

Tortuga laúd – *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761)

Adolfo Marco, Juan Patino-Martínez, Maite Ikaran y Liliana Quiñones
Estación Biológica de Doñana (CSIC)

Fecha de publicación: 30-07-2009



Hembra nidificante. © L. Quiñones.

Descripción

Tortuga marina de gran tamaño. Se caracteriza por tener el dorso cubierto de una piel resistente con aspecto de cuero que cubre un tejido conjuntivo muy graso y un tejido óseo muy ancho. El dorso presenta 7 quillas longitudinales en lugar de las placas de otras especies, mientras que el plastron tiene sólo 5 quillas. El ángulo de unión entre el dorso y el vientre no es agudo. Además, se caracteriza por tener unas aletas anteriores proporcionalmente más largas que en otras tortugas que le permiten grandes navegaciones transoceánicas. La coloración dorsal es negra con manchas rosadas y líneas del mismo color que coinciden con las quillas. La piel tiene una coloración similar. El vientre es muy variable y suele tener coloraciones rosadas, blancas y negras.

No presentan grandes escamas ni uñas en las extremidades. La cabeza no tiene escamas y el pico queratinizado es muy fuerte, presenta bordes lisos y tiene un extremo muy característico adaptado para capturar presas muy escurridizas. La parte superior del extremo del pico tiene forma de W, con tres muescas de varios centímetros, una central y dos laterales algo menores. La parte inferior del pico no tiene esas muescas y la punta se inserta por debajo de la muesca central superior y entre las dos muescas laterales superiores.

Su esqueleto es mayoritariamente cartilaginoso en un caso probable de neotenia (Deraniyagala, 1930), y se asemeja mucho más al diseño de cetáceos o sirénidos que al de otros reptiles (Rhodin et al., 1981). Presenta en las aletas un sistema de intercambio de calor contra corriente con el exterior que permite la presencia en aguas muy frías (Greer et al., 1973) junto con la presencia de un tejido subcutáneo muy graso.

Las tortugas laúd al nacer están cubiertas de pequeñas escamas negras, incluyendo varias hileras longitudinales dorsales de escamas blancas. Además, las aletas son muy alargadas respecto al cuerpo y tienen una hilera marginal de escamas blancas. Cuando son adultos se pueden distinguir los sexos por la longitud de la cola, mayor en machos (James et al., 2007) que además tienen una mayor distancia entre la cloaca y la punta posterior del caparazón (James, 2004).

Biometría

Puede llegar a alcanzar una longitud curva del caparazón mayor de 2.000 mm y un peso máximo de 916 kg (Eckert and Luginbuhl, 1988). La mayoría de datos sobre su tamaño es de hembras durante la anidación y de recién nacidos. Nace con un peso corporal medio de unos 45 g, una longitud recta del espaldar de entre 55 y 60 mm y una anchura media de unos 40 mm (Hilterman y Goverse, 2007). Durante su vida su peso puede llegar a multiplicarse hasta por 20.000 veces. Parece que los juveniles crecen muy deprisa y podrían madurar antes pero a tamaños corporales mayores que otras tortugas marinas. Se considera que el tamaño habitual de adquisición de madurez sexual en el Atlántico sería de 145 cm de longitud dorsal. No obstante tortugas menores de hasta incluso 105 cm pueden observarse en algunas playas de anidación haciendo nidos con huevos fértiles (Stewart et al., 2007). En el Pacífico las hembras madurarían a tamaños corporales menores. El crecimiento de los adultos es muy lento y se calcula en alrededor de 0,2 cm por año (Price et al., 2004). La longitud media del caparazón en hembras adultas atlánticas en el Gran Caribe varía entre 150 y 160 cm (Chacón, 1999; Godfrey, 2002; Quiñones et al. 2007). Los valores medios en el Atlántico africano parecen similares (Ikarán, no publicado) pero en el Pacífico parecen algo menores con valores medios en torno a 145 cm (Reina et al., 2002).

