

Migración de tortugas carey *Eretmochelys imbricata* desde Tortuguero, Costa Rica

Sebastian Troëng, Peter H. Dutton y Daniel Evans

Traducción no oficial por Roxana Silman

Troëng, S, Dutton, P.H. y Evans, D. 2005. Migración de tortugas carey *Eretmochelys imbricata* desde Tortuguero, Costa Rica – *Ecography* 28 (3): 394-402

La tortuga carey *Eretmochelys imbricata* es una especie ampliamente distribuida y en peligro crítico de extinción, la cual se alimenta de esponjas y cumple un rol ecológico importante en el ecosistema de arrecifes de coral. En Tortuguero, los análisis de tendencia indican una considerable declinación de anidación, estimada en 77.2% - 94.5% entre 1956 y 2003, como resultado de pesca excesiva de tortuga. Analizamos las devoluciones de marcas, telemetría satelital y muestras genéticas para determinar los movimientos y el uso de hábitat de hembras adultas de tortuga carey de Tortuguero. La devolución de marcas y la telemetría satelital muestran que las tortugas carey migran hacia zonas de alimentación en Nicaragua y Honduras. El análisis genético indica que las carey podrían también migrar a aguas de Cuba, Puerto Rico, y posiblemente México. Concluimos que las tortugas carey representan un recurso internacional compartido. Hay una relación cercana entre los sitios de recaptura de marcas, los hábitats de alimentación de la carey y la distribución de arrecifes de coral. La declinación de los arrecifes de coral del Caribe podría reducir la disponibilidad de alimento e impactar negativamente a las tortugas carey. A la inversa, la declinación de carey podría cambiar el balance en los arrecifes de coral a través de la reducción de la presión de depredación sobre las esponjas y por lo tanto, hacer a los arrecifes de coral menos resistentes a las amenazas naturales y antropogénicas. Las estrategias para conservar a las tortugas carey y los arrecifes de coral deben considerar ambas las migraciones extensas de las tortugas carey y la relación cercana entre la especie y el ecosistema de arrecifes de coral.

S. Troëng (sebastian@ccturtle.org) Caribbean Conservation Corporation, Apdo. Postal 246-2050, San Pedro, Costa Rica. - P. H. Dutton NOAA-Fisheries, Southwest Fisheries Science Center, 8604 La Jolla Shores Dr., La Jolla, CA 92038, USA. - D. Evans Caribbean Conservation Corporation, Suite A-1, 4424 NW 13th Street, Gainesville, FL 32609, USA.

La tortuga carey *Eretmochelys imbricata* es una especie con una distribución tropical circunglobal que incluye a 110 países y territorios (Anon. 2003). La tortuga carey se alimenta primordialmente de varias especies de esponjas y cnidarios marinos (Meylan 1988, León y Bjorndal 2002). Ésta cumple un rol ecológico importante en el ecosistema de arrecifes de coral por su influencia en la diversidad y estructura de la comunidad, a través de la alimentación selectiva, reducción de la cubierta de varias especies de esponjas y cnidarios y disminuyendo la habilidad de esas especies de competir con otros organismos del arrecife (León y Bjorndal 2002).

Los humanos han capturado las tortugas carey por siglos, por su carne, huevos y para manufacturar sus escamas de caparazón keratinosas en productos de concha de carey (Parsons 1972, Meylan y Donnelly 1999). El comercio de concha de carey es la mayor causa de la declinación global observada en la anidación de tortuga carey (Meylan y Donnelly 1999). El comercio internacional de concha de carey ahora está prohibido.

En el Caribe, estudios genéticos han mostrado que las poblaciones de forrajeo de tortugas carey constan de tortugas de orígenes de linaje múltiple de áreas de extensión amplias (Bass et al. 1996, Diaz-Fernández

et al. 1999). Las poblaciones de carey del Caribe han sido descritas como en declinación o agotadas en 22 de 26 unidades geopolíticas, para los cuales hay información disponible (Meylan 1999a). Una declinación total de carey en el Caribe de 95% desde la pre-explotación, se piensa que es una estimación conservadora (Bjorndal y Jackson 2003). Tan reciente como en 1905, un tercio (que corresponden a 11 goletas y balandros) de la flota de pesca de tortugas marinas basada en Islas Cayman, se dedicó exclusivamente a la pesca de tortugas carey (Swettenham 1906). Las tortugas carey aún son capturadas en muchos países en el Caribe (Lagueux 1998, Meylan y Donnelly 1999), con Cuba actualmente permitiendo la pesca legal más grande de 500 tortugas carey por año (Carrillo et al. 1999). El habitat de forrajeo preferido de las tortugas carey adultas, los arrecifes coralinos, también han declinado precipitadamente en el Caribe. Los arrecifes del Caribe han declinado más que los arrecifes en Australia y el Mar Rojo y muchos de los arrecifes coralinos pueden haberse degradado antes de 1900 (Pandolfi et al. 2003). En años recientes, los corales del Caribe han continuado declinando con una reducción estimada de 80% en la cobertura de coral duro, durante las últimas tres décadas (Gardner et al. 2003).

En Costa Rica, las observaciones del uso de tortugas carey datan por lo menos desde 1799 cuando

indios miskitos y piratas cambiaron concha por comida en la costa del Caribe (de Acosta 1799). En 1881, un explorador sueco visitó la playa de Cahuita, a 115 km al sur de Tortuguero (Fig. 1), y observó aprox. 20 tortugas carey esperando ser destazadas y dijo que la tortuga carey representaba el recurso pesquero más valioso en la costa (Bovallius 1888). En 1923, el Cónsul de Estados Unidos en Limón, a 80 km al sur de Tortuguero (Fig. 1) estimó una captura anual de 750 tortugas carey en la pesquería local (Meily citada en Tressler 1923). Una pequeña pesquería de carey operó al frente de Tortuguero (Fig. 1) hasta 1973 (Carr y Stancyk 1975). Datos sobre la anidación de carey en la playa de Tortuguero (10°35.51'N 83°31.40'O - 10°21.46'N 83°23.41'O) ha sido recolectada durante las actividades de investigación sobre la tortuga verde *Chelonia mydas* y baula *Dermochelys coriacea*, desde 1956 (Carr et al. 1966, Campbell et al. 1996, Troëng et al. 2004). Publicaciones de los resultados de investigaciones en Tortuguero han reportado sobre la ecología y migraciones de la tortuga carey (Carr et al. 1966, Carr y Stancyk 1975), y sobre su biología reproductiva (Bjorndal et al. 1985). Hubo una declinación significativa en el número de tortugas carey anidadoras anotadas en Tortuguero entre 1972 y 1991 y la población se cree que ha declinado continuamente entre 1956 y 1991 (Bjorndal et al. 1993).

