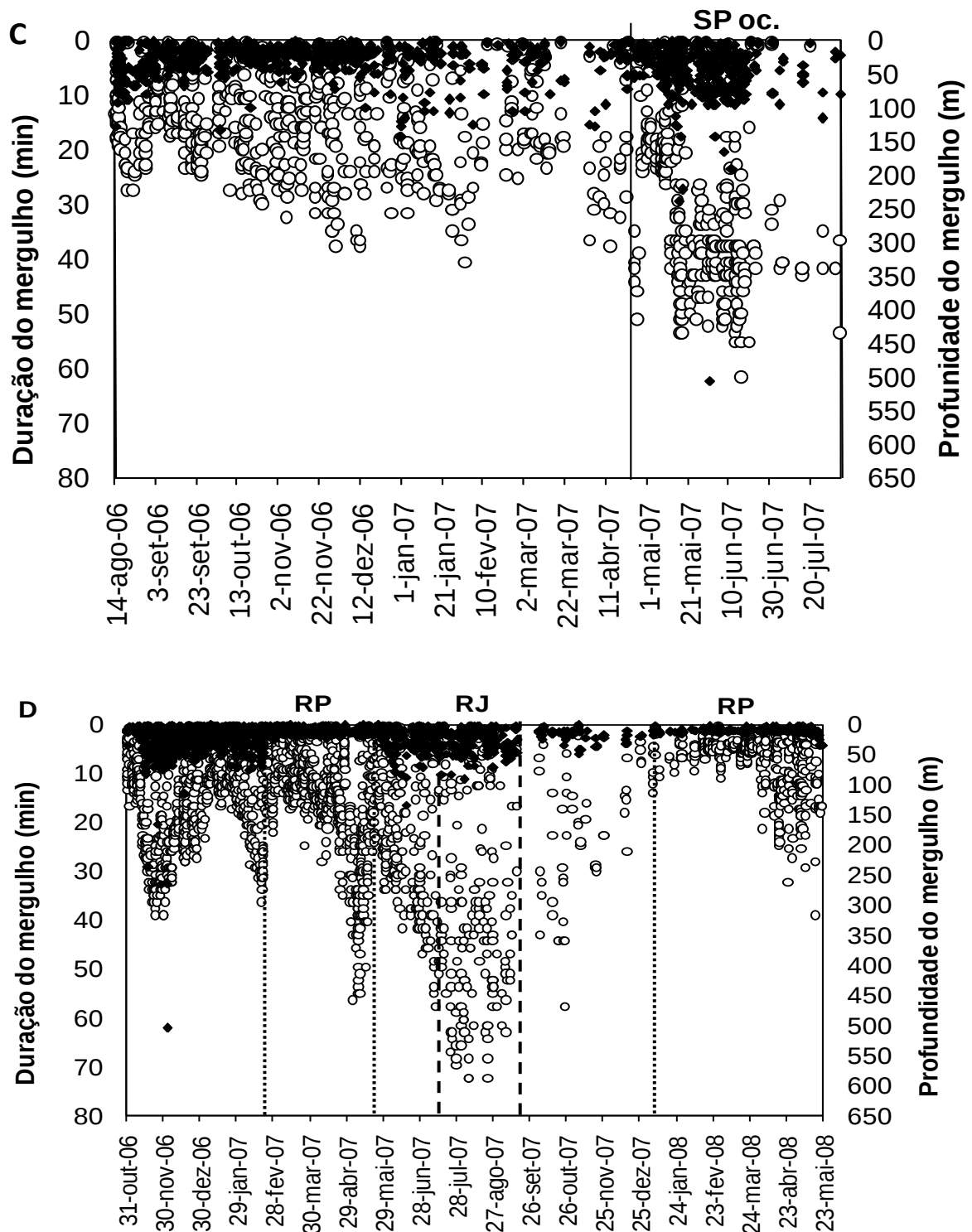


Figura 5 - Mudanças sazonais na profundidade (símbolos pretos) e duração (símbolo aberto) de mergulho

Legenda: A (tartaruga T1, fêmea adulta), B (tartaruga T2, macho adulto), C (tartaruga T3, sub-adulto), D (tartaruga T4, fêmea adulta). Os dados vêm de perfis de mergulho individuais obtidos durante o período de monitoramento. Migração N-S (migração norte-sul), UR, (águas fora do Uruguai), PR (estuário do Rio da Prata), ES (águas fora do estado de Espírito Santo), RJ (águas fora do estado do Rio de Janeiro), SP oc. (águas oceânicas fora do estado de São Paulo).

2.6 Discussão

Os dados obtidos através dos transmissores por satélite sugerem que algumas tartarugas-de-couro alimentando-se no ASO permanecem nesta área por períodos de até 631 dias, utilizando trajetórias de movimento similares para o norte e para o sul através de um corredor localizado ao longo da plataforma e talude continental. Contrariamente, foi demonstrado que indivíduos monitorados no Atlântico Norte, desde áreas de alimentação temperadas e praias tropicais de desova, se movimentaram amplamente através do oceano e não migraram ao longo das rotas regulares (Hays et al. 2004b, Ferraroli et al. 2004, James et al. 2005a, 2005b).

Em geral, as tartarugas monitoradas no presente estudo não viajaram através de diferentes ambientes oceânicos, mas tenderam a permanecer principalmente sobre a plataforma e talude continental durante todo o período de monitoramento (ex. T2, T3, T4), mesmo durante a migração entre as regiões temperadas e tropicais (ex. T2 e T4). O trânsito sobre a plataforma continental pode fornecer movimentos mais eficazes (ex. menor distância de deslocamento) entre as AUI localizadas sobre a plataforma e talude continental da América do Sul. Em um estudo com fêmeas de tartarugas-de-couro em praias de desova de latitudes médias (i.e. Florida, E.U.A.) Eckert et al. (2006) observou que as tartarugas tendiam a passar uma grande parte do seu tempo sobre a plataforma continental da América do Norte durante o deslocamento para áreas de alimentação em altas latitudes. No entanto, outros estudos de telemetria por satélite de tartarugas-de-couro no Atlântico mostraram que os indivíduos se dispersam a grandes distancias das águas costeiras logo após de deixarem as praias tropicais de desova ou as áreas de alimentação temperadas, se movimentando ao longo de ambientes oceânicos por períodos prolongados (Ferraroli et al. 2004, Hays et al. 2006, James et al. 2005a, Eckert 2005b, 2006, Doyle et al 2008). Fêmeas pós-desova que partem das praias ocidentais do Pacífico também apresentam uma variedade de rotas de migração em quase todas as direções, incluindo movimentos transoceânicos (Benson et al. 2007). Assim, como sugerido em estudos anteriores, os destinos migratórios das tartarugas-de-couro podem estar relacionados com a época de disponibilidade de presas em diferentes regiões (Eckert 2006, Benson et al. 2007), o que pode resultar em extensos movimentos

errantes sobre grandes regiões geográficas ou em movimentos diretos destinados a áreas de alimentação fixas.

Observou-se que as tartarugas-de-couro podem empreender migrações anuais norte-sul entre áreas de alimentação de clima temperado e águas tropicais, mesmo durante anos não reprodutivos (James et al. 2005b, 2005c). Um comportamento semelhante foi observado para a tartaruga T1, que se mudou do Atlântico subtropical para o Atlântico equatorial e, em seguida, para o Atlântico temperado. Isto também ocorreu para a T4 durante o primeiro ano, quando ela se aproximou das praias tropicais de desova, e após alguns dias voltou para o sul, para as áreas de alimentação temperadas.

Os adultos realizaram maiores migrações espaciais e utilizaram uma região mais ampla do oceano em comparação ao subadulto, que permaneceu em águas tropicais e subtropicais, entre as latitudes 23-29°S. James et al. (2005b) também observou que subadultos, bem como as fêmeas, durante os anos não reprodutivos realizaram migrações espaciais similares entre áreas de alimentação temperadas e águas tropicais no Atlântico Norte, porém mais dados sobre os movimentos dos subadultos no Atlântico Sul são necessários para tirar novas conclusões.

Regiões específicas foram frequentadas pelas tartarugas-de-couro no ASO, sugerindo alto sítio-fidelidade. Por exemplo, a tartaruga T4 voltou para a mesma área ocupada no ano anterior (estuário do RP). Um fato notável é que a chegada desta tartaruga ao RP não foi sincronizada todos os anos. A tartaruga foi capturada na área durante a primavera (outubro de 2006), e depois, após uma excursão para o sul, ela chegou de volta ao estuário do RP em fevereiro de 2007. No verão seguinte, ela entrou em águas do estuário do RP em janeiro de 2008 diretamente das AUI próximas do RJ-ES. Esta descoberta documenta a primeira migração de ida e volta entre áreas de alimentação de clima temperado e águas tropicais no ASO. O mesmo comportamento foi observado em indivíduos monitorados desde áreas de alimentação próximas da Nova Escócia, no Canadá, onde as tartarugas voltam, em geral, para a mesma área (ex. águas da plataforma e talude próximas do Canadá e do NE dos Estados Unidos), após a realização de migrações anuais de ida e volta (James et al. 2005a, 2005b). Até hoje, resultados do monitoramento de tartarugas-de-couro têm mostrado que elas parecem manter uma fidelidade a grandes áreas geográficas (ex. nordeste e ocidente do Oceano Atlântico) (Hays et al. 2006), mas sem evidenciar uma fidelidade por baías ou áreas específicas localizadas (Houghton

et al. 2006). No entanto, aqui nós mostramos que as tartarugas-de-couro podem ser fiéis a uma área específica (ex. o estuário do RP), pelo menos, durante anos consecutivos.

Nossos dados indicam uma tendência de permanência em latitudes altas durante o verão e o outono (ex. tartarugas T2 e T4), e migração para latitudes mais baixas durante o inverno (ex. tartarugas T1, T2, T4). Por exemplo, migrações rumo ao norte pela T4 em 2007 e 2008 começaram logo após a diminuição acentuada da temperatura da água, no estuário do RP no final do outono, sugerindo que temperaturas baixas ($<15^{\circ}\text{C}$) podem ter provocado a migração rumo ao norte. Esse comportamento é coerente com o padrão observado para tartarugas-de-couro alimentando-se no Atlântico Norte (James et al. 2005a, Hays et al. 2006). Desta forma, McMahon & Hays (2006) observaram que a ocupação sazonal de altas latitudes é impulsionada principalmente pela temperatura da água, e sugeriram que temperaturas inferiores do que 15°C podem representar uma limitação térmica nos movimentos das tartarugas-de-couro.

As tartarugas-de-couro são conhecidas por apresentar plasticidade comportamental como resultado das mudanças na distribuição e disponibilidade de presas (Hays et al. 2006). Em geral, as tartarugas mudaram a sua atividade de mergulho em função das áreas frequentadas, mas apresentaram tendências similares durante sua permanência em áreas específicas. Indivíduos no estuário do RP realizaram mergulhos rasos e relativamente curtos, ao passo que em latitudes mais baixas, seus mergulhos foram comparativamente mais longos e profundos. O estuário do RP caracteriza-se por águas rasas (profundidade $<20\text{ m}$), portanto, as tartarugas estavam mergulhando perto do fundo. Esse comportamento é coerente com a distribuição de uma de suas principais presas, *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) (Estrades et al. 2007). Dados acústicos e amostragens com redes no estuário do RP (Alvarez-Colombo et al. 2003, Cabreira et al. 2006) mostraram que algumas espécies de medusas cifozoários (ex. *Lychnorhiza lucerna* e *Chrysaora lactea*) tendem a se agregar no fundo, a maioria sob a haloclina (gradiente vertical de salinidade). A convergência de massas de água e a resultante forte haloclina na ponta da cunha salina no estuário do RP causam acúmulo e retenção de matéria orgânica e de plâncton, onde espécies marinhas se agregam (Cabreira et al. 2006). Assim, as tartarugas-de-couro, provavelmente tiram vantagem da elevada produtividade biológica deste sistema que concentra uma grande quantidade de

suas presas preferidas, resultando na tendência observada de maior residência no estuário do RP por parte das tartarugas monitoradas. A utilização de águas costeiras temperadas por tartarugas-de-couro, incluindo sistemas estuarinos, já foi observada antes (James et al. 2005b, Houghton et al. 2006), porém esta é a primeira vez que é documentada uma residência de longa duração de tartarugas-de-couro dentro de uma área relativamente confinada – o estuário do RP.

Não está claro se os mergulhos mais longos e profundos do macho (T2) em águas próximas as praias de desova pode ser explicada por possíveis excursões na busca de alimento em águas mais profundas (em razão da estreita plataforma continental), ou por tentativas de acasalamento (Eckert et al. 1989, Reina et al. 2005). O monitoramento de machos de tartarugas-de-couro desde áreas de alimentação no Noroeste do Atlântico revelou que eles geralmente chegam em águas adjacentes às colônias de desova antes do início da temporada de desova, e afastam-se delas durante o pico de desova (James et al. 2005c). O macho monitorado no presente estudo mostrou um comportamento e sincronia de acordo com a atividade de desova da colônia reprodutiva do Espírito Santo, uma vez que ele chegou pouco antes do início da temporada de desova (agosto) e partiu em outubro, antes do pico de desova (novembro; Thomé et al. 2007). James et al. (2005c) sugere que esse comportamento aumentaria a aptidão reprodutiva dos machos que chegassem às zonas de reprodução mais cedo, já que eles poderiam maximizar potencialmente suas expectativas de acasalar com várias fêmeas antes das primeiras desovas.

Apesar das tartarugas-de-couro serem conhecidas por mergulharem profundamente em algumas ocasiões (Hays et al. 2004b, Doyle et al. 2008), as tartarugas neste estudo normalmente restringiram seus mergulhos a uma profundidade inferior a 120 m. Esse comportamento corrobora resultados anteriores de telemetria de longo prazo, que também indicam que tartarugas-de-couro passam a maior parte de tempo mergulhando na zona epipelágica (<200 m) (Hays et al. 2004b). Este comportamento geral de mergulho raso, mesmo em águas oceânicas, pelo menos em parte, reflete sua necessidade de subir na superfície pra respirar, o que significa que as profundas agregações de plâncton gelatinoso estão, provavelmente, fora do alcance da rotina de mergulho das tartarugas. Esta conclusão foi tirada pela comparação da utilização vertical das tartarugas-de-couro com outro predador de zooplâncton gelatinoso, o peixe-lua (*Mola mola*), com a

constatação de que na mesma área os peixe-lua passam muito mais tempo a maiores profundidades do que as tartarugas-de-couro (Hays et al. 2009).

Curiosamente, a tartaruga T1 realizou um mergulho profundo notável de 1186 m, que durou 86,5 min, o qual representa o maior recorde de mergulho para uma tartaruga-de-couro até o momento (López-Mendilaharsu et al. 2008). O limite de mergulho aeróbico estimado para tartarugas-de-couro é de cerca de 40 minutos e a maioria dos mergulhos realizados por tartarugas-de-couro estão dentro desse limite (Bradshaw et al. 2007), de modo que este mergulho excepcional foi provavelmente anaeróbico. Foi sugerido que mergulhos excepcionalmente longos e profundos parecem desempenhar um papel importante na localização de presas e na avaliação das vantagens de ficar em uma determinada área, especialmente durante a migração ou longos períodos de trânsito (James et al. 2006b, Houghton et al. 2008).

Mesmo que o tamanho da amostragem deste estudo seja pequeno, os dados fornecem as primeiras informações disponíveis sobre os movimentos de longo prazo das tartarugas-de-couro no Atlântico Sul. Acreditamos que fomos cautelosos para não fazer generalizações, mas o fato de que todos os indivíduos foram monitorados por longos períodos (> 7 meses), produziu importantes observações que demonstram ainda que eles têm grande plasticidade, dependendo de onde se alimentam e reproduzem.

Aqui identificamos AUI previamente desconhecidas ao longo das águas da plataforma e talude continental do ASO. O estuário do RP e águas adjacentes foram claramente detectados como uma AUI devido ao tempo que duas das tartarugas passaram dentro desta área geográfica relativamente pequena. O fato de que a T4 retornou ao estuário RP em dois anos consecutivos (2007 e 2008) confirma a importância desta área para as tartarugas-de-couro. Estudos futuros deverão dar atenção especial à localização de outras AUI ao longo das águas da plataforma e talude continental do Brasil, como a área entre Cabo Frio (23°S) e Cabo de Santa Marta Grande (28°45' S) onde os eventos de ressurgência locais são comuns (Acha et al. 2004), o que pode favorecer a agregação e abundância de presas gelatinosas para tartarugas-de-couro (Graham et al. 2001). Embora os indivíduos monitorados neste estudo tenham utilizado a área da plataforma continental intensamente, os estudos sobre capturas incidentais com espinhel determinaram que as tartarugas-de-couro também podem ocorrer em uma área maior sobre a quebra da plataforma e em águas oceânicas do ASO durante todo o ano (Domingos et al. 2006, López-

Mendilaharsu et al. 2007, Giffoni et al. 2008). Estes estudos sobre capturas incidentais revelaram uma grande ocorrência das tartarugas-de-couro na área, mas seus movimentos e uso de habitat ao longo de ambientes oceânicos próximos do sul do Brasil e do Uruguai ainda permanecem desconhecidos.

Em resumo, com base nas claras mudanças nos movimentos espaciais (ex. de uma movimentação quase direta e constante para movimentos tortuosos), uma residência por longos períodos incluindo remigração em anos consecutivos, uma clara sazonalidade e mudanças no comportamento de mergulho das tartarugas-de-couro, reconhecemos que o estuário do RP poderia ser descrito como um “*hotspot*” costeiro para tartarugas-de-couro no ASO. Nós destacamos o estuário do RP e águas da plataforma adjacentes, como uma área rica em presas ao longo do ASO, e, portanto, potencialmente suportando uma elevada densidade de tartarugas-de-couro se alimentando, conforme documentado por freqüentes registros de tartarugas capturadas incidentalmente pela pesca artesanal e industrial (Fallabrino et al. 2006; Domingo et al. 2006, Laporta et al. 2006, Miller et al. 2006), e por numerosos eventos de encalhe desta espécie na área (Anónimo 2008).

Finalmente, recomendamos que as áreas-chave, repetidamente alvos das tartarugas-de-couro durante seus ciclos migratórios, como as documentadas neste estudo, devem ser consideradas como locais importantes para focar futuras pesquisas e esforços de conservação.

2.7 Referencias

Acha EM, Mianzan HW, Guerrero R, Favero M, Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*. 44: 83-105.

Alvarez-Colombo G, Mianzan H, Madirolas A. 2003. Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations, four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science*. 60: 650–657.

Anonymous. 2008. Turtle deaths in Uruguay. IAC Bulletin 6. Available from: <http://www.iacseaturtle.org/English/boletincit.asp>

ARGOS UsMO. 2007 July. Argos User's Manual [cited 2008 Jun 13]. Available from: <http://www.argos-system.org/manual/>

Barata PCR, FABIANO FFC. 2002. Evidence for leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) nesting in Arraial do Cabo, State of Rio de Janeiro, and a review of occasional leatherback nests in Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 96:13–16.

Benson SR, Dutton PH, Hitipeuw C, Samber B, Bakarbesy J, Parker D. 2007. Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi. Bird's Head Peninsula Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*. 6: 150–154.

Billes A, Fretey J, Verhage B, Huijbregts B, Giffoni B, Prosdocimi L, Albareda D, Georges J,Y, Tiwari M. 2006. First evidence of leatherback movement from Africa to South America. *Marine Turtle Newsletter*. 111: 13-14.

Bradshaw CJA, McMahon CR, Hays GC. 2007. Behavioral inference of diving metabolic rate in free-ranging leatherback turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*. 80: 209-219.

Cabreira AG, Madirolas A, Alvarez-Colombo G, Acha EM, Mianzan HW. 2006. Acoustic study of the Rio de la Plata estuarine front. *ICES Journal of Marine Science*. 63 1718-1725.

Carranza A, Domingo A, Estrades A. 2006. Pelagic longlines: a threat to sea turtles in the Equatorial Eastern Atlantic. *Biological Conservation*. 131: 52–57.

Chan E-H, Liew H-C. 1996. Decline of the leatherback population in Terengganu. Malaysia. 1956–1995. *Chelonian Conservation and Biology*. 2:196–203.

Coyne MS, Godley BJ. 2005. Satellite Tracking and Analysis Tool (STAT): an integrated system for archiving analyzing and mapping animal tracking data. *Marine Ecology Progress Series*. 301: 1-7.

Davenport J. 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: energetics of the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *British Herpetological Society Bulletin*. 62: 4-8.

Domingo A, Bugoni L, Prosdocimi L, Miller P, Laporta M, Monteiro DS, Estrades A, Albareda D. 2006. The impact generated by fisheries on Sea Turtles in the Southwestern Atlantic. WWF Programa Marino para Latinoamérica y el Caribe San José Costa Rica. 71 p.

Doyle TK, Houghton JDR, Suilleabhain PF, Hobson VJ, Marnell F, Davenport J, Hays GC. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research*. 4: 23-31.

Eckert SA, Bagley D, Kubis S, Ehrhart L, Johnson C, Stewart K, DeFreese D. 2006. Internesting. post-nesting movements and foraging habitats of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in Florida. *Chelonian Conservation Biology*. 5(2): 239-248.

Eckert SA, Eckert KL, Ponganis P, Kooyman GL. 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Canadian Journal of Zoology*. 67: 2834–2840.

Eckert SA. 2002. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Marine Ecology Progress Series*. 230: 289-293.

Eckert SA. 2006. High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Marine Biology*. 149: 1257-1267.

Estrades A, López Mendilaharsu M, Fallabrino A. 2007. *Dermochelys coriacea* diet. *Herpetological Review*. 38(3): 330.

Fallabrino A, Lezama C, Miller P. 2006. Incidental capture of a leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) by artisanal fishermen off Valizas. Uruguay In: Pilcher NJ, editor. *Proceedings of the 23rd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. NOAA Tech. Memo. NMFSSEFSC- 536: 212-214.

Ferraroli S, Georges J-Y, Gaspar P, Maho YL. 2004. Where leatherback turtles meet fisheries. *Nature*. 429: 521–522.

Fossette S, de Thoisy B, Kelle L, Verhage B, Fretey J, Georges J-Y. 2008. The world's largest leatherback rookeries conservation and research in French Guiana. Surinam and Gabon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 356: 69–82.

Fretey J. 2001. Biogeography and Conservation of Marine Turtles of the Atlantic Coast of Africa. CMS Technical Series Publication no. 6 UNEP/CMS Secretariat Bonn Germany. 429 p.

Giffoni B, Domingo A, Sales G, Niemeyer-Fiedler F, Miller P. 2008. Interacción de tortugas marinas (*Caretta caretta* y *Dermochelys coriacea*) con la pesca de palangre pelágico en el Atlántico Sudoccidental: una perspectiva regional para la conservación. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 62: 1861-1870.

Graham WM, Pages F, Hamner WM. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations a review. *Hydrobiologia* 451: 199–212.

Hays GC, Farquhar MR, Luschi P, Teo SLH, Thys TM. 2009. Vertical niche overlap by two ocean giants with similar diets: oceanic sunfish and leatherback turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Biol. Ecol.* 370: 134–143.

Hays GC, Hobson VJ, Metcalfe JD, Righton D, Sims DW. 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87: 2647–2656.

Hays GC, Houghton JD, Myers AE. 2004. Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*. 429: 522

Hays GC, Houghton JDR, Isaacs C, King R, Lloyd C, Lovell P. 2004a. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles *Dermochelys coriacea* indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Animal Behaviour*. 67: 733-743.

Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Wilson RP, Hays GC. 2008. The role of infrequent and extraordinary deep dives in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Experimental Biology*. 211: 2566-2575.

Houghton JDR, Doyle TK, Wilson MW, Davenport J, Hays GC. 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. *Ecology* 87: 1967–1972.

IUCN 2007. IUCN Red List of Threatened Species. Available from: <http://www.redlist.org>.

James M, Herman TB. 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. *Chelonian Conservation and Biology*. 4: 202-205.

James MC, Davenport J, Hays GC. 2006a. Expanded thermal niche for a diving vertebrate: A leatherback turtle diving into near-freezing water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 355: 221-226.

James MC, Eckert SC, Myers RA. 2005c. Migratory and reproductive movements of male leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Marine Biology*. 147:845-853.

James MC, Myers RA, Ottensmeyer CA. 2005b. Behaviour of leatherback sea turtles. *Dermochelys coriacea*. during the migratory cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272: 1547–1555.

James MC, Ottensmeyer CA, Eckert SA, Myers RA. 2006b. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. *Canadian Journal of Zoology*. 84: 754-765.

James MC, Ottensmeyer CA, Myers RA. 2005a. Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters new directions for conservation. *Ecology Letters*. 8: 195–201.

Laporta M, Miller P, Horta S, Riestra G. 2006. First report of leatherback turtle entanglement in trap lines in the Uruguayan Continental Shelf. *Marine Turtle Newsletter*. 112: 9-11.

Loebmann D, Jefferson FA, Legat AP, De Camargo RCR, Erthal S, Severo MM, De Góes JM. 2008. *Dermochelys coriacea* Nesting. *Herpetological Review*. 39 (1): 81.

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD, Domingo A, Wallace BP, Miller P. 2008. Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* pushing their aerobic dive limits. *JMBA2 - Biodiversity Records* No. 6274: 1-3.

López-Mendilaharsu M, Sales G, Giffoni B, Miller P, Fiedler FN, Domingo A. 2007. Distribución y composición de tallas de las tortugas marinas *Caretta caretta* y *Dermochelys coriacea* que interactúan con el palangre pelágico en el Atlántico Sur. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*. 60 2094-2109.

Luschi P, Lutjeharms JRE, Lambardi P, Mencacci R, Hughes GR, Hays GC. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. *South African Journal of Science*. 102: 51-58.

McMahon C, Hays GC. 2006. Thermal niche large scale movements and implications of climate change for a critically endangered marine vertebrate. *Global Change Biology*. 12: 1330-1338.

Miller JD. 1997. Reproduction in sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA, editors. *The Biology of Sea Turtles* Vol. 1. CRC Press Boca Raton USA. p 51-81.

Miller P, Laporta M, Domingo A, Lezama C, Rios M. 2006. Bycatch assessment of sea turtles by a coastal bottom trawl fishery on the Rio de la Plata estuary. Uruguay In: Frick M, Panagopoulou A, Rees AF, Williams K, editores. *Book of Abstracts. Proc 26th Annu Symp on Sea Turtle Biology and Conservation*. ISTS. Athens. Greece. 256 p.

Morreale SJ, Standora EA, Spotila JR, Paladino FV. 1996. Migration corridor for sea turtles. *Nature*. 384: 319-320.

Myers AE, Lovell P, Hays GC. 2006. Tools for studying animal behaviour: validation of dive profiles relayed via the Argos satellite system. *Animal Behavior*. 71: 989-993.

NOAA 2007. An assessment of the leatherback turtle population in the Atlantic Ocean. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-555. 116 p.

Pritchard PCH. 1973. International migrations of South American sea turtles (*Cheloniidae* and *Dermochelyidae*). *Animal Behaviour*. 21: 18-27.

Reina RD, Abernathy KJ, Marshall GJ, Spotila JR. 2005. Respiratory frequency dive behavior and social interactions of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 316: 1-16.

Sale A, Luschi P, Mencacci R, Lambardi P, Hughes GR, Hays GC, Benvenuti S, Papi F. 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 328: 197–210.

Sarti Martínez L, Barragán AR, García Muñoz D, García N, Huerta P, Vargas F. 2007. Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. *Chelonian Conservation and Biology*. 6: 70-78.

Shillinger GL, Palacios DM, Bailey H, Bograd SJ, Swithenbank AM, Gaspar P, Wallace BP, Spotila JR, Paladino FV, Piedra R, Eckert SA, Block BA. 2008. Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biology*. 6(7): e171.

Spotila JR, Reina RD, Steyermark AC, Plotkin PT, Paladino FV. 2000. Biodiversity Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*. 405: 529-530.

Thomé JCA, Baptisotte C, Moreira LM, Scalfoni JT, Almeida AP, Rieth DB, Barata PCR. 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 Conservation and Biology*. 6(1): 15-27.

Turtle Expert Working Group. 2007. An Assessment of the Leatherback Turtle Population in the Atlantic Ocean. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-555.116 p.

Witt MJ, Broderick AC, Johns DJ, Martin C, Penrose R, Hoogmoed MS, Godley BJ. 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*. 337: 231-244.

3 MERGULHOS PROFUNDOS E PROLONGADOS DA TARTARUGA-DE-COURO

***Dermochelys coriacea*: EMPURRANDO SEUS LIMITES DE MERGULHO AERÓBICO**

3.1 Resumo

Os animais mergulhadores de respiração aérea são capazes de se manter ativos durante mergulhos prolongados alimentados pelas reservas de oxigênio. Entre as tartarugas marinhas, as tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) são as que realizam os mergulhos mais profundos e longos, e estão entre os mergulhadores mais prolíficos de respiração aérea. Aqui nós relatamos o maior tempo de mergulho para *D. coriacea*, durante um mergulho extremamente profundo (1186 m), que durou 86,5 min. A duração do mergulho ultrapassou os limites do mergulho aeróbico publicados anteriormente por quase duas vezes e estende o nosso conhecimento sobre a capacidade de mergulho desta espécie.

Palavras-chave: *Dermochelys coriacea*. Tartarugas marinhas. Limite aeróbico do mergulho. Comportamento de mergulho. Mergulho profundo.

3.2 Abstract

Air-breathing diving animals are capable of maintaining activity during prolonged dives fuelled by on-board oxygen stores. Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) perform the deepest and longest dives among sea turtles, and are among the most prolific air-breathing divers. Here we report the longest dive duration for *D. coriacea* during an extremely deep dive (1186 m) that lasted 86.5 minutes. This dive duration exceeded previously published calculated aerobic dive limits by almost two-fold and extends our knowledge of the diving capacity of this species.

Keywords: *Dermochelys coriacea*. Marine turtles. Aerobic dive limit. Diving behavior. Deep dive.

3.3 Nota

O comportamento de mergulho em vertebrados de respiração aérea é altamente variável entre os grupos e depende de muitos aspectos fisiológicos, tais como reservas de oxigênio, a taxa na qual o oxigênio é consumido e da capacidade para o metabolismo anaeróbico (Schreer & Kovacs 1997). O limite aeróbico do mergulho ou *aerobic dive limit* (ADL), definida como a duração do mergulho além do qual os níveis de lactato aumentam acima dos níveis de repouso, é um parâmetro útil para estimar os limites fisiológicos oxigênio-dependentes para os padrões de atividade dos animais marinhos de respiração aérea (Kooyman et al. 1980). Como as medições diretas pós-mergulho dos níveis de lactato sanguíneo geralmente não são possíveis, o cálculo do ADL (cADL) é normalmente estimado a partir de medições da reserva total de oxigênio e da taxa metabólica do animal em estudo (Costa et al. 2001).

As tartarugas-de-couro (*Dermochelys coriacea*) são conhecidas por apresentar os mergulhos ativos, não-hibernantes, mais profundos e longos entre as espécies de tartarugas marinhas (Lutcavage & Lutz 1997). As tartarugas-de-couro possuem adaptações fisiológicas respiratórias e cardiovasculares para realizar mergulhos profundos e prolongados, incluindo uma maior capacidade de armazenamento de oxigênio no sangue e tecido (Lutcavage et al. 1992). A mais longa duração de mergulho registrada para as tartarugas-de-couro foi de 67,3 min (Southwood et al. 1999) e, mais recentemente de 83,8 min (Fossette et al. 2008). O mergulho mais profundo registrado para esta espécie, de 1280 m, foi recentemente reportado por Doyle et al. (2008). No entanto, mergulhos extremamente profundos e longos são relativamente raros e, em geral os mergulhos da tartaruga-de-couro são mais rasos do que 250 m, e têm duração de 10-20 minutos (Hays et al. 2004, Sale et al. 2006).

Vários autores têm calculado os limites do mergulho aeróbico para as tartarugas-de-couro. Lutcavage et al. (1992) primeiro estimou um intervalo de 5 a 70 min do cADL, com base em medições das reservas de oxigênio total do corpo. Mais tarde Southwood et al. (1999) aperfeiçoou esta estimativa para 33-67 min usando medições da frequência cardíaca durante diferentes atividades. Mais recentemente, Wallace et al. (2005) e Bradshaw et al. (2007) indicaram cADLs de 11,7 a 44,3 min e de 19 a 48 min para as tartarugas-de-couro com base em medições de taxas

metabólicas no mar e taxas metabólicas inferidas dos perfis de mergulho, respectivamente.

Aqui nós relatamos a duração de mergulho mais longa já registrada para *D. coriacea*, bem como um dos mais profundos mergulhos para esta espécie. O indivíduo era uma fêmea (comprimento curvilíneo da carapaça, CCC = 148,0 cm), que foi capturada incidentalmente (15 de junho de 2005) durante operações de pesca do espinhel pelágico no Atlântico Sul Ocidental fora de Uruguai (29,5°S, 41,7°W). A tartaruga foi equipada com um armazenador de dados transmitidos via satélite – *Satellite Relay Data Logger* (SRDL, Unidade de Investigação de Mamíferos Marinhos, St. Andrews, Reino Unido) por um observador de bordo científico (PNOFA-DINARA, Uruguai). O transmissor foi implantado na tartaruga usando uma mochila personalizada (Eckert et al. 1996). O SRDL inclui um sensor de pressão para medir a profundidade do mergulho, com uma precisão de 0,33 m cada 4 s. Os mergulhos individuais foram registrados após atingirem profundidades superiores a 10 m, e perfis de mergulho foram examinados para determinar o tempo e a profundidade dos cinco pontos de inflexão mais significativos de cada mergulho registrado (Figura 1).