Variación geográfica

Muestra una escasa variabilidad genética global (Bowen y Kart, 2007) a pesar de tener una trayectoria evolutiva originada hace al menos 100 millones de años. La variabilidad intraespecífica indica un origen de la especie actual hace 900.000 años (Dutton et al., 1999), probablemente en un refugio Indo-Pacífico. En la actualidad, y a pesar de la escasa variabilidad genética, se detectan leves diferencias en ADN mitocondrial entre grandes cuencas oceánicas y dentro de cada cuenca, confirmando una cierta filopatría natal (Dutton et al., 1999), aunque parece de menor intensidad que en otras tortugas marinas. Esta variabilidad genética indica cierto aislamiento reproductor entre zonas muy separadas. Dentro de la cuenca atlántica, se

han detectado leves diferencias genéticas significativas entre ambos hemisferios, entre ambas orillas, o incluso entre zonas de anidación distantes más de 1.000 km en el atlántico americano.

Se han descrito 2 subespecies: *D. c. coriacea* (Vandelli, 1761) en el Atlántico y *D. c. schlegelii* (Garman, 1884) en el Pacífico y el Índico. La diferencia morfológica más clara parece ser el tamaño corporal. Las hembras adultas del Pacífico parecen relativamente menores que las atlánticas. Esta variabilidad podría ser exclusivamente fenotípica por diferentes tasas de crecimiento o diferente tasa de mortalidad y longevidad. Sin embargo, la baja supervivencia en el Pacífico y los rangos similares de tamaño corporales en ambas zonas indica que el menor tamaño medio en el Pacífico se podría deber exclusivamente a una mayor mortalidad y una consiguiente menor longevidad. No se puede descartar un componente genético de esta variabilidad asociado a diferentes presiones selectivas en distintas áreas geográficas y reflejadas en las diferencias genéticas encontradas.

Se han sugerido otras diferencias morfológicas entre tortugas del Atlántico y del Indo-Pacífico. La tortuga laúd atlántica tendría las aletas anteriores más largas, una cabeza más corta y una coloración más oscura con menos manchas blancas claras en el dorso, la mandíbula inferior y la garganta. Sin embargo, estos rasgos tienen una gran variabilidad y no se han acreditado adecuadamente diferencias geográficas desde un punto de vista estadístico. La separación en 2 subespecies es cuestionada por algunos autores (Pritchard, 1980).

Hábitat

Especie común en mar abierto que no suele frecuentar zonas costeras fuera de la estación reproductora. Durante sus primeros años de vida son muy difíciles de observar y se supone una vida totalmente oceánica. Apenas hay citas de juveniles en aguas españolas, mientras que observaciones de individuos adultos son relativamente frecuentes en el Atlántico y, en menor medida, en el Mediterráneo español. Buena parte de las observaciones en España se deben a varamientos, tanto en el Atlántico y Cantábrico como en el Mediterráneo, que no permiten establecer el hábitat seleccionado por esas tortugas antes de su muerte.

Las tortugas parecen buscar y seleccionar zonas con mucha comida (James y Herman, 2001; James y Mrosovsky, 2004). En épocas cálidas, individuos grandes suelen desplazarse hasta latitudes altas, pero en épocas frías buscan su alimento en aguas tropicales (Eckert, 2006). En algunos casos, individuos adultos pueden permanecer en zonas concretas sin realizar grandes desplazamientos (Eckert et al., 2006). Los machos del atlántico occidental suelen mantenerse con fidelidad cerca de las playas de anidación donde muy probablemente se aparean (James et al., 2005a). En el Mediterráneo parecen concentrarse en áreas específicas más que distribuirse aleatoriamente (Casale et al., 2003).

Individuos adultos pueden bucear en algunos casos a profundidades mayores de 300 m y durante periodos prolongados de hasta 30 min, aunque cuando llegan a aguas frías suelen ocupar aguas más someras (Eckert, 2006). Ocasionalmente pueden sumergirse hasta los 1.000 m en las horas centrales del día (Houghton et al., 2008). Para explicar estas inmersiones se sugiere la evitación de depredación, termorregulación o la exploración de presas gelatinosas (James y Herman, 2001; Wallace et al., 2005; Houghton et al., 2008).

En la proximidad de las zonas de anidación las tortugas suelen realizar buceos someros y continuos, invirtiendo de media 45 min por hora en esta actividad (Fossette et al., 2007). Las inmersiones realizadas por las hembras entre puestas sucesivas de nidos, describen formas típicas de U y de V y ocurren en presencia de machos (Reina et al., 2005).