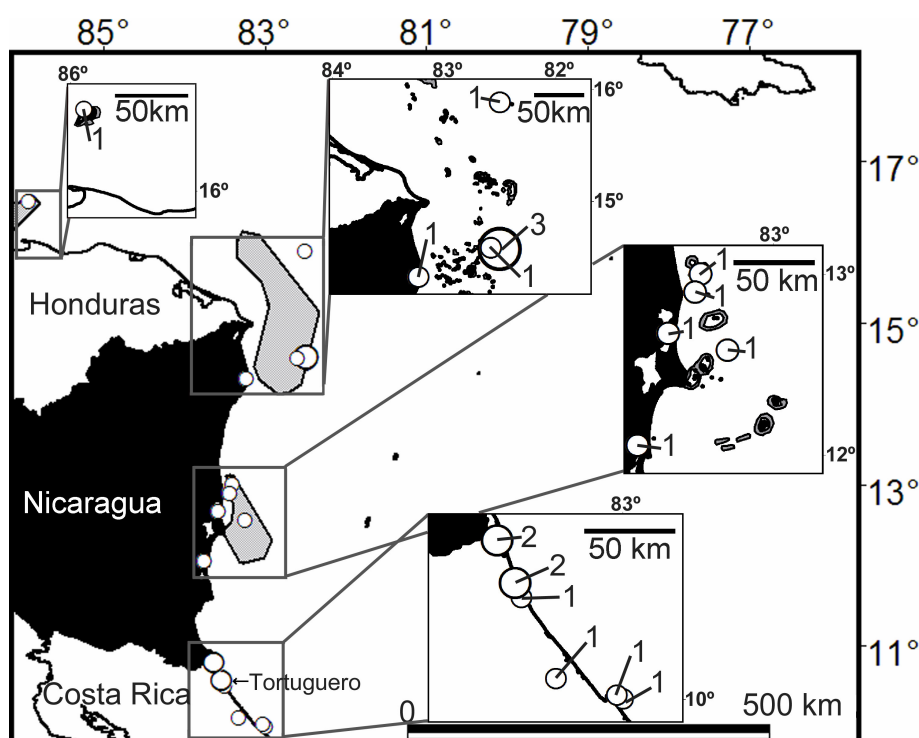


Fig. 1. Recapturas de tortugas carey marcadas en Tortuguero. Círculos abiertos indican localizaciones de recapturas, concentraciones de arrecifes coralinos indicados en gris (Islas de la Bahía, Honduras; el este de Honduras/ norte de Nicaragua; Nicaragua central). Acercamientos muestran localizaciones de recapturas, el número de carey capturadas en cada sitio y arrecifes coralinos en gris.

Se necesita urgentemente investigación para cuantificar los movimientos y la utilización de hábitat de las tortugas carey reproductivamente activas, para poder identificar áreas y hábitats críticos para la supervivencia de la tortuga carey. Resultados de tal investigación ayudará en el desarrollo de estrategias de conservación necesarias para recuperar las poblaciones agotadas de tortugas carey para que ellas puedan cumplir con su rol ecológico en los ecosistemas marinos del Caribe. Las marcas de las aletas y datos de recaptura, pueden ser usados para determinar los movimientos de las carey, pero esto sólo provee puntos de inicio y final de las migraciones. La telemetría satelital, puede ser empleada para determinar las rutas exactas tomadas por tortugas individuales, pero el alto costo limita el tamaño de muestra en los estudios de telemetría satelital. La genética molecular también puede ser utilizada para dilucidar los movimientos y utilización de hábitats de tortugas marinas. Marcaje de aletas, telemetría y genética por sí mismas tienen limitaciones, pero combinadas, ofrecen nuevas oportunidades para conocer sobre las migraciones y el uso de hábitat de criaturas tan esquivas como las tortugas carey (Dutton En prensa).

Los objetivos de este artículo es combinar los múltiples enfoques para determinar la tendencia de anidación, rutas migratorias y el uso de hábitat de las tortugas carey que anidan en Tortuguero, Costa Rica y discutir sus implicaciones ecológicas y de manejo.

Métodos

Tendencia de anidación

La Base de Datos de Marcaje de Tortuguero de la Caribbean Conservation Corporation (CCC) contiene todos los datos de anidación y marcaje de tortugas carey recolectados en Tortuguero desde 1956. Meylan (1999a) reportó sobre anidación de tortuga carey en Tortuguero desde el 1972 al 1998 pero la metodología para calcular estimaciones anuales de nidos no es clara. Estimamos la tendencia de anidación de la carey en Tortuguero usando tres metodologías, incluyendo aquellas sugeridas por Carr y Stancyk (1975) y Bjorndal et al. (1993). En los dos últimos casos, calculamos tendencias totales usando regresión lineal de los estimados anuales para determinar el cambio de abundancia de anidación entre el inicio y el final del intervalo de tiempo analizado (Zar 1999). También analizamos la tendencia de anidación calculando el número de encuentros con carey (salidas con y sin

anidación) registrados por noche y km de patrullajes nocturnos regulares durante los meses de julio y agosto cada año del 1956 al 2003. Durante 1956-1959, se patrulló regularmente 3.2 km de playa, entre 1960-1964, se patrulló 6.4 km y durante 1965-2003, se patrulló 8.0 km de playa por noche. Consideramos el número de patrullajes nocturnos durante julio y agosto, que fuera igual al número de noches, con por lo menos un encuentro de tortuga marina según lo registrado en la Base de Datos de Marcaje de Tortuguero de la CCC. Usamos un modelo de regresión no paramétrica con Markov field random smoothness priors y un Bayesian smoothing spline en el programa BayesX para calcular las tendencias de anidación con intervalos de credibilidad de 95% (Fahrmeir y Lang 2001, Balazs y Chaloupka 2004).