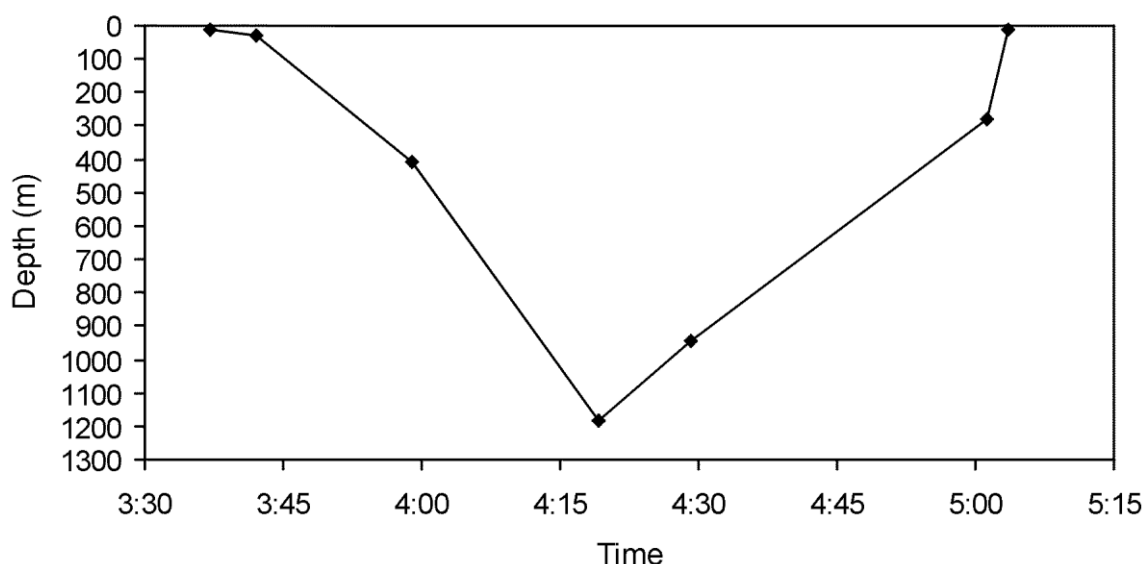


Figura 1 - Perfil completo do mergulho registrado para o indivíduo de *D. coriacea*, inclusive o tempo e a profundidade atingida durante o mergulho.

A tartaruga viajou continuamente em direção a baixas latitudes (~ 6 °S) e após 5 meses voltou para latitudes mais altas. O mergulho ocorreu ao longo da costa sul da América do Sul em 06 de março de 2006 (264 dias após a marcação), em águas internacionais (29,2 °S, 40,7 °W) onde as profundidades do fundo foram

cerca de 3.700 m. A tartaruga iniciou o mergulho às 03:37 h, e atingiu a profundidade máxima (1186 m) 42 min depois. Durante a subida, a tartaruga atravessou os 10m de profundidade às 05:03 h, indicando que o mergulho durou pelo menos 86 minutos e 5 segundos (Figura 1). A forma do mergulho indica que a tartaruga não ocupou uma profundidade específica por um período prolongado. Em vez disso, o perfil do mergulho mostrou uma descida contínua, seguida de ascensão contínua, assim, a tartaruga pareceu estar ativa durante todo o mergulho.

A duração do mergulho ultrapassou os cADL publicados anteriormente, para as tartarugas-de-couro, por quase duas vezes. Geralmente, os animais que mergulham excedem os cADLs para maximizar o ganho de energia enquanto permanecem em uma área de alta qualidade de forrageio (Thompson e Fedak 2001). James et al. (2006) sugeriram que durante a migração as tartarugas-de-couro realizam mergulhos muito profundos para determinar a profundidade das presas que realizam migrações verticais visando avaliar se uma tentativa de forrageio, nesse período, pode ser vantajoso, e que os mergulhos diurnos eram mais profundos e longos do que os mergulhos noturnos. No entanto, como esse mergulho teve lugar antes do amanhecer, não está claro se ele representou uma tentativa de forrageio. Além disso, os cADLs são frequentemente estimados utilizando taxas metabólicas que não levam em conta os efeitos de hipometabolismo na duração do mergulho (Butler 2004). De fato, Southwood et al. (1999) documentaram respostas típicas na frequência cardíaca das tartarugas-de-couro durante mergulhos prolongados, onde a frequência cardíaca diminuiu durante a descida e na profundidade máxima e aumentou durante a subida e respiração em superfície. Este padrão sugere que as tartarugas tendem a ajustar a frequência cardíaca (e presumivelmente também outras funções fisiológicas) para otimizar o consumo de oxigênio e manter o metabolismo aeróbio durante mergulhos (Wallace & Jones 2008). Além disso, outras adaptações cardiovasculares, tais como mudanças no fluxo sanguíneo (i.e. transporte de oxigênio), refletidas nas variações da frequência cardíaca (Butler & Jones 1997), podem fornecer uma explicação para esse mergulho excepcionalmente longo.

Apesar da falta de certeza sobre o seu propósito exato, este recorde na duração do mergulho estende nosso conhecimento sobre a capacidade de mergulho das tartarugas na vida livre, e levanta questionamentos interessantes sobre as funções desses eventos extremos de mergulho nesta espécie.

3.4 Referencias

- Bradshaw CJA, McMahon CR, Hays GC. 2007. Behavioral inference of diving metabolic rate in free-ranging leatherback turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*. 80: 209-219
- Butler PJ, Jones DR. 1997. Physiology of diving birds and mammals. *Physiological Review*. 77: 837-899.
- Butler PJ. 2004. Metabolic regulation in diving birds and mammals. *Respiratory Physiology, Neurobiology* 141: 297-315.
- Costa DP, Gales NJ, Goebel ME. 2001. Aerobic dive limit: how often does it occur in nature?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 129: 771-783.
- Doyle TK, Houghton JDR, Suilleabhain PF, Hobson VJ, Marnell F, Davenport J, Hays GC. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research*. 4: 23-31.
- Eckert SA, Chan EH, Liew HC, Eckert KL. 1996. Shallow water diving by leatherbacks turtles in the South China Sea. *Chelonian Conservation and Biology*. 2: 237-243.
- Hays GC, Houghton JD, Myers AE. 2004. Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*. 429:522.
- Fossette S, Corbel H, Gaspar P, Le Maho Y, Georges J-Y. 2008. An alternative technique for the long-term satellite tracking of leatherback turtles. *Endangered Species Research*. 4:33-41.
- James MC, Ottensmeyer CA, Eckert SA, Myers AE. 2006. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. *Canadian Journal of Zoology*. 84:754-765.
- Kooyman GL, Wahrenbrock EA, Castellini MA, Davis RW, Sinnett EE. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B*. 138: 335-346.
- Lutcavage ME, Lutz PL. 1997. Diving physiology In: Lutz PL, Musick JA, editores. *The Biology of Sea Turtles Vol 1* CRC Press Boca Raton FL. p. 276-296.
- Lutcavage ME, Bushnell PG, Jones DR. 1992. Oxygen stores and aerobic metabolism in the leatherback sea turtle. *Canadian Journal of Zoology*. 70: 348-351.
- Sale A, Luschi P, Mencacci R, Lambardi P, Hughes GR, Hays GC, Benvenuti S, Papi F. 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328: 197-210.
- Schreer JF, Kovacs KM. 1997. Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology*. 75: 339-358.
- Southwood AL, Andrews RD, Lutcavage ME, Paladino FV, West NH, George RH, Jones DR. 1999. Heart rates and diving behavior of leatherback sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Experimental Biology*. 202: 1115-1125.
- Wallace BP, Jones TT. 2008. What makes sea turtles go: A review of metabolic rates and their consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 356: 8-24.
- Wallace BP, Williams CL, Paladino FV, Morreale SJ, Lindstrom RT, Spotila JR. 2005. Bioenergetics and diving activity of interesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas Costa Rica. *Journal of Experimental Biology*. 208: 3873-3884.

Thompson D, Fedak MA. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour*. 61: 287-296.

4 ALIMENTANDO-SE AO LONGO DE AMBIENTES TEMPORALMENTE DINÂMICOS: AS TARTARUGAS-DE-COURO NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

4.1 Resumo

A tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, é um grande vertebrado marinho que explora o zooplâncton gelatinoso, principalmente cnidários, ctenóforos e tunicados pelágicos. Estudos de telemetria por satélite em tartarugas-de-couro no oceano Atlântico têm mostrado uma tendência de residência em áreas temperadas durante o verão e outono, e subsequente migração para áreas tropicais durante o inverno. Comportamento que foi associado a uma disponibilidade sazonal de presas nessas áreas. Neste estudo investigamos as condições oceanográficas associadas à distribuição e a migração de cinco tartarugas-de-couro equipadas com transmissores por satélite no Atlântico sul ocidental, e comparamos os padrões de mergulho durante a fase de residência nos diferentes ambientes marinhos (ex. neríticos rasos, quebra da plataforma/ talude e oceânicos). Os períodos de residência das tartarugas nas diversas áreas estiveram associados a processos físicos sazonais (ex. zonas de frentes e feições oceanográficas). Nestas áreas mais produtivas, foi possível distinguir diferentes estratégias no comportamento alimentar das tartarugas dependendo dos ambientes marinhos explorados: nas áreas tropicais de residência (19-23°S) localizadas na quebra da plataforma e talude brasileiros foram observadas diferenças claras nos padrões de mergulho ao longo do ciclo diário sugerindo uma alimentação sobre organismos gelatinosos que realizam migrações verticais; nas áreas neríticas rasas do estuário do Rio da Prata (34.5-36.5°S) foi possível observar um comportamento de alimentação contínua (ausência de padrão diário) coincidente com a presença e distribuição vertical do cifozoário *Lychnorhiza lucerna*; e nas águas oceânicas da confluência Brasil-Malvinas (36-45°S) foi comprovada uma ausência de padrão diário indicando uma alimentação sobre organismos gelatinosos de distribuição relativamente rasa (< 70 m).

Palavras-chave: Tartaruga-de-couro. Padrões de mergulho. Zooplâncton gelatinoso. Áreas de alimentação. Feições oceanográficas

4.2 Abstract

The leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, is a large marine vertebrate that exploits the gelatinous zooplankton, especially cnidarians, ctenophores and pelagic tunicates. Satellite telemetry studies of leatherback turtles in the Atlantic Ocean have shown a tendency of residence in temperate areas during the summer and fall, and subsequent migration to tropical areas during winter. Behavior that was associated with a seasonal availability of prey in these areas. We investigated the oceanographic conditions associated with the distribution and migration of five leatherback turtles fitted with satellite transmitters in the Southwest Atlantic, and compared their diving patterns during their residence in different marine environments (e.g. shallow neritic waters, continental break/ slope and oceanic waters). The turtle's residence periods along the different areas were associated with seasonal physical processes (e.g. frontal zones and oceanographic features). In these more productive areas, it was possible to distinguish different foraging strategies used by the turtles, depending on the marine environment exploited: in tropical residence areas (19-23°S), along the Brazilian shelf break and slope, clear differences in diel diving patterns were observed suggesting a diet of gelatinous organisms that carry out vertical migrations; at shallow neritic areas in the Rio de la Plata estuary (34.5-36.5°S) a continuous foraging (no diel diving pattern) was observed which coincided with the presence and vertical distribution of the scyphozoan *Lychnorhiza lucerna*, and in oceanic waters of the Brazil-Malvinas confluence (36-45°S) a lack of a diel diving pattern was verified indicating foraging over gelatinous organisms of relatively shallow distribution (<70 m).

Keywords: Leatherback turtle. Dive patterns. Gelatinous zooplankton. Foraging areas. Oceanographic features.

4.3 Introdução

Como o ambiente não é espacialmente uniforme, os animais devem passar mais tempo nas áreas onde os recursos apresentam uma maior disponibilidade. Quando os recursos estão distribuídos em manchas, como ocorre nos ecossistemas marinhos, os predadores devem ajustar seu padrão de busca e distribuição com a finalidade de maximizar a eficiência de forrageamento (Weimerskirch et al. 2005, Pinaud & Weimerskirch 2005).

No oceano aberto, a distribuição das presas depende, em grande parte, dos processos físicos, e varia em escalas espaciais e temporais (Lambardi et al. 2008). Assim os movimentos dos predadores tendem a acompanhar a estrutura do ambiente, exibindo, por exemplo, um aumento na taxa de giro (i.e. movimento sinuoso) e uma diminuição da velocidade de deslocamento ou navegação (James et al. 2005b, Eckert et al. 2006, Gaspar et al. 2006), onde os recursos são abundantes, em resposta ao aumento da taxa de ingestão de alimento (Pinaud & Weimerskirch 2005).

A tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, é um grande vertebrado marinho que explora o zooplâncton gelatinoso, principalmente Cnidários (Scyphozoa e Hydrozoa) Ctenóforos e Tunicados (Bjorndal 1997, James & Herman 2001, Witt et al. 2007). A ocorrência de tartarugas-de-couro alimentando-se tem sido registrada em habitats neríticos onde ocorrem grandes agregações de medusas (James et al. 2005b, Benson et al. 2007) e também em ambientes oceânicos em associação a áreas de frentes, zonas de convergência de correntes, e outras feições oceanográficas que geralmente provêem condições adequadas para a concentração de organismos gelatinosos (Sale et al. 2006, Luschi et al. 2006, Doyle et al. 2008).

Estudos de telemetria por satélite em tartarugas-de-couro no Atlântico norte e sul têm indicado uma tendência de residência em áreas temperadas durante o verão e o outono, e uma migração para áreas tropicais durante o inverno (James et al. 2005b, López-Mendilaharsu et al. 2009). Apesar de que as tartarugas-de-couro podem tolerar as baixas temperaturas das águas frias sub-polares (i.e. por meio de ajustes fisiológicos e comportamentais; Bostrom et al. 2010), as mesmas costumam voltar para as águas tropicais a cada inverno (James et al. 2006). Este comportamento ainda não é completamente compreendido, mas foi associado a

uma disponibilidade sazonal de presas nessas áreas (James et al. 2005b, Mansfield et al. 2009).

A “migração vertical diária” é conhecida como a migração que realizam muitos grupos de organismos zooplancônicos que envolve a elevação (subida) em direção à superfície durante a noite e o aprofundamento a maiores profundidades ao amanhecer (Graham et al. 2001, James et al. 2006b). Geralmente os predadores destes organismos apresentam mergulhos mais freqüentes e longos durante o período noturno, sugerindo uma alimentação mais eficiente sobre organismos que realizam migrações verticais (Eckert et al. 1989, James et al. 2006b, Myers & Hays 2006).

A presença de padrões de mergulho diários nas tartarugas-de-couro durante o período internidal tem sido descrita em águas tropicais (Eckert et al. 1989, 1996, Eckert 2002) e durante a migração pós-desova em ambientes oceânicos (Hays et al. 2004, Sale et al. 2006, Eckert 2006). No Atlântico norte as análises comparativas sobre os padrões de mergulho, nas fases de alimentação (localizadas na plataforma e no talude continental) e migração rumo aos trópicos, indicaram a existência de estratégias alimentares diferentes em provável associação à distribuição vertical das presas nos diversos ambientes (James et al. 2006b). No entanto, é possível que as mudanças nos padrões de mergulho diário aconteçam a escalas mais finas, tanto espaciais (ex. áreas rasas da plataforma versus talude) como temporais (ex. período diurno *versus* noturno).

Faltam informações sobre o comportamento de mergulho das tartarugas-de-couro em águas costeiras rasas, assim como estudos em uma menor escala que permitam investigar e comparar as estratégias alimentares utilizadas por estes animais nos diferentes ambientes marinhos durante a fase de residência.

Os principais objetivos deste capítulo são: 1) Caracterizar as condições oceanográficas associadas à distribuição e a migração das tartarugas-de-couro monitoradas no Atlântico Sul Ocidental (ASO); 2) Identificar os padrões do comportamento de mergulho (indicativos de alimentação) e comparar os mesmos durante a fase de residência nos diferentes ambientes marinhos (ex. neríticos rasos, quebra da plataforma/ talude e oceânicos).

4.3.1 Área de estudo

O Oceano Atlântico Sul Ocidental (ASO) compreende as águas regionais ao redor de Brasil, Uruguay, e Argentina (FAO 2004). Quatro províncias são comumente identificadas: Plataforma Norte do Brasil, Atlantico Sudoeste tropical, Atlantico Sudoeste temperado cálido e Patagónica.

Na primeira região, o aporte do rio Amazonas contribui muito para a produtividade local, já que sem ele, esta região seria menos produtiva, isso porque a água da corrente norte do Brasil, de propriedades semelhantes à corrente do Brasil, se mostra pobre em nutrientes, desfavorecendo a produção primária. A plataforma continental é extensa com o ponto mais largo na região da boca do Amazonas, onde atinge cerca de 200 km (UNEP and IOC-UNESCO,2009).

A província do Atlantico Sudoeste tropical, que compreende parte da região Nordeste e ilhas adjacentes do Brasil, apresenta uma plataforma mais estreita, de aproximadamente 20 km de largura na região leste. Ao longo dessa região às áreas de maior produtividade se restringem à foz dos estuários. Na região oceânica, a produtividade é evidentemente menor, devido às águas pobres da Corrente Sul Equatorial, mas se mostra mais homogênea quanto às variações sazonais (UNEP and IOC-UNESCO,2009).

O Atlantico Sudoeste temperado cálido se estende desde o Cabo São Tomé no Rio de Janeiro até a plataforma continental de Uruguai e Buenos Aires, Argentina. A plataforma continental alarga-se gradualmente em direção às regiões sul e marinha. A zona de ressurgências do Atlantico Sul Ocidental ocorre na Plataforma Continental Sudeste, delimitada ao norte por Cabo Frio (23 °S), no Rio de Janeiro, e ao sul pelo Cabo de Santa Marta (28°45' S), em Santa Catarina (Acha et al. 2004.). Em Cabo Frio no verão ocorre a ressurgência costeira iducida pelo regime de ventos e a ressurgência na quebra da plataforma devido ao padrão de meandros e vórtices da corrente do Brasil. No inverno, a ressurgência costeira diminui e só acontece a ressurgência na quebra da plataforma (Acha et al. 2004).

Em torno dos 35 °S ocorre o encontro de dois grandes sistemas de correntes, a corrente fria das Malvinas (CM), que é um ramo da Corrente Subpolar Antártica, e a corrente quente do Brasil (CB). Esta região é também influenciada pela descarga do Rio da Prata (RP), e em menor importância outras descargas de águas continentais, como o estuário da Lagoa dos Patos. A CB carrega águas quentes e

oligotróficas em direção às altas latitudes, acompanhando a linha de quebra da plataforma continental até aproximadamente 36 °S. Nesta latitude a CB encontra-se com a CM, criando uma região com fortes gradientes térmicos e elevada produtividade conhecida como Convergência Subtropical (Pereira et al. 2009). O aporte do estuário Rio da Prata e da lagoa dos Patos, a convergência entre as águas da CB e CM (rica em nutrientes), e a ressurgência de água subtropical (Água Central do Atlântico Sul, ACAS), resultam em uma alta diversidade de fitoplâncton na plataforma e no talude continental, contribuindo para altos valores de produção primária na região (Odebrecht e Garcia, 1998).

A região Patagônica apresenta uma das mais amplas plataformas continentais dos oceanos, atingindo cerca de 800 km na região das ilhas Malvinas. A plataforma da região Patagônica é caracterizada por níveis elevados e consistentes de produtividade primária (UNEP and IOC-UNESCO, 2009).

4.4 Metodologia

Foram instalados entre Junho de 2005 e Julho de 2008 em quatro tartarugas-de-couro, armazenadores de dados transmitidos por satélite (*Satellite Relay Data Loggers*- SRDL) fabricados pela Sea Mammal Research Unit, St. Andrews, Grã Bretanha, e em uma tartaruga um transmissor de posição (*Platform Terminal Transmitter*- PTT) fabricado por Sirtrack Ltda., Nova Zelândia (Tabela 1). Os SRDLs foram programados para coletar e transmitir a posição das tartarugas, a temperatura da água do mar (em °C) e os dados referentes ao mergulho das mesmas e informações de diagnóstico, enquanto o PTT foi instalado para fornecer os dados de posição das tartarugas.

Quatro transmissores foram implantados por observadores científicos de bordo (Programa Nacional de Observadores de bordo da Frota Atuneira - PNOFA, Direção Nacional de Recursos Aquáticos, DINARA, Uruguai) em tartarugas-de-couro (dois machos adultos, uma fêmea adulta e um sub-adulto) incidentalmente capturadas durante as operações de pesca com espinhel pelágico em águas internacionais do ASO. O quinto transmissor foi instalado em uma fêmea adulta, que foi trazida para a praia após a captura incidental em uma rede de emalhe de fundo

artesanal no estuário do Rio da Prata (RP), na localidade de Kiyú, no Uruguai (Tabela 1).

Os indivíduos capturados foram medidos, identificados com marcas metálicas convencionais e equipados com transmissores por satélite. Aqueles com comprimento curvilíneo da carapaça (CCL) maior do que 139 cm foram considerados adultos sexualmente maduros (de acordo com dados do tamanho mínimo das fêmeas que desovam no Brasil (Thomé et al. 2007).

Dois tipos de mochilas foram utilizadas para prender os transmissores às carapaças das tartarugas-de-couro. Um sistema de mochila elástica, feita de uma correia tubular de nylon, cheia de fios de borracha e coberta com tubo de polivinil, foi usado para prender o transmissor à tartaruga T1, ao passo que mochilas feitas de correia de nylon não elástico, cobertas com um anel de tubo flexível de silicone/elástico, que integrou aros de aço corrosível para garantir a liberação, foram utilizadas para as tartarugas T2, T3, T4 e T5. Os transmissores das tartarugas T2, T3, T4 e T5 foram revestidas com tinta anti-incrustante para reduzir a incrustação biológica.

Os transmissores por satélite foram localizados com o sistema Argos (<http://www.argosinc.com>). Para cada localização Argos é atribuída uma classe de erro (medida de precisão). Classes 3-0 têm precisão de localização que vai diminuindo de <150 m até > 1000 m; as classes A e B não têm estimativa de erro de localização (ARGOS UsMO, 2007). Os movimentos dos indivíduos rastreados foram reconstruídos a partir das localizações com classes de erro 3, 2, 1, 0, A e B, as quais foram processadas utilizando a Ferramenta de Análise e Rastreamento por Satélite (STAT - *Satellite Tracking and Analysis Tool*) (Coyne & Godley 2005) para filtrar locais de profundidade < 0,5 m, velocidade > 5 km / h, e os ângulos de giro <25 °.

Os dados sobre os movimentos verticais foram recebidos de quatro tartarugas equipadas com SRDLs. Esses dados incluíram a duração do mergulho, a profundidade máxima do mergulho e os cinco pontos principais de inflexão na profundidade dentro de cada. Estes dados foram utilizados para examinar os padrões de utilização diária da profundidade e duração do mergulho.

Nós classificamos o período de monitoramento das tartarugas em fases (período de trânsito e de residência), pelas mudanças observadas na distância percorrida a partir do local de implantação do transmissor (Houghton et al. 2008).

O ambiente marinho foi subdividido em classes segundo a batimetria: 0-30 m (plataforma interna ou região nerítica rasa), 30-200 m (plataforma externa ou região nerítica profunda), 200-2000 m (talude) e >2000 m (oceânico). Foram consideradas as seguintes zonas marinhas em relação à latitude: tropical (10-23°S), subtropical (latitudes de 23 a 30°S), temperada (latitudes de 30-45°S) e polar (latitudes > 45°S). As estações do ano foram definidas da seguinte forma: verão (janeiro a março), outono (abril a junho), inverno (julho a setembro) e primavera (outubro a dezembro).

Utilizamos o STAT para extrair os dados oceanográficos de temperatura superficial da água do mar (TSM, em °C), clorofila (Chla, em mg m⁻³) e batimetria (em m) para todas as posições filtradas das tartarugas entre 2005 e 2008 (n = 5 tartarugas) (Coyne e Godley 2005). Todos os dados obtidos através do STAT de TSM e Chla foram testados quanto à normalidade pelo teste de *Kolmogorov-Smirnov* (P < 0,05). Utilizamos o teste U de *Mann-Whitney* para comparar diferenças na TSM e a taxa de Chla encontradas pelas tartarugas nos períodos de trânsito e residência.

Os dados mensais de produtividade primária líquida - PPL, baseados no Modelo de Produção Vertical Generalizada (Behrenfeld & Falkowski 1997), foram obtidos a partir da Universidade de Oregon. Os movimentos das tartarugas T2 e T4 foram sobrepostos com as imagens compostas mensais de produtividade primária entre julho de 2006 e junho de 2007.

Mapas semanais das anomalias no nível médio do mar (*mean sea level anomaly* - MSLA) foram gerados a partir de dados fornecidos por SSALTO/DUACS disponibilizados através de AVISO (www.aviso.oceanobs.com).

4.5 Resultados

4.5.1 Distribuição e movimentos

As cinco tartarugas-de-couro monitoradas (T1, T2, T3, T5 em águas oceânicas internacionais - 28.2-35.4°S, 41.7-48.7°W e o indivíduo T4 na praia Kiyú no estuário do Rio da Prata, Uruguai - 34.7°S, 56.7°W), utilizaram as águas do Atlântico Sul Ocidental durante todo o período de rastreamento (Tabela 1). Foram identificadas áreas de uso intenso (ver capítulo II para mais detalhes) em áreas tropicais, em áreas subtropicais e em áreas temperadas, localizadas em ambientes costeiros

(tartarugas T2 e T4), na quebra da plataforma e no talude (tartarugas T2, T3 e T4), e em águas oceânicas (tartarugas T3 e T4).

Tabela 1 - Detalhes do rastreamento das cinco tartarugas-de-couro no Atlântico Sul Ocidental.

ID	CCC (cm)	Sexo	Tipo de transmissor (fabricante)	Local de implantação (coordenadas)	Data de implantação	Dias transmitindo	Distância mínima percorrida (km)
T1	148,0	Fêmea	SRDL (SMRU)	AO (29.5°S, 41.7°W)	15/06/05	313	8.968
T2	159,0	Macho	SRDL (SMRU)	AO (28.3°S, 44.0°W)	31/07/06	237	6.761
T3	126,0	Desconhecido	SRDL (SMRU)	AO (28.2°S, 44.3°W)	14/08/06	349	6.178
T4	155,5	Fêmea	SRDL (SMRU)	RP (34.7° S, 56.7°W)	29/10/06	631	21.203
T5	140,0	Macho	PTT (Sirtrack Kiwisat)	AO (34.7°S, 56.7°W)	07/06/08	38	1.460

Legenda: Comprimento curvilíneo da carapaça (CCC; cm), sexo, modelo de transmissor e fabricante, local e data de implantação, duração do rastreamento distância mínima percorrida (km). AO: águas oceânicas; RP: Rio da Prata.

Os indivíduos adultos (T1, T2, T4 e T5) realizaram movimentos migratórios entre as regiões temperadas e tropicais do Atlântico Sul Ocidental (Fig. 1). Os períodos de residência nas áreas temperadas ocorreram entre os meses de novembro e maio (primavera, verão e outono) e nas áreas tropicais durante o inverno, entre julho e setembro. A velocidade de deslocamento diminuiu nos períodos de residência e aumentou após estes períodos (Fig. 2a-b). A tartaruga T1 permaneceu em trânsito durante todo o período (Fig. 2c) com velocidade de deslocamento relativamente constante. O macho T5 foi monitorado no deslocamento inicial (trânsito), mas não foi incluído nesta análise pelo curto tempo de funcionamento do transmissor (38 dias). O indivíduo sub-adulto (T3) restringiu seus movimentos a áreas de latitudes intermediárias durante todo o período de rastreamento e não realizou migrações sazonais, e, por esta razão, teve seu período considerado como de residência (Fig. 2d).

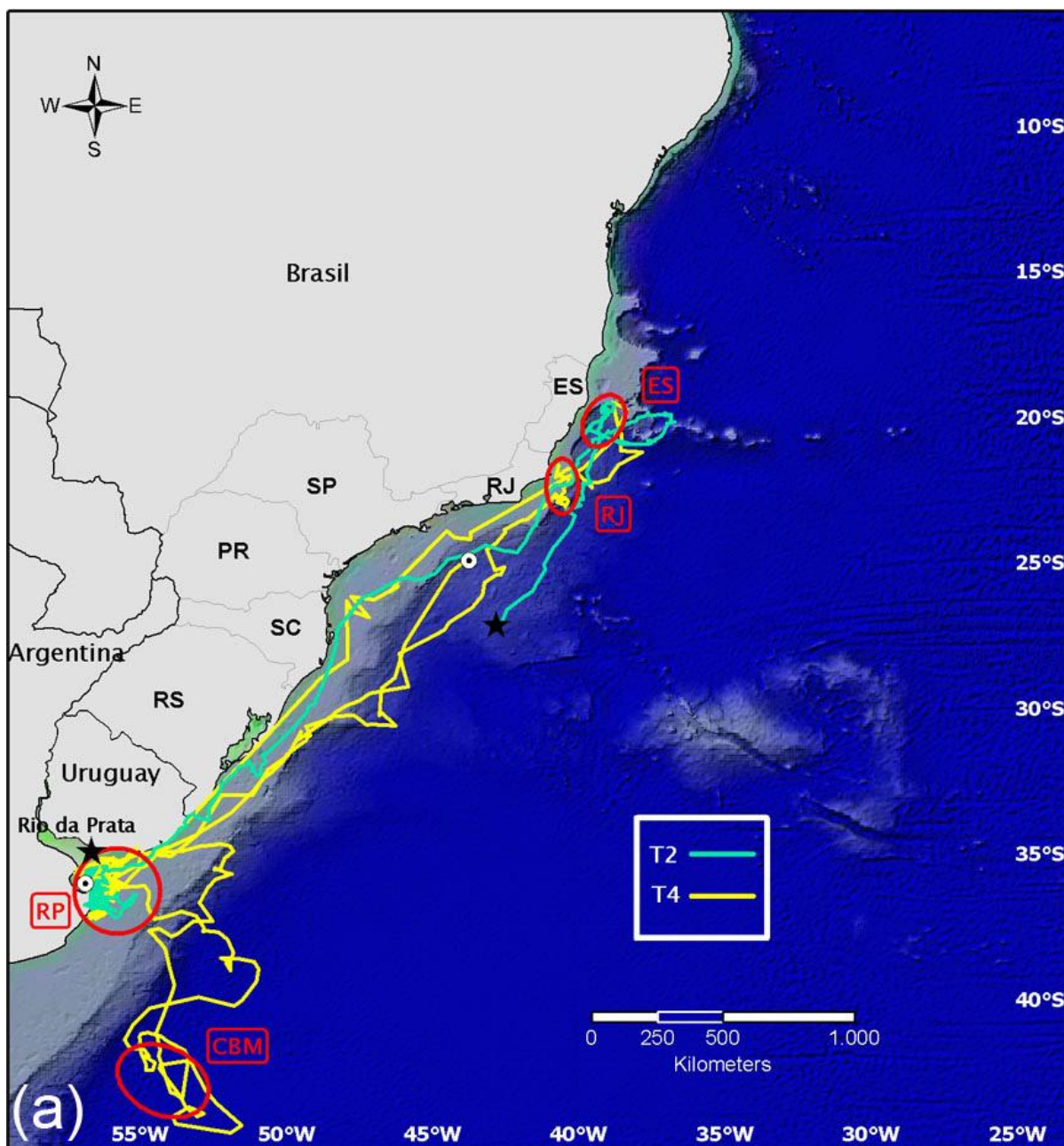


Figura1(a) - Mapa ilustrando os movimentos migratórios e áreas de residência das tartarugas

Legenda: (a) T2 e T4; (b) T1, T3 e T5. Em vermelho se encontram destacadas as áreas de alimentação que coincidem com os períodos de residência indicados com letras (ver Figura 2).

Nota: **ES**: período de residência frente ao Espírito Santo; **RJ**: período de residência frente ao Rio de Janeiro; **RP**: período de residência no estuário do Rio da Prata; **CBM**: período de residência na Confluência Brasil-Malvinas; **BS**: período de residência na Bacia de Santos.