La tortuga laúd sólo sale a tierra a anidar. Las hembras adultas excavan sus nidos en playas arenosas evitando con diferente éxito zonas inundables. Suelen anidar en zonas dunares con vegetación halófila y suelen evitar dunas móviles inestables. Los huevos se desarrollan enterrados en los sustratos arenosos a unos 60- 100 cm de profundidad. Tras la emergencia del nido los neonatos se desplazan sin descanso sobre la arena hasta alcanzar el mar. Los machos no retornarán a la playa durante el resto de su vida.

Abundancia

La tortuga laúd es la segunda especie de tortuga marina más común en el litoral español (Camiñas, 1996). No se conoce una estima fiable global de la abundancia de estas tortugas en todo el litoral español. Extrapolando de la abundancia estimada de tortugas bobas y la relación de varamientos en playas de ambas especies (entre un 2 y un 10 % de tortugas laúd sobre el total), se puede hablar de unos pocos miles de tortugas laúd en el entorno del litoral mediterráneo español.

Las zonas de anidación de la tortuga laúd más próximas al litoral español parecen contar con un número importante de hembras reproductoras (Witt et al., 2009) y en algunas de ellas se ha detectado una recuperación en las últimas décadas (Dutton et al., 2005; Antworth et al., 2006). Esto es muy probable que haya producido también un leve aumento de esta especie en nuestro litoral. Sin embargo, la evolución de la tortuga laúd en el atlántico africano y algunas zonas del Caribe no es muy conocida (Blanc y Fretey, 2002) y hay razones para pensar que puede no ser tan saludable (Mast y Pritchard, 2006). En el Pacífico la situación para la tortuga laúd es mucho más crítica. Uno de los ejemplos más dramáticos del declive de esta especie es el caso de Terengganu en Malasia. La población anidante en esta zona se redujo de 10.000 hembras por año en los años cincuenta del siglo XX a menos de 100 en 1995. Lo que implica una pérdida del 99% de la población en medio siglo (Chan y Liew, 1996). La principal causa de este declive se le atribuye a las actividades de pesca en alta mar y territorial en Malasia. Además a la explotación de huevos, el turismo, la polución marina y las prácticas subóptimas de manejo en los criaderos que alteraron la razón de sexos en los neonatos (Chan y Liew, 1996). En el caso del Parque Marino Las Baulas (Costa Rica) la reducción de 1.500 hembras anuales a entre 70 y 190 ocurrió en un periodo de solo 15 años entre 1989 y 2004 (Tomillo et al., 2007). Spotila et al. (2000) han estimado recientemente un total de 1.690 hembras reproductoras en la costa pacífica americana mientras que hace una década la estima era de entre 4.600 y 6.500 hembras en la misma zona. En todo el Pacífico se ha estimado un total de 2.300 hembras anidantes (Crowder, 2000). En definitiva, en las últimas décadas las tres principales zonas de anidación, en Méjico, Costa Rica y Malasia han sufrido un descenso del 90 % (Mast y Pritchard, 2006).

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2000): En Peligro Crítico CR A1abd (Sarti Martínez, 2009).

Categoría España IUCN (2002): En Peligro Crítico (Camiñas, 2004).

Ha sufrido un declive severo en las últimas décadas (Spotila et al., 1996, 2000) y aunque parece estar recuperándose en el Atlántico (Turtle Expert Working Group, 2007) continúa catalogada en peligro crítico de extinción por la UICN (Sarti Martínez, 2009). Las principales causas de este declive son la caza de adultos en playas, la muerte accidental en artes y aparejos de pesca o la explotación de nidos (Casale et al., 2003; Alfaro-Shigueto et al., 2007; Tröeng et al., 2007). Procesos naturales como la pérdida de nidadas por inundación o erosión de las playas, baja calidad de la arena, depredación natural o infecciones por microorganismos son también importantes causas de mortalidad (Bell et al., 2003; Chan y Solomon, 1989; Patino-Martínez et al. 2008). Diferentes poblaciones pueden experimentar diferencias en las principales amenazas que padecen, y por tanto precisar de distintas prioridades de conservación (Saba et al., 2008; Seminoff y Shanker, 2008). Las tortugas laúd del Pacífico y del Atlántico africano están incluidas en la lista de las 10 poblaciones con mayor urgencia de conservación en el mundo (Mast y Pritchard, 2006).