Devolución de marcas de aleta

La Base de Datos de Marcaje de Tortuguero de la CCC incluye información de 397 tortugas carey marcadas con marcas de aletas de metal después de completar el proceso de anidación en Tortuguero, desde 1956 al 2003. Las marcas de aleta tienen un número de marca único y tiene un mensaje de recompensa por devolver la marca a la Univ, de Florida, USA. Si la localización exacta de la recaptura de la marca no fue reportada, estimamos la posición basada en la descripción del sitio de recaptura. Carr et al. (1966), Carr y Stancyk (1975), Bjorndal et al. (1993) y Meylan (1999b) previamente han reportado un total de 11 devoluciones internacionales de marcas de tortugas carey de Tortuguero desde Honduras (n=2), Nicaragua (n=8) y Panamá (n=1). La revisión cuidadosa del registro de la marca devuelta de Panamá (Bjorndal et al. 1993, Meylan 1999b) indicó incertidumbre sobre la especie involucrada y por tanto se eliminó el registro en nuestro análisis.

Telemetría satelital

En julio del 2000, aplicamos transmisores de satélite a dos tortugas carey después de que habían completado la anidación. Los transmisores fueron colocados en el caparazón de acuerdo con Balazs et al. (1996). Se agregó un rollo de kevlar anterior a la antena para proteger su base. El sistema de satélite Argos provee datos de localización y de tiempo. Los transmisores fueron equipados con sensores que ofrecían el promedio del tiempo de submersión y el número de submersiones durante las últimas doce horas. Eventos de submersión de más de 10 s se registraron como

submersiones. Filtramos los datos para asegurar alta calidad de información para análisis. Sólo usamos localizaciones de clases 3, 2, 1 y A para los cálculos de velocidad de viaje como sugirieron Hays et al. (2001). En caso del primer set de posiciones de latitud y longitud, indicaron una velocidad de viaje de >5 km/hr, usamos el segundo set de posiciones. Quitamos de mayor análisis todos los puntos de información que indicaron velocidades de viaje no realistas de >5 km/hr. Dividimos todos los puntos de información remanentes en categorías de actividad basadas en los movimientos de tortuga. Asumimos que las tortugas estaban en inter-nidación cuando observamos anidación o los datos de localización indicaron que la anidación ocurrió después de la liberación. La migración post anidación inició cuando las tortugas se estaban moviendo rápidamente en dirección de áreas bentónicas de forrajeo. El forrajeo/descanso en aguas someras se inició cuando las migraciones post anidación estuvieron completas y continuó hasta que los transmisores terminaron de transmitir. Para cada categoría calculamos la velocidad de viaje y el tiempo de submersión promedios. Usamos la información espacial de Spalding et al. (2001) para determinar la distribución de arrecifes de coral en el Caribe.

Análisis genético

Se recolectaron y preservaron pequeñas muestras de piel de tortugas carey que anidaron en Tortuguero del 2000 al 2003 usando métodos descritos por Dutton (1996). Todas las tortugas fueron identificadas por marcas de aleta para evitar repetición de muestras en diferentes años. Las secuencias de ADN mitocondrial (mt) fueron amplificadas de ADN extraído y PCR-amplificado usando procedimientos estándar (Bass et al. 1996). Las muestras fueron analizadas usando imprimadores de LTCM1 y HDCM1 (Allard et al. 1994) lo cual amplificó una porción de cerca de 550 pb aunque las secuencias fueron truncadas a 400 pb para análisis subsecuentes para homogenizar el tamaño de las secuencias a aquellas reportadas en Bass (1999). Las secuencias fueron obtenidas usando un secuenciador automático, con todas las posiciones variables confirmadas por medio de comparación de secuencias de ambas bandas. Usamos el análisis Bayesiano de linaje mixto incorporando métodos de Markov Chain Monte Carlo (MCMC) como implementado en el programa BAYES (Pella y Masuda 2001) para re-estimar las contribuciones de linaje en áreas de forrajeo en Cuba, Puerto Rico y México. Los estimados de contribuciones por

diferentes poblaciones de anidación a estas tres áreas de alimentación, estaban basados en las frecuencias de haplotipos reportadas en Diaz-Fernández et al. (1999). Los datos de colonias de base son los mismos de aquellos usados en análisis previos de estudios de linaje mixto de áreas de alimentación (Bass 1999), con nuestros datos nuevos de la población anidadora en Tortuguero. Ya que estos haplotipos de colonias publicados están basados en secuencias más cortas (ca. 380pb), truncamos nuestras secuencias y seguimos las designaciones de haplotipos de Bass