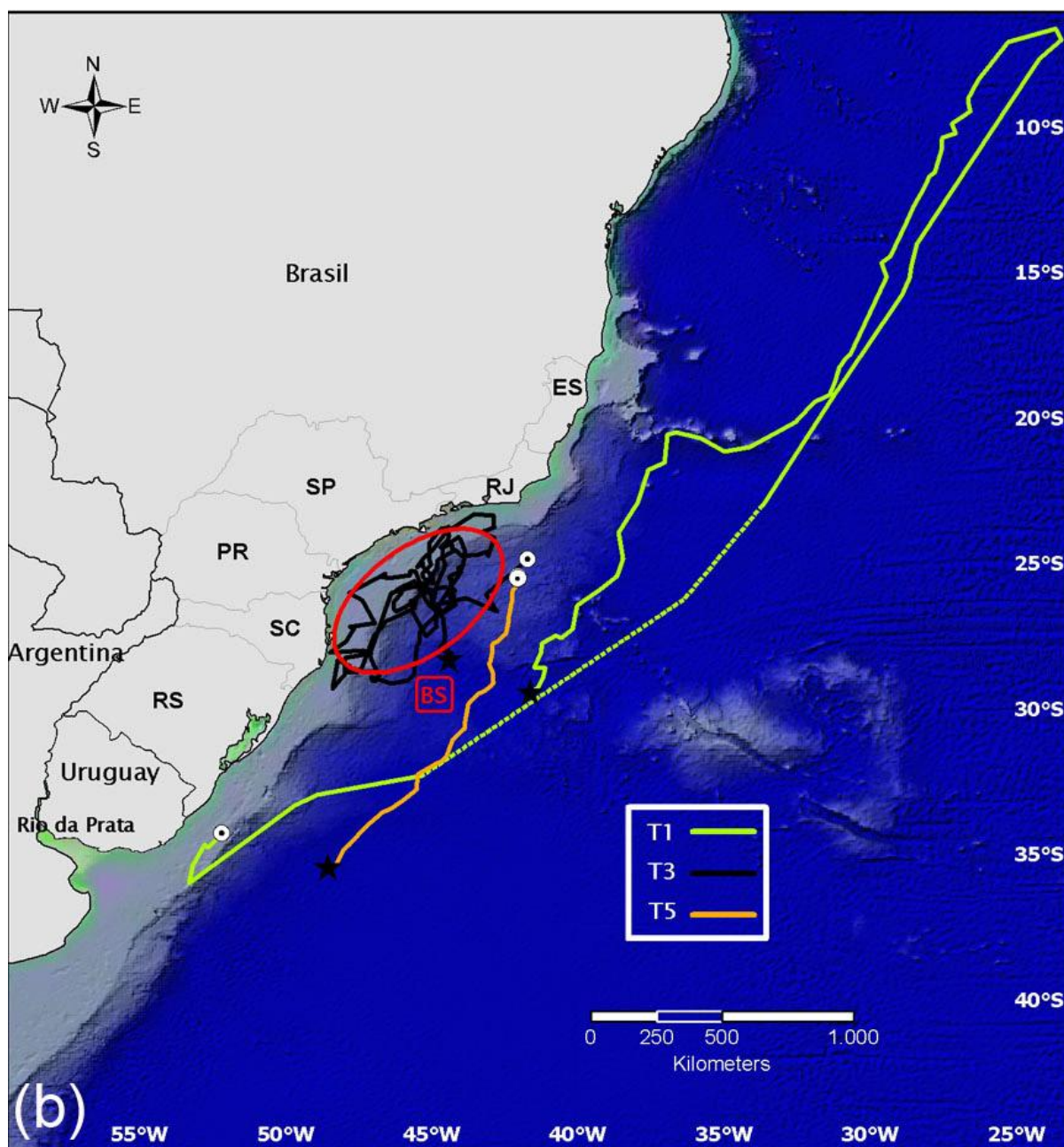
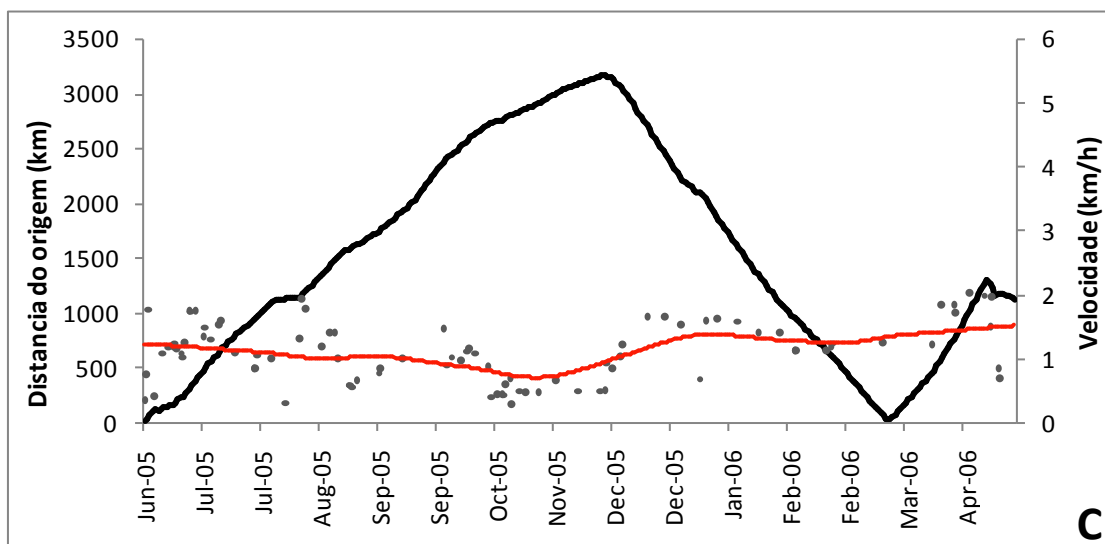
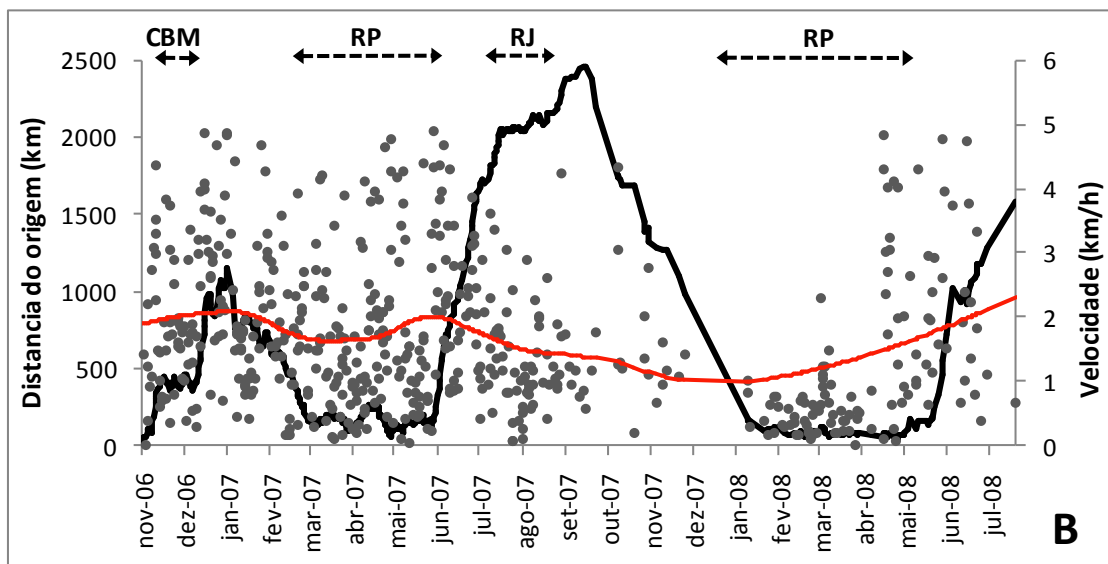
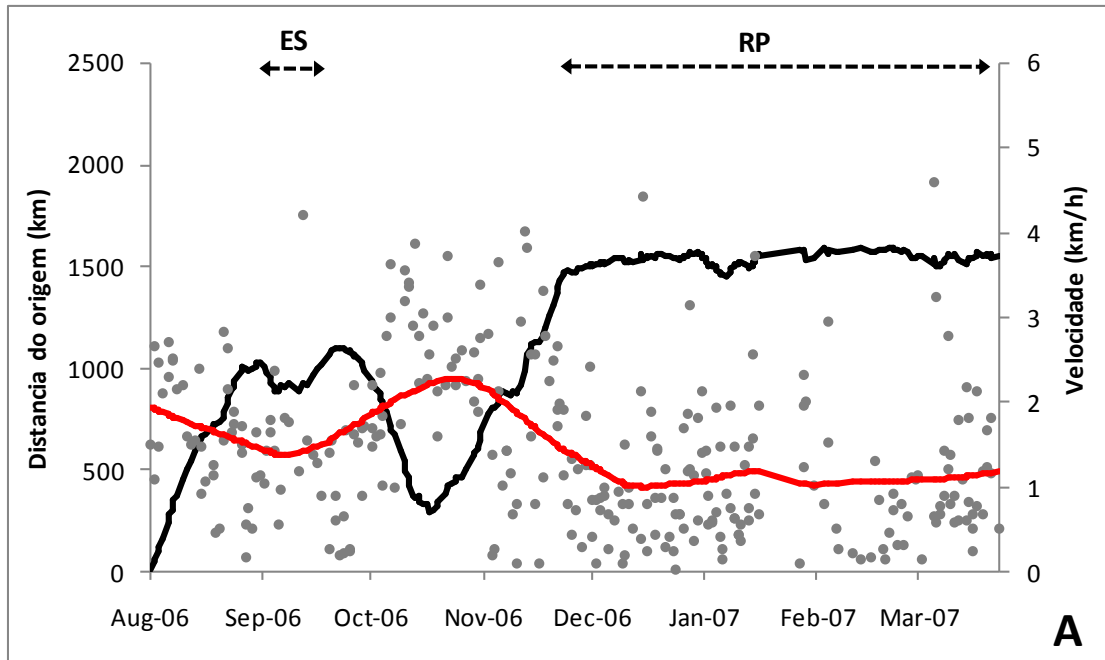


Figura1(b). Mapa ilustrando os movimentos migratórios e áreas de residência das tartarugas

Legenda: (a) T2 e T4; (b) T1, T3 e T5. Em vermelho se encontram destacadas as áreas de alimentação que coincidem com os períodos de residência indicados com letras (ver Fig. 2).

Nota: **ES**: período de residência frente ao Espírito Santo; **RJ**: período de residência frente ao Rio de Janeiro; **RP**: período de residência no estuário do Rio da Prata; **CBM**: período de residência na Confluência Brasil-Malvinas; **BS**: período de residência na Bacia de Santos.



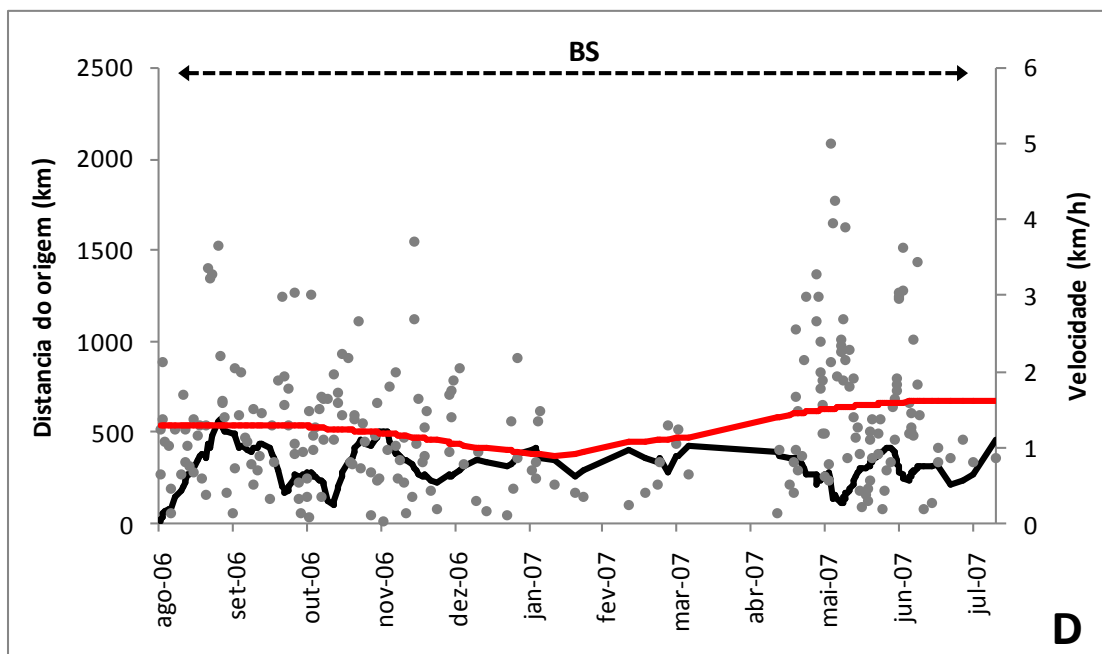


Figura 2. Mudanças na distancia percorrida desde o ponto de partida (linha preta) e velocidade observada entre posições durante o período de rastreamento. A curva de regressão lowess (0.5) em vermelho foi ajustada aos dados de velocidade para indicar a tendência da mesma ao longo do período.

Legenda: (A) T2, (B) T4, (C) T1, (D) T3; setas indicam períodos de residência das tartarugas-de-couro.

Nota: **ES**: período de residência frente ao Espírito Santo; **RJ**: período de residência frente ao Rio de Janeiro; **RP**: período de residência no estuário do Rio da Prata; **CBM**: período de residência na Confluência Brasil-Malvinas; **BS**: período de residência na Baía de Santos.

4.5.2 Características ambientais nos períodos de trânsito e residência

Durante os períodos de residência, nas áreas de uso intenso, as tartarugas-de-couro experimentaram níveis de clorofila maiores ($U_{1077}=86333,5$; $p<0.01$) e temperaturas levemente inferiores ($U_{753}=102.985,5$; $p<0.01$) do que durante os períodos de trânsito (Tabela 2).

Tabela 2. Temperatura superficial do mar (TSM) e clorofila-a (Chla) registrada durante os períodos de trânsito e residência das tartarugas-de-couro; (media $\pm$ DP).

Tartarugas ID	TSM ($^{\circ}$ C)		Chla (mg m^{-3})	
	Residência	Trânsito	Residência	Trânsito
T1	-	24.2 ± 1.6	-	0.10 ± 0.20
T2	22.1 ± 1.1^a	21.5 ± 2.0^a	9.32 ± 7.4^a	1.2 ± 1.4^b
T3	23.7 ± 1.6	-	0.17 ± 0.10	-
T4	20.7 ± 2.5^a	21.7 ± 2.1^b	9.88 ± 9.31^a	0.50 ± 1.92^b
T5	-	20.5 ± 1.7	-	0.22 ± 0.07
Todas	21.3 ± 2.2^a	22.7 ± 2.3^b	5.87 ± 7.34^a	0.48 ± 1.42^b

Nota: As letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0.05$) na TSM e na Chla entre os períodos de trânsito e residência para cada tartaruga e para todas.

Para as tartarugas T1 e T5 foram identificados apenas períodos de trânsito. Devido ao pouco tempo de funcionamento do transmissor (< 2 meses) a tartaruga T5 foi monitorada durante a sua migração rumo ao norte, enquanto a tartaruga T1 realizou uma longa migração durante o período de rastreamento até a chegada em áreas temperadas quando as transmissões cessaram. Durante esse período as duas tartarugas (T1, T5) experimentaram baixos níveis de clorofila no ambiente marinho, similares aos que as tartarugas T2 e T4 estiveram expostas nas fases de trânsito (Tabela 2; Fig. 3).

A tartaruga T3 permaneceu em águas subtropicais (latitudes $24\text{-}29^{\circ}\text{S}$) durante a fase de residência (Fig. 1 e 3). O nível médio de clorofila foi de $0.17 \pm 0.10 \text{ mg m}^{-3}$ (amplitude: $0.05\text{-}0.86 \text{ mg m}^{-3}$), similar aos níveis médios de clorofila observados na fase de trânsito das outras tartarugas (Tabela 2, Fig. 3). Os valores de TSM registrados variaram entre 21 e 28°C (Fig. 3).

Durante os períodos de residência de T2 e T4 em altas latitudes, especificamente no Rio da Prata, foi registrado um amplo espectro de temperaturas (13 a 25°C) e elevados níveis de clorofila (T2 média: $9.32 \pm 7.4 \text{ mg m}^{-3}$; T4 média: $9.88 \pm 9.31 \text{ mg m}^{-3}$). No entanto, nos períodos de trânsito os níveis de clorofila na água do mar diminuíram consideravelmente (T2 média: $1.2 \pm 1.4 \text{ mg m}^{-3}$; $U_{200}=7.198,5$; $p<0.01$; e T4 média: $0.50 \pm 1.92 \text{ mg m}^{-3}$; $U_{419}=32.495,5$; $p<0.01$; Tabela 2; Fig. 3).

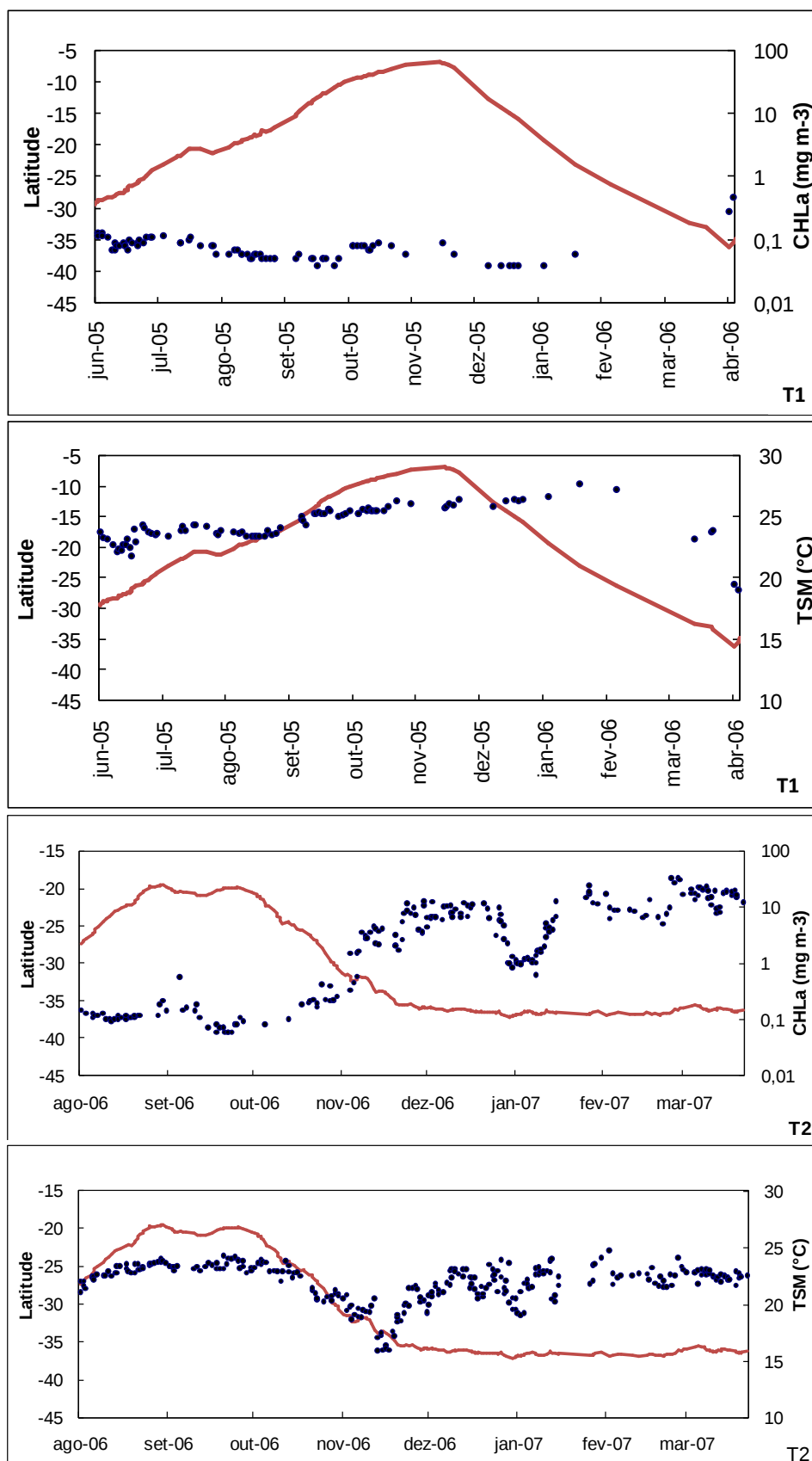


Figura 3 - Movimentos (latitudinais) das tartarugas-de-couro (T1, T2, T3, T4, T5) em relação à variação no nível de clorofila (CHLa, escala logarítmica) e temperatura superficial do mar (TSM) ao longo do período de rastreamento.

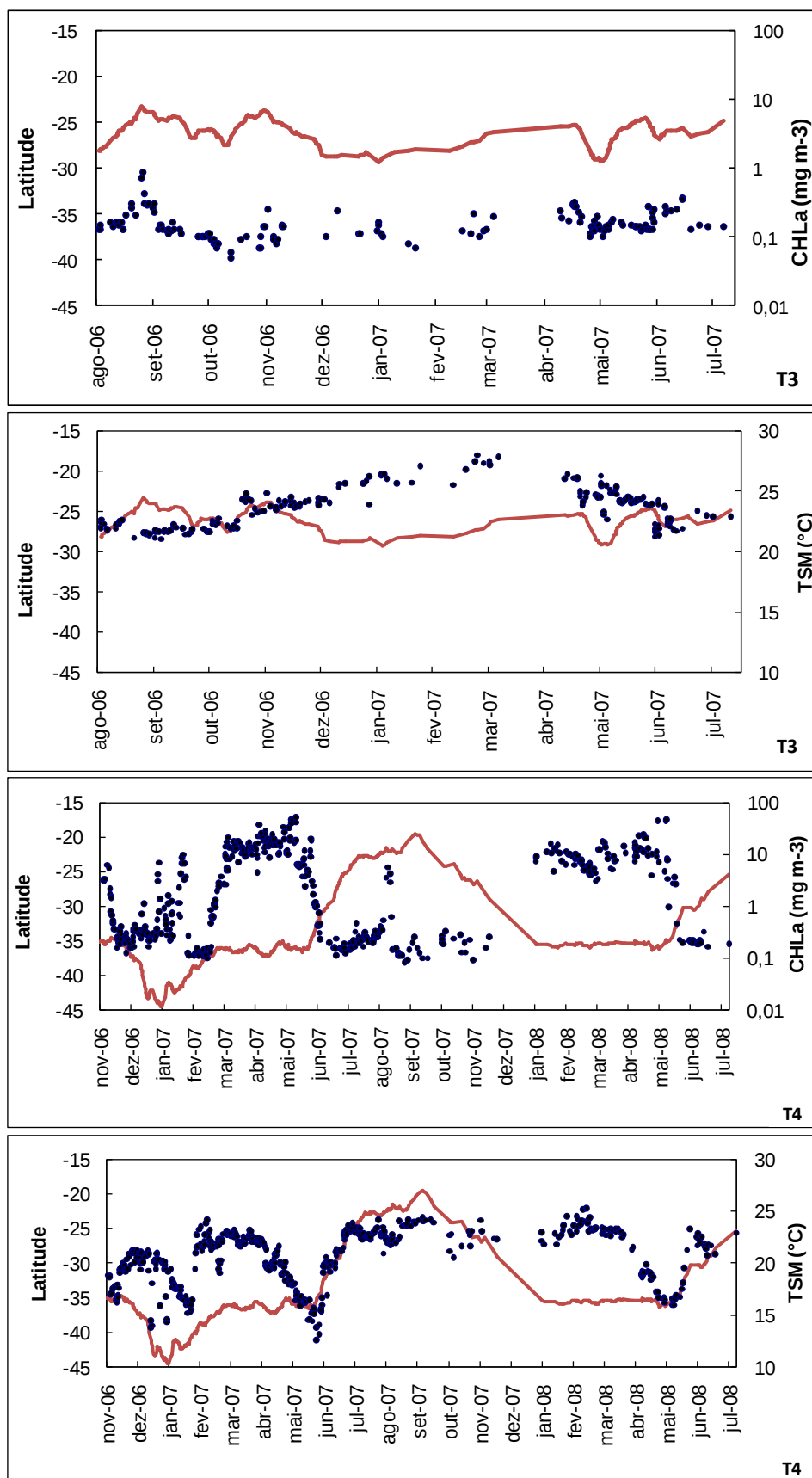


Figura 3 (continuação) - Movimentos (latitudinais) das tartarugas-de-couro (T1, T2, T3, T4, T5) em relação à variação no nível de clorofila (CHLa, escala logarítmica) e temperatura superficial do mar (TSM) ao longo do período de rastreamento.

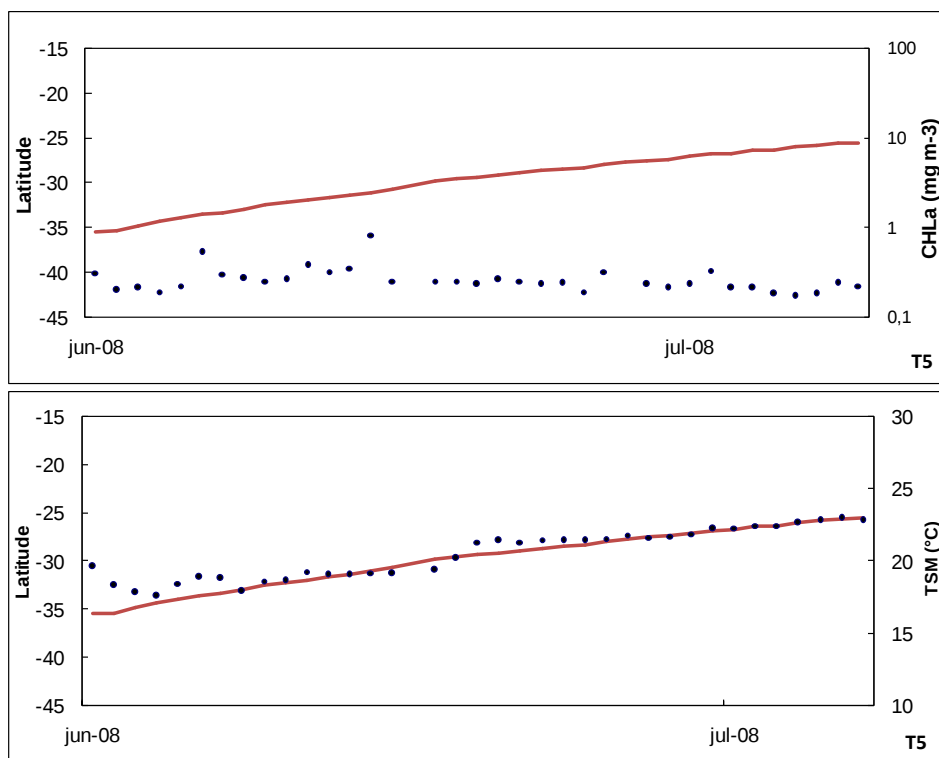


Figura 3 (continuação) - Movimentos (latitudinais) das tartarugas-de-couro (T1, T2, T3, T4, T5) em relação à variação no nível de clorofila (CHLa, escala logarítmica) e temperatura superficial do mar (TSM) ao longo do período de rastreamento.

O desenvolvimento sazonal de uma área de alta produtividade primária líquida (PPL) na área da convergência subtropical (36 a 45 °S) é evidente durante os meses de outubro e abril (Fig. 4). As tartarugas permaneceram associadas a estas áreas de alta produtividade, entre os meses de novembro e de maio, tanto em áreas costeiras (p.ex. estuário do Rio da Prata), como oceânicas, ao longo das bordas de feições oceânicas de meso-escala identificadas através das anomalias no nível médio do mar (MSLA, Fig. 5a-c).

A migração das tartarugas desde as áreas temperadas rumo às áreas subtropicais e tropicais foram observadas ocorrendo logo após a marcação (tartarugas T1 e T5) ou iniciando (indivíduos T2 e T4), entre os meses de maio e de junho, quando os valores de PPL diminuíram (Fig. 4) conjuntamente com a TSM (Fig.3).

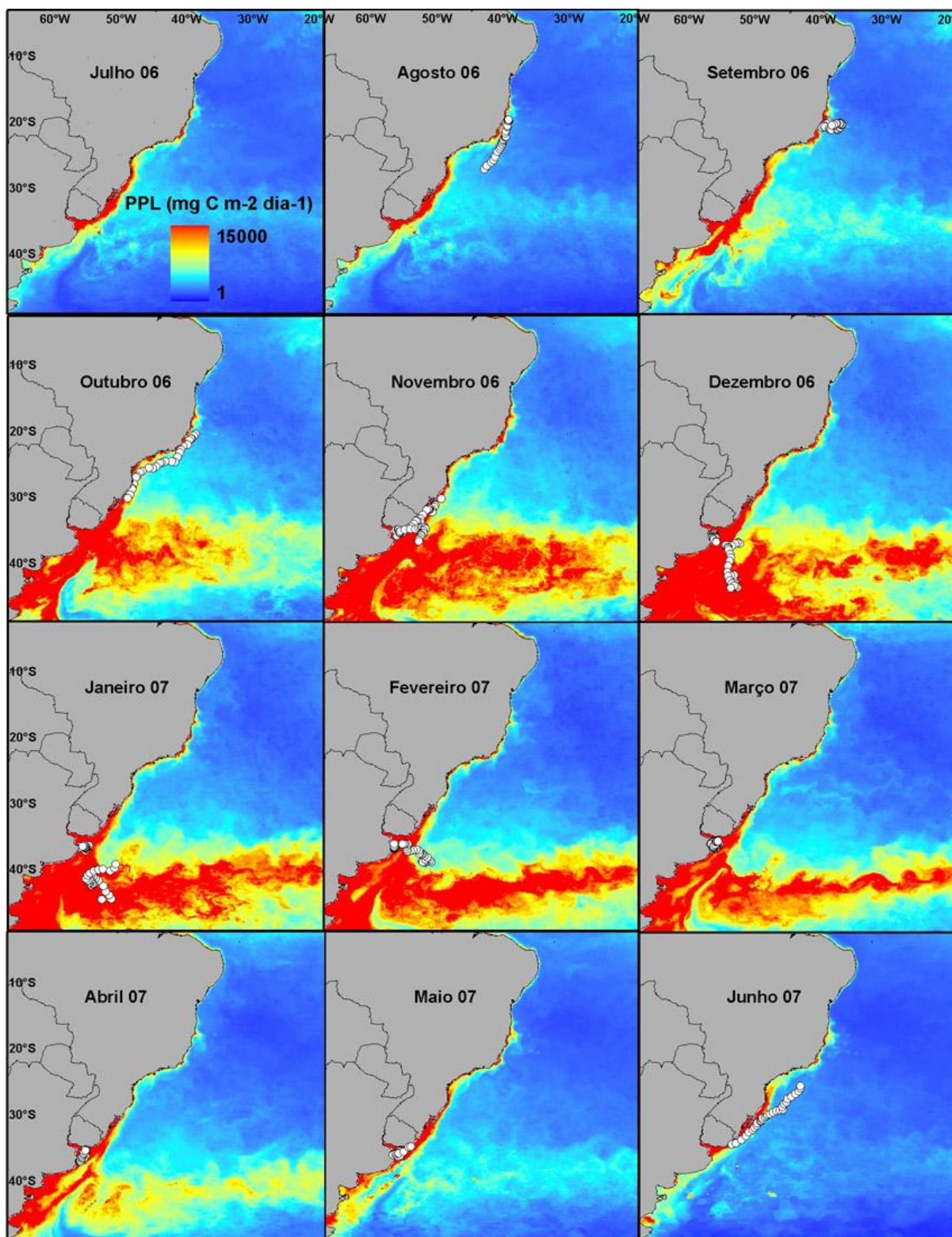


Figura 4 - Movimentos das tartarugas (T2 e T4) em relação à produtividade primária (PPL; mg C m⁻²dia⁻¹) mensal, entre julho de 2006 e junho de 2007.

Os movimentos migratórios desde as áreas tropicais rumo às áreas de uso intenso localizadas no Rio da Prata e às águas adjacentes tiveram início em outubro (tartarugas T2 e T4) coincidentemente com o aumento da produtividade na área de confluência das correntes Malvinas-Brasil (Fig. 4).

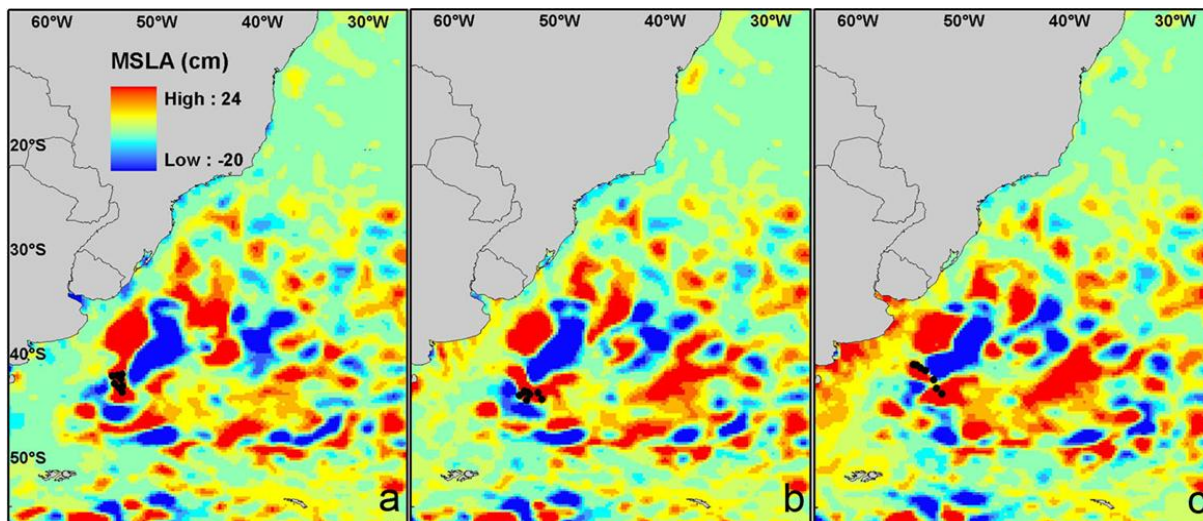


Figura 5 - Movimentos da tartaruga T4 em relação às anomalias da altura do nível do mar (MSLA).

Legenda: Os pontos pretos representam as posições da tartaruga na semana (a) do 20/12/2006 ao 26/12/2006, (b) do 27/12/2006 ao 02/01/2007, (c) 03/01/2007 ao 09/01/2007 concorrentes com os mapas semanais de MSLA gerados através de AVISO (<http://www.aviso.oceanobs.com/>). A região mostra a área de confluência das correntes Malvinas-Brasil que é altamente dinâmica. As posições da tartaruga coincidem com as bordas das feições oceanográficas (i.e. vórtices, meandros, etc.). As altas temperaturas estão associadas a anomalias positivas (vermelho) e as baixas temperaturas a anomalias negativas (azul) da altura do nível do mar.