Factores de amenaza

La tortuga laúd ha sido pescada por el hombre para su consumo hasta fechas recientes en España (Mayol y Mas, 1983). Desde hace décadas ya se identificó la pesca accidental como uno de los principales problemas de las tortugas laúd en todo el mundo (Ferraroli et al., 2004; Carranza et al., 2006) y probablemente también en el litoral español (Casale et al., 2003). Las principales causas de muerte de tortuga laúd en la costa atlántica francesa son la ingestión de plásticos y la pesca accidental (Duguy et al., 1998). Sus alargadas aletas suelen engancharse con mucha facilidad en diferentes tipos de artes de pesca (Lewison et al., 2004), tanto en uso

como abandonados en el mar. En la actualidad, la captura accidental en artes de pesca (tanto industriales como artesanales, junto con la ingestión de contaminantes, plásticos y otras basuras, y la colisión con embarcaciones son sus principales amenazas en el mar (Lewison y Crowder, 2007).

La ingestión de plásticos es un fenómeno emergente de especial gravedad pues los océanos están acumulando grandes cantidades de plásticos de muy alta persistencia y las tortugas laúd parecen ser especialmente vulnerables a este problema al confundirlos con medusas e ingerirlos masivamente (Mrosovsky, 1981; Barreiros y Barcelos, 2001). En 408 autopsias de tortugas laúd se encontraron plásticos en el sistema digestivo del 34 % de los individuos (Mrosovsky et al., 2009). Aunque hay muestras desde 1885, la primera tortuga con este tipo de residuo data de 1968.

La vida pelágica de las hembras durante sus migraciones prereproductoras puede explicar los bajos niveles generales de contaminantes (Guirlet et al., 2008). Los altos requerimientos de calcio durante la formación de huevos pueden explicar la movilización y los crecientes niveles de plomo encontrados en la sangre de tortugas laúd a lo largo de la estación reproductora (Guirlet et al., 2008). Sin embargo, los niveles de metales pesados en los huevos no cambian su concentración en sucesivas anidaciones. Se han detectado niveles relativamente elevados de PCBs en una tortuga laúd varada en Canarias (Orós et al., 2009). Estos niveles de contaminantes pueden contribuir a serios problemas de salud e inmunosupresión. Sigma chlorobifenilos presentaron concentraciones elevadas en tejido adiposo de tortugas laúd capturadas cerca del litoral español en un rango de 47 a 178 $\mu\text{g}/\text{kg}$ de peso fresco (McKenzie et al., 1999). En estudios toxicológicos realizados con tortugas laúd de la costa atlántica de Francia se han encontrado niveles muy altos de metales pesados en el páncreas. Concentraciones medias de cadmio en el riñón fueron de $30,3 \mu\text{g g}^{-1}$ en peso fresco, cifra muy elevada en comparación con otros estudios previos en esta especie (Caurant et al., 1999). El cadmio como otros contaminantes parecen ser más abundantes en las medusas que en otras especies marinas.

La anidación también está severamente amenazada, especialmente por la captura sistemática de hembras durante la puesta o el expolio de sus nidos para el consumo de carne y huevos (Hirth et al., 1993; Patino-Martínez et al., 2008; Quiñones et al., 2007b). Especies domésticas o exóticas como perros, cerdos o ratas pueden causar también severos daños en la anidación de la tortuga laúd en el entorno de asentamientos humanos (Engeman et al., 2003). La destrucción de playas, el uso excesivo, el tráfico rodado o la iluminación artificial pueden alterar la anidación, incubación o éxito de las crías (Bourgeois et al., 2009; Kudo et al., 2003; Tuxbury y Salmon, 2005; Hernandez et al., 2007).

El aumento del nivel del mar, consecuencia del calentamiento global, puede tener efectos negativos sobre los ecosistemas costeros, como pérdida de playas por erosión, alteraciones en la redistribución de sedimentos a lo largo de la línea de costa, pérdida permanente del volumen de arena o excesiva acumulación y un aumento en el nivel freático (Baker et al., 2006). Por lo tanto, el potencial aumento del nivel del mar se constituye en un factor de amenaza muy importante para la reproducción