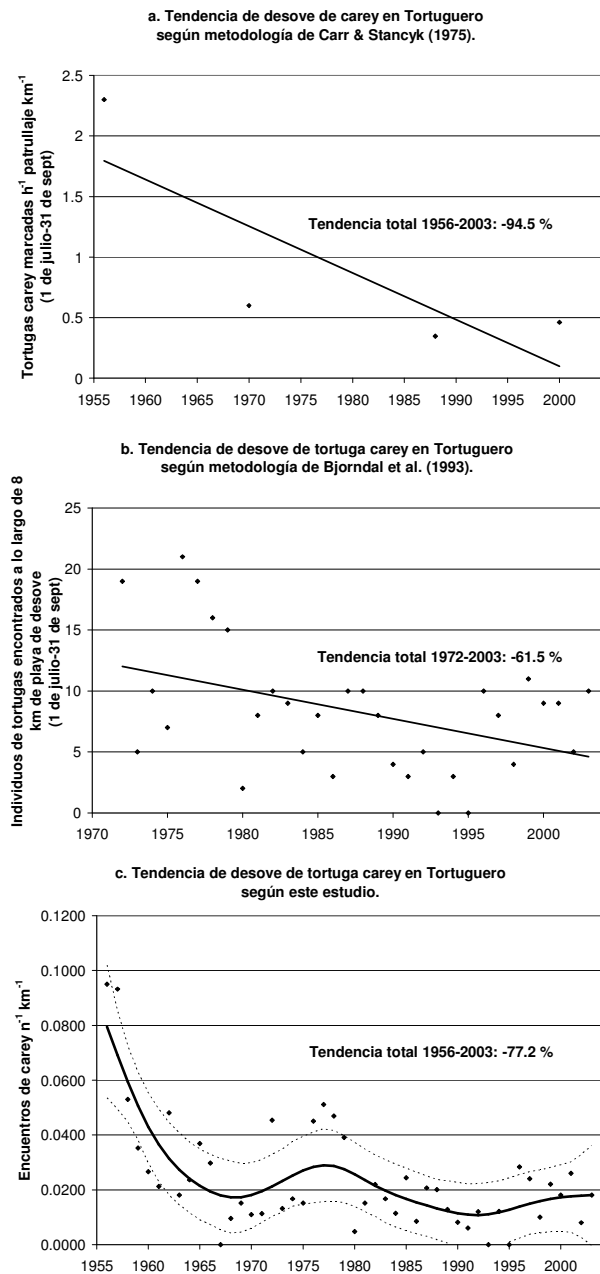


Fig. 2. Tendencia de anidación de carey en Tortuguero.

Tabla 1. *Eretmochelys imbricata* tiempos de submersión (promedio \pm D.S.) y velocidad de viaje (promedio \pm D.S.) registrados a través de telemetría satelital.

Tortuga LCC (cm)	Fecha liberación	Interdesove				Migración post desove				Forrajeo/descanso en aguas someras									
		Días	n	Tiempo de submersión (min)	Velocidad de viaje (km hr ⁻¹)	Días	n	Tiempo de submersión (min)	Velocidad de viaje (km hr ⁻¹)	Días	n	Tiempo de submersión (min)	Velocidad de viaje (km hr ⁻¹)						
a	86.5 el 19 de julio	0	0	N/A	0	0	N/A	0	N/A	26	28	12.3 \pm 6.6	5	0.7 \pm 0.3	435	563	37.2 \pm 10.1	94	0.6 \pm 0.8
b	85.0 el 20 de julio	28*	39	29.2 \pm 11.7	17	17	0.8 \pm 0.8	1	0.9	11	17	15.5 \pm 6.6	1	0.9	112	144	40.3 \pm 17.1	20	0.5 \pm 0.4

*Tortuga b se observó desovando el 16 de agosto, 2000.

realizado. Sin embargo, pudimos distinguir los haplotipos usando secuencias más largas comparables a aquellas usadas por Diaz-Fernández et al. (1999) para propósitos descriptivos, y descartamos la presencia de algunos haplotipos adicionales identificados por Diaz-Fernández et al. (1999) en Cuba, Puerto Rico y México (Tabla 2).

Resultados

Tendencia de anidación

Las tres metodologías usadas sugieren una declinación considerable de la anidación de carey en Tortuguero (Fig. 2). Las metodologías usadas por Carr y Stancyk (1975) y este estudio produjeron estimaciones de un declive total de carey para el período del 1956 al 2003 del 94.5%-77.2% (Fig. 2).

Devolución de marcas de aleta

Entre 1956 y 2003, 20 tortugas carey marcadas en Tortuguero fueron recapturadas en otros sitios (Fig. 1). Recapturas dentro de Costa Rica (n=8) más probablemente representan tortugas tomadas durante la anidación, el inter-desove o en la ruta hacia o desde la playa de anidación. Las localizaciones de todas las 12 recapturas internacionales (diez anteriormente reportadas por Carr et al. 1966, Carr y Stancyk 1975, Bjorndal et al. 1993, Meylan 1999b) coinciden cercanamente con la distribución de arrecifes de coral en Honduras y Nicaragua (Fig. 1). Una tortuga carey fue recapturada cerca de la Isla Guanaja en las Islas de la Bahía, Honduras, seis fueron reportadas en o cerca de arrecifes coralinos en el este de Honduras/el norte de Nicaragua y cinco fueron reportadas en o cerca de áreas de arrecifes de coral en Nicaragua central (Fig. 1). No hay recapturas internacionales de carey de secciones de la costa de Centroamérica que carecen de arrecifes de coral (Fig. 1).

Telemetría satelital

La tortuga carey a inició la migración inmediatamente en el momento de liberación pero la tortuga b pasó 28 días en aguas costeras hasta 30 km de la playa de anidación de Tortuguero (Tabla 1). La velocidad de viaje de tortuga b durante el período de interanidación fue baja. El comportamiento de buceo fue caracterizado por submersiones de duración intermedia. Las migraciones post anidación de tortugas a y b fueron realizadas a lo largo de un corredor migratorio cerca de la costa y duraron de 11-26 días (Tabla 1, Fig. 3). La velocidad de viaje fue