4.5.3 Comportamento de mergulho nas áreas de residência

No estuário do RP não foram observados padrões diários na atividade de mergulho das tartarugas T2 e T4; os mergulhos se localizaram entre 2-30 m ao longo do dia e da noite, tendo sido a maioria deles de curta duração (0-20 min) (Fig 6a-d). No entanto, as mesmas tartarugas apresentaram diferenças nos padrões de mergulho diário (períodos de 24 hs) nas áreas de uso intenso (ex. plataforma externa e talude) localizadas em águas tropicais. Durante a noite as tartarugas concentraram seus mergulhos entre profundidades de 30 a 70 m, enquanto no período diurno realizaram mergulhos em profundidades entre 2 a 70 m, com

mergulhos esporádicos em profundidades superiores a 200m. Durante a noite, os mergulhos foram mais longos em termos de tempo de duração (> 30 min) em comparação aqueles realizados durante o período diurno (Fig 6e-h).

Durante o período de residência na região oceânica sob a influência da Convergência Subtropical (i.e. Confluência Brasil-Malvinas), o comportamento de mergulho da tartaruga T4, apresentou uma ausência de padrão diurno versus noturno, semelhante ao observado no RP, com a diferença de que os mesmos se localizaram preferentemente entre os 10-70 m de profundidade, com duração entre 0 a 30 min (Fig. 6i-j).

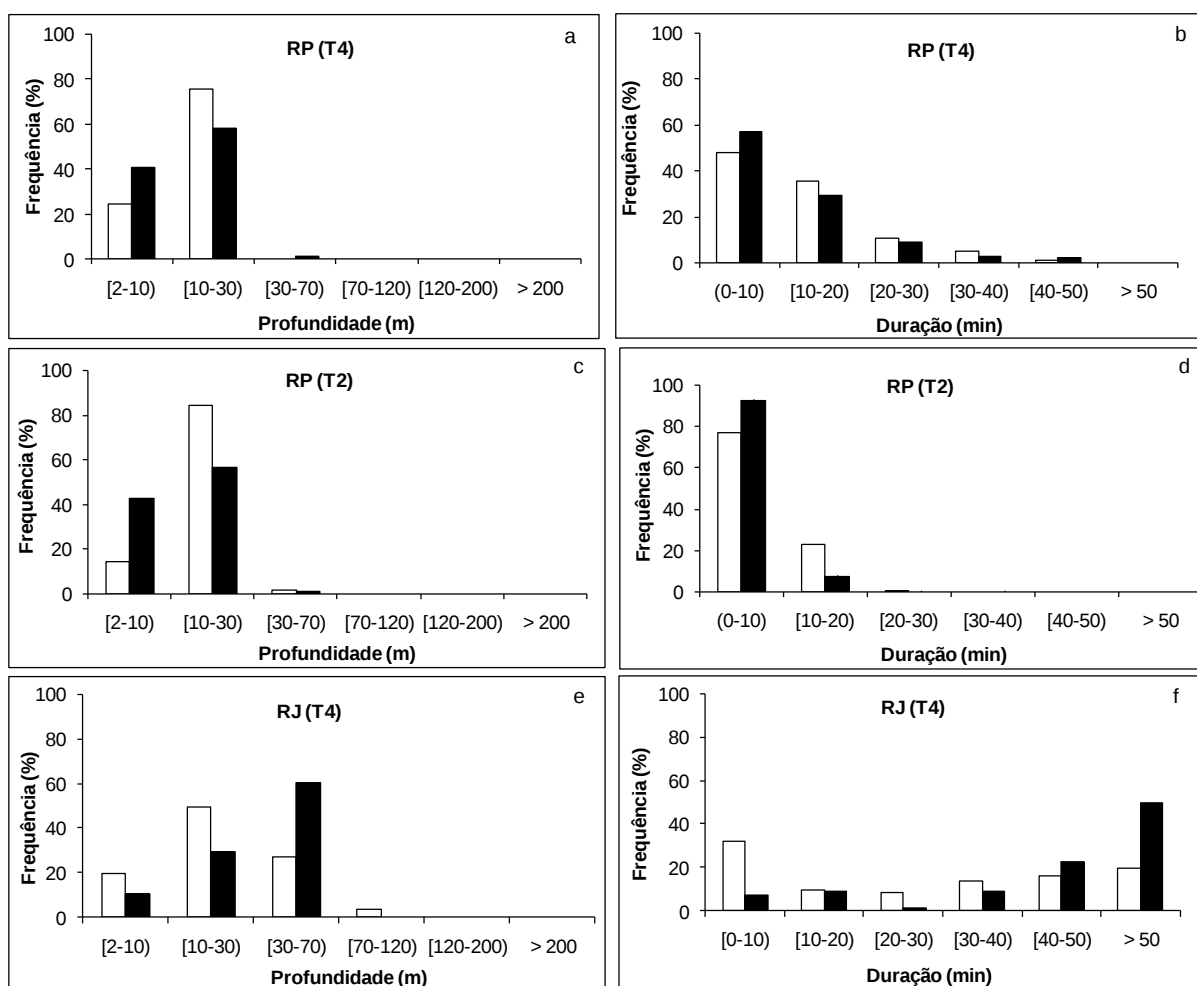


Figura 6 - Distribuição de frequências da profundidade e duração dos mergulhos durante o dia (branco) e a noite (preto) de T2 e T4, no estuário do Rio da Prata (RP) [a-d]; em águas tropicais da plataforma e talude frente ao Rio de Janeiro (RJ) e Espírito Santo (ES), Brasil [e-h]; e em águas oceânicas da confluência Brasil-Malvinas (CBM)[i-j].

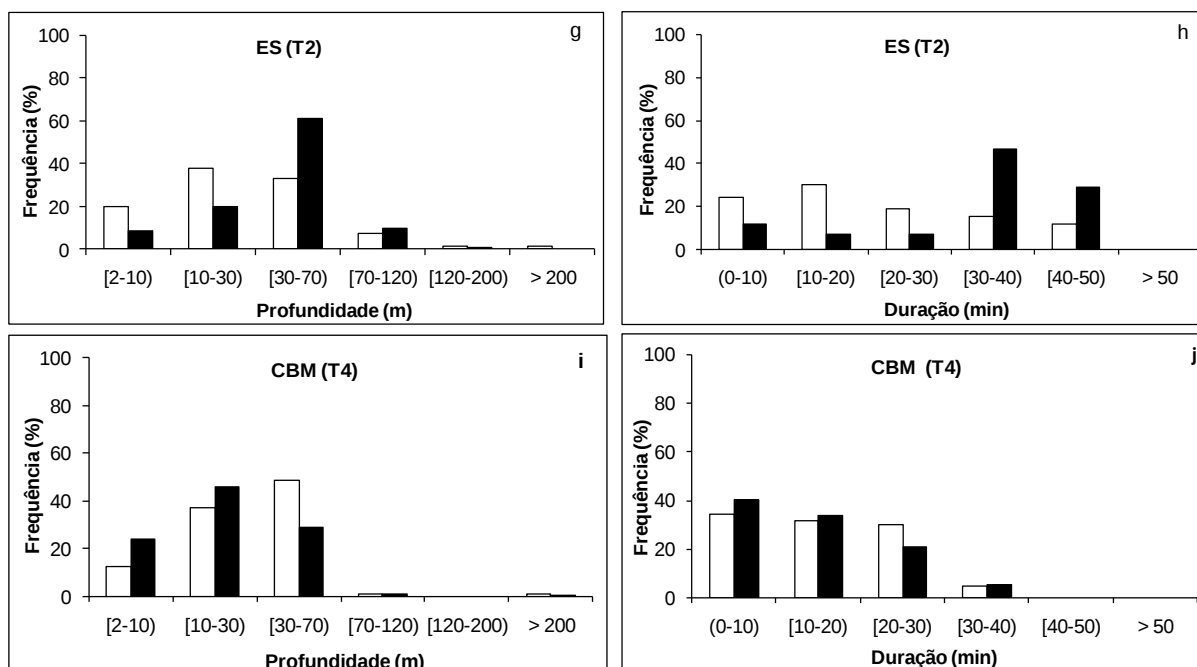


Figura 6 (continuação) - Distribuição de frequências da profundidade e duração dos mergulhos durante o dia (branco) e a noite (preto) de T2 e T4, no estuário do Rio da Prata (RP) [a-d]; em águas tropicais da plataforma e talude frente ao Rio de Janeiro (RJ) e Espírito Santo (ES), Brasil [e-h]; e em águas oceânicas da confluência Brasil-Malvinas (CBM)[i-j].

4.6 Discussão

4.6.1 Movimentos e oceanografia

Os dados indicaram que as tartarugas-de-couro *Dermochelys coriacea* se distribuíram ao longo da costa leste do Atlântico Sul, principalmente em águas da plataforma e talude continental, e com menor frequência em ambientes além do talude. Durante os períodos de residência a distribuição das tartarugas esteve associada com áreas de ressurgência (i.e. quebra da plataforma frente ao litoral norte do RJ e ES), frentes estuarinas (i.e. pluma do estuário do RP) e frentes de convergência de massas de água (i.e. convergência subtropical) onde a produtividade primária estava aumentada. Em ambientes marinhos, as interações entre as correntes oceânicas, batimetria e outros processos físicos e biológicos, promovem o crescimento e a retenção de plâncton, conduzindo a zonas de maior produtividade (Pinaud & Weimerskirch 2005). Assim, as tartarugas devem ajustar

sua distribuição e padrão de busca na procura de maximizar sua eficiência alimentar.

Os resultados indicaram que, de forma geral, as tartarugas tiveram duas estratégias: i) Durante o inverno e começo da primavera, as tartarugas adultas (T2, T4) permaneceram em áreas tropicais, principalmente na borda da Plataforma continental e no talude do litoral norte do RJ e ES (20-23 °S). Nessas áreas as tartarugas aproveitaram a ressurgência que ocorre na quebra da plataforma devido ao padrão de meandros e vórtices da corrente do Brasil (Teixeira et al. 2009), a qual permite a entrada de águas mais frias e ricas em nitrato, do talude continental (Pereira et al. 2009); ii) Nos meses de primavera as tartarugas migraram para áreas temperadas coincidentemente ao pico de produtividade resultado da confluência subtropical. Durante o verão e parte do outono as tartarugas T2 e T4 apresentaram uma forte associação com a frente de turbidez da pluma do Rio da Prata (em virtude dos elevados níveis de Chla registrados), e também (indivíduo T4) com as feições de meso-escala (ex. meandros e vórtices) da confluência Brasil-Malvinas (Pereira et al. 2009, Acha et al. 2004, Giannini & Garcia 2009). A importância das áreas de frente e feições oceanográficas para as tartarugas-de-couro tem sido previamente documentadas no Atlântico (Eckert 2006, Doyle et al. 2008, Fosette et al. 2010) e no Índico (Luschi et al. 2003, Sale et al. 2006, Lambardi et al. 2008).

O indivíduo sub-adulto (T3) permaneceu em águas subtropicais durante todo o período (349 d), sem incorrer em movimentos migratórios e por tanto contrastando ao observado em outras regiões (ver James et al. 2005b). Este comportamento parece ser um indicativo de uma demanda energética inferior em comparação aos adultos (os quais devem repor os elevados custos energéticos investidos durante a reprodução) que pode ser satisfeita através das agregações de presas em uma região que caracteristicamente apresenta áreas de ressurgência sazonais (Acha et al. 2004, Pereira et al. 2009)

4.6.2 Distribuição das presas e comportamento vertical das tartarugas

As medusas (ex. hidromedusas e scyphomedusas) apresentam tempos de geração longos e as agregações dos indivíduos ocorrem principalmente em uma pequena escala, pela circulação local (Graham et al. 2001). Agregações de

organismos gelatinosos em frentes oceânicas em uma maior escala geralmente refletem incrementos na abundância de indivíduos no nível de população ou de comunidade (ex. aumento na taxa reprodutiva e crescimento populacional). As regiões de frente de meso-escala como os frentes de plataforma/talude e vórtices (*eddies*) estão associados mais comumente a mudanças demográficas no nível de organismos (ex. ctenóforos, tunicados ou siphonophoros) do que com agregações físico-comportamentais (ex. medusas) (Graham et al. 2001).

Em geral, a abundância de medusas é maior em ambientes costeiros do que em ambientes oceânicos (Graham et al. 2001), uma vez que nesses últimos ambientes geralmente existe uma menor disponibilidade de nutrientes e as fases da vida bentônica (ex. pólipos) destes organismos precisariam percorrer grandes distâncias desde o litoral.

Os dados sugerem que o determinante primário dos movimentos e do comportamento das tartarugas-de-couro nas áreas de alimentação foi a distribuição espacial e temporal da sua principal presa, o zooplâncton gelatinoso. De forma similar, no Atlântico norte ao longo da costa do Canadá, assim como no Pacífico leste, na costas dos estados do Oregon e da Califórnia, nos Estados Unidos, a ocorrência de tartarugas-de-couro alimentando-se em habitats neríticos têm sido frequentemente registrada nos meses da primavera e do verão, quando ocorrem grandes agregações de medusas (James & Hermann 2001, James et al. 2005b, Benson et al. 2007a). Da mesma forma, no Atlântico Sul Ocidental as tartarugas freqüentaram habitats costeiros do estuário do RP durante os meses de verão e outono (López-Mendilaharsu 2009), coincidentemente com a presença sazonal da água-viva *Lychnorhiza lucerna*, uma das principais presas de *D. coriacea* nessa região (Estrades et al. 2007). A ocorrência de *L. lucerna* na região é restrita ao período entre janeiro e maio, atingindo o pico de maior abundância nos meses de fevereiro e março, em níveis que podem permitir o desenvolvimento de uma pescaria (Schiariti 2008). Alvarez & Colombo (2003) também registraram uma grande abundância de indivíduos desta espécie no mês de fevereiro quando foram capturados 137 kg de *L. lucerna*, representando uma densidade de 14 indivíduos por 100 m³. Durante o período de residência nas águas temperadas do Rio da Prata as tartarugas não evidenciaram um padrão de mergulho ao longo do ciclo diário (período de 24 hs), o que significa que as tartarugas não precisaram alternar o

comportamento de mergulho diurno versus noturno já que as presas se localizaram relativamente à pouca profundidade (<20m).

Contrariamente, durante os períodos de residência dos indivíduos de tartaruga-de-couro monitorados nas áreas tropicais do talude continental dos estados do Rio de Janeiro e do Espírito Santo no Brasil, as tartarugas apresentaram padrões de mergulho ao longo do ciclo diário. A presença de um padrão diário, ou seja, de mergulhos (compreendidos como de forrageamento) noturnos freqüentes para aproveitar o movimento vertical ascendente das presas, têm sido amplamente documentado em várias regiões (ver capítulo I da presente tese; Hays et al.2004a, Hays et al.2006, Eckert 2006, Sale et al.2006).

Durante o período de residência da tartaruga T4 em águas oceânicas, na região sob influência da confluência subtropical, foi observado um comportamento vertical similar ao observado no estuário do RP (embora os mergulhos tenham sido relativamente mais profundos e longos), indicando uma ausência de padrão diário. Como mencionado anteriormente, as agregações de medusas em áreas oceânicas são infreqüentes (Graham et al. 2001) o que sugere que a tartaruga-de-couro manteve uma atividade de alimentação sobre as agregações de presas de distribuição rasa resultante do aumento populacional local. Organismos tais como os ctenóforos, sifonóforos e tunicados pelágicos apresentam características reprodutivas que permitem rápidos aumentos populacionais em respostas ao aumento da produtividade dentro de frentes (Graham et al. 2001). Estudos prévios também notaram mudanças no comportamento de mergulho de tartarugas-de-couro (ex. mergulhos rasos e contínuos durante o dia e noite) em regiões de frentes de ressurgência e de interação de correntes, que foram relacionados a uma atividade de alimentação sobre organismos gelatinosos de distribuição rasa (Eckert 2006, Sale et al.2006).

Com os cinco indivíduos de tartaruga-de-couro monitorados foi possível acompanhar o comportamento destes indivíduos no longo prazo, permitindo assim determinar que os períodos de residência das tartarugas nas áreas de uso intenso (ex. áreas de alimentação) se encontram intimamente associados a processos físicos sazonais (ex. áreas de frentes e feições oceanográficas) de pequena e meso escala. Nestas áreas mais produtivas, onde a disponibilidade de presas é maior, foi possível distinguir diferentes estratégias no comportamento alimentar das tartarugas para maximizar o ganho energético: i) Uma alimentação contínua ao longo dos

períodos diurno e noturnos, coincidente com a presença sazonal e distribuição vertical da sua principal presa, a medusa *L. lucerna* (ex. áreas de residência costeiras do RP; ii) diferenças claras nos padrões de mergulho ao longo do ciclo diário, sugerindo uma alimentação sobre organismos gelatinosos que realizam migrações verticais (ex. áreas tropicais de residência localizadas na quebra da plataforma e talude do RJ e ES) e iii) alimentação sobre organismos gelatinosos de distribuição relativamente rasa (< 70 m), que permitem as tartarugas se alimentarem de forma eficiente durante o dia e à noite nas águas oceânicas da Confluência Subtropical.

4.7 Referências

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero R, Favero M, Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*. 44: 83-105.
- Alvarez-Colombo G, Mianzan H, Madirolas A. 2003. Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations, four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science*. 60:650–657.
- ARGOS UsMO. 2007 July. Argos User's Manual [cited 2008 Jun 13]. Available from: <http://www.argos-system.org/manual/>
- Behrenfeld MJ, Falkowski PG. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*. 42: 1-20.
- Benson SR, Dutton PH, Hitipeuw C, Samber B, Bakarbesy J, Parker D. 2007. Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi. Bird's Head Peninsula Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*. 6: 150–154.
- Bjorndal KA. 1997. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA, editors. *The biology of sea turtles*. CRC Press Boca Raton FL. p 199-231.
- Bostrom BL, Jones TT, Hastings M, Jones DR. 2010. Behaviour and Physiology: The Thermal Strategy of Leatherback Turtles. *PLoS ONE* 5(11): e13925.doi:10.1371/journal.pone.0013925
- Coyne MS, Godley BJ. 2005. Satellite Tracking and Analysis Tool (STAT): an integrated system for archiving analyzing and mapping animal tracking data. *Marine Ecology Progress Series*. 301: 1-7.
- Doyle TK, Houghton JDR, Suilleabhain PF, Hobson VJ, Marnell F, Davenport J, Hays GC. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research*. 4: 23-31.
- Eckert S.A. 2002. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Marine Ecology Progress Series*. 230: 289-293.
- Eckert SA. 2006. High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Marine Biology*. 149: 1257-1267.

Eckert SA, Eckert KL, Ponganis P, Kooyman GL. 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). Canadian Journal of Zoology. 67: 2834–2840.

Eckert SA, Chan EH, Liew HC, Eckert KL. 1996. Shallow water diving by leatherbacks turtles in the South China Sea. Chelonian Conservation and Biology. 2: 237-243.

Estrades A, López Mendilaharsu M, Fallabrino A. 2007. *Dermochelys coriacea* diet. Herpetological Review. 38(3): 330.

FAO. 2004. FAO Major Fishing Areas. Atlantic Southwest (Major Fishing Area 41). CWP Data Collection. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 1 October 2004. <http://www.fao.org/fishery/area/Area41/en#NB0119>

Fossette S, Girard C, López-Mendilaharsu M, Miller P, Domingo A, et al. 2010. Atlantic Leatherback Migratory Paths and Temporary Residence Areas. PLoS ONE 5(11): e13908. doi:10.1371/journal.pone.0013908

Giannini MFC, Garcia CAE. 2009. Variabilidade sazonal e ciclos da temperatura e clorofila-a superficiais na costa sudoeste do Oceano Atlântico Sul através de imagens do sensor MODIS-Aqua. In: Simpósio Brasileiro De Sensoriamento Remoto 14. (SBSR) 2009 Natal. p. 6471-6478.

Graham WM, Pages F, Hamner WM. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations a review. Hydrobiologia 451: 199–212.

Hays GC, Houghton JDR, Isaacs C, King R, Lloyd C, Lovell P. 2004a. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles *Dermochelys coriacea* indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. Animal Behaviour. 67: 733-743

Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Wilson RP, Hays GC. 2008. The role of infrequent and extraordinary deep dives in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). Journal of Experimental Biology. 211: 2566-2575.

James M, Herman TB. 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. Chelonian Conservation and Biology. 4: 202-205.

James MC, Myers RA, Ottensmeyer CA. 2005b. Behaviour of leatherback sea turtles. *Dermochelys coriacea*. during the migratory cycle. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 272: 1547–1555.

James MC, Ottensmeyer CA, Eckert SA, Myers RA. 2006b. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. Canadian Journal of Zoology. 84: 754-765.

Lambardi P, Lutjeharms JRE, Mencacci R, Hays GC, Luschi P. 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series. 353:289-301.

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD, Miller P, Domingo A, Prosdocimi L. 2009. Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 378:31–39.

Luschi P, Lutjeharms JRE, Lambardi P, Mencacci R, Hughes GR, Hays GC. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. South African Journal of Science. 102:51-58.

Luschi P, Sale A, Mencacci R, Hughes GR, Lutjeharms JRE, Papi F. 2003. Current transport in leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 270 (Suppl 2):129-132.

Mansfield KL, Saba VS, Keinath JA, Musick JA . 2009. Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. Marine Biology. 156:2555–2570.

Myers AE, Hays GC. 2006. Do leatherback turtles *Dermochelys coriacea* forage during the breeding season? A combination of data-logging devices provide new insights. *Marine Ecology Progress Series*. 322: 259–267.

Pereira MD, Schettini CA, Omachi F, Yuki C. 2009. Caracterização de feições oceanográficas na plataforma de Santa Catarina através de imagens orbitais. *Revista Brasileira de Geofísica*. 27(1): 81-93. [online]. ISSN 0102-261X. doi: 10.1590/S0102-261X2009000100007.

Pinaud D, Weimerskirch H. Scale-dependant habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*. 2005. 74:852-863.

Sale A, Luschi P, Mencacci R, Lambardi P, Hughes GR, Hays GC, Benvenuti S, Papi F. 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 328: 197–210.

Schiariti A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) ¿Un recurso pesquero alternativo? Tesis de Doctorado Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Buenos Aires. 209 p.

Teixeira GLG, Chacaltana JTA, Acuña JR. Análise da distribuição da temperatura superficial do mar ao largo do estado do Espírito Santo – BR durante o inverno de 1997 Anais XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto Natal Brasil, 25-30 abril 2009. INPE. p 6673-6680

Thomé JCA, Baptisotte C, Moreira LM, Scalfoni JT, Almeida AP, Rieth DB, Barata PCR. 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 Conservation and Biology*. 6(1): 15-27.

UNEP and IOC-UNESCO. 2009. An Assessment of Assessments Findings of the Group of Experts. Start-up Phase of a Regular Process for Global Reporting and Assessment of the State of the Marine Environment including Socio-economic Aspects. IOC-UNESCO-Paris. http://www.unga-regularprocess.org/index.php?option=com_content&task=view&id=18&Itemid=20.

Weimerskirch H, Gault A, Cherel Y. Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology*. 2005. 86(10): 2611-2622.

Witt MJ, Broderick AC, Johns DJ, Martin C, Penrose R, Hoogmoed MS, Godley BJ. 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*. 337: 231-244.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta tese foram incluídos dados inéditos que permitiram importantes conclusões:

Pela primeira vez foram documentados os movimentos e migrações de tartarugas-de-couro marcadas no Atlântico Sul. Os indivíduos foram monitorados por longos períodos (>7 meses) permitindo identificar áreas de alimentação previamente desconhecidas para a espécie, localizadas ao longo da plataforma e talude continental do Atlântico Sul Ocidental, entre a região sudeste do Brasil e Argentina (19-45°S). Além disso, a integração dos dados de movimentos e informações de mergulho com dados físicos e oceanográficos permitiram descrever as estratégias alimentares utilizadas pelas tartarugas nos diferentes ambientes marinhos. Nas águas temperadas em altas latitudes foi constatada uma alimentação relativamente rasa (<30m nas áreas costeiras e <70m nas áreas oceânicas) e contínua ao longo dos períodos diurno e noturno; e nas águas tropicais da quebra da plataforma e talude continental foram observadas diferenças claras nos padrões de mergulho ao longo do ciclo diário (indicativo de uma alimentação sobre organismos que realizam migrações verticais).

Recentemente Hamann et al. (2010) ressaltaram a necessidade de identificar as áreas-chave de alimentação no âmbito de um trabalho que listou as prioridades de pesquisa essenciais para a conservação destas espécies. Na presente tese foram identificadas as áreas-chave ou áreas críticas de alimentação, repetidamente alvos das tartarugas-de-couro durante seus ciclos migratórios: na quebra da plataforma e talude frente às costas brasileiras do Espírito Santo e Rio de Janeiro (20-23 °S) e no estuário do Rio da Prata (RP) frente às costas de Uruguai e Argentina. Pela primeira vez foi documentada a residência prolongada de *D. coriacea* dentro de uma área relativamente confinada (i.e. estuário do RP), incluindo re-migração em anos consecutivos que demonstram fidelidade. Assim o estuário do RP é qualificado na presente tese como um “hotspot” costeiro para a tartarugas-de-couro no Atlântico Sul onde medidas de conservação podem ser aplicadas de forma efetiva.

Foi comprovada uma sazonalidade na residência das tartarugas-de-couro adultas nas áreas de alimentação localizadas em águas temperadas e tropicais no Oceano Atlântico Sul, no inverno em áreas tropicais e no verão em áreas

temperadas. Esta sazonalidade esteve intimamente associada a processos físicos sazonais de pequena e de mesoescala onde a produtividade biológica é diferencialmente maior.

Apesar de desconhecer a origem (i.e. colônia reprodutiva) dos indivíduos monitorados nesta Tese, a presença de fêmeas de tartarugas-de-couro nas águas continentais da costa sul-americana do Atlântico Sul provenientes de colônias reprodutivas localizadas no oeste Africano (i.e. Gabão), a mais de 5000 km de distância, ressaltam a importância dessa região no ciclo de vida da espécie. Assim se destaca a necessidade de melhorar o nosso conhecimento sobre a ecologia espacial das diferentes populações de *D. coriacea* que utilizam o Atlântico Sul, sendo que outras colônias reprodutivas, inclusive mais próximas (i.e. Brasil), possivelmente compartilham estes habitats de alimentação fora da costa sul-americana.

A interação com pescarias oceânicas e costeiras representam uma grande ameaça para as tartarugas marinhas. Os indivíduos monitorados neste estudo experimentaram interação direta com pescarias oceânicas e costeiras (espinhel pelágico e emalhe de fundo costeiro) demonstrando que esta espécie criticamente em perigo atualmente deve enfrentar numerosos riscos no ambiente marinho. O presente estudo fornece novas informações que podem ser usadas para guiar ações de conservação com a finalidade de reduzir a captura de tartarugas, como por exemplo a aplicação de períodos de defeso nas pescarias. Ao considerar a distribuição temporal de uma espécie em extinção em uma área em particular os esforços de conservação podem ser implementadas de forma efetiva.

REFERENCIAS

Doyle TK, Houghton JDR, Suilleabhain PF, Hobson VJ, Marnell F, Davenport J, Hays GC. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research*. 4: 23-31.

Godley BJ, Blumenthal JM, Broderick AC, Coyne MS, Godfrey MH, Hawkes LA, Witt MJ. 2008. Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next? *Endangered Species Research*. 4: 3-22.

Hamann M, Godfrey MH, Seminoff JA, Arthur K, et al. 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research*. 11: 245-269.

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD. 2009. Comportamento de movimentação horizontal e vertical da tartaruga-de-couro *Dermochelys coriacea*. *Oecologia Brasiliensis*. 13(1): 99-114.

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD, Miller P, Domingo A, Prosdocimi L. 2009a. Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 378: 31–39. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.010>

López-Mendilaharsu M, Rocha CFD, Domingo A., Wallace BP, Miller P. 2009b. Prolonged, deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*: pushing their aerobic dive limits. *Marine Biodiversity Records*. 2: e35. Doi: 10.1017/S1755267208000390

Luschi P, Lutjeharms JRE, Lambardi P, Mencacci R, Hughes GR, Hays GC. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. *South African Journal of Science*. 102: 51-58.

ANEXO A - Fotografías das tartarugas-de-couro rastreadas através de transmissores por satélite no âmbito da presente tese



Tartaruga-de-couro na praia de Kiyú, San José, Uruguay, depois de ter sido capturada incidentalmente em uma rede de emalhe de fundo por pescadores artesanais no estuário do Rio da Prata.
Fonte: Karumbé



Fêmea adulta de tartaruga-de-couro com mochila e transmissor por satélite.
Fonte: Karumbé



Pescadores y biólogos com tartaruga-de-couro com transmissor por satélite, antes da soltura.

Fonte: Karumbé



Fêmea de tartaruga-de-couro com transmissor por satélite nadando nas águas do estuário do Rio da Prata depois da soltura.

Fonte: Karumbé



Tartaruga-de-couro capturada incidentalmente por um barco de espinhel da frota Uruguaia durante as operações de pesca no Atlântico Sul Ocidental.
Fonte: PNOFA/ DINARA



Fêmea adulta de tartaruga-de-couro com transmissor por satélite, colocado por observadores de bordo da frota de espinhel pelágico Uruguaia.
Fonte: PNOFA/ DINARA



Juvenil de tartaruga-de-couro no barco de espinhel carregando transmissor por satélite, colocado por observadores de bordo da frota de espinhel pelágico Uruguaia.
Fonte: PNOFA/ DINARA



Macho adulto de tartaruga-de-couro com transmissor por satélite logo após de ser solto nas águas do Atlântico Sul Ocidental. O transmissor foi colocado por observadores de bordo da frota de espinhel pelágico Uruguaia.
Fonte: PNOFA/ DINARA



Observador de bordo e tartaruga-de-couro com transmissor por satélite a bordo do barco de espinhel pelágico da frota Uruguiaia.

Fonte: PNOFA/ DINARA

ANEXO B**Comportamento de movimentação horizontal e vertical da tartaruga-de-couro**
Dermochelys coriacea

COMPORTAMENTO DE MOVIMENTAÇÃO HORIZONTAL E VERTICAL DA TARTARUGA-DE-COURO *Dermochelys coriacea*

Milagros López-Mendilaharsu^{1,*} & Carlos F.D. Rocha¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier 524, 20550-013, Maracanã, RJ, Brasil.

* Email: milagrosml@gmail.com

RESUMO

A biologia da tartaruga-de-couro (*Dermochelys coriacea*) é ainda relativamente pouco conhecida, fundamentalmente devido a seus hábitos de vida. *D. coriacea* é uma espécie altamente pelágica e cosmopolita que passa a maior parte da sua vida no oceano aberto, e que pode realizar migrações transoceânicas entre áreas de reprodução e de alimentação. Ao longo de sua extensa movimentação por porções oceânicas, a tartaruga-de-couro executa movimentos horizontais (ex. migrações) e verticais (ex. mergulhos) que constituem respostas comportamentais a diferentes fatores, como busca de ambiente apropriado para o crescimento, a alimentação e a reprodução, entre outros. No presente artigo, apresentamos uma revisão abrangente acerca do estado atual do conhecimento sobre os movimentos comportamentais horizontais e verticais realizados por *D. coriacea*, analisando como estes comportamentos são influenciados por diferentes fatores que regem a ecologia da espécie. Os estudos indicam que as feições oceanográficas constituem fatores-chave na determinação dos padrões de movimentação registrados para *D. coriacea*, principalmente durante as migrações e durante sua permanência em áreas de alimentação. Em geral a tartaruga-de-couro utiliza diferentes estratégias de navegação e dispersão nas diferentes regiões oceânicas, em alguns casos, os indivíduos da espécie se dispersam amplamente em varias direções e, em outros casos, seguem um padrão relativamente uniforme e persistente através do oceano. As tendências de movimentação durante o período de desova variam nas diferentes regiões oceânicas, influenciadas pela topografia do local e pela estratégia comportamental das fêmeas em relação aos custos energéticos durante a temporada reprodutiva (ex. comportamento de busca de alimento *versus* pouca atividade para reduzir o gasto metabólico).

Palavras-chave: Tartarugas marinhas, migrações, deslocamentos, duração do mergulho, profundidade do mergulho.

ABSTRACT

HORIZONTAL AND VERTICAL MOVEMENT BEHAVIOUR OF THE LEATHERBACK TURTLE *Dermochelys coriacea*. The general biology of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) still remains poorly understood, mainly because of its life-history characteristics. *D. coriacea* is a highly pelagic cosmopolitan species that spends most of its life in the open sea, and is able to perform transoceanic migrations from reproductive to foraging zones and back. Over their long travels throughout the sea, the leatherback turtle moves both horizontally (e.g., migrations) and vertically (i.e. dives) in response to different factors, like searching for suitable habitats for growth, feeding and reproduction. The present article is a comprehensive review of the current knowledge about the horizontal and vertical behavioral movements performed by *D. coriacea*. An analysis of how these behaviors are influenced by different factors governing the ecology of this species is presented. Some studies indicate that oceanographic features are the key factors determining the movement patterns observed for *D. coriacea*, mainly during their geographic migrations and residence in feeding zones. In short, the leatherback turtle employs different navigation and dispersion strategies while in each different oceanic zone. On certain occasions, individuals may disperse in different directions while on other occasions they may follow a roughly uniform path across the sea. Movement trends during the nesting period vary between different oceanic zones depending on local topography and on the behavioral strategy adopted by the nesting females with respect to how to invest energy during the reproductive season (e.g., actively searching for prey versus limiting activity to reduce metabolic rate).

Keywords: Marine turtles, migrations, displacements, dive duration, dive depth.