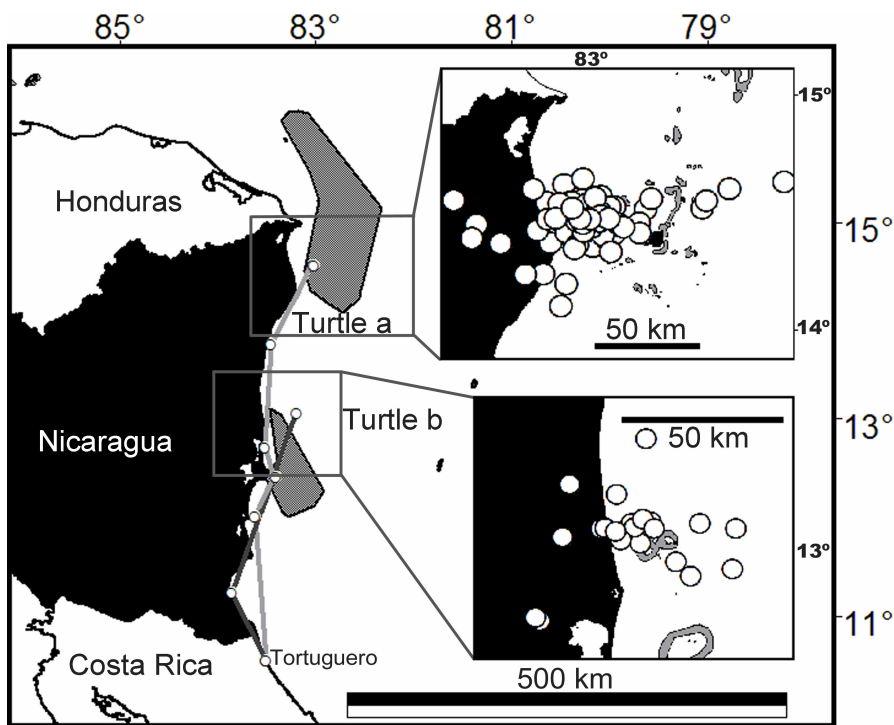


Fig. 3. Movimientos post anidación de dos tortugas carey de Tortuguero. Círculos abiertos indican localizaciones de datos de telemetría satelital, concentraciones de arrecifes coralinos indicados en gris (Islas de la Bahía, Honduras; el este de Honduras/el norte de Nicaragua; Nicaragua central). Acercamientos muestran localizaciones de datos de telemetría satelital como círculos abiertos y arrecifes coralinos en gris.

mayor durante la migración post anidación que durante cualquier otra actividad y los tiempos de submersión fueron de duración más corta (Tabla 1). Una vez que las migraciones post anidación fueron completadas, la velocidad de viaje fue reducida cuando las tortugas carey se asentaron en aguas costeras (Tabla 1, Fig.3). El forrajeo/descanso en aguas someras fue caracterizado por submersiones de duración más larga (Tabla 1). La distancia viajada entre la playa de anidación y las áreas de alimentación bentónicas fue de 466 km para la tortuga a y 314 km para la tortuga b comparada con la distancia directa entre la playa y las áreas de alimentación de 451 km para tortuga a y 270 km para tortuga b. La tortuga carey a permaneció entre los Cayos Miskitos y el norte de Nicaragua continental, y la tortuga carey b se mantuvo en los alrededores de Man O' War Cay, en Nicaragua Central (Fig. 3). Las localizaciones de las áreas de alimentación coinciden con áreas conocidas por albergar arrecifes de coral (Fig 1). La tortuga b fue observada de nuevo en Playa Tortuguero el 2 de julio, 2003, pero ya no cargaba el transmisor.

Análisis genético

Un total de 42 muestras fueron secuenciadas de anidadoras de Tortuguero (Tabla 2). La comparación de las frecuencias de haplotipos con aquellas publicadas de otras colonias en el Atlántico, muestra que la colonia de Tortuguero es de un linaje genético

distinto con contribuciones relativamente grandes de haplotipos G, L y α que son poco frecuentes o no reportado del todo en otras colonias del Caribe (Tabla 2). Haplotipo α previamente se había identificado solamente en áreas de forrajeo (Tabla 3), pero fue encontrado con una frecuencia relativamente alta (17%) en la colonia de Tortuguero. El análisis de linaje mixto indica que las tortugas carey de la población anidadora de Tortuguero, están presentes en áreas de alimentación de Cuba y Puerto Rico, y posiblemente en frecuencias muy bajas en aguas mexicanas (Tabla 4).

Discusión

Tendencia de anidación

Se puede usar varios métodos para calcular tendencias una vez que se ha estimado los valores anuales de anidación. La regresión lineal es uno de los dos métodos recomendados para análisis de tendencia en los criterios de la Lista Roja de la UICN del 2000 (Anon. 2001). Una limitación seria de la regresión lineal es que la tendencia resultante es continua y no detecta cambios a corto plazo en la abundancia de anidación (Fig. 2a). El modelo de regresión no paramétrico es más flexible en este sentido (Fig 2c). Por ejemplo, el modelo no paramétrico sugiere que la anidación de tortuga carey se incrementó en Tortuguero durante mediados/finales de los años 70 (Fig 2c), posiblemente como resultado de tasas de

Tabla 2. Frecuencias de haplotipos de mtADN reportadas para *Eretmochelys imbricata* en playas de anidación del Caribe. Haplotipos reportados en Díaz-Fernández et al. (1999) han sido convertidos a y combinados con los de Bass (1999).

Haplotipo	Costa Rica	Belize	Mexico	Puerto Rico	US Virgin Islands	Antigua	Barbados	Brasil	Cuba
A				1	3	9	11	4	62
B						4			
C						2			
D							1		
E							3		
F	27	11		13	28				1
G	3	1							
H		1							
I		1							
J				2					
K				1					
L	4			1					
M				2					
N				12					
O				2					
P			3						
Q			64						
R								6	
S								2	
T								1	
U								1	
α	7								
CU2									5
D11			1						
CU3									1
CU4	1								1
Referencia	Este estudio	Bass (1999)	Bass (1999); Díaz-Fernández et al. (1999)	Bass (1999); Díaz-Fernández et al. (1999)	Bass (1999)	Bass (1999)	Bass (1999)	Bass (1999)	Díaz-Fernández et al. (1999)

Tabla 3. Frecuencias de haplotipos de mtADN reportadas para *Eretmochelys imbricata* en áreas de alimentación del Caribe.

Haplotipo	Cuba	Puerto Rico	México
A	92	31	
B	1	1	1
F	53	44	2
G	1	1	
L	3	2	
N	13	5	
P			2
Q	22	11	13
α	5	3	
CU2	11		
CU3	6		
a	3		
b		4	
d		1	
f		1	
h		1	
l	1		
m	1		
n	2		
o	2		
p	1		
q			3
zz		1	
Pac	1		
Referencia	Díaz-Fernández et al. (1999)	Díaz-Fernández et al. (1999)	Díaz-Fernández et al. (1999)

sobrevivencia incrementadas para las hembras adultas, después de la terminación de la pesca principal adyacente a la playa de anidación en 1973.