RESUMEN

COMPORTAMIENTO DE MOVIMIENTO HORIZONTAL Y VERTICAL DE LA TORTUGA LAUD *Dermochelys coriacea*. La biología de la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) aún es relativamente poco conocida, fundamentalmente debido a sus hábitos de vida. *D. coriacea* es una especie altamente pelágica y cosmopolita que pasa la mayor parte de su vida en el océano abierto, y que puede realizar migraciones trans-oceánicas entre áreas de reproducción y de alimentación. En sus extensos desplazamientos a través del océano, la tortuga de laúd ejecuta movimientos tanto horizontales (*ej.* migraciones) como verticales (*ej.* buceos) que constituyen respuestas de comportamiento a diferentes factores como búsqueda de un ambiente apropiado para el crecimiento, alimentación y reproducción, entre otros. En este trabajo, presentamos una amplia revisión acerca del estado actual del conocimiento de los movimientos horizontales y verticales realizados por *D. coriacea*, analizando como estos comportamientos son influenciados por diferentes factores que determinan la ecología de la especie. Los estudios indican que las características oceanográficas constituyen factores claves en la determinación de los patrones de movimiento registrados para *D. coriacea*, principalmente durante las migraciones y durante su permanencia en áreas de alimentación. En general la tortuga laúd utiliza diferentes estrategias de navegación y dispersión en las diferentes regiones del océano, en algunos casos, los individuos de la especie se dispersan ampliamente en varias direcciones y en otros casos siguen un patrón relativamente uniforme y persistente a través del océano. Las tendencias de movimiento durante el período de desove varían en las diferentes zonas oceánicas, influenciadas por la topografía del lugar y por la estrategia de comportamiento de las hembras en relación a los costos energéticos durante la temporada reproductiva (*ej.* comportamiento de búsqueda de alimento *versus* poca actividad para reducir el gasto metabólico).

Palabras clave: Tortugas marinas, migraciones, desplazamientos, duración del buceo, profundidad de inmersión.

INTRODUÇÃO

A tartaruga-de-couro, *Dermochelys coriacea*, constitui a única espécie da família Dermochelyidae, e difere consistentemente das demais espécies de tartarugas marinhas em alguns aspectos. Os indivíduos adultos de *D. coriacea* podem atingir tamanho corpóreo de mais de 2m de comprimento do casco e pesar mais de 900kg, sendo o maior dos quelônios e um dos maiores répteis do mundo (Márquez 1990, Figura 1). As tartarugas-de-couro são os répteis de distribuição geográfica mais ampla e ocorrem ao longo de todos os oceanos tropicais, temperados e frios do mundo, desde o mar de Barents no hemisfério norte até a ilha Sul de Nova Zelândia no hemisfério sul (Carr 1952, Pritchard 1973, Márquez 1990).

Esta espécie apresenta uma redução extrema dos ossos da carapaça, que é composta por um mosaico de pequenas peças osteodérmicas poligonais sustentadas em uma matriz de tecido dérmico cartilaginoso. Possui sete quilhas longitudinais dorsais e cinco ventrais; as quilhas dorsais convergem posteriormente em uma base caudal arredondada, acima da cauda (Márquez 1990). Apresenta características anatômicas (ex. forma hidrodinâmica da carapaça, grandes nadadeiras

anteriores, entre outras) e fisiológicas que as difere de outras espécies de tartarugas marinhas, especialmente pela possibilidade de controlar a temperatura (ex. mantendo a temperatura do corpo relativamente constante, tanto nas águas quentes dos trópicos ou frias das regiões temperadas) através de uma série de adaptações, tais como ajustes do fluxo sanguíneo, mecanismos do tipo “contra-corrente” de troca de calor no fluxo sanguíneo, isolamento periférico (ex. presença de tecido adiposo subepidérmico) e metabolismo muscular independente da temperatura (Wallace & Jones 2008). Essas características e outras adaptações fisiológicas e cardiovasculares, por exemplo, uso de reservas de oxigênio no sangue disponíveis através de ajustes do fluxo sanguíneo, diminuição da frequência cardíaca para conservar oxigênio durante mergulho ou aumento da mesma para facilitar o intercâmbio de gases em superfície (Lutcavage *et al.* 1992, Southwood *et al.* 1999), permitem que esta espécie consiga sobreviver em ambientes com baixas temperaturas (< 10°C) (James & Mrosovsky 2004) e mergulhar a grandes profundidades (> 1000m) (Doyle *et al.* 2008).

A biologia de *D. coriacea* é ainda relativamente pouco conhecida, fundamentalmente devido a seus

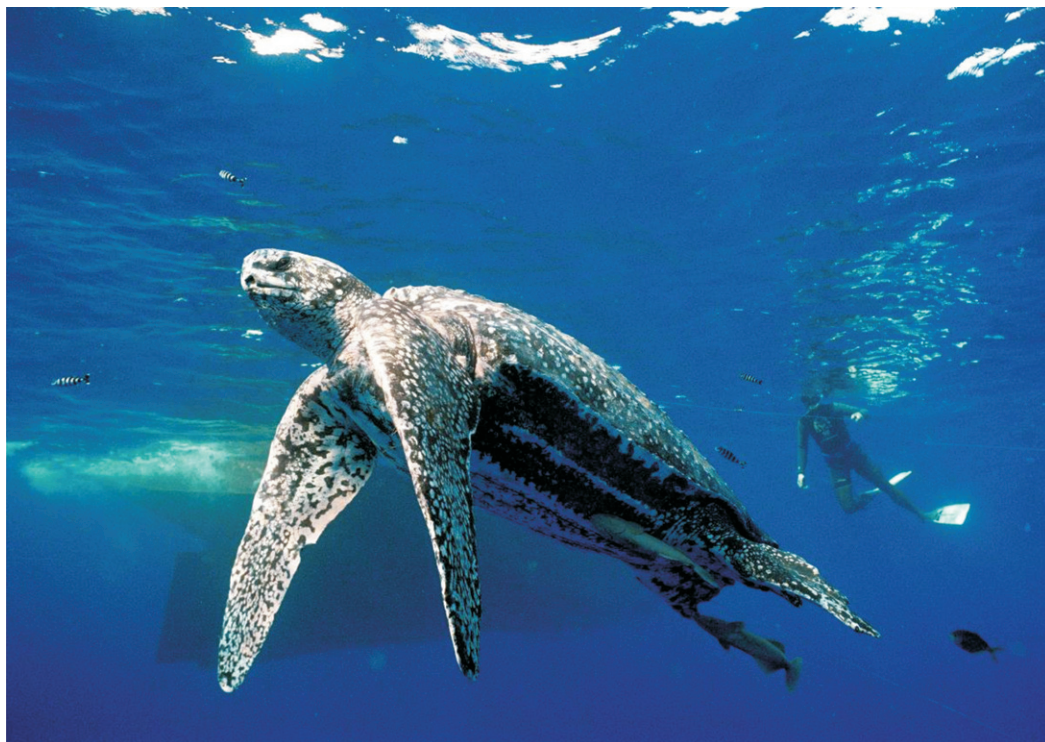


Figura 1. Perspectiva de uma tartaruga-de-couro *Dermochelys coriacea* (Banco de Imagens Projeto Tamar).

Figure 1. Leatherback turtle *Dermochelys coriacea* (Courtesy of Projeto Tamar Image Data Bank).

hábitos de vida. São tartarugas altamente pelágicas e cosmopolitas que passam a maior parte da sua vida no oceano aberto e que podem realizar migrações transoceânicas entre áreas de reprodução e de alimentação (Benson *et al.* 2007a). Sua dieta consiste quase exclusivamente de zooplâncton gelatinoso (como medusas, sifonóforos e tunicados) (Davenport 1998, James & Herman 2001, Witt *et al.* 2007).

O destino dos filhotes recém eclodidos dos ovos, após abandonarem as praias de desova, assim como quais são os habitats onde os jovens desta espécie ocorrem, ainda constituem grandes mistérios referentes à biologia desta espécie (Musick & Limpus 1997). Alguns registros esporádicos sobre indivíduos jovens (< 100cm de comprimento curvilíneo da carapaça - CCC) indicaram que eles geralmente permanecem em águas com temperaturas superiores a 26°C (Eckert 2002b).

Sabe-se que esta espécie migratória pode realizar movimentos trans-oceânicos através de milhares de quilômetros desde as praias tropicais de desova até as áreas temperadas de forrageio. Em escala global, as principais áreas de desova desta espécie se localizam no Oceano Atlântico, no nordeste da América do Sul (Guiana Francesa e Suriname) e no Gabão, África (Fosette *et al.* 2008a). No Atlântico ocidental, outras

colônias menores estão situadas em ilhas do Caribe e na América Central, enquanto um número reduzido de fêmeas regularmente desova no litoral norte do estado do Espírito Santo, Brasil (Thomé *et al.* 2007). No Oceano Pacífico oriental as principais áreas de desova de *D. coriacea* se encontram no México e na Costa Rica (Eckert & Sarti 1997, Reina *et al.* 2002), enquanto no Pacífico ocidental estão localizadas na Papua-Indonésia e na Papua-Nova Guiné (Benson *et al.* 2007b, Hitipew *et al.* 2007). No entanto, a situação desta espécie é crítica em escala global. O forte declínio no número de fêmeas de *D. coriacea* em suas principais praias de desova no Oceano Pacífico nas últimas décadas (superior a 90% em algumas colônias) (Spotila *et al.* 2000) é atribuído à morte acidental de indivíduos pela pesca industrial e artesanal e à intensa coleta de ovos nas praias de desova (Eckert & Sarti 1997). Como resultado, as tartarugas-de-couro atualmente se encontram listadas como “criticamente em perigo” (IUCN 2007) e podem estar enfrentando um processo de iminente desaparecimento em algumas áreas do Oceano Pacífico (Spotila *et al.* 2000).

Esta espécie, que possui considerável vagilidade, caracteristicamente executa movimentos horizontais (migrações e deslocamentos) e verticais (mergulhos).

Estes movimentos constituem respostas comportamentais a diferentes fatores, como busca de ambiente apropriado para o crescimento e escape a predadores, de áreas adequadas para obtenção de recursos alimentares e de sítios favoráveis ao acasalamento e à reprodução, entre outros. O termo “migração” refere-se ao movimento periódico ou sazonal do animal em resposta a fatores abióticos (ex. temperatura da água), à disponibilidade de alimento ou, ainda, para garantir a reprodução. No presente artigo, apresentamos uma revisão abrangente acerca do estado atual do conhecimento sobre os movimentos comportamentais horizontais e verticais realizados por *D. coriacea*, analisando como estes comportamentos são influenciados por diferentes fatores que regem a ecologia da espécie.

Ao realizar esta revisão nos restringimos aos artigos científicos publicados em renomados periódicos científicos, na última década (artigos no prelo, comunicações pessoais, textos monográficos e dissertações não foram utilizados). Os artigos analisados possuem variações nas metodologias utilizadas na obtenção dos dados. Por exemplo, o comportamento das fêmeas nas áreas de desova tem sido estudado através do uso de marcas eletrônicas (*archival tags*) as quais são capazes de coletar e armazenar dados comportamentais e ambientais (ex. Eckert *et al.* 1989, 1996, Southwood *et al.* 1999, 2005, Eckert 2002, Reina *et al.* 2005) e também mediante o uso de radiotransmissores (ex. Eckert 2002, Reina *et al.* 2005); os movimentos pós-desova têm sido conhecidos através do uso de placas metálicas convencionais (ex. Pritchard 1976) e através de telemetria por satélite (ex. Hughes *et al.* 1998, Luschi *et al.* 2003, Hitipew *et al.* 2007, Benson *et al.* 2007a). Neste último caso, com o surgimento de equipamentos capazes de coletar, armazenar e de transmitir dados de forma remota, também foi possível avançar no conhecimento sobre o comportamento vertical (mergulho) e horizontal (migração e deslocamento) nas diferentes fases do ciclo migratório de *D. coriacea* (ex. James *et al.* 2005b,c, James *et al.* 2006b, Doyle *et al.* 2008, Hays *et al.* 2006, Sale *et al.* 2006, Eckert 2006, Luschi *et al.* 2006). Embora tais estudos difiram quanto às abordagens e às metodologias utilizadas na obtenção dos dados, não temos razões para supor que as variações metodológicas possam prejudicar a qualidade das informações que os artigos fornecem.

TIPOS DE MOVIMENTAÇÃO

A habilidade de nadar e mergulhar eficientemente constitui uma característica central na sobrevivência de qualquer vertebrado marinho de respiração aérea. Principalmente para aqueles que vivem em um ambiente tridimensional sem refúgios e onde o alimento se encontra caracteristicamente distribuído em manchas (*patches*). Estes parâmetros do comportamento de movimentação são exemplos claros que permitem explicar o sucesso e a persistência com eficiência na vida aquática marinha por uma espécie como *D. coriacea*, um dos poucos répteis que apresenta hábitos de vida exclusivamente pelágicos.

Historicamente, a informação sobre a distribuição e os deslocamentos de *D. coriacea* esteve limitada aos dados de capturas acidentais obtidos a partir da indústria pesqueira, aos dados de recaptura de placas metálicas colocadas nas nadadeiras das tartarugas nas praias de desova e a observações episódicas no ambiente marinho (Pritchard 1973, 1976, Meylan 1982, Fretey 2001). Contudo, nas últimas décadas, os avanços na tecnologia microeletrônica associada à telemetria por satélite têm permitido estudar o comportamento de movimentação deste quelônio em vida livre (Eckert 1998). Além da possibilidade de rastrear os movimentos e as migrações destes répteis, o desenvolvimento de equipamentos capazes de coletar, armazenar e transmitir dados de forma remota permitiu conhecer também o comportamento de mergulho de *D. coriacea* durante sua permanência em áreas de desova bem como durante suas migrações e permanência em áreas de alimentação (Hays *et al.* 2004b, Sale *et al.* 2006, James *et al.* 2006b).

O USO DO AMBIENTE TRIDIMENSIONAL OCEÂNICO PELAS TARTARUGAS-DE-COURO: MOVIMENTOS VERTICAIS E HORIZONTAIS

A compreensão dos padrões comportamentais de movimentação no oceano pelas tartarugas-de-couro tem sido intensivamente buscada nas últimas décadas e esses padrões podem ser considerados ainda pouco conhecidos (Eckert 2002a). Um ambiente como o oceânico, de natureza tridimensional, implica em complexas atividades que envolvem tanto movimentações horizontais quanto verticais, cada qual possivelmente determinada por funções específicas.

Em termos de atividade de submersão, estudos nas áreas de desova com medidores de tempo e profundidade (TDRs - *time depth recorders*) permitiram conhecer alguns aspectos do comportamento de deslocamento vertical de *D. coriacea*, embora em uma janela de tempo relativamente limitada pela necessária recuperação dos equipamentos para tornar possível a obtenção dos dados. Com o tempo, o uso da telemetria por satélite permitiu incrementar o conhecimento sobre os deslocamentos e movimentações horizontais além das praias de desova. Inicialmente, devido às limitações tecnológicas dos aparelhos (tempo de vida da bateria, durabilidade do material implantado, entre outros), na maioria dos casos os trabalhos eram concluídos com uma simples descrição do ponto final da rota. Finalmente, após a incorporação de equipamentos com capacidade de armazenamento e de envio de dados via satélite (ex. profundidade e duração dos mergulhos, temperatura do ambiente, etc.) tem sido permitido avançar no conhecimento de como as tartarugas utilizam o ambiente tridimensional da coluna d'água nas diferentes regiões dos oceanos (Godley *et al.* 2007).

MOVIMENTOS HORIZONTAIS

Os padrões comportamentais e as características dos deslocamentos da tartaruga-de-couro variam ao longo do ciclo migratório; assim encontramos diferentes tipos de movimentação horizontal como os movimentos nas áreas de desova (ou movimentos internidais), os movimentos entre as áreas de desova/reprodução e as áreas de alimentação e os movimentos em áreas de alimentação. Cada um deles possui particularidades comportamentais e possivelmente tem finalidades específicas que são decisivas para a aptidão dos indivíduos.

Os movimentos internidais são os movimentos realizados pelas fêmeas entre desovas consecutivas (às vezes percorrendo distâncias de dezenas até centenas de quilômetros) (Georges *et al.* 2007); os machos também se aproximam dessas áreas durante o período reprodutivo, mas nunca abandonam o mar (Miller 1997).

Os indivíduos após realizarem a atividade reprodutiva tendem a migrar para áreas mais produtivas em termos de recursos alimentares (Myers & Hays 2006) com a finalidade de alimentação para reposição

da energia e tecidos investidos na reprodução, para que um novo processo reprodutivo possa ser iniciado com eficiência (Broderick *et al.* 2001). Da mesma forma, após uma apropriada aquisição/reposição de recursos alimentares em áreas de alimentação e conseqüente reserva de energia, para subsequente episódio de reprodução, a movimentação dos indivíduos tende a ocorrer das áreas de alimentação para as áreas de reprodução dando continuidade ao ciclo. Durante esses movimentos (ou migrações) os indivíduos podem percorrer distâncias de até milhares de quilômetros (Benson *et al.* 2007a). As fêmeas geralmente não desovam todos os anos, sendo que a maioria apresenta um intervalo de remigração (tempo entre sucessivas temporadas de desova) de 2-3 anos (Miller *et al.* 1997). Ainda assim, no Atlântico norte tem sido observado que alguns indivíduos costumam fazer migrações para regiões tropicais durante seus anos não reprodutivos (James *et al.* 2005b, 2006b). Para muitas espécies de tartarugas marinhas, as condições oceanográficas existentes nas áreas de alimentação antecedendo a temporada de desovas irão determinar a probabilidade de que ocorra nidificação (Broderick *et al.* 2001). Assim, diferenças na produtividade em determinadas regiões oceânicas afetam significativamente o intervalo de remigração das fêmeas (Saba *et al.* 2008, Caut *et al.* 2008).

Há ainda os movimentos que ocorrem enquanto os indivíduos se encontram nas áreas de alimentação, em áreas neríticas e/ou oceânicas com características oceanográficas favoráveis para a concentração de presas (James *et al.* 2005a,b, Eckert 2006).

A partir da velocidade de navegação, da trajetória e da forma das rotas e do tempo de permanência em certos locais é possível discriminar os tipos de movimentação horizontal (James *et al.* 2005b, Eckert 2006, Gaspar *et al.* 2006). Os movimentos migratórios entre áreas de reprodução e de alimentação (e vice-versa) se caracterizam por velocidades de deslocamento maiores que aquelas observadas durante o período reprodutivo ou durante a permanência em certas áreas de alimentação (James *et al.* 2005b,c, Eckert 2006). Por sua vez, a análise do trajeto e da forma da rota percorrida pelos indivíduos permite diferenciar comportamentos *de viagem* (movimento direto) e *de alimentação* (movimento errático) ao longo do ciclo migratório (Gaspar *et al.* 2006). Adicionalmente, o uso de determinadas técnicas para análise de séries

temporais de localização espacial (*state-space models*) permite estimar parâmetros de movimento e modos comportamentais para definir os limites entre as diferentes fases do ciclo migratório (ex. período internidal, migrações e áreas de forrageamento) (Bailey *et al.* 2008, Jonsen *et al.* 2006).

Para animais marinhos que vivem e se deslocam em um meio em contínuo movimento, como é o oceano, os movimentos desse meio podem exercer consideráveis efeitos nas trajetórias dos indivíduos (Luschi *et al.* 2003, Lambardi *et al.* 2008). As áreas oceânicas visitadas pelas tartarugas-de-couro se caracterizam pela presença de correntes oceânicas e por feições oceanográficas prevaletentes que podem consistentemente afetar as trajetórias dos deslocamentos de duas formas: (1) diretamente, exercendo uma ação mecânica durante a movimentação, afetando a forma da rota; (2) indiretamente, a circulação oceânica é responsável pela distribuição espacial diferencial dos recursos alimentares no oceano, determinando a distribuição dos produtores (planctônicos) primários e conseqüentemente a dos níveis tróficos superiores incluindo os predadores de topo como as tartarugas-de-couro (Lambardi *et al.* 2008).

MOVIMENTOS VERTICAIS

Como todos os vertebrados marinhos de respiração aérea, as atividades subaquáticas das tartarugas marinhas estão limitadas pela necessidade de repor as reservas de oxigênio. Um parâmetro fisiológico que permite fazer estimativas dos limites fisiológicos e energéticos das atividades é o limite aeróbico do mergulho ou *aerobic dive limit* (ADL), termo que se refere à duração do mergulho além do qual os níveis de lactato aumentam acima dos níveis de descanso (Kooyman *et al.* 1980). As tartarugas-de-couro apresentam adaptações fisiológicas cardiovasculares e respiratórias (tais como ajustes nos fluxos sanguíneos, bradicardia e grandes reservas de oxigênio nos músculos e no sangue) para realizar mergulhos profundos e prolongados (Lutcavage *et al.* 1992). Contudo, além dessas adaptações fisiológicas cardiovasculares e respiratórias, as necessidades metabólicas destes répteis marinhos também influenciam de forma significativa os investimentos de tempo nas diferentes atividades (Wallace & Jones 2008).

Devido ao fato de que os movimentos das tarta-

rugass-de-couro podem estar fortemente afetados por fatores oceanográficos, o comportamento de mergulho destas tartarugas pode apresentar variações espaciais e temporais, influenciados tanto por fatores ambientais como a temperatura da água, como pela disponibilidade local e a distribuição vertical das presas.

As tartarugas-de-couro apresentam padrões de mergulho distintos durante as diferentes atividades. Por exemplo, no mergulho subsuperficial (< 2-3m), as tartarugas utilizam esta profundidade de mergulho para percorrer maiores distâncias de forma mais eficiente, já que o mergulho é o suficientemente profundo para eliminar os efeitos de turbulência gerada pelo nado da tartaruga, mas ao mesmo tempo, raso o bastante para permitir uma rápida respiração quando necessário (Eckert 2002a, Reina *et al.* 2005); durante os mergulhos tipo-U, as tartarugas diminuem sua atividade próximo ao fundo oceânico, onde descansam imóveis ou se movimentam de forma lenta; já os mergulhos tipo-V, caracterizados por um período de tempo < 1min na profundidade máxima do mergulho, aparentemente possuem função de trânsito ou de busca (Reina *et al.* 2005).

TENDÊNCIAS COMPORTAMENTAIS DURANTE AS MIGRAÇÕES E OS DESLOCAMENTOS GEOGRÁFICOS

Há diferentes tendências comportamentais realizadas durante os movimentos migratórios, que podem diferir dependendo se os movimentos migratórios são realizados nas áreas de desova, se realizados entre as áreas de desova e as áreas de alimentação, se realizados nas áreas de alimentação acompanhando manchas de produtividade, ou se realizados desde áreas de alimentação para áreas de reprodução após acumulo de energia para o processo reprodutivo. Cada um desses movimentos possui particularidades que são inerentes aos processos ecológicos e fisiológicos envolvidos. A seguir, detalhamos os comportamentos envolvidos em cada um desses movimentos migratórios.

MOVIMENTOS NAS ÁREAS DE DESOVA (OU HABITATS INTERNIDAI)

As fêmeas adultas de forma geral retornam para as praias de desova em ciclos de aproximadamente

2 a 3 anos. Durante a temporada reprodutiva elas costumam desovar nas praias em intervalos que variam entre 9 a 10 dias, chegando a colocar em média de 4 a 7 ninhadas (Miller 1997, Reina *et al.* 2002). Nesse período as fêmeas grávidas podem percorrer grandes distâncias (até centenas de quilômetros) entre eventos reprodutivos consecutivos, visitando águas jurisdicionais de diferentes países (Fossette *et al.* 2008b, Witt *et al.* 2008, Eckert 2006, Hitipeuw *et al.* 2007). As praias de desova das tartarugas-de-couro se localizam tanto em ilhas oceânicas, como em áreas continentais, onde os ambientes marinhos próximos às praias geralmente apresentam características físicas distintas. Em geral as tartarugas-de-couro viajam distâncias maiores entre uma desova e outra em regiões caracterizadas por extensas plataformas continentais (como no caso da Guiana Francesa ou Gabão) em comparação com as fêmeas que desovam nas ilhas do Caribe onde a plataforma peri-insular é muito estreita (Eckert 2002a, Georges *et al.* 2007). As diferenças observadas indicam a realização de mergulhos mais rasos com predominância de movimentos horizontais que são restritos em termos da profundidade pela batimetria local nas áreas de plataforma *versus* mergulhos mais profundos com deslocamentos menores no plano horizontal nas regiões onde as águas profundas ocorrem à pequena distância da costa (Eckert 2002a, George *et al.* 2007). As oportunidades de forrageamento geralmente são limitadas nas áreas de desova, onde as condições bióticas e abióticas diferem consistentemente em relação àquelas em geral encontradas nas áreas de alimentação (Eckert *et al.* 2006). Dessa forma, as tartarugas marinhas podem compensar os elevados custos energéticos (para a produção de ovos e nas atividades envolvidas no processo de oviposição) dispendidos durante a temporada reprodutiva de duas formas: (1) reduzindo a atividade e permanecendo em áreas restritas perto do local de desova, como foi observado para as fêmeas da região leste do Oceano Pacífico na Costa Rica (Reina *et al.* 2005); ou (2) mantendo uma atividade de busca e possível alimentação, como foi sugerido no caso de algumas colônias no Mar do Caribe e Oceano Atlântico tropical (Fossette *et al.* 2007, Georges & Fossette 2006, Myers & Hays 2006).

MOVIMENTOS MIGRATÓRIOS ENTRE ÁREAS DE DESOVA E DE ALIMENTAÇÃO

Os movimentos de migração entre áreas de desova e aquelas de alimentação em geral são caracterizados por maiores velocidades de navegação que podem incluir extensos deslocamentos em águas oceânicas ou movimentos tanto costeiros como oceânicos com destino a habitats neríticos (< 200m) de alimentação (Eckert *et al.* 2006, Eckert 2006, James *et al.* 2005b).

No Pacífico leste, após a temporada reprodutiva, as fêmeas que desovam nas praias da Costa Rica e do México seguem por um corredor migratório localizado ao sul da Costa Rica que atravessa a região equatorial passando pelas ilhas Galápagos rumo ao Pacífico sul (Morreale *et al.* 1996, Eckert & Sarti 1997, Shillinger *et al.* 2008). Durante esse percurso as tartarugas-de-couro atravessam fortes correntes na região equatorial que modelam a forma das rotas até seu destino final (Shillinger *et al.* 2008).

No entanto, algumas fêmeas que foram rastreadas desde colônias localizadas no Pacífico oeste (Indonésia e Nova Guiné) apresentaram diferentes comportamentos migratórios influenciados em parte pela época do ano em que ocorre a desova (verão boreal – Indonésia, ou verão austral - Nova Guiné), o que tenderá a determinar a realização de migrações para o hemisfério norte ou para o hemisfério sul (Hitipeuw *et al.* 2007, Benson *et al.* 2007a,b). As fêmeas que desovam no verão boreal nas praias da Indonésia têm mostrado que podem realizar migrações em diversas direções: rumo ao norte próximo do Japão, para o Pacífico leste (neste caso incluindo migrações trans-oceânicas até os Estados Unidos), ou rumo ao oeste permanecendo em águas tropicais perto da Malásia e Filipinas (Benson *et al.* 2007a). No caso da população que desova no verão austral, as fêmeas monitoradas mostraram um padrão consistente e relativamente uniforme de movimentação em direção sudeste rumo às águas do Pacífico sul (Benson *et al.* 2007b). Assim, foi sugerido que o destino final de tais migrações pode estar relacionado à disponibilidade de presas (na época adequada) nas diferentes regiões oceânicas (Benson *et al.* 2007a).

No Atlântico oeste, algumas fêmeas monitoradas desde as praias de desova localizadas na Guiana Francesa e Suriname (Ferraroli *et al.* 2004), Granada

(Hays *et al.* 2004a), Trinidad (Eckert 2006) e Flórida, Estados Unidos (Eckert *et al.* 2006) se dispersaram amplamente através do Atlântico norte seguindo diversas rotas migratórias.

Já no Oceano Índico, logo após as fêmeas abandonarem as praias de desova na África do Sul, estas se mantiveram em ambientes oceânicos realizando movimentos ao longo do continente africano até o Oceano Atlântico, em provável associação com os fortes sistemas de correntes ali existentes (Lambardi *et al.* 2008).

MOVIMENTOS EM ÁREAS DE ALIMENTAÇÃO

O determinante primário dos movimentos e do comportamento das tartarugas-de-couro nas áreas de alimentação é a distribuição espacial e temporal da sua principal presa, o zooplâncton gelatinoso. No Atlântico norte ao longo da costa do Canadá, assim como no Pacífico leste, na costa de Oregon e da Califórnia, nos Estados Unidos, a ocorrência de tartarugas-de-couro têm sido frequentemente registrada nos meses da primavera e do verão e alimentando-se em habitats neríticos, quando ocorrem grandes agregações de medusas (James & Hermann 2001, James *et al.* 2005b, Benson *et al.* 2007a). Geralmente os indivíduos realizam movimentos mais localizados e restritos a pequenas áreas geográficas, sem uma direção aparente durante extensos períodos de tempo (desde semanas até vários meses) (James *et al.* 2005b, Benson *et al.* 2007b); alguns indivíduos já foram monitorados durante jornadas de ida e de volta ao longo de um ano emantiveram uma fidelidade regional em relação às áreas de alimentação (James *et al.* 2005b). Esta fidelidade regional também foi observada em fêmeas monitoradas desde as praias de desova no Mar do Caribe, quando algumas das fêmeas permaneceram na costa oeste do Atlântico norte, enquanto outras viajaram rumo ao norte e nordeste do Atlântico, e outras restringiram seus movimentos ao Atlântico tropical (Hays *et al.* 2006).

As agregações sazonais de medusas ocorrem frequentemente em áreas de ressurgências ou de descontinuidades físicas (*ex.* talude continental) (Graham *et al.* 2001), as quais são freqüentadas por indivíduos de *D. coriacea* (Eckert 2006, Eckert *et al.* 2006). Nos ambientes oceânicos *D. coriacea* se alimenta ao longo de frentes oceânicas, áreas de

convergência, e outras feições oceanográficas, as quais provêem condições adequadas para a concentração de organismos gelatinosos. As tartarugas-de-couro têm sido observadas utilizando as águas produtivas associadas à corrente do Golfo, no Atlântico norte, e em sistemas dinâmicos de fortes correntes na passagem entre os oceanos Índico e Atlântico, ao sul do continente Africano. Nestas áreas, as tartarugas em geral alternam deslocamentos diretos a uma velocidade maior (favorecidos pelas fortes correntes) com traslados mais lentos circulares relacionados a feições oceanográficas específicas que sugerem a presença de comportamentos de alimentação (Luschi *et al.* 2006, Lambardi *et al.* 2008).

No Pacífico leste, as fêmeas que desovam na Costa Rica e México, após a migração através do corredor migratório, utilizam as águas oceânicas do Pacífico sul oriental como áreas de alimentação. Estas áreas são menos previsíveis em termos de produtividade (comparadas com as regiões costeiras perto do Peru e Chile no Pacífico leste) e, portanto, o comportamento de busca das manchas (*patches*) de presas por parte dos indivíduos é mais intenso (Shillinger *et al.* 2008, Reina *et al.* 2008). Essa diferença na produtividade primária líquida entre bacias oceânicas (por exemplo, entre o Pacífico e o Atlântico) permite explicar, em grande parte, as diferenças de tamanho e de sucesso reprodutivo (*ex.* produção total de ovos) das fêmeas. Assim, fêmeas maiores que amadureceram mais rápido depositam mais ovos do que fêmeas comparativamente menores (Saba *et al.* 2007).

MOVIMENTOS MIGRATÓRIOS DESDE ÁREAS DE ALIMENTAÇÃO

Até o momento, poucos transmissores colocados em fêmeas em áreas de desova têm transmitido por tempo suficiente para permitir que seja observado o comportamento das tartarugas durante seu retorno para estas áreas, especialmente porque o intervalo de remigração é geralmente igual ou superior a dois anos. Contudo, alguns estudos pioneiros na costa do Canadá, onde indivíduos de *D. coriacea* foram capturados no mar e monitorados via satélite, permitiram acompanhar os deslocamentos migratórios desde estas áreas de alimentação (James *et al.* 2005a,b,c, James *et al.* 2006b).

Durante os movimentos migratórios realizados desde as áreas temperadas de forrageamento locali-

zadas na costa de Canadá em direção às áreas tropicais, as tartarugas-de-couro não transitam por rotas comuns e, em geral, utilizam extensas áreas do Atlântico norte. Apesar das variações existentes nas rotas individuais, em geral as tartarugas-de-couro que foram monitoradas durante migrações de ida e de volta entre áreas temperadas e tropicais apresentam uma certa fidelidade regional pelas áreas de alimentação (ex. voltam para a mesma região ocupada previamente) (James *et al.* 2005a). Geralmente o momento de partida das áreas de alimentação ocorre depois do verão boreal, durante os meses de outono. Nesta fase, a velocidade de navegação aumenta consideravelmente durante os primeiros dias ou nas primeiras semanas e se mantém relativamente elevada durante o período migratório (James *et al.* 2005b), sendo maior durante o período diurno do que durante o período noturno (Jonsen *et al.* 2006).

Indivíduos subadultos (comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) < 140cm; James *et al.* 2006b) e adultos de ambos os sexos têm mostrado que realizam movimentos migratórios entre áreas temperadas e tropicais, inclusive durante anos não reprodutivos (ex. machos e fêmeas). A motivação para a realização de tais movimentos é ainda desconhecida, mas acredita-se que sirvam para aproveitar oportunidades de forrageamento sobre as agregações sazonais de presas durante o retorno às áreas de alimentação neríticas (James *et al.* 2005b).

O SEXO E A CONDIÇÃO REPRODUTIVA AFETANDO OS PADRÕES COMPORTAMENTAIS NA MIGRAÇÃO

O rastreamento de indivíduos nas áreas de alimentação oferece a oportunidade de examinar o comportamento de indivíduos de diferentes sexos e estágios reprodutivos. Assim, tem sido observado que os machos também realizam migrações para as áreas reprodutivas tropicais próximas às praias de desova localizadas no Mar do Caribe e na América Central, possivelmente em uma frequência maior do que as fêmeas (James *et al.* 2005a,b,c). Além disto, algumas fêmeas, durante anos não reprodutivos, e alguns subadultos também costumam realizar migrações entre as áreas de alimentação na costa do Canadá e as áreas tropicais, embora tendam a permanecer em áreas oceânicas (longe da costa), em contraposição aos machos e as fêmeas durante os anos reprodutivos,

os quais em geral se localizam em habitats costeiros (James *et al.* 2005b,c).