Todos los métodos de estimación de tendencia están de acuerdo de que el desove de carey ha declinado dramáticamente en Tortuguero desde que los esfuerzos de monitoreo de tortugas marinas se iniciaron en 1956. Los niveles históricos de explotación de tortugas carey del Caribe (Parsons 1972, Meylan 1999a) significa que el declive en la anidación probablemente empezó anterior a los esfuerzos de monitoreo, así que se debe considerar nuestras estimaciones de tendencia como conservadoras. La declinación en el desove de carey se levanta en pronunciado contraste a la tendencia de anidación alentadora observada en las tortugas verdes de Tortuguero desde 1971 (Troëng y Rankin 2005). La reducida población de carey puede permanecer pequeña y en declinación, debido a la continua caza, legal e ilegal, dirigida e incidental, de tortugas carey en países donde los animales reproductores forrajeen. Además, el éxito de eclosión y de emergencia para los nidos de carey (37.9% y 37.5% en 2002) es más bajo que para los nidos de tortuga verde (57.4% y 54.9%

Tabla 4. Estimados de contribución a áreas de alimentación de *Eretmochelys imbricata* de Tortuguero basado en el análisis Bayesiano de MCMC remuestras de cuatros mezclas de linaje compuestas de carey de ocho fuentes potenciales de linaje de anidación. Se muestran el mediano y los límites de confiabilidad de 95% (2.5% y 97.5% cuantiles).

Áreas de alimentación	Promedio (%)	Desviación estándar	Mediano (%)	2.5-97.5% cuantiles	Muestra MCMC
Cuba	14.44	6.780	13.35	4.12-28.74	7436
Puerto Rico	20.41	12.30	17.16	4.61-52.51	14700
Mexico	0.62	1.55	0.00	0.02-5.62	716

en 2002) en Tortuguero (Harrison et al. 2003). Además de la caza de tortugas carey juveniles y adultos por los humanos, la depredación de hembras anidadoras por jaguares *Panthera onca* (Troëng 2000) tambien pueden prevenir la recuperación de la población.

Devolución de marcas de aleta

Los sitios de recapturas de marcas internacionales coinciden con áreas de arrecifes de coral. Recapturas de sitios continentales (n=1 en el norte de Nicaragua, n=2 en Nicaragua central) probablemente representan animales capturados en arrecifes coralinos cercanos pero reportados de aldeas y pueblos adyacentes. Las tasas de recaptura observadas para las tortugas carey de Tortuguero (5%) son más bajas que las observadas para las tortugas verdes de Tortuguero (Troëng et al. no publ.). Posibles explicaciones para la diferencia en tasas de recaptura incluye tasas de retención de marcas, presiones pesqueras y estados legales diferentes. Antes de 1998, las tortugas carey eran marcadas con marcas Monel 49 de la National Band and Tag Company que tienen una mayor pérdida de marcas que las marcas Inconel 681 usadas desde 1998 (Troëng et al. 2003). En Nicaragua, el esfuerzo de pesca es dirigido hacia las más abundantes tortugas verdes. Las tortugas carey predominantemente son capturadas oportunísticamente en redes puestas para tortugas verdes y otra pesquerías como buceo para langostas (Lagueux 1998). Pescadores que capturan tortugas carey oportunísticamente pueden no estar concientes de la recompensa por la marca o no desean reportar la captura. Algunos países en el Caribe aún permiten la pesca de tortuga verde, pero prohíben estrictamente la caza de tortugas carey. Esto puede contribuir al bajo reporte por pescadores que no quieren admitir que capturan tortugas carey.

Una lección del reanálisis de los datos de desove y marcaje de carey de Tortuguero es que el manejo de datos de marcaje es dinámico. Cuando se observan tortugas marinas individuales que retornan a anidar, la interpretación de la información de años anteriores puede cambiar. Por ello, recomendamos reanálisis regular de los datos de desove y anidación para asegurar que el ámbito y las estimaciones de tendencia

de la población estén basadas en la mejor información disponible.

Telemetría satelital

La telemetría satelital de carey proveyó relativamente pocos datos buenos de localización en comparación con un estudio similar con tortugas verdes (Troëng et al. no publ.). El tamaño más pequeño de la carey y la ubicación posterior de la antena puede resultar en que el transmisor pocas veces salga durante suficiente tiempo para permitir al satélite establecer una ubicación de alta calidad. Una posición anterior de la antena puede incrementar la proporción de datos de buena calidad pero no provee igual protección y puede resultar en un tiempo de vida del transmisor más corto. La fortaleza y la debilidad de las diferentes posiciones de la antena se debe considerar en estudios futuros y se debe utilizar la posición que genera datos que harán cumplir los objetivos de investigación.

Bjorndal et al. (1985) estimó el promedio del período de interanidación para las tortugas carey en Tortuguero en 16.8 d, con la mitad de los intervalos observados (n=20 de 40) ubicados entre 14 y 16 d. Esto sugiere que la tortuga carey b retornó a anidar dos veces antes de viajar a las áreas de alimentación bentónicas en Nicaragua aunque solamente se le observó unicamente una vez en la playa (Tabla 1). El área de interdesove fue limitada a aguas hasta de 30 km de la playa de anidación de Tortuguero. Si esto es representativo para las carey de Tortuguero, entonces las recapturas de tortugas marcadas en Costa Rica no fueron solamente animales durante el interdesove si no que, probablemente incluyó tortugas en ruta hacia o desde la playa de anidación. Ambas tortugas carey seguidas por telemetría satelital compartieron un corredor migratorio a medida que se movieron al norte hacia áreas de alimentación bentónicas en Nicaragua (Fig. 3). Siete de diez tortugas verdes postanidadoras seguidas por satélite desde Tortuguero usaron el mismo corredor migratorio costero (Troëng et al. no publ.). La cercana relación entre los arrecifes de coral y la distribución de las marcas recapturadas y las tortugas carey que forrajean a lo largo de la costa centroamericana enfatiza el rol ecológico de la tortuga carey (Fig. 1, Fig. 3).

Análisis genético

El análisis genético indica la presencia de tortugas carey de la población desovadora de Tortuguero en áreas de alimentación localizadas en Cuba y Puerto Rico y posiblemente México (Tabla 4). Sin embargo, tortugas carey que llevan marcas de Tortuguero no han sido reportadas en estos países (Fig 1). La muestra pequeña de tortugas carey marcadas y la pérdida de marcas pueden ayudar a explicar la disparidad entre las marcas recuperadas y los resultados de los análisis genéticos. Si una mayoría de las tortugas carey de Tortuguero migran a áreas de forrajeo en Nicaragua y Honduras, la probabilidad de recaptura de individuos marcados en otros países puede ser pequeña, particularmente si la dispersión a áreas de forrajeo más distantes ocurre principalmente en juveniles. Puede ser que las carey de Tortuguero sean recapturadas en Cuba, Puerto Rico y México, una vez que más carey hayan sido marcadas en Tortuguero con marcas de Inconel. También es probable que las estimaciones de la contribución de la población anidadora de carey de Tortuguero a áreas de alimentación en otros países pueda cambiar, a medida que muestras más grandes de más poblaciones desovadoras de carey en el Caribe estén disponibles. Hay una necesidad de expandir estudios genéticos para incluir muchas más colonias, muestras más grandes, y datos adicionales de secuencia, antes de que se pueda hacer el análisis definitivo de linaje mixto de las áreas de forrajeo. Es posible que a medida que nuevos datos de línea base estén disponibles, otros linajes de fuente puedan ser identificados como contribuyentes a las poblaciones de forrajeo que hemos examinado aquí. Un descubrimiento significativo de nuestro estudio, es la presencia de un haplotipo a una frecuencia relativamente alta en Tortuguero que previamente había sido encontrado solamente en áreas de alimentación. Esta información nueva tiende a apoyar más la posibilidad que las tortugas de Tortuguero encuentran vías a las áreas de forrajeo alrededor de Cuba y Puerto Rico. La evidencia de su presencia en aguas mexicanas es menos convincente, cuando el margen de error es tomado en cuenta (Tabla 4).

Conclusiones

En nuestro estudio, las marcas recuperadas, telemetría satelital y resultados de análisis genético contribuyen a la conclusión de que las tortugas carey representan un recurso compartido internacionalmente. La

relación cercana entre las áreas de forrajeo de carey y los arrecifes coralinos como lo demuestran las marcas recuperadas y la telemetría satelital tiene consecuencias para ambos, las tortugas carey y los arrecifes coralinos. Los arrecifes de coral del Caribe están bajo amenazas implacables como la sobrepesca, sedimentación, eutroficación y temperaturas altas del agua y han declinado considerablemente (Gardner et al. 2003). En Honduras y Nicaragua, un estimado de 57-58% de arrecifes son considerados en riesgo y un incremento en la sedimentación causado por la deforestación, se cree impacta arrecifes ubicados hasta 25 km del continente (Spalding et al. 2001). El deterioro continuo de arrecifes coralinos puede impactar negativamente la disponibilidad de alimento para la carey (Meylan 1988) y causar un declive adicional en la población de carey ya fuertemente reducida. A la inversa, la reducción de tortugas carey puede tener consecuencias negativas para el ecosistema de los arrecifes coralinos de la región. Algunas esponjas son agresivas competidoras del espacio en arrecifes coralinos y pueden predominar sobre los corales más extensivamente en ausencia de la esponjivoria de las carey (León y Bjorndal 2002, Bjorndal y Jackson 2003). Aunque otras especies que se alimentan de esponjas inicialmente pueden llenar el papel de depredador, una reducción en la abundancia de carey puede hacer los arrecifes menos resilientes y más susceptibles a impactos naturales y antropogénicos (Jackson et al. 2001). Es claro que las estrategias de conservación dirigidas a conservar a las tortugas carey críticamente en peligro de extinción y a los arrecifes de coral, tienen que considerar tanto las migraciones extensas de las tortugas carey y la relación cercana entre la especie y el ecosistema del arrecife de coral.

Reconocimientos – US NOAA/National Marine Fisheries Service financió los transmisores de satélite y los análisis genéticos. Los análisis genéticos se realizaron en the Marine Turtle Molecular Ecology laboratory del Southwest Fisheries Science Center con la ayuda de R. LeRoux, E. LaCasella, y V. Pease. B. Schroeder y G. Balazs dieron capacitación y consejos invaluable para la aplicación de transmisores de satélite. E. Harrison, J. Mangel, C. Reyes, C. Campbell, C. Lagueux, W. McCoy y numerosos asistentes de investigación quienes ayudaron en la aplicación de transmisores y con la recolección de muestras de tejido. C. Lagueux (WCS), K. Bjorndal y P. Eliazar de ACCSTR quienes facilitaron la información de marcas recuperadas. C. Jackson del Cayman Island National Archive y N. Beaumont ofrecieron referencias históricas. Disney Wildlife Conservation Fund, the Geraldine R. Dodge Foundation, Elizabeth Ordway Dunn Foundation, the Educational Foundation of America y the Kenneth A. Scott Charitable Trust dieron financiamiento para el Programa de Educación de Migración y Rastreo de Tortugas Marinas.