Embora a fidelidade por áreas de desova (ex. retorno para as mesmas áreas de desova durante sucessivas temporadas reprodutivas) tenha sido demonstrada para as fêmeas de *D. coriacea* (através da recaptura de indivíduos marcados), estudos de telemetria por satélite com machos desta espécie indicaram que estes também apresentam fidelidade por áreas de reprodução específicas (James *et al.* 2005c).

Uma diferença interessante entre os sexos é que durante os anos reprodutivos os machos tendem a chegar antes do começo da temporada de desova das fêmeas e tendem a se localizar em áreas próximas às praias de desova, ao contrário das fêmeas, que podem percorrer grandes distâncias no período entre uma desova e outra. Este comportamento tem sido visto como uma adaptação dos machos para maximizar as probabilidades de acasalamento com várias fêmeas antes que as primeiras desovas aconteçam (James *et al.* 2005c). Em geral, os machos iniciam a migração rumo às áreas de alimentação mais cedo do que as fêmeas, em período próximo ao mês de pico da temporada de desova (James *et al.* 2005c). Este padrão já foi observado em outras espécies de tartarugas marinhas, uma vez que as fêmeas de algumas espécies em geral rejeitam os machos após terem iniciado o período inicial de cópula (Hays *et al.* 2001) ou de oviposição (Plotkin *et al.* 1996).

TENDÊNCIAS NA MOVIMENTAÇÃO VERTICAL

Um importante aspecto das movimentações comportamentais das tartarugas-de-couro diz respeito às movimentações verticais por elas realizadas, as quais implicam em um considerável conjunto de ajustes fisiológicos, morfológicos e comportamentais que interagem para permitir e para tornar eficiente o mergulho em um amplo espectro de profundidades nos oceanos.

OS MERGULHOS EM ÁREAS DE REPRODUÇÃO OU DESOVA

Considerando que as características físicas dos ambientes marinhos próximos às praias de desova, em especial a batimetria, variam entre as regiões geográficas, os indivíduos de *D. coriacea* tendem a

ajustar o seu comportamento de mergulho, de acordo com a batimetria do local (Georges *et al.* 2007).

A realização de mergulhos de maior profundidade e duração foram observados em indivíduos de *D. coriacea* em áreas de desova localizadas nas ilhas do Mar do Caribe, onde ambientes de águas profundas (> 1000 m) ocorrem próximos à costa (Eckert 2002b, Eckert *et al.* 1989), em oposição aos mergulhos comparativamente mais rasos e de menor duração observados em áreas de desova continentais caracterizadas por extensas plataformas continentais (ex. Guiana Francesa) (Fossette *et al.* 2007).

Os mergulhos de maior duração de permanência no fundo (os chamados tipo-U), que indicam comportamentos de descanso ou de diminuição do gasto metabólico, foram observados em áreas do Pacífico oeste no Mar da China (Eckert *et al.* 1996) e no Pacífico leste na Costa Rica (Reina *et al.* 2005). Nessas áreas, as tartarugas permanecem em águas pouco profundas, realizando mergulhos de maior duração próximos ao fundo oceânico. Esse tipo de comportamento foi indicado como uma possível tentativa das fêmeas em evitar interações com os machos (Reina *et al.* 2005). A permanência delas por mais tempo no fundo oceânico restringiria a possibilidade das interações sexuais. Em contraste, no Atlântico, tanto nas áreas de desova localizadas em algumas ilhas do Mar do Caribe como na Guiana Francesa, as fêmeas de *D. coriacea* percorrem grandes distâncias e mergulham com acentuada frequência, indicando que mantêm uma intensa atividade de movimentação entre uma e outra desova (Eckert 2002a, Fossette *et al.* 2007). Para fêmeas de *D. coriacea* na ilha Granada, no sul do Mar do Caribe foram observadas claras diferenças nos padrões de mergulho ao longo do ciclo diário, com a realização de mergulhos mais frequentes e mais rasos durante o período noturno, sugerindo que as fêmeas em geral se alimentam de organismos gelatinosos que realizam migrações verticais (sobem em direção à superfície durante a noite e descem a maiores profundidades ao amanhecer) (Eckert *et al.* 1989, Myers & Hays 2006). Embora na região da Guiana Francesa as fêmeas não possuam diferenças diárias nos padrões de mergulho, um tipo de mergulho (chamado como tipo-W), que é caracterizado por contínuas mudanças de profundidade (> 2 m) e por acentuados movimentos na fase profunda do mergulho, tem sido associado a possíveis eventos

de alimentação (os quais foram inferidos a partir de registros de movimentos do bico, através de sensores mandibulares) (Fossette *et al.* 2008b).

De forma geral, as tartarugas-de-couro mostram uma tendência a realizar mergulhos mais profundos quanto maior for a distância que estejam da costa. Isto é sugestivo de que na maioria dos casos elas tendem a acompanhar a batimetria do fundo oceânico, principalmente nas áreas em que a plataforma continental é extensa (Fossette *et al.* 2007, Eckert *et al.* 1996). Tem sido mostrado que, próximo à costa, as tartarugas-de-couro costumam realizar mergulhos comparativamente mais rasos e com menor duração (o chamado mergulho sub-superficial ou do tipo-1). Este tipo de mergulho permite aos indivíduos se deslocarem de forma mais efetiva (ex. maior eficiência no nado, ver acima) na hora de abandonar as regiões do mar no entorno das praias de desova ou também em momentos próximos ao término do intervalo internidal, quando as tartarugas novamente se aproximam da costa (Southwood *et al.* 1999, Myer & Hays 2006, Fossette *et al.* 2007).

O mergulho mais longo registrado até agora para *D. coriacea* foi de 86,5 min (López-Mendilaharsu *et al.* 2008), contudo, a maioria dos mergulhos apresenta uma duração 10-20 min (Hays *et al.* 2004, Sale *et al.* 2006). Vários autores têm calculado estimativas para o limite aeróbico do mergulho (ADL) (Lutcavage *et al.* 1992, Southwood *et al.* 1999, Wallace *et al.* 2005, Bradshaw *et al.* 2007) com a finalidade de avaliar os custos tempo-atividade para estes répteis marinhos (Wallace & Jones 2008). Recentemente, utilizando medidas do gasto metabólico de indivíduos no mar, Wallace *et al.* (2005) estimaram esse limite entre 11,7 e 44,3 min, e Bradshaw *et al.* (2007), através de inferências do gasto metabólico de perfis de mergulho, reportaram que esse limite varia entre 19 e 48 min. De acordo com Thompson & Fedak (2001), os vertebrados marinhos de respiração aérea devem regularmente se aproximar dos limites do mergulho aeróbico (ADL) ou mesmo excedê-los, mesmo quando as condições de forrageamento forem vantajosas. Nas áreas de desova, as tartarugas-de-couro geralmente mergulham nesses limites, o que em alguns casos tem sido considerado como um indicio adicional da ausência de alimentação (Wallace *et al.* 2005) e, em outros, como um comportamento de forrageamento oportunista embora não-ótimo (Fossette *et al.* 2007).

OS MERGULHOS EM HABITATS NERÍTICOS E EM HABITATS OCEÂNICOS

Em ambientes oceânicos as tartarugas-de-couro são capazes de mergulhar até profundidades maiores do que 1000m (Doyle *et al.* 2008, López-Mendilaharsu *et al.* 2008), mas a maioria dos mergulhos ocorre na zona epipelágica (< 200 m) (Hays *et al.* 2004b). Em habitats neríticos, onde a batimetria restringe a profundidade máxima dos mergulhos, esta tartaruga se alimenta de organismos na coluna de água (James *et al.* 2006b). Portanto, as tartarugas-de-couro podem modificar seus padrões de mergulho de forma oportunista, já que as presas geralmente se distribuem em manchas tanto em ambientes neríticos como oceânicos. *Dermochelys coriacea* apresenta então uma grande plasticidade comportamental para explorar áreas de forrageamento heterogêneas em termos de produtividade (Hays *et al.* 2006).

Um estudo realizado em filhotes e juvenis de *D. coriacea* (criados em cativeiro), onde foi monitorado o comportamento vertical e a resposta às presas nesses estágios de desenvolvimento, permitiu comprovar a existência de mergulhos tipo-V nos mesmos. Adicionalmente, os indivíduos maiores (7-10 semanas de vida) realizaram mergulhos mais profundos e de maior duração do que os indivíduos menores (2-6 semanas de vida), sendo que todos se alimentaram exclusivamente de organismos gelatinosos, indicando que os hábitos de vida de *D. coriacea* estão presentes após as primeiras semanas de vida dos filhotes (Salmon *et al.* 2004).

Nos adultos, o comportamento de movimentação vertical durante as migrações apresenta variações, dependendo do destino dos mesmos. Os indivíduos retornando para as áreas de alimentação imediatamente após a temporada de desova geralmente tendem a aproveitar as oportunidades de forrageamento ao longo da trajetória, modificando os padrões de mergulho e as suas atividades diárias de acordo com as condições locais (Hays *et al.* 2006). Deste modo as tartarugas passam a mergulhar continuamente e, geralmente, a duração dos mergulhos aumenta consideravelmente, sugerindo que isto se deva a uma maior taxa de encontro de presas (Hays *et al.* 2004a). Nesse período, os padrões de mergulho diários são evidentes e, em geral são caracterizados por mergulhos relativamente rasos e de maior duração durante a noite, em

contraposição aos mergulhos profundos esporádicos e uma permanência de tempo predominante em águas superficiais durante o dia, sugerindo uma alimentação sobre organismos que realizam migrações verticais (Hays *et al.* 2004a, Hays *et al.* 2006, Eckert 2006, Sale *et al.* 2006) (ver acima).

Por outro lado, o comportamento vertical de *D. coriacea* tende a se modificar conspicuamente nas áreas de alimentação neríticas de regiões temperadas. Nessas áreas, os mergulhos tendem a ser mais rasos e mais breves e as diferenças nos padrões de mergulho entre períodos diurno e noturno tendem a desaparecer (James *et al.* 2006b). Geralmente nesses habitats as presas se concentram e se distribuem próximo à superfície, razão pela qual as tartarugas-de-couro não precisam mergulhar profundamente para localizar e capturar suas presas (James *et al.* 2006b, Hays *et al.* 2006, Eckert 2006). Este comportamento foi observado nas águas temperadas do Atlântico oeste, próximo à costa do Canadá (James *et al.* 2006b), em uma área de ressurgência em frente à costa da Mauritânia, na África (Eckert 2006) e ao sudoeste do continente Africano, na passagem do Oceano Índico para o Atlântico, em região sob a influência da corrente fria de Bengala (Sale *et al.* 2006). Em algumas áreas de alimentação da zona temperada (ex. costa este do Canadá) tem também sido observado que durante o período diurno as tartarugas-de-couro em geral permanecem mais tempo na superfície (Eckert 2006, James *et al.* 2006b). Isto é compatível com a observação de tartarugas manipulando as presas (James & Herman 2001) e descansando na superfície (James *et al.* 2006b). Este comportamento observado em indivíduos de *D. coriacea* parece ter função em facilitar a digestão de grandes volumes de presas, as quais se encontram a baixas temperaturas, nas frias águas das regiões temperadas (James *et al.* 2005b, James *et al.* 2006b).

Em contraste ao comportamento dos indivíduos nas áreas temperadas de forrageamento, as tartarugas-de-couro apresentam diferenças características nos padrões diários de mergulho durante as migrações para as áreas de reprodução e/ou de alimentação localizadas nos trópicos (James *et al.* 2006b). Estes padrões ao longo do ciclo diário de 24 horas (ex. maior proporção de tempo em águas superficiais durante o dia em relação à noite, mergulhos diurnos consideravelmente mais profundos e esporádicos em contraste aos

mergulhos noturnos a menores profundidades e de longa duração) semelhantes aos observados durante as migrações pós-desova (ver acima) são consistentes com o comportamento de alimentação de *D. coriacea* sobre organismos que realizam migrações verticais (Hays *et al.* 2004a). Hipóteses alternativas para explicar estas variações nos padrões de mergulho também foram apresentadas por alguns autores, sendo que os indivíduos, após deixarem as áreas alimentação localizadas em altas latitudes, possivelmente apresentam uma menor necessidade de aproveitar as oportunidades de forrageamento durante a migração (James *et al.* 2005b, James *et al.* 2006b). Uma das hipóteses considera que os mergulhos profundos e de maior duração representam um comportamento para evitar possíveis predadores (ex. redução visual da silhueta na superfície). Contudo, se a predação nestas classes de tamanho (adulto e sub-adulto) é baixa, possivelmente existem vantagens adicionais que justifiquem passar esses longos períodos de tempo mergulhando. Adicionalmente, diferenças na flutuação dos indivíduos pela redução do tecido adiposo durante a migração, poderiam explicar as mudanças nos padrões de mergulho em relação às áreas de forrageamento (James *et al.* 2005b). Por outro lado, outras hipóteses indicam que os mergulhos profundos durante o dia podem ter uma função termorreguladora (ex. mergulhos profundos para esfriar o corpo durante períodos de elevada atividade) (James *et al.* 2005b) e que a maior proporção de tempo passado em águas superficiais durante o dia pode indicar oportunidades de receber indicações de navegação pelo sol durante a migração (James *et al.* 2006b).

CONCLUSÕES

Os estudos têm mostrado que as feições oceanográficas (sistemas de correntes, vórtices (*eddies*), frentes oceânicas e áreas de convergência, entre outros) são fatores-chave na determinação dos padrões de movimentação registrados em *D. coriacea*, produzindo movimentos de curso reto e constante em grande escala e trajetórias erráticas ou circulares em áreas pequenas. Em regiões caracterizadas por dinâmicas oceanográficas diferentes, as tartarugas-de-couro podem mostrar estratégias diversas de navegação, tanto aproveitando as correntes como nadando de forma independente a estas.

Existem diferenças comportamentais entre as colônias que desovam nas diversas regiões oceânicas. Por exemplo, encontramos tendências de ampla dispersão e movimentos migratórios em várias direções após o fim da temporada reprodutiva (ex. populações do Atlântico oeste e do Pacífico oeste) em contraposição com os movimentos migratórios pós-desova de populações onde os indivíduos se movimentam através de um corredor migratório comum (população do Pacífico leste). O destino final dessas migrações em alguns casos vai depender da disponibilidade de presas no período adequado nas diversas regiões oceânicas.

Apesar de que não esteja claro se *D. coriacea* se alimenta durante o período reprodutivo, existem dois tipos de comportamento bem diferenciados, onde a tendência de uma pouca movimentação para reduzir o gasto metabólico durante essa fase do ciclo migratório de algumas colônias (ex. Pacífico leste) se contrapõe à intensa movimentação com uma aparente busca de alimento por parte de outras (ex. Atlântico oeste).

As fêmeas que utilizam áreas de alimentação menos previsíveis onde o comportamento de busca é mais intenso (ex. Pacífico leste), geralmente apresentam um intervalo de remigração mais prolongado do que as fêmeas que se alimentam em regiões onde a disponibilidade de recursos é maior.

Em geral existe uma tendência ao predomínio de comportamentos de mergulho mais rasos nas áreas temperadas e comportamentos de mergulho profundo em águas tropicais e subtropicais. Estas mudanças latitudinais nos padrões de mergulho de *D. coriacea* parecem refletir mudanças na composição local e distribuição vertical das presas, uma vez que existe maior ocorrência de organismos gelatinosos de distribuição mais rasa em regiões de águas temperadas frias (altas latitudes) *versus* organismos de distribuição mais profunda em regiões de águas mais quentes (latitudes medias ou baixas) (Hays *et al.* 2006). Contudo, em regiões tropicais e subtropicais alguns fatores oceanográficos preponderantes (tais como as áreas de ressurgência, sistemas de correntes, frentes oceânicos, etc.) geralmente favorecem a concentração de organismos de distribuição mais rasa (ex. medusas), os quais podem provocar mudanças nos padrões de mergulho das tartarugas, fugindo em alguns casos, a essa tendência geral (Eckert 2006, Sale *et al.* 2006).

A relativa falta de informação sobre populações ameaçadas nas áreas marinhas frequentemente impede que estratégias adequadas de conservação sejam definidas. Entender os movimentos e os padrões de uso espacial de populações ameaçadas ao longo da sua área de distribuição constitui um elemento essencial para sua conservação, principalmente para espécies como as tartarugas marinhas, que podem utilizar amplas áreas oceânicas (Doyle *et al.* 2008). Neste sentido, o conhecimento sobre o comportamento referente a deslocamentos e o uso do habitat (tais como áreas de alimentação e de reprodução) podem auxiliar e orientar a definição de áreas prioritárias onde os esforços de conservação precisam ser mais efetivamente implementados (Luschi *et al.* 2006, Doyle *et al.* 2008).

AGRADECIMENTOS: Este estudo constitui parte da tese de Doutorado de M.L.M.. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida a M.L.M. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (processos n.ºs. 307653/2003-0 e 477715/2006-0) e à FAPERJ (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro) através do Programa “Cientistas do Nosso Estado” (Processo E-26/100.471.2007) pelos auxílios concedidos a C.F.D.R.. A foto utilizada neste artigo foi gentilmente cedida pelo Banco de Imagens do Projeto TAMAR.

REFERÊNCIAS

- BAILEY, H.; SHILLINGER, G.; PALACIOS, D.; BOGRAD, S.; SPOTILA, J.; PALADINO, F. & BLOCK, B. 2008. Identifying and comparing phases of movement by leatherback turtles using state-space models. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 356: 128-135.
- BENSON, S.R.; DUTTON, P.H.; HITIPEUW, C.; SAMBER, B.; BAKARBESSY, J. & PARKER, D. 2007a. Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi, Bird's Head Peninsula, Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*, 6: 150-154.
- BENSON, S.R. KISOKAU, K.M.; AMBIO, L.; REI, V.; DUTTON, P.H. & PARKER, D. 2007b. Beach use, internesting movement, and migration of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting on the north coast of Papua New Guinea. *Chelonian Conservation and Biology*, 6: 7-14.
- BRODERICK, A.C.; GODLEY, B.J. & HAYS, G.C. 2001. Trophic status drives inter-annual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 268: 1481-1487.
- CARR, A. 1952. Handbook of Turtles. Cornell University Press. Ithaca, NY. 542p.
- CAUT, S.; GUIRLET, E.; ANGULO, E.; DAS, K. & GIRONDOT, M. 2008. Isotope Analysis Reveals Foraging Area Dichotomy for Atlantic Leatherback Turtles. *PLoS ONE*, 3: e1845. doi:10.1371/journal.pone.0001845.
- DAVENPORT, J. 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: energetics of the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *British Herpetological Society Bulletin*, 62: 4-8.
- DOYLE, T.K.; HOUGHTON, J.D.R.; O'SÚILLEABHÁIN, P.F.; HOBSON, V.J.; MARNELL, F.; DAVENPORT, J. & HAYS, G.C. 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research*, 4: 23-31.
- ECKERT, S.A. & ECKERT, K.L. 1986. Harnessing leatherbacks. *Marine Turtle Newsletter*, 37: 1-3.
- ECKERT, S.A. & SARTI, L.M. 1997. Distant fisheries implicated in the loss of the world's largest leatherback nesting population. *Marine Turtle Newsletter*, 78: 2-7.
- ECKERT, S.A. 1998. Perspectives on the use of satellite telemetry and other electronic technologies for the study of marine turtles, with reference to the first year long tracking of leatherback sea turtles. In: S.P. Epperly & J. Braun. (eds.). Proceedings of the Seventeenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-415. 294p.
- ECKERT, S.A.; ECKERT, K.L.; PONGANIS, P. & KOOYMAN, G.L. 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Canadian Journal of Zoology*, 67: 2834-2840.
- ECKERT, S.A.; LIEW, H.-C.; ECKERT, K.L. & CHAN, E.-H. 1996. Shallow water diving by leatherback turtles in the South China Sea. *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 237-243.
- ECKERT, S.A. 2002a. Swim speed and movement patterns of gravid leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) at St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Biology*, 205: 3689-3697.
- ECKERT, S.A. 2002b. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Marine Ecology Progress Series*, 230: 289-293.
- ECKERT, S.A. 2006. High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Marine Biology*, 149: 1257-1267.

- ECKERT, S.A.; BAGLEY, D.; KUBIS, S.; EHRHART, L.; JOHNSON, C.; STEWART, K. & DEFREESE, D. 2006. Internesting, post-nesting movements and foraging habitats of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in Florida. *Chelonian Conservation and Biology*, 5: 239-248.
- FERRAROLI, S.; GEORGES, J.-Y.; GASPAS, P. & MAHO, Y.L. 2004. Where leatherback turtles meet fisheries. *Nature*, 429: 521-522.
- FOSSETTE, S.; FERRAROLI, S.; TANAKA, T.; ROBERT-COUDERT, Y.; ARAI, N.; SATO, K.; NAITO, Y.; LE MAHO, Y. & GEORGES, J.-Y. 2007. Dispersal and dive patterns in gravid leatherback turtles during the nesting season in French Guiana. *Marine Ecology Progress Series*, 338: 233-247.
- FOSSETTE, S.; DE THOISY, B.; KELLE, L.; VERHAGE, B.; FRETEY, J. & GEORGES, J.-Y. 2008a. The world's largest leatherback rookeries: conservation and research in French Guiana, Surinam and Gabon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 356: 69-82.
- FOSSETTE, S.; GASPAS, P.; HANDRICH, Y.; LE MAHO, Y. & GEORGES, J.-Y. 2008b. Dive and beak movement patterns in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) during inter-nesting intervals in French Guiana. *Journal of Animal Ecology*, 77: 236-246.
- FRETEY, J. 2001. *Biogeography and Conservation of Marine Turtles of the Atlantic Coast of Africa*. CMS Technical Series Publication no. 6, UNEP/CMS Secretariat, Bonn, Germany, 429p.
- GASPAS, P.; GEORGES, J.Y.; FOSSETTE, S.; LENOBLE, A.; FERRAROLI, S. & MAHO, Y. 2006. Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 2697-2702.
- GEORGES, J.-Y. & FOSSETTE, S. 2006. Estimating body mass in leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 255-262.
- GEORGES, J.Y.; FOSSETTE, S.; BILLES, A.; FERRAROLI, S.; FRETEY, J.; GRÉMILLET, D.; LE MAHO, Y.; MYERS, A.E.; TANAKA, H. & HAYS, G.C. 2007. Meta-analysis of movements in Atlantic leatherback turtles during the nesting season: conservation implications. *Marine Ecology Progress Series*, 338: 225-232.
- GRAHAM, W.M.; PAGE'S, F. & HAMNER, W.M. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia*, 451: 199-212.
- HAYS, G.C.; BRODERICK, A.C.; GLEN, F.; GODLEY, B.J. & NICHOLS, W.J. 2001. The movements and submergence behavior of male green turtles at Ascension Island. *Marine Biology*, 139: 395-399.
- HAYS, G.C.; HOUGHTON, J.D.R.; ISAACS, C.; KING, R., LLOYD, C. & LOVELL, P. 2004a. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Animal Behaviour*, 67: 733-743.
- HAYS, G.C.; HOUGHTON, J.D.R. & MYERS, A.E. 2004b. Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*, 429: 522-522.
- HAYS, G.C.; HOBSON, V.J.; METCALFE, J.D.; RIGHTON, D. & SIMS, D.W. 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology*, 87: 2647-2656.
- HITIPEUW, C.; DUTTON, P.H.; BENSON, S.R.; THEBU, J. & BAKARBESSY, J. 2007. Population status and internesting movement of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting on the northwest coast of Papua, Indonesia. *Chelonian Conservation and Biology*, 6: 28-36.
- HOUGHTON, J.D.R.; DOYLE, T.K.; WILSON, M.W.; DAVENPORT, J. & HAYS, G.C. 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. *Ecology*, 87: 1967-1972.
- HUGHES, G.R.; LUSCHI, P.; MENCACCI, R. & PAPI, F. 1998. The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 229: 209-217.
- JAMES, M.C. & HERMAN, T.B. 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. *Chelonian Conservation and Biology*, 4: 202-205.
- JAMES, M.C. & MROSOVSKY, N. 2004. Body temperatures of leatherback turtles *Dermochelys coriacea* in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1302-1306.
- JAMES, M.C.; OTTENSMEYER, C.A. & MYERS, R.A. 2005a. Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters: new directions for conservation. *Ecology Letters*, 8: 195-201.
- JAMES, M.C.; MYERS, R.A. & OTTENSMEYER, C.A. 2005b. Behaviour of leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, during the migratory cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1547-1555.
- JAMES, M.C.; ECKERT, S.C. & MYERS, R.A. 2005c.

- Migratory and reproductive movements of male leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Marine Biology*, 147: 845-853.
- JAMES, M.C.; DAVENPORT, J. & HAYS, G.C. 2006a. Expanded thermal niche for a diving vertebrate : A leatherback turtle diving into near-freezing water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 355: 221-226.
- JAMES, M.C.; OTTENSMEYER, C.A.; ECKERT, S.A. & MYERS, R.A. 2006b. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 754-765.
- JONSEN, I.D.; MYERS, R.A. & JAMES, M.C. 2006. Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1046-1057.
- KOOYMAN, G.L.; WAHRENBROCK, E.A.; CASTELLINI, M.A.; DAVIS, R.W. & SINNETT, E.E. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B*, 138: 335-346.
- LAMBARDI, P.; LUTJEHARMS, J.R.E.; MENCACCI, R.; HAYS, G.C. & LUSCHI, P. 2008. Influence of ocean currents on long-distance movement of leatherback sea turtles in the Southwest Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 353: 289-301.
- LÓPEZ-MENDILAHARSU, M.; ROCHA, C.F.D.; DOMINGO, A.; WALLACE, B.P. & MILLER, P. 2008. Prolonged, deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*: pushing their aerobic dive limits. *JMBA2 - Biodiversity Records*, 6274: 1-3.
- LUSCHI, P.; SALE, A.; MENCACCI, R.; HUGHES, G.R.; LUTJEHARMS, J.R.E. & PAPI, F. 2003. Current transport in leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(Suppl 2): 129-132.
- LUSCHI, P.; LUTJEHARMS, J.R.E.; LAMBARDI, P.; MENCACCI, R.; HUGHES, G.R. & HAYS, G.C. 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. *South African Journal of Science*, 102: 51-58.
- LUTCAVAGE, M.E.; BUSHNELL, P.G. & JONES, D.R. 1992. Oxygen stores and aerobic metabolism in the leatherback sea turtle. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 348-351.
- MARQUEZ, M.R. 1990. *Sea turtles of the world*. FAO Fisheries Synopsis No. 125, Vol. 11. Rome, FAO. 81p.
- MEYLAN, A.B. 1982. Sea turtle migration - evidence from tag returns. Pp. 91-100. *In*: K.A. Bjorndal (ed.). *Biology and Conservation of Sea Turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 583p.
- MILLER, J.D. 1997. Reproduction in sea turtles. Pp. 51-81. *In*: P.L. Lutz & J.A. Musick (eds.). *The Biology of Sea Turtles*, Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, USA. 432p.
- MORREALE, S.J.; STANDORA, E.A.; SPOTILA, J.R.; PALADINO, F.V. 1996. Migration corridor for sea turtles. *Nature*, 384: 319-320.
- MUSICK, J.A. & LIMPUS, C.J. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. Pp. 137-163. *In*: P.L. Lutz & J.A. Musick (eds.). *The Biology of Sea Turtles*, Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, USA. 432p.
- MYERS, A.E. & HAYS, G.C. 2006. Do leatherback turtles *Dermochelys coriacea* forage during the breeding season? A combination of data-logging devices provide new insights. *Marine Ecology Progress Series*, 322: 259-267.
- PLOTKIN, P.T.; OWENS, D.W.; BYLES, R.A. & PATTERSON, R. 1996. Departure of male olive ridley turtles (*Lepidochelys olivacea*) from a nearshore breeding ground. *Herpetologica*, 52: 1-7.
- PRITCHARD, P.C.H. 1973. International migrations of South American sea turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae). *Animal Behaviour*, 21: 18-27.
- PRITCHARD, P.C.H. 1976. Post-nesting movements of marine turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia*, 1976: 749-754.
- REINA, R.D.; MAYOR, P.A.; SPOTILA, J.R.; PIEDRA, R. & PALADINO, F.V. 2002. Nesting ecology of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988-89 to 1999-2000. *Copeia*, 2002: 653-664.
- REINA, R.D.; ABERNATHY, K.J.; MARSHALL, G.J. & SPOTILA, J.R. 2005. Respiratory frequency, dive behavior and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 316: 1-16.
- SABA, V.S.; SANTIDRIAN-TOMILLO, P.; REINA, R.D.; SPOTILA, J.R.; MUSICK, J.A.; EVANS, D.A. & PALADINO, F.V. 2007. The effect of the El Niño Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *Journal of Applied Ecology*, 44: 395-404.
- SABA, V.S.; SHILLINGER, G.L.; SWITHENBANK, 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 the ENSO. *Deep-Sea Research I*, 55: 646-660.
- SALE, A.; LUSCHI, P.; MENCACCI, R.; LAMBARDI, P.; HUGHES, G.R.; HAYS, G.C.; BENVENUTI, S. & PAPI, F. 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 328: 197-210.
- SALMON, M.; JONES, T.T. & HORCH, K.W. 2004. Ontogeny of Diving and Feeding behavior in Juvenile Seaturtles: Leatherback Seaturtles (*Dermochelys coriacea* L) and Green Seaturtles (*Chelonia mydas*) in the Florida Current. *Journal of Herpetology*, 38 (1): 36-43.
- SHILLINGER, G.L.; PALACIOS, D.M.; BAILEY, H.; BOGRAD, S.J.; SWITHENBANK, A.M.; GASPARI, P.; WALLACE, B.P.; SPOTILA, J.R.; PALADINO, F.V.; PIEDRA, R.; ECKERT, S.A. & BLOCK, B.A. 2008. Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biology*, 6: e171 doi:10.1371/journal.pbio.0060171.
- SOUTHWOOD, A.L.; ANDREWS, R.D.; LUTCAVAGE, M.E.; PALADINO, F.V.; WEST, N.H.; GEORGE, R.H. & JONES, D.R. 1999. Heart rates and diving behavior of leatherback sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Experimental Biology*, 202: 1115-1125.
- SPOTILA, J.R.; DUNHAM, A.E.; LESLIE, A.J.; STEYERMARK, A.C.; PLOTKIN, P.T. & PALADINO, F.V. 1996. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: Are leatherback turtles going extinct? *Chelonian Conservation and Biology*, 2: 209-222.
- SPOTILA, J.R.; REINA, R.D.; STEYERMARK, A.C.; PLOTKIN, P.T. & PALADINO, F.V. 2000. Biodiversity: Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*, 405: 529-530
- THOMÉ, J.C.A.; BAPTISOTTE, C.; MOREIRA, L.M.; SCALFONI, J.T.; ALMEIDA, A.P.; RIETH DB. & BARATA, P.C.R. 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 Conservation and Biology*, 6: 15-27.
- THOMPSON, D. & FEDAK, M.A. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour*, 61: 287-296.
- WALLACE, B.P.; WILLIAMS, C.L.; PALADINO, F.V.; MORREALE, S.J.; LINDSTROM, R.T. & SPOTILA, J.R. 2005. Bioenergetics and diving activity of internesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *Journal of Experimental Biology*, 208: 3873-3884.
- WALLACE, B.P. & JONES, T.T. 2008. What makes sea turtles go: A review of metabolic rates and their consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 356: 8-24.
- WITT, M.J.; BRODERICK, A.C.; JOHNS, D.J.; MARTIN, C.; PENROSE, R.; HOOGMOED, M.S. & GODLEY, B.J. 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 337: 231-244.
- WITT, M.J.; BRODERICK, A.C.; COYNE, M.; FORMIA, A.; NGOUESSONO, S.; PARNELL, R.J.; SOUNGUET, G-P. & GODLEY, B.J. 2008. Satellite tracking highlights difficulties in the design of effective protected areas for leatherback turtles during the internesting period. *Oryx*, 42(2): 296-300.

Submetido em 25/09/2008.

Aceito em 27/11/2008.

ANEXO C

Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jembe



Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean

Milagros López-Mendilaharsu^{a,b,*}, Carlos F.D. Rocha^a, Philip Miller^c, Andrés Domingo^d, Laura Prosdocimi^e

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier 524, 20550-013, Maracanã, RJ, Brazil

^b Karumbé, Giannattasio, Km. 30.500, El Pinar, Canelones, 15008, Uruguay

^c Centro de Investigación y Conservación Marina, Giannattasio, km. 30.500, El Pinar, Canelones, 15008, Uruguay

^d Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, Recursos Pelágicos, Constituyente 1497, Montevideo, 11200, Uruguay

^e Laboratorio de Genética de Poblaciones, Dpto. Ecología, Genética y Evolución, Universidad de Buenos Aires, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 January 2009

Received in revised form 3 July 2009

Accepted 7 July 2009

Keywords:

Dermochelys coriacea

Dive depth

Dive duration

Foraging grounds

High use areas

Marine turtles

ABSTRACT

Leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, undertake broad oceanic movements while traveling between breeding and foraging areas. While satellite telemetry has been used to investigate long-term movements and diving patterns of leatherback turtles around the world, behavioral information for this species in the South Atlantic Ocean is limited. Here we present the first data on movements, habitat use and diving behavior of leatherback turtles in the Southwest Atlantic Ocean (SWA). Four leatherback turtles (two females, one male and one subadult) were fitted with satellite relayed data loggers (SRDL) in 2005 and 2006 after being incidentally captured by industrial (high seas pelagic longlines) and artisanal (coastal bottom-set gillnets) Uruguayan fisheries. Turtles tended to remain in the western side of the South Atlantic Ocean where specific areas were frequented, in one instance showing a round-trip migration between temperate and tropical waters. Previously unidentified high use areas were recognized along continental shelf and break waters in the SWA, both in temperate and tropical regions. Leatherback turtles exhibited seasonal migration patterns and displayed marked changes in diving behavior between high use areas. Furthermore, our results highlight the importance of the Rio de la Plata estuary as a key foraging area for *D. coriacea* in the SWA which should be considered a central focus of attention for future research and conservation efforts.