Referencias

- de Acosta, T. 1799. Correspondence from Mr. Tomás de Acosta 1798-1799 (in Spanish) – Costa Rica National Archive Serie Cartago: Exp. Nº1095.
- Allard, W.M., Miyamoto, M. M., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B. and Bowen, B.W. 1994. Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences. - *Copeia* 1: 34-41.
- Balazs, G. and Chaloupka, M. 2004. Thirty-year recovery trend in the once depleted Hawaiian green sea turtle stock. - *Biological Conservation* 117: 491-498.
- Balazs, G. H., Miya, R. K., and Beaver, S. C. 1996. Procedures to attach a satellite transmitter to the carapace of an adult green turtle, *Chelonia mydas*. - In: Keinath, J. A., Barnard, D. E., Musick, J. A., and Bell, B.A. (eds.), Proceedings of the 15th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. US Dep. Commer. NOAA Tech Memo NMFS-SEFSC-37, pp. 21-26.
- Bass, A. L. 1999. Genetic analysis to elucidate the natural history and behavior of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the wider Caribbean: A review and re-analysis. - *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 195-199.
- Bass, A. L., Good, D. A., Bjorndal, K. A., Richardson, J. I., Hillis, Z. M., Horrocks, J. A. y Bowen, B. W. 1996. Testing models of female reproductive migratory behaviour and population structure in the Caribbean hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, with mtDNA sequences. – *Molecular Ecology* 5 (3): 321-328.
- Bjorndal, K. A., Bolten, A. B. y Lagueux, C. L. 1993. Decline of the nesting population of hawksbill turtles at Tortuguero, Costa Rica. - *Conservation Biology* 7(4): 925-927.
- Bjorndal, K.A., Carr, A., Meylan, A.B. y Mortimer, J.A. 1985. Reproductive biology of the hawksbill *Eretmochelys imbricata* at Tortuguero, Costa Rica, with notes on the ecology of the species in the Caribbean. - *Biological Conservation* 34: 353-368.
- Bjorndal, K.A. y Jackson, J.B.C. 2003. Role of sea turtles in marine ecosystems: reconstructing the past. - In: Lutz, P.L., Musick, J.A. , and Wyneken, J. (eds.), *Biology of Sea Turtles, Volume II*. CRC Press, pp. 259-273.
- Bovallius, C. 1888. Journey in Central America, First Part. (in Swedish) - *Almqvist & Wiksell*, p. 274.
- Campbell, C.L., Lagueux, C.L., y Mortimer, J.A. 1996. Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, nesting at Tortuguero , Costa Rica, in 1995. – *Chelonian Conservation and Biology* 2(2): 169-172.
- Carr, A., Hirth, H. y Ogren, L. 1966. The ecology and migrations of sea turtles, 6. The hawksbill turtle in the Caribbean Sea. – *American Museum Novitates* 2248: 1-29.
- Carr, A. y Stancyk, S. 1975. Observations on the ecology and survival outlook of the hawksbill turtle. - *Biological Conservation* 8: 161-172.
- Carrillo, E., Webb, G. y Manolis, C. 1999. Hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in Cuba: an assessment of the historical harvest and its impacts. - *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 264-280.
- Diaz-Fernández, R., Okayama, T., Uchiyama, T., Carrillo, E., Espinosa, G., Márquez, R., Diez, D. y Koike, H. 1999. Genetic sourcing for the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in the northern Caribbean region. - *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 296-300.
- Dutton, P.H. 1996. Methods for collection and preservation of samples for sea turtle genetic studies. – In: Bowen, B.W. and Witzell, W.N. (eds.), Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-396, pp. 17-24.
- Dutton, P.H. En prensa. Satellite telemetry combined with genetics analysis as tools for study of sea turtle ecology: new discoveries and future possibilities. – In: Proceedings of the 24th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC.
- Fahrmeir, L. y Lang, S. 2001. Bayesian inference for generalised additive mixed models based on Markov random field priors. – *Applied Statistics* 50: 201-220.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., y Watkinson, A.R. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. – *Science* 301: 958-960.
- Harrison, E., Troëng, S., Nolasco, D., Crispin, D., Matthews, C., Padidar, K., Gaos, A., Towers, R., Jiménez, D., Debade, X., Paxton, M., Sawyer, T., Gutiérrez, A., Garzón, J. C., Machado, J., Yañez, I., Díaz-Merry, A. y Redondo, A. 2003. Report on the 2002 Green Turtle Program at Tortuguero. – Report to Caribbean Conservation Corporation and the Ministry of Environment and Energy of Costa Rica.
- Hays G. C., Åkesson S., Godley B. J., Luschi P. y Santidrian P. 2001. The implications of location accuracy for the interpretation of satellite-tracking data. - *Animal Behaviour* 61: 1035-1040.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. G., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., y Warner, R. R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. - *Science* 293: 629-638.
- Lagueux, C.J. 1998. Marine turtle fishery of Caribbean Nicaragua: Human use patterns and harvest trends. - PhD dissertation. University of Florida.
- León, Y. M. and Bjorndal, K. A. 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. – *Marine Ecology Progress Series* 245: 249-258.
- Meylan, A. B. 1988. Spongivory of hawksbill turtles: a diet of glass. - *Science* 239: 393-395.
- Meylan, A. B. 1999a. Status of the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean region. – *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 177-184.
- Meylan, A.B. 1999b. International movements of immature and adult hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean region – *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 185-188.
- Meylan, A. B. y Donnelly, M. 1999. Status justification for listing the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) as Critically Endangered on the 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. - *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 200-224.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner, R.R., y Jackson, J.B.C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301: 955-958.
- Parsons, J. J. 1972. The hawksbill turtle and the tortoiseshell trade. - In: Études de géographie tropicale offertes a Pierre Gourou. Mouton, pp. 46-60.
- Pella, M. y Masuda, J. 2001. Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters. - *NOAA Fishery Bulletin* 99(1): 151-167.
- Spalding, M. D., Ravilious, C. y Green, E. P. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. - Univ. California Press.
- Swettenham, J. A. 1906. No. 39. Jamaica (Cayman Islands). - *Colonial Reports*.
- Tressler, D.K. 1923. *The Marine Products of Commerce*. - The Chemical Catalog Company, Inc.
- Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguars (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. - *Chelonian Conservation and Biology* 3(4): 751-753.
- Troëng, S. Chacón, D., y Dick, B. 2004. Possible decline in leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting along Caribbean Central America. – *Oryx* 38(4):1-9.
- Troëng, S., Mangel, J. y Reyes, C. 2003. Comparison of Monel #49 and Inconel #681 tag loss in green turtles *Chelonia mydas* nesting at Tortuguero, Costa Rica. – In: Seminoff, J. (ed.), Proceedings of the 22nd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Miami. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-503, pp. 121-122.
- Troëng, S. y Rankin, E. 2005. Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. – *Biological Conservation* 121: 111-116.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th Edition. - Prentice Hall.