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, is a cosmopolitan species that spends most of its life in the open ocean, occurring throughout tropical, temperate and polar oceans of the world (Pritchard, 1973; James et al., 2006a). They are specialized predators of gelatinous zooplankton such as coelenterates (class Scyphozoa, and Siphonophora) and pelagic tunicates such as pyrosomas and salps (Davenport, 1998; James and Herman, 2001; Estrades et al., 2007; Witt et al., 2007). Hence, their diving behavior can display spatial and temporal variations, which is affected not only by environmental factors but also by the local availability and vertical distribution of prey species (Hays et al., 2004a; Sale et al., 2006; Luschi et al., 2006). This preference for patchily distributed pelagic prey causes this species to travel over large regions in search of macrozooplankton (Hays et al., 2004b; Sale et al., 2006).

Leatherback turtle's movements may be strongly influenced by oceanographic features such as frontal zones which are commonly found where currents converge or along their margins, producing different behaviors such as large scale straight displacements or tortuous routes over small areas (Ferraroli et al., 2004; Hays et al., 2006; Luschi et al., 2006). Leatherback turtles globally undertake long-distance migrations over thousands of kilometers (Benson et al., 2007). Satellite transmitter data from post-nesting leatherback turtles revealed divergent migratory behaviors between ocean basins. For instance, it has been suggested that post-nesting Atlantic leatherbacks disperse widely throughout North Atlantic waters and demonstrate inter-individual behavioral variation (Ferraroli et al., 2004; Hays et al., 2004b; Eckert, 2006), whereas post-nesting females departing from the Eastern Pacific share the same directional heading within a persistent migration corridor towards general high seas habitats in the eastern tropical and South Pacific (Morreale et al., 1996; Shillinger et al., 2008).

Reproductively active adults converge on natal tropical and subtropical coastal habitats to breed and nest (Miller 1997). The main nesting areas for *D. coriacea* in the Atlantic, are located in north-eastern South America (i.e., French Guiana and Suriname) and

* Corresponding author. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier 524, 20550-013, Maracanã, RJ, Brazil. Tel.: +55 21 9162 3882.

E-mail address: milagroslm@gmail.com (M. López-Mendilaharsu).

Trinidad (Eckert, 2006; Fossette et al., 2008) and in western Central Africa (i.e., Gabon and Congo) (Fretey, 2001; Fossette et al., 2008). In the Southwest Atlantic (SWA), leatherback nesting is restricted to the northern coast of the state of Espírito Santo (Brazil) (referred to as ES from this point forward) where a small number (<20) of leatherback females nest every season (Thomé et al., 2007). Also, leatherbacks tagged while nesting in Gabon (Africa) have been recovered along the SWA (as a result of incidental capture in fisheries and stranding events) documenting the first link between these two areas located on either sides of the Atlantic Ocean (Billes et al., 2006).

The incidental killing of leatherbacks by commercial fisheries and the unsustainable egg harvest have been implicated in the dramatic decline at major leatherback nesting beaches, mainly in the Pacific Ocean (Chan and Liew 1996; Spotila et al., 2000; Sarti Martínez et al., 2007). Following the global population decline over the past 2 decades, the leatherback turtle is currently listed as Critically Endangered on the World Conservation Union Red List 2007 (IUCN, 2007). Although nesting trends in the Atlantic are stable or even increasing (NOAA, 2007) there is a high level of bycatch occurring in interesting habitats in the Guianas, Trinidad and Gabon (Turtle Expert Working Group, 2007) as well as in the oceanic environment (Domingo et al., 2006; Carranza et al., 2006; Giffoni et al., 2008). Spatially limited estimates of population size and distribution and the lack of long term monitoring on some index beaches (Fossette et al., 2008), makes it very difficult to assess the global status of leatherback populations.

Understanding the movement of endangered species throughout their range is important for species conservation. Over the past 2 decades the use of satellite telemetry has delineated foraging areas and also provided valuable information regarding wide-range migrations of leatherbacks into oceanic and coastal waters (James et al., 2005b; Hays et al., 2006; Eckert, 2006; Doyle et al., 2008) however, information on leatherback movements in the SWA remains limited.

The aims of this study are to document the movements, identify high use areas and analyze the diving behavior of individuals of *D. coriacea* in the SWA using satellite relayed location and dive information.

2. Materials and methods

Four leatherback turtles, two adult females, one adult male and one sub-adult of undetermined sex were fitted with satellite tags (Satellite Relay Data Loggers, SRDLs, manufactured by the Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK) along the SWA (see Table 1 for details). Three of the tags were deployed by on-board scientific observers (Programa Nacional de Observadores Abordo de la Flota Atunera-PNOFA, Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, DINARA, Uruguay) on leatherbacks incidentally captured during pelagic longline fishing operations targeting swordfish, tunas and sharks in the SWA. The turtles were entangled on the mainline and branch lines of the fishing gear. The fourth tag was deployed on an adult female that was brought to the beach after incidental capture in an artisanal bottom-set gillnet in the Río de la Plata (RP) estuary, Uruguay (Table 1).

Captured individuals were measured, sexed and equipped with a satellite tag, and conventional flipper tags. Those with a curved

carapace length (CCL) greater than 145 cm were assumed to be sexually mature adults (following Eckert, 2002).

Two types of harnesses were used to attach the SRDLs to the leatherback turtles' carapace. An elastic harness system made of tubular nylon webbing filled with rubber cords and covered with polyvinyl tubing was used to attach the tag to turtle T1 whereas harnesses made of non-elastic nylon webbing straps covered with polyvinyl tubing and a silicone/elastic flexible tubing ring, which incorporated corrodible steel links to ensure release were used for turtles T2, T3 and T4. The SRDLs of turtles T2, T3 and T4 were coated with antifouling paint to reduce bio-fouling.

Satellite transmitters were located with the Argos system (<http://www.argosinc.com>). Argos locations are assigned to different accuracy classes, called the location class (LC). Location classes 3, 2, 1, 0 are categorized to lie within 150 m, 150–350 m or 350–1000 m, >1000 m respectively of the tag's true position, while locations classes A and B have no location error estimate (ARGOS UsMO, 2007). Routes were reconstructed using LC 1–3 positions and filtered Argos positions (LC 0, A and B) based on a maximum rate of travel of 5 km/h, which is consistent with 99% of rates of travel calculated for this species (James et al., 2005a).

Dive data were analysed and compressed onboard the SRDL and maximum depth and duration of each dive relayed via Argos (Myers et al., 2006). Dive events were considered when leatherbacks dived deeper than 2 m and ≥ 30 s. Dives were distinguished as deep or shallow when greater than or less than 10 m, respectively. In addition to providing location data and dive information, the SRDL also relayed temperature data recorded at various depths through a conductivity–temperature–depth sensor (see McMahon and Hays, 2006). When temperature data were not available from the SRDLs, data were downloaded and analysed in the Satellite Tracking and Analysis Tool (STAT; Coyne and Godley, 2005) which provided information about sea surface temperatures associated with turtles' locations.

GIS software (ArcGis 9.3, Environmental Systems Research Institute, Inc.) was used to plot leatherback turtle movements and analyze the overall spatial use. To identify leatherbacks' high use areas a grid composed of 0.5×0.5 cells was overlaid with the study region. A single best daily position for each turtle was used to calculate the total time (days) spent by the turtles in each cell. High use areas (HUAs) for leatherback turtles were indicated by >5 geographic positions (days) within a single cell. The 200 m isobath was used to distinguish continental shelf waters from oceanic waters. The seasons were defined as follows: summer (January–March), fall (April–June), winter (July–September) and spring (October–December). Data on individual dives were used to examine spatial patterns in depth utilisation and dive duration. Student's *t* test was used to analyze differences in diving behavior (i.e., mean dive depth and duration) of leatherbacks along the identified HUAs.

3. Results

3.1. General migratory paths

The movements and behavior of four leatherback sea turtles (*D. coriacea*) were monitored for 383 ± 172 days (range: 237–631 days), during which time they travelled from 6178 to 21,203 km (Table 1). Turtles remained exclusively in the western side of the

Table 1
Summary information for leatherback turtles *D. coriacea* ($n = 4$) equipped with satellite tags along the SW Atlantic, from June 2005 to July 2008.

Turtle ID	Length CCL (cm)	Sex	Tag type	Release location (coordinates)	Date deployed	Last location	Days tracked	Minimum distance traveled (km)
T1	148.0	Female	SRDL	HS (29.5°S, 41.7°W)	15/06/2005	24/04/2006	313	8968
T2	159.0	Male	SRDL	HS (28.3°S, 44.0°W)	31/07/2006	25/03/2007	237	6761
T3	126.0	Unknown	SRDL	HS (28.2°S, 44.3°W)	14/08/2006	29/07/2007	349	6178
T4	155.5	Female	SRDL	RP (34.7°S, 56.7°W)	29/10/2006	21/07/2008	631	21,203

CCL, Curve carapace length (cm); SRDL, Satellite Relay Data Loggers; HS, High Seas; RP, Río de la Plata Estuary (Uruguay).

South Atlantic and most of them (with the exception of turtle T1) spent the majority of their time (71%, 56%, and 75% for T2, T3, T4, respectively) over the continental shelf (Fig. 1). None of leatherbacks tracked in this study ventured into the North Atlantic Ocean.

The turtles showed diverse movement patterns. Turtle T1 (a mature female) performed a long distance migration throughout oceanic waters heading NE for 165 days, and then turned around with a SW heading, not remaining at any specific area during the tracking period. Regular transmissions diminished from February to March but resumed during the last month of the tracking period when she arrived near the Rio de la Plata (RP) estuary off Uruguay (Fig. 1). Turtle T3 (a sub-adult) remained within Brazilian oceanic and continental shelf waters off the states of Santa Catarina, Paraná, São Paulo and Rio de Janeiro (~23–29°S) throughout their tracking duration, performing tortuous paths (Fig. 1). Turtle T2 (a mature male) quickly left the area where he was tagged and moved northward to tropical waters off the state of Espírito Santo (ES) in Brazil (Fig. 2). After spending 40 days (from the end of August to October 2006) in the proximity of the nesting beaches (range: 50–250 km from the coast) the male started to move southwards, arriving to the RP estuary in December 2006 where he remained until transmission ceased 3 months later (Fig. 2).

After tagged (October 2006) turtle T4 (a mature female) left the RP estuary and moved southwards into oceanic waters (~41–

44°S), then performed circuitous loops before she headed back to the RP estuary (Fig. 2). After 13 weeks of residency (February–May, 2007), it left the estuary again and migrated north towards Brazilian shelf waters off the state of Rio de Janeiro (RJ) where she spent 3 weeks at the end of July. Then the turtle moved close to Espírito Santo nesting beaches but after a few days headed back towards high latitudes, arriving into waters of the RP estuary during the summer (January 2008). After spending 18 weeks in the estuary, she headed north towards tropical waters before transmissions ceased (Fig. 2).

3.2. High use areas

Most of the HUAs identified for the leatherback turtles in the present study were located over the continental shelf and slope within jurisdictional waters of Brazil, Uruguay and Argentina. The Rio de la Plata area was the most intensively used area when all turtles' satellite tracks were considered (Fig. 3). Long term residency of leatherback turtles in the RP estuary was observed for T2 and T4 which spent 121 days (51%) and 250 days (40%) of their respective total tracking durations in the RP estuary.

Other HUAs were recognized at lower latitudes within Brazilian waters, on areas adjacent to nesting beaches off the state of Espírito

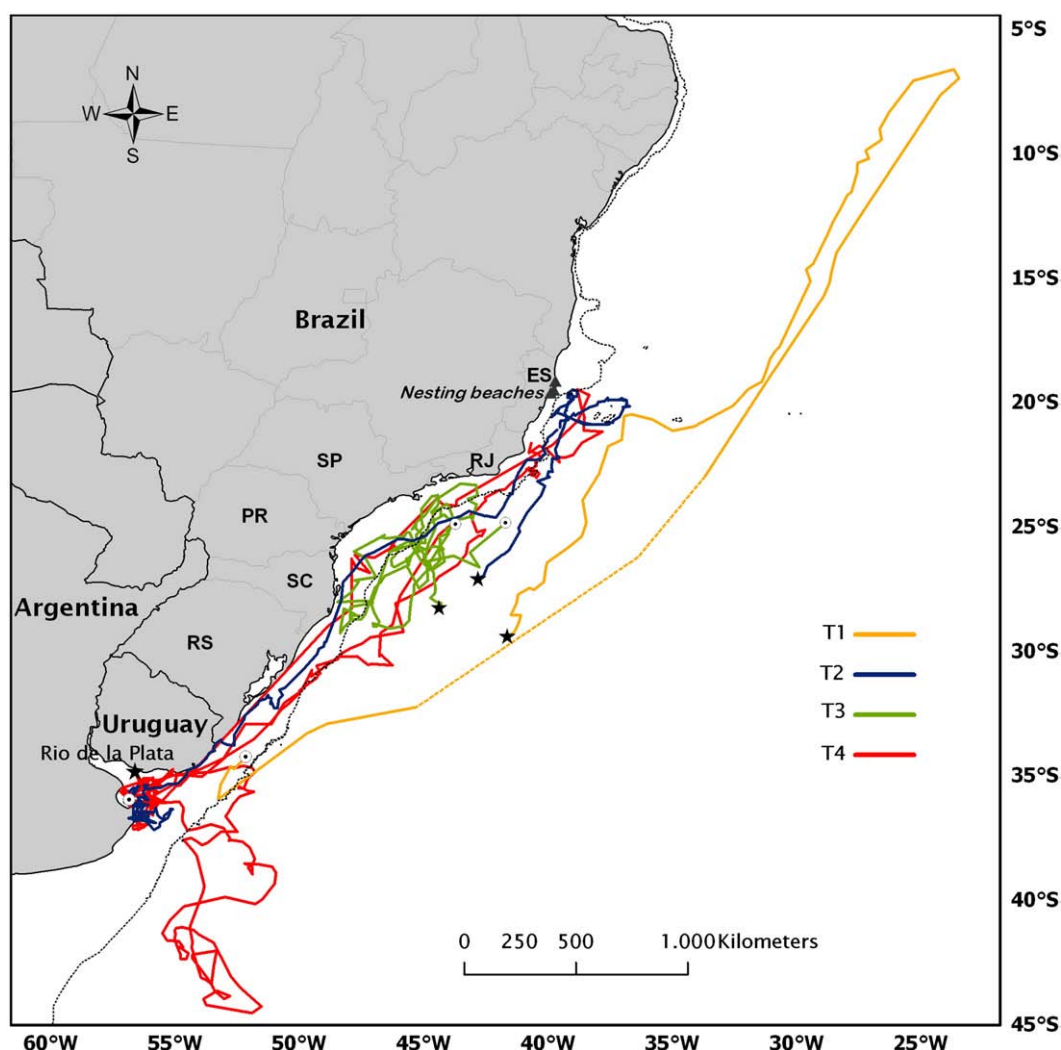


Fig. 1. The complete track of four leatherback turtles, satellite-tagged in the Southwest Atlantic Ocean. Tag deployment location is indicated by a filled symbol and last transmission location by a white circle. Bathymetric contour (dashed line = 200 m) shows turtles T2 (mature male), T3 (subadult) and T4 (mature female) spent the majority of their time over the continental shelf and break. On the contrary, Turtle T1 (mature female) remained in oceanic waters, venturing into shallower waters on the continental shelf at the end of the journey.

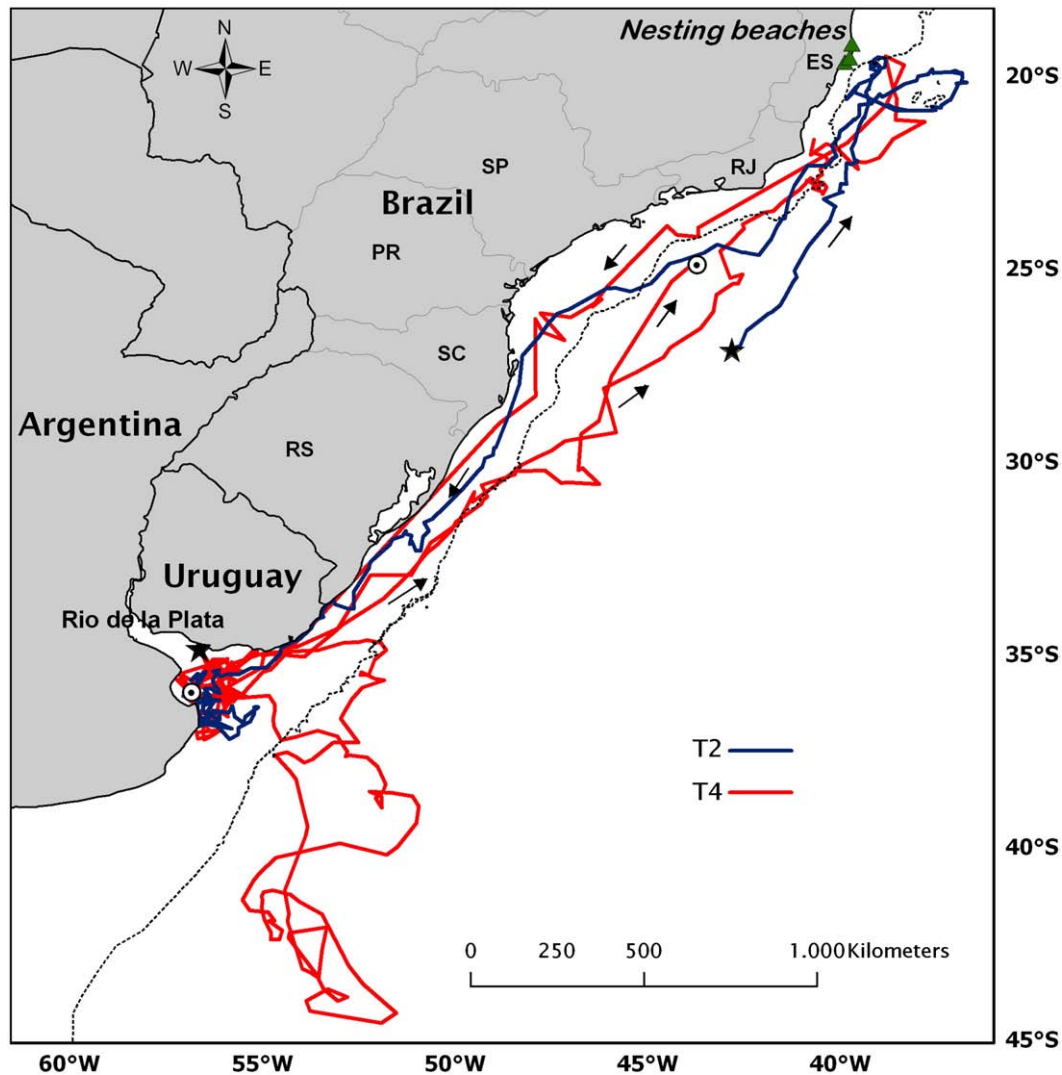


Fig. 2. Migratory paths performed by two individuals of *D. coriacea*, T2 (mature male) and T4 (mature female), monitored along the SW Atlantic Ocean. Northward and southward movements are indicated by arrows.

Santo and along the continental shelf and break of the northern portion of the state of Rio de Janeiro. For turtle T3 (subadult) the HUAs were located close to the continental break and adjacent oceanic waters off the states of São Paulo and Santa Catarina.

3.3. Seasonality of movements

In the present study leatherbacks exhibited seasonal north–south movements. HUAs were located at lower latitudes during winter (T1, T2, T4) and at higher latitudes (RP estuary) during the summer and part of the fall (T2, T4). Except for the immature individual (T3) which remained at mid-latitudes ($\sim 23\text{--}29^\circ\text{S}$), in general leatherbacks spent the summer at latitudes higher than 35°S , and during winter they mainly were at latitudes lower than 25°S (Fig. 4).

Turtles T2 and T4 presented a similar seasonal pattern in their long-distance movements (T4, also in two consecutive years), traveling from the HUAs in the RP estuary to those off the states of Rio de Janeiro and Espírito Santo (RJ-ES) mainly in late fall and backwards during spring, although both remained at the HUAs during part of these seasons (Fig. 4). Turtles T2 and T4 arrived at the RP estuary between December and February and remained within the region for up to 18 weeks.

Sea surface temperatures experienced by leatherbacks during the tracking period varied between 12°C and 28°C . Water temperature

ranged from 18 to 28°C for T1, $16\text{--}24^\circ\text{C}$ for T2, $20\text{--}26^\circ\text{C}$ for T3 and $12\text{--}26^\circ\text{C}$ for T4. Except for T2 which remained at mid-latitudes, turtles experienced minimum water temperatures at high latitudes in the RP estuary and adjacent waters both in late fall (e.g. T1 and T4) and spring (e.g. T2). Noteworthy, after marked decreases in water temperature ($12\text{--}15^\circ\text{C}$) recorded at the end of May of 2007 and 2008, turtle T4 left the RP estuary and migrated towards lower latitudes.

3.4. Overview of diving activity

Mean and maximum dive depths and durations for each turtle are reported in Table 2. Mean dive depth and mean dive duration recorded for all turtles ranged from 18.4 ± 19.5 m to 66.7 ± 73.6 m and 12.7 ± 11.8 min to 22.3 ± 12.5 min respectively. Turtle T1's mean dive depth was considerably deeper than the others. Turtle T1 also exhibited the longest and deepest dive record among the turtles tracked (Table 2). The dive took place in oceanic waters off the southern coast of Brazil during migration towards high latitudes (see López-Mendilaharsu et al., 2008). For all turtles combined the mean dive depth and mean dive duration were 25 ± 33.5 m and 15.6 ± 13.1 min ($n = 5687$ dives), respectively.

Ninety-three percent of all dives were to depths less than 70 m and only 16 dives (0.3%) were deeper than 200 m (Table 3).

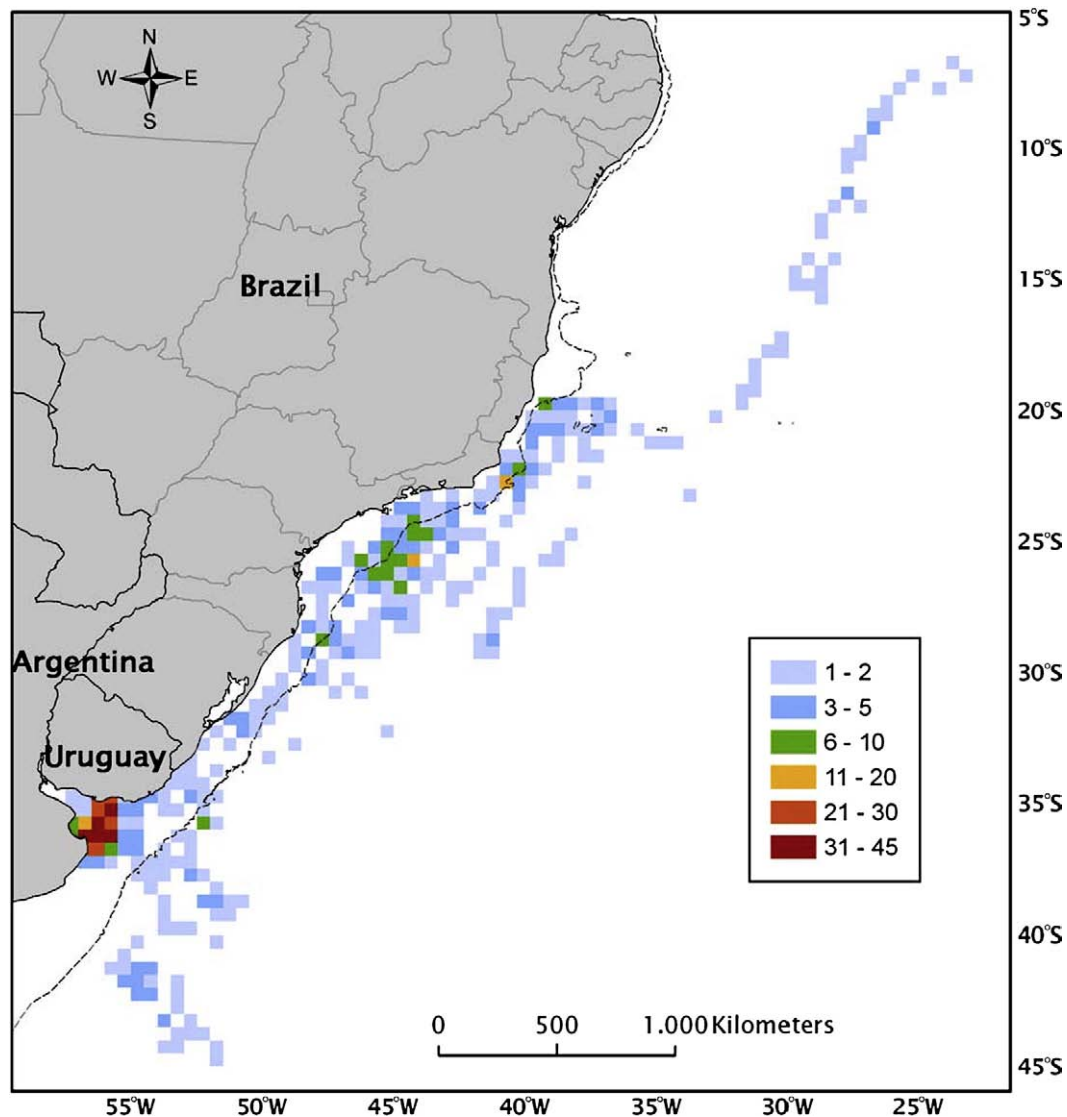


Fig. 3. Habitat utilization by tracked leatherback turtles ($n = 4$), using a single daily position, from their respective reconstructed routes. The legend indicates total time (days) turtles spent in each cell ($0.5 \times 0.5^\circ$). Dashed black line indicates 200 m bathymetric contour.

3.5. Spatial changes in diving behavior

Two months after release turtle T1 started a long distance migration where its dive duration increased from 18.9 ± 6.6 ($n = 159$) to 27.5 ± 14.8 min ($n = 141$), then close to the end of the tracking period its dive durations became shorter 11 ± 15 min ($n = 17$) while it was in continental shelf waters off Uruguay (Fig. 5A). Turtle T2 displayed marked changes across HUAs, with short (mean 5.9 ± 3.5 min; $n = 885$) and shallow dives (mean 10.9 ± 4.5 m, $n = 885$) along the RP estuary and longer and deeper dives (mean 24.4 ± 14.8 min, $t_{1246} = 34.8$, $p < 0.001$; mean 39.6 ± 56.5 m, $t_{1246} = 14.9$, $p < 0.001$; $n = 363$) while in tropical HUAs (e.g., Espírito Santo and Rio de Janeiro) (Fig. 5B). For turtle T3, mean dive depth and duration became deeper (from 28.7 ± 24.7 m to 43.5 ± 42.1 m, $t_{987} = -6.9$, $p < 0.001$; $n = 658$ and $n = 331$, respectively) and longer (from 15.2 ± 9.2 m to 27.9 ± 16.5 m, $t_{987} = -15.5$, $p < 0.001$; $n = 658$ and $n = 331$, respectively) towards the end of the tracking period (between May and July 2007) while moving through oceanic waters off the coast of São Paulo, Brazil (Fig. 5C). Turtle T4 changed her diving behavior during the course of the journey as well. Mean dive depth and durations were deeper (mean 24.7 ± 19.3 m; $n = 130$) and longer (mean $32.9 \pm$

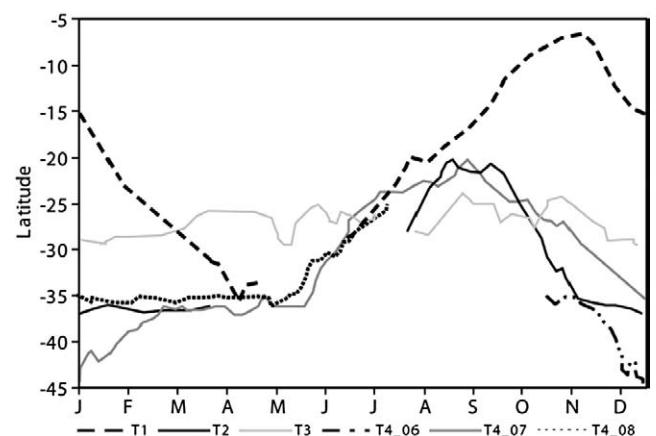


Fig. 4. Latitude versus the months of the year to indicate the leatherbacks' seasonal pattern of movement. In general, leatherbacks spent the summer at higher latitudes ($> 35^\circ\text{S}$) and winter months at lower latitudes ($< 25^\circ\text{S}$), with the exception of the immature individual (T3) which remained at mid-latitudes ($\sim 23\text{--}29^\circ\text{S}$). Northern movements begun at the end of May (fall) while southern movements started during spring (November–December). Turtles T1, T2, T3, T4_06 (turtle T4-2006 track), T4_07 (turtle T4-2007 track) and T4_08 (turtle T4-2008 track).

Table 2

Diving parameters recorded from the leatherback turtles ($n=4$) tracked by satellite telemetry from June 2005 to May 2008 in the SW Atlantic Ocean (mean $\pm$ SD).

Turtle ID	No. of dives recorded	Max. dive depth (m)	Max. dive duration (min)	Mean dive depth (m)	Mean dive duration (min)
T1	317	1186	86.5	66.7 $\pm$ 73.6	22.3 $\pm$ 12.5
T2	1711	626	49.8	22.5 $\pm$ 33.0	12.7 $\pm$ 11.8
T3	989	506	61.8	33.6 $\pm$ 32.4	19.5 $\pm$ 13.5
T4	2624	506	72.5	18.4 $\pm$ 19.5	15.2 $\pm$ 13.2

Table 3

Frequency (%) of dives performed by each leatherback turtle, *D. coriacea*, at different depth ranges and for all turtles combined, along the Southwest Atlantic Ocean from June 2005 to May 2008.

Turtle ID	0–10 m	>10–30 m	>30–70 m	>70–120 m	>120–200 m	>200 m
T1	11.4	7.6	35.3	43.5	0.9	1.3
T2	40.7	38.7	14.5	5.2	0.5	0.3
T3	19.8	38.8	30.2	9.2	1.6	0.3
T4	38.6	41.7	18.6	0.9	0.1	0.2
All	34.1	38.6	20.2	6.3	0.6	0.3

22.8 min; $n=130$) at low-latitudes near Rio de Janeiro shelf waters compared with those observed during her permanence at the RP estuary in 2007 (mean depth 11.8 ± 4.8 m, $t_{850} = -15.6$, $p < 0.001$; mean duration 14 ± 10.6 min, $t_{850} = -14.9$, $p < 0.001$; $n=722$) and in 2008 (mean depth 9.9 ± 3.6 m; $t_{617} = 16.1$, $p < 0.001$; mean duration 7.6 ± 5.7 min; $t_{617} = 22.1$, $p < 0.001$; $n=489$) (Fig. 5D).

4. Discussion

These satellite tracking data suggest that some leatherback turtles foraging in the SWA remain for periods of up to at least 631 days in this area utilizing similar movement paths up and down along a coastal corridor. Conversely, it has been shown that individuals tracked in the North Atlantic, from temperate foraging areas and tropical nesting beaches, traveled broadly across the ocean and did not migrate to and from northern areas along regular routes (Hays et al., 2004b; Ferraroli et al., 2004; James et al., 2005a,b).

In general, turtles tracked in the present study did not move across different oceanic environments but tended to remain mostly over the continental shelf and break during the entire tracking period (e.g., T2, T3, T4) even while migrating between temperate and tropical areas (e.g., T2 and T4). The transit over the continental shelf may provide cost effective movements (e.g., shorter distance displacement) between the HUAs located over the continental shelf and break of South America. In a study of post-nesting leatherback females from mid-latitude nesting beaches (i.e., Florida, USA), Eckert et al. (2006) noted that the turtles tended to spend a large portion of their time over the continental shelf of North America when moving to high-latitude foraging areas. However, other satellite telemetry studies of leatherbacks in the Atlantic showed that the individuals disperse far from coastal waters after leaving tropical nesting beaches or high-latitude foraging areas, traveling throughout oceanic environments for prolonged periods (Ferraroli et al., 2004; Hays et al., 2006; James et al., 2005a,b; Eckert, 2006; Doyle et al., 2008). Post-nesting females departing from western Pacific beaches also display a variety of migration routes in almost all directions including transoceanic

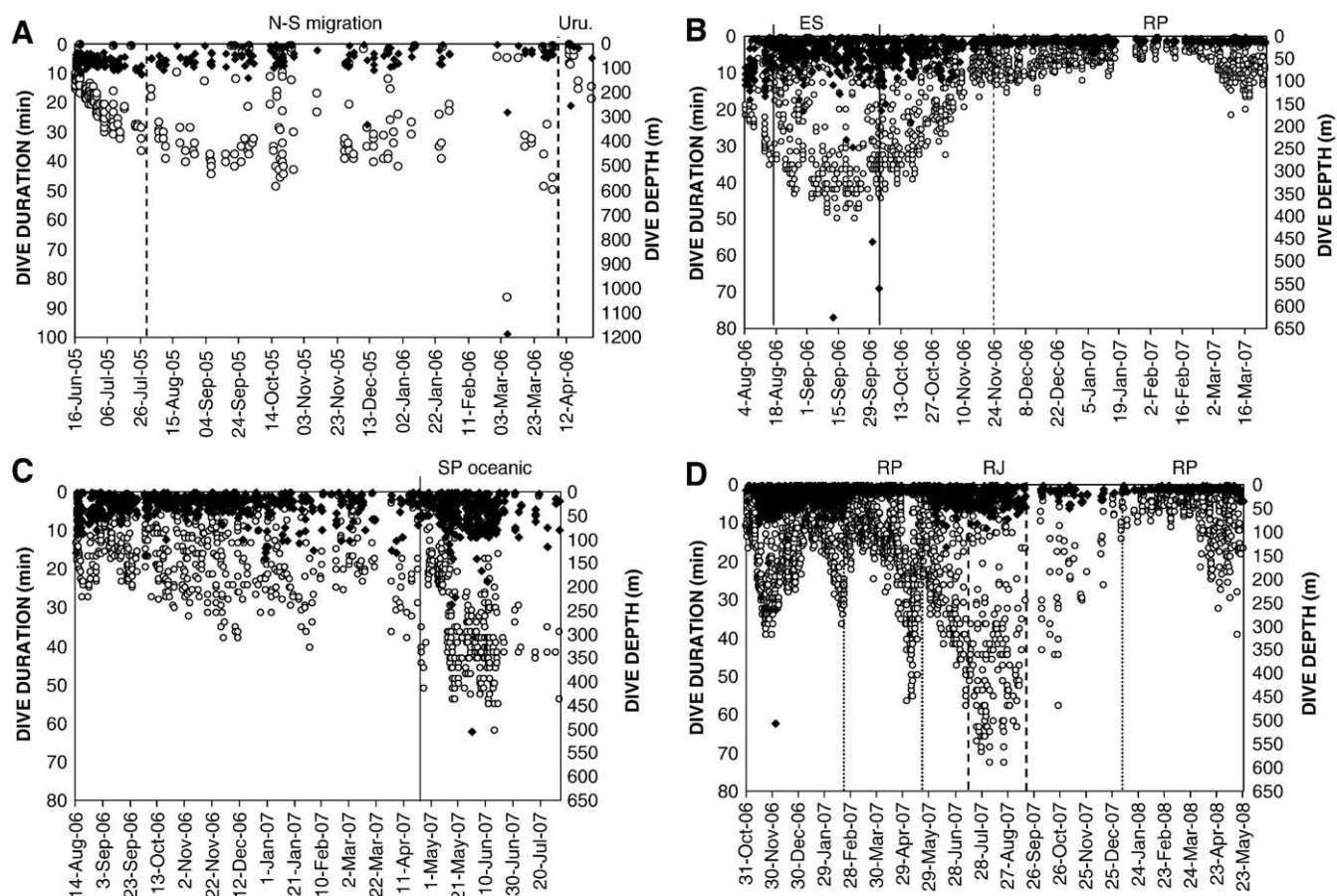


Fig. 5. Seasonal shifts in dive depth (filled symbol) and dive duration (open symbol) of A (turtle T1, a mature female); B (turtle T2, a mature male); C (turtle T3, a subadult); D (turtle T4, a mature female). Data come from individual dive profiles relayed during the tracking period. N–S migration (north–south migration), Ur. (waters off Uruguay), RP (Rio de Janeiro), ES (waters off the estate of Espírito Santo), RJ (waters off the estate of Rio de Janeiro), SP Oceanic (Oceanic waters off the estate of São Paulo).

movements (Benson et al., 2007). Thus, as suggested in previous studies, migratory destinations of leatherbacks might be related to the timing of prey availability in different regions (Eckert, 2006; Benson et al., 2007) which can result in extensive wandering movements over broad geographic regions or direct movements destined to fixed foraging areas.

It has been noted that leatherbacks may undertake annual north–south migrations between temperate foraging grounds and tropical waters, even during non-breeding years (James et al., 2005b,c). A similar behavior was observed for turtle T1, which moved from the subtropical Atlantic to the equatorial Atlantic, and then into the temperate Atlantic. This also occurred for T4 during the first year, where she approached tropical nesting beaches, and after a few days she headed back south towards the temperate foraging grounds.

The adults encompassed larger spatial migrations and utilized a broader region of the ocean compared to the subadult, which remained in tropical and subtropical waters between latitudes 23 and 29°S. James et al. (2005b) also noted that subadults as well as females during their interesting years encompassed similar spatial migrations between northern foraging grounds and southern tropical waters; however more data on subadult movements in the South Atlantic is needed to draw further conclusions.

Specific regions were frequented by the leatherbacks in the SWA, suggesting high site fidelity, for instance turtle T4 came back to the same area (RP estuary) occupied the previous year. A remarkable fact is that this turtle arrival to the RP was not synchronized every year. The turtle was captured in the area during spring (October, 2006), and then after an excursion to the south she arrived back to the RP estuary during February 2007. The following summer, she entered into waters of the RP estuary on January 2008 directly from the HUA off RJ-ES. This finding documents the first round-trip migration between temperate feeding areas and tropical waters in the SWA. The same behavior has been observed on individuals tracked from foraging grounds off Nova Scotia, Canada where turtles return to broadly the same area (e.g. shelf and slope waters off Canada and the north-eastern United States) after performing annual round-trip migrations (James et al., 2005a,b). To the date leatherback tracking results have shown that they seem to maintain fidelity to broad geographic areas (e.g. northeast Atlantic, western Atlantic) (Hays et al., 2006) without evidence for fidelity to specific bays or localized areas (Houghton et al., 2006). However, here we show that leatherbacks can be faithful to a specific area (i.e. the RP estuary) at least during consecutive years.

Our data indicate a trend of residence in high latitudes during summer and fall (e.g., turtles T2 and T4) and migration towards lower latitudes during winter (e.g., turtles T1, T2, T4). For instance, north migrations by T4 in 2007 and 2008 begun right after marked decreases of surface temperatures at the RP estuary in late fall, suggesting that low temperature values (<15 °C) may have triggered the northern migration. This behavior is consistent with the pattern observed for leatherback turtles foraging in the North Atlantic (James et al., 2005a; Hays et al., 2006). In this way, McMahon and Hays (2006) noted that the seasonal occupation of high latitudes is primarily driven by water temperature and suggested that surface waters below 15 °C may represent a thermal constraint on the movements of leatherback turtles.

Leatherback turtles are known to present behavioral plasticity as a result of changes in prey distribution and availability (Hays et al., 2006). In general turtles changed their diving activity depending on the areas frequented, but showed similar trends while staying at regionally specific areas. Individuals in the RP estuary performed shallow and relatively short dives whereas at lower latitudes their dives were comparatively longer and deeper. The RP estuary is characterized by shallow waters (depths <20 m), thus, the turtles were diving close to the bottom. This behavior is consistent with the distribution of one of their main prey species, *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) (Estrades et al., 2007). Acoustic data and net samples

surveys in the RP estuary (Alvarez-Colombo et al., 2003; Cabreira et al., 2006) showed that some species of scyphozoan medusae (e.g. *L. lucerna* and *Chrysaora lactea*) tend to aggregate at the bottom, mostly beneath the halocline (vertical salinity gradient). The convergence of water masses and the resulting strong halocline at the tip of the salt wedge in the RP estuary cause an accumulation and retention of organic matter and plankton where marine species aggregate (Cabreira et al., 2006). Thus, leatherback turtles probably take advantage of the high biological productivity of this system that concentrates large amounts of their preferred prey species, resulting in the observed trend of longer residence at RP estuary by the tracked turtles. The use of temperate coastal waters by leatherbacks including estuarine systems has been noted before (James et al., 2005b; Houghton et al., 2006) however this is the first time that long term residency of leatherbacks within a relatively confined area—the RP estuary—is documented.

It is not clear if the male's deeper and longer dive durations in waters off the nesting beaches may be explained by foraging excursions into deeper waters (allowed by the narrow continental shelf) or by mating attempts (Eckert et al., 1989; Reina et al., 2005). The tracking of leatherback males from foraging grounds in the Northwest Atlantic have revealed that they usually arrive in waters adjacent to nesting colonies before the beginning of nesting season and depart from them during the peak of the nesting activity (James et al., 2005c). The male tracked in the present study showed a similar behavior and timing accordingly to nesting activity of the Espíritu Santo nesting colony, as he arrived just before the beginning of the nesting season (August) and departed in October before the nesting peak (November; Thomé et al., 2007). James et al. (2005c) suggested that this behavior would increase the reproductive fitness of males arriving in breeding areas early as they could potentially maximize their expectancy for mating with multiple females before the females' first clutches of eggs are laid.

Although leatherback turtles are known to dive very deeply on a few occasions (Hays et al., 2004b; Doyle et al., 2008), the turtles in this study usually restricted their diving to less than 120 m depth. This behavior corroborates previous long-term telemetry results that also indicate that leatherbacks spend most of their time diving in the epipelagic zone (<200 m) (Hays et al., 2004b). This general shallow water diving, even in oceanic waters, at least partly reflects their requirement to surface and breath meaning that deep aggregations of gelatinous plankton are probably beyond the turtles' routine diving range. This conclusion has been reached by comparing the depth utilisation of leatherbacks with another predator of gelatinous zooplankton the ocean sunfish (*Mola mola*), with the finding that while in the same area the sunfish often spend a lot of time much deeper than leatherbacks (Hays et al., 2009).

Interestingly, turtle T1 performed a remarkably deep dive of 1186 m which lasted 86.5 min, representing the longest dive record for a leatherback turtle so far (López-Mendilaharsu et al., 2008). Estimated aerobic dive limit for leatherback turtles is around 40 min and most of the dives performed by leatherbacks fall within this limit (Bradshaw et al., 2007), so this exceptional dive was most probably anaerobic. It has been suggested that exceptionally deep and long dives appear to play an important role in prey location and assessment of the profitability of staying at a particular area, particularly during migration or extensive periods of transit (James et al., 2006b; Houghton et al., 2008).

Even though the sample size in this study is small, the data provides the first information available on long-term movements of leatherback turtles from the South Atlantic. We believe we were cautious so as not to make broad generalizations, but the fact that all the individuals were tracked for long periods (>7 months) produced interesting and novel observations that further demonstrate that they have great plasticity depending on where they forage and breed.

Here we identify previously unrecognized HUAs along the continental shelf and slope waters of the SWA. The RP estuary and adjacent waters were clearly detected as a HUA due to the large

amount of time that two of the turtles spent within this relatively small geographic area. The fact that T4 returned to the RP estuary in two consecutive years (2007 and 2008) supports the importance of this area for leatherback turtles. Future studies should pay special attention to the location of other HUAs along the Brazilian continental shelf and slope waters as the area between Cape Frio (23°S) and Cape Santa Marta Grande (28°45'S) is characterized by local upwelling events (Acha et al., 2004) which can favor the aggregation and abundance of gelatinous prey for leatherbacks (Graham et al., 2001). Although the individuals tracked in this study used heavily the continental shelf area, longline bycatch studies have determined that leatherback turtles also occur on a larger area over the shelf break and oceanic waters of the Southwest Atlantic Ocean throughout the year (Domingo et al., 2006; López-Mendilaharsu et al., 2007; Giffoni et al., 2008). These bycatch studies revealed a high occurrence of leatherback in the area, but their movements and habitat use along oceanic environments off Southern Brazil and Uruguay yet remain unknown.

In summary, based on clear changes in spatial movements (e.g., from almost constant travel to tortuous movements), residency for long periods including remigration in consecutive years, a clear seasonality and changes in diving behavior of leatherback turtles, we recognize that the RP estuary could be described as a costal hotspot for leatherback turtles in the SWA. We highlight the RP estuary and adjacent continental shelf waters as a prey rich spot along the SWA, and therefore potentially supporting high densities of foraging leatherbacks as documented by frequent records of turtles incidentally captured in artisanal and industrial fisheries (Fallabrino et al., 2006; Domingo et al., 2006; Laporta et al., 2006; Miller et al., 2006) and massive stranding events of this species in the area (Anonymous, 2008).

Finally we recommend that key areas targeted by leatherback turtles repeatedly during their migratory cycles, such as those documented in this study, should be considered as important sites to focus future research and conservation efforts.

Acknowledgements

We would like to thank the onboard scientific observers and colleagues from PNOFA-DINARA, the crew and owner of the F/V Torres del Paine, the artisanal fishermen from Kiyú, San José, Uruguay, D. del Bene (PROFAUMA) and our colleagues from Karumbé. Thanks to Z. Di Rienzo for her collaboration in urgently taking one sat tag from Buenos Aires to Montevideo. We also thank T.T. Jones, G.C. Hays, T.K. Doyle, and two anonymous reviewers for helpful comments on this manuscript. Funding was provided by the Convention of Migratory Species, WWF as part of the Trans-Atlantic Leatherback Conservation Initiative and People Trust for Endangered Species, UK. The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) provided a grant to M.L.M. and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (Nos. 307653/2003-0 and 477715/2006-0) and FAPERJ (No. E-26/100.471/2007) provided research grants to C.F.D.R. This research was conducted under license from the Fauna Department-Ministry of Cattle, Agriculture and Fishing of Uruguay. [RH]

References

- Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R., Favero, M., Bava, J., 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J. Mar. Syst.* 44, 83–105.
- Alvarez-Colombo, G., Mianzan, H., Madirolas, A., 2003. Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations, four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 650–657.
- Anonymous 2008. Turtle deaths in Uruguay. IAC Bulletin 6, <http://www.iacseaturtle.org/English/boletincit.asp>.
- ARGOS USMO July 2007. User manual Available, <http://www.argos-system.org/manual/>. Accessed 13 June 2008.
- Benson, S.R., Dutton, P.H., Hitipeuw, C., Samber, B., Bakarbesy, J., Parker, D., 2007. Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi, Bird's Head Peninsula, Indonesia. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 150–154.
- Billes, A., Fretey, J., Verhage, B., Huijbregts, B., Giffoni, B., Prosdoci, L., Albareda, D., Georges, J.Y., Tiwari, M., 2006. First evidence of leatherback movement from Africa to South America. *Mar. Turt. Newsl.* 111, 13–14.
- Bradshaw, C.J.A., McMahon, C.R., Hays, G.C., 2007. Behavioral inference of diving metabolic rate in free-ranging leatherback turtles. *Physiol. Biochem. Zool.* 80, 209–219.
- Cabreira, A.G., Madirolas, A., Alvarez-Colombo, G., Acha, E.M., Mianzan, H.W., 2006. Acoustic study of the Rio de la Plata estuarine front. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1718–1725.
- Carranza, A., Domingo, A., Estrades, A., 2006. Pelagic longlines: a threat to sea turtles in the Equatorial Eastern Atlantic. *Biol. Conserv.* 131, 52–57.
- Coyne, M.S., Godley, B.J., 2005. Satellite Tracking and Analysis Tool (STAT): an integrated system for archiving, analyzing and mapping animal tracking data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 301, 1–7.
- Chan, E.-H., Liew, H.-C., 1996. Decline of the leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956–1995. *Chelonian Conserv. Biol.* 2, 196–203.
- Davenport, J., 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly, energetics of the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *British Herpetol. Soc. Bull.* 62, 4–8.
- Domingo, A., Bugoni, L., Prosdoci, L., Miller, P., Laporta, M., Monteiro, D.S., Estrades, A., Albareda, D., 2006. The impact generated by fisheries on Sea Turtles in the Southwestern Atlantic. WWF Programa Marino para Latinoamérica y el Caribe, San José, Costa Rica. (71 pp.)
- Doyle, T.K., Houghton, J.D.R., Suilleabhain, P.F., Hobson, V.J., Marnell, F., Davenport, J., Hays, G.C., 2008. Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endanger. Species Res.* 4, 23–31.
- Eckert, S.A., 2002. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 289–293.
- Eckert, S.A., 2006. High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Mar. Biol.* 149, 1257–1267.
- Eckert, S.A., Eckert, K.L., Ponganis, P., Kooyman, G.L., 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Can. J. Zool.* 67, 2834–2840.
- Eckert, S.A., Bagley, D., Kubis, S., Ehrhart, L., Johnson, C., Stewart, K., DeFreese, D., 2006. Interesting, post-nesting movements and foraging habitats of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in Florida. *Chelonian Conserv. Biol.* 5, 239–248.
- Estrades, A., López Mendilaharsu, M., Fallabrino, A., 2007. *Dermochelys coriacea* diet. *Herpetol. Rev.* 38 (3), 330.
- Fallabrino, A., Lezama, C., Miller, P., 2006. Incidental capture of a leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) by artisanal fishermen off Valizas, Uruguay. In: Pilcher, N.J. (Ed.), Proc 23rd Annu Symp on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Tech. Memo. NMFSSEFSC-536, pp. 212–214.
- Ferrarioli, S., Georges, J.-Y., Gaspar, P., Maho, Y.L., 2004. Where leatherback turtles meet fisheries. *Nature* 429, 521–522.
- Fossette, S., de Thoisy, B., Kelle, L., Verhage, B., Fretey, J., Georges, J.-Y., 2008. The world's largest leatherback rookeries, conservation and research in French Guiana, Surinam and Gabon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 356, 69–82.
- Fretey, J., 2001. Biogeography and conservation of marine turtles of the Atlantic Coast of Africa. CMS Technical Series Publication No. 6.
- Giffoni, B., Domingo, A., Sales, G., Niemeyer-Fiedler, F., Miller, P., 2008. Iteracción de tortugas marinas (*Caretta caretta* y *Dermochelys coriacea*) con la pesca de palangre pelágico en el Atlántico Sudoccidental: una perspectiva regional para la conservación. *Collect. Vol. Sci. Pap.-Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas* 62, 1861–1870.
- Graham, W.M., Pages, F., Hamner, W.M., 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations, a review. *Hydrobiologia* 451, 199–212.
- Hays, G.C., Houghton, J.D.R., Isaacs, C., King, R.S., Lloyds, C., Lovell, P., 2004a. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Anim. Behav.* 67, 733–743.
- Hays, G.C., Houghton, J.D.R., Myers, A.E., 2004b. Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature* 429, 522.
- Hays, G.C., Hobson, V.J., Metcalfe, J.D., Righton, D., Sims, D.W., 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87, 2647–2656.
- Hays, G.C., Farquhar, M.R., Luschi, P., Teo, S.L.H., Thys, T.M., 2009. Vertical niche overlap by two ocean giants with similar diets: oceanic sunfish and leatherback turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 370, 134–143.
- Houghton, J.D.R., Doyle, T.K., Wilson, M.W., Davenport, J., Hays, G.C., 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. *Ecology* 87, 1967–1972.
- Houghton, J.D.R., Doyle, T.K., Davenport, J., Wilson, R.P., Hays, G.C., 2008. The role of infrequent and extraordinary deep dives in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *J. Exp. Biol.* 211, 2566–2575.
- IUCN 2007. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.redlist.org>.
- James, M.C., Herman, T.B., 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. *Chelonian Conserv. Biol.* 4, 202–205.
- James, M.C., Ottensmeyer, C.A., Myers, R.A., 2005a. Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters, new directions for conservation. *Ecol. Lett.* 8, 195–201.
- James, M.C., Myers, R.A., Ottensmeyer, C.A., 2005b. Behaviour of leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, during the migratory cycle. *Proc. R. Soc. Lond.* B 272, 1547–1555.
- James, M.C., Eckert, S.C., Myers, R.A., 2005c. Migratory and reproductive movements of male leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Mar. Biol.* 147, 845–853.
- James, M.C., Davenport, J., Hays, G.C., 2006a. Expanded thermal niche for a diving vertebrate, a leatherback turtle diving into near-freezing water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335, 221–226.
- James, M.C., Ottensmeyer, C.A., Eckert, S.A., Myers, R.A., 2006b. Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. *Can. J. Zool.* 84, 754–765.

- Laporta, M., Miller, P., Horta, S., Riestra, G., 2006. First report of leatherback turtle entanglement in trap lines in the Uruguayan Continental Shelf. *Mar. Turt. Newsl.* 112, 9–11.
- López-Mendilaharsu, M., Rocha, C.F.D., Domingo, A., Wallace, B.P., Miller, P., 2008. Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, pushing their aerobic dive limits. *JMBA2-Biodiversity Records* No. 6274, pp. 1–3.
- López-Mendilaharsu, M., Sales, G., Giffoni, B., Miller, P., Fiedler, FN., Domingo A., 2007. Distribución y composición de tallas de las tortugas marinas *Caretta caretta* y *Dermochelys coriacea* que interactúan con el palangre pelágico en el Atlántico Sur. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*. 60, 2094–2109.
- Luschi, P., Lutjeharms, J.R.E., Lambardi, P., Mencacci, R., Hughes, GR., Hays, G.C., 2006. A review of migratory behaviour of sea turtles off southeastern Africa. *S. Afr. J. Sci.* 102, 51–58.
- McMahon, C., Hays, G.C., 2006. Thermal niche, large scale movements and implications of climate change for a critically endangered marine vertebrate. *Glob. Chang. Biol.* 12, 1330–1338.
- Miller, J.D., 1997. Reproduction in sea turtles. In: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, vol. 1. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 51–81.
- Miller, P., Laporta, M., Domingo, A., Lezama, C., Rios, M., 2006. Bycatch assessment of sea turtles by a coastal bottom trawl fishery on the Rio de la Plata estuary, Uruguay. In: Frick, M., Panagopoulou, A., Rees, A.F., Williams, K. (Eds.), *Book of Abstracts. Proc 26th Annu Symp on Sea Turtle Biology and Conservation*. ISTS, Athens., Greece, p. 256.
- Morreale, S.J., Standora, E.A., Spotila, J.R., Paladino, F.V., 1996. Migration corridor for sea turtles. *Nature* 384, 319–320.
- Myers, A.E., Lovell, P., Hays, G.C., 2006. Tools for studying animal behaviour: validation of dive profiles relayed via the Argos satellite system. *Anim. Behav.* 71, 989–993.
- NOAA, 2007. An assessment of the leatherback turtle population in the Atlantic ocean. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-555. 116 pp.
- Pritchard, P.C.H., 1973. International migrations of South American sea turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae). *Anim. Behav.* 21, 18–27.
- Reina, R.D., Abernathy, K.J., Marshall, G.J., Spotila, J.R., 2005. Respiratory frequency, dive behavior and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 316, 1–16.
- Sale, A., Luschi, P., Mencacci, R., Lambardi, P., Hughes, G.R., Hays, G.C., Benvenuti, S., Papi, F., 2006. Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 328, 197–210.
- Sarti Martínez, L., Barragán, A.R., García Muñoz, D., García, N., Huerta, P., Vargas, F., 2007. Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 70–78.
- Shillinger, G.L., Palacios, D.M., Bailey, H., Bograd, S.J., Swithenbank, A.M., Gaspar, P., Wallace, BP., Spotila, J.R., Paladino, F.V., Piedra, R., Eckert, S.A., Block, B.A., 2008. Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biol.* 6 (7), e171.
- Spotila, J.R., Reina, R.D., Steyermark, A.C., Plotkin, P.T., Paladino, F.V., 2000. Biodiversity, Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature* 405, 529–530.
- Thomé, J.C.A., Baptiste, C., Moreira, L.M., Scafoni, J.T., Almeida, A.P., Rieth, D.B., Barata, P.C.R., 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, 15–27.
- Turtle Expert Working Group 2007. An Assessment of the Leatherback Turtle Population in the Atlantic Ocean. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-555, 116 pp.
- Witt, M.J., Broderick, A.C., Johns, D.J., Martin, C., Penrose, R., Hoogmoed, MS., Godley, B.J., 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337, 231–244.

ANEXO D

Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*: pushing their aerobic dive limits

Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*: pushing their aerobic dive limits

MILAGROS LÓPEZ-MENDILAHARSU^{1,2}, CARLOS F.D. ROCHA¹, ANDRÉS DOMINGO³,
BRYAN P. WALLACE⁴ AND PHILIP MILLER³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier 524, 20550-013 Maracanã, RJ, Brazil, ²Karumbé, Giannattasio km. 30.500, C.P. 15008, El Pinar, Canelones, Uruguay, ³Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, Recursos Pelágicos, Constituyente 1497, C.P. 11.200, Montevideo, Uruguay, ⁴CI-CABS Sea Turtle Flagship Program, Conservation International, 2011 Crystal Drive, Suite 500, Arlington, VA 22202, USA

*Air-breathing diving animals are capable of maintaining activity during prolonged dives fuelled by on-board oxygen stores. Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) perform the deepest and longest dives among sea turtles, and are among the most prolific air-breathing divers. Here we report the longest dive duration for *D. coriacea* during an extremely deep dive (1186 m) that lasted 86.5 minutes. This dive duration exceeded previously published calculated aerobic dive limits by almost two-fold and extends our knowledge of the diving capacity of this species.*

Keywords: *Dermochelys coriacea*, Marine turtles, aerobic dive limit, diving behaviour, deep dive

Submitted 25 April 2008; accepted 14 May 2008

Diving behaviour in air-breathing vertebrates is highly variable among groups and is dependent on many physiological constraints such as oxygen stores, the rate at which oxygen is consumed and the capacity for anaerobic metabolism (Schreer & Kovacs, 1997). The aerobic dive limit (ADL), defined as the dive duration beyond which lactate levels begin to rise above resting levels is a useful parameter for estimating oxygen-limited physiological boundaries to activity patterns of air-breathing, diving animals (Kooyman *et al.*, 1980). Because direct measurements of post-dive blood lactate levels are generally not possible, calculated ADLs (cADLs) are typically estimated from measures of total body oxygen stores and metabolic rates for the animal under study (Costa *et al.*, 2001).

Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) are known to exhibit the deepest and longest active, non-hibernating dives of any sea turtle species (Lutcavage & Lutz, 1997). Leatherbacks possess respiratory and cardiovascular physiological adaptations for deep, prolonged diving, including increased blood and tissue oxygen storage capacity (Lutcavage *et al.*, 1992). The longest reported dive durations for leatherbacks were 67.3 min (Southwood *et al.*, 1999) and more recently 83.8 min (Fossette *et al.*, 2008). The deepest recorded dive for this species, to 1280 m, was recently reported by Doyle *et al.* (2008). However, extremely deep and long dives are relatively rare and in general

leatherback dives are shallower than 250 m and have a duration of 10–20 min (Hays *et al.*, 2004; Sale *et al.*, 2006).

Several authors have calculated aerobic dive limits for leatherbacks. Lutcavage *et al.* (1992) first estimated a cADL range of 5 to 70 min based on measurements of total body oxygen stores. Later, Southwood *et al.* (1999) refined this estimate to 33 to 67 min using measurements of heart rates during different activities. Most recently, Wallace *et al.* (2005) and Bradshaw *et al.* (2007) reported leatherback cADLs of 11.7 to 44.3 min and of 19 to 48 min based on measurements of at-sea metabolic rates and inferred metabolic rates from dive profiles, respectively.

Here we report the longest dive duration ever recorded for *D. coriacea*, as well as one of the deepest dives for this species. The individual was a female (curved carapace length, CCL = 148.0 cm) that was incidentally captured (15 June 2005) during pelagic longline fishing operations in the south-west Atlantic Ocean off Uruguay (29.5°S 41.7°W). The turtle was equipped with a satellite relay data logger (SRDL) (Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK), by an on-board scientific observer (PNOFA-DINARA, Uruguay). The tag was attached to the turtle's carapace using a customized harness (Eckert *et al.*, 1996). The SRDL included a pressure sensor to measure dive depth to an accuracy of 0.33 m every 4 seconds. Individual dives were recorded when the depth exceeded 10 m, and dive profiles were examined to determine the time and depth of the five most significant inflection points during each recorded dive (Figure 1).

The turtle moved continuously toward low latitudes (~6°S) and after five months returned back to high latitudes. The dive took place along the southern coast of South America

Corresponding author:
M. López-Mendilaharsu
Email: milagrosml@gmail.com

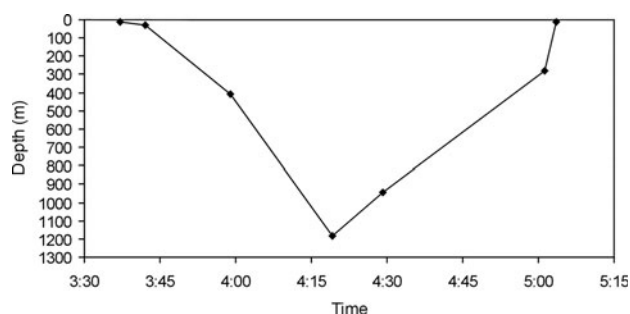


Fig. 1. Shows the complete dive profile recorded for the individual, including the time and depth attained during the dive.

on 6 March 2006 (264 days after tagged), in international waters (29.2°S 40.7°W) where bottom depths were roughly 3700 m. The turtle started the dive at 0337 h, and attained the maximum depth (1186 m) 42 min later. During ascent, the turtle crossed the 10 m dive threshold at 0503, indicating that the dive lasted at least 86 min and 5 s (Figure 1). The shape of the dive does not indicate that the turtle occupied any certain depth for an extended period. Rather, the dive profile showed continuous descent followed by continuous ascent; thus, the turtle appeared to be active throughout the dive.

This dive duration exceeded previously published cADLs for leatherbacks by almost two-fold. Diving animals are thought to commonly exceed their cADLs to maximize energy gain while in a high quality foraging area (Thompson & Fedak, 2001). James *et al.* (2006) suggested that during migration leatherbacks perform very deep dives to ascertain the depth of vertically migrating prey and to assess whether to attempt foraging at that time, and that diurnal dives were deeper and longer than nocturnal dives. However, in part because this dive occurred prior to dawn, it is unclear whether it represented a foraging bout. In addition, cADLs are often calculated using metabolic rates that do not take into account effects of hypometabolism on dive durations (Butler, 2004). Indeed, Southwood *et al.* (1999) reported typical dive response patterns in leatherback heart rates during prolonged dives, where heart rates slowed during descent and at maximum depths, and increased during ascent and during surfacing events. This pattern suggests that leatherback turtles tend to adjust heart rate (and presumably also other physiological functions) to optimize oxygen consumption and maintain aerobic metabolism during dives (Wallace & Jones, 2008). In addition, other cardiovascular adjustments, such as changes in blood flow (i.e. oxygen transport and delivery), which can be reflected by changes in heart rate (Butler & Jones, 1997), might provide an explanation for this exceptionally long dive.

Despite the lack of certainty about its exact purpose, this record-setting dive duration extends our knowledge of the diving capacity of free-swimming leatherback turtles, and raises interesting questions about the functions of these extreme diving events in this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the on-board scientific observers from PNOFA-DINARA, Uruguay. Funding was provided by the

Convention of Migratory Species and the WWF as part of the Trans-Atlantic Leatherback Conservation Initiative. The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) provided a grant to M.L.M. and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) provided research grants to C.F.D.R. (Nos. 307653/2003-0 and 477715/2006-0).

REFERENCES

- Bradshaw C.J.A., McMahon C.R. and Hays G.C. (2007) Behavioral inference of diving metabolic rate in free-ranging leatherback turtles. *Physiological and Biochemical Zoology* 80, 209–219.
- Butler P.J. (2004) Metabolic regulation in diving birds and mammals. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 141, 297–315.
- Butler P.J. and Jones D.R. (1997) Physiology of diving birds and mammals. *Physiological Review* 77, 837–899.
- Costa D.P., Gales N.J. and Goebel M.E. (2001) Aerobic dive limit: how often does it occur in nature? *Comparative Biochemistry and Physiology* 129A, 771–783.
- Doyle T.K., Houghton J.D., Suilleabhain P.F., Hobson V.J., Marnell F., Davenport J. and Hays G.C. (2008) Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endangered Species Research* 4, 23–31.
- Eckert S.A., Chan E.H., Liew H.C. and Eckert K.L. (1996) Shallow water diving by leatherback turtles in the South China Sea. *Chelonian Conservation and Biology* 2, 237–243.
- Fossette S., Corbel H., Gaspar P., Le Maho Y. and Georges J.-Y. (2008) An alternative technique for the long-term satellite tracking of leatherback turtles. *Endangered Species Research* 4, 33–41.
- Hays G.C., Houghton J.D. and Myers A.E. (2004) Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature* 429, 522.
- James M.C., Ottensmeyer C.A., Eckert S.A. and Myers A.E. (2006) Changes in diel diving patterns accompany shifts between northern foraging and southward migration in leatherback turtles. *Canadian Journal of Zoology* 84, 754–765.
- Kooyman G.L., Wahrenbrock E.A., Castellini M.A., Davis R.W. and Sinnett E.E. (1980) Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology* 138B, 335–346.
- Lutcavage M.E., Bushnell P.G. and Jones D.R. (1992) Oxygen stores and aerobic metabolism in the leatherback sea turtle. *Canadian Journal of Zoology* 70, 348–351.
- Lutcavage M.E. and Lutz P.L. (1997) *Diving physiology*. In Lutz P.L. and Musick J.A. (eds) *The biology of sea turtles*, vol. 1. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 276–296.
- Sale A., Luschi P., Mencacci R., Lambardi P., Hughes G.R., Hays G.C., Benvenuti S. and Papi F. (2006) Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328, 197–210.
- Schreer J.F. and Kovacs K.M. (1997) Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 75, 339–358.
- Southwood A.L., Andrews R.D., Lutcavage M.E., Paladino F.V., West N.H., George R.H. and Jones D.R. (1999) Heart rates and diving behavior of leatherback sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Experimental Biology* 202, 1115–1125.
- Thompson D. and Fedak M.A. (2001) How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour* 61, 287–296.

Wallace B.P. and Jones T.T. (2008) What makes sea turtles go: a review of metabolic rates and their consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356, 8–24.

and

Wallace B.P., Williams C.L., Paladino F.V., Morreale S.J., Lindstrom R.T. and Spotila J.R. (2005) Bioenergetics and diving activity of inter-nesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *Journal of Experimental Biology* 208, 3873–3884.

Correspondence should be addressed to:

M. López-Mendilaharsu
Programa de Pos-Graduação em Ecologia e Evolução
Departamento de Ecologia
IBRAG
Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Rua São Francisco Xavier 524
20550-013 Maracanã, RJ
Brazil
email: milagroslm@gmail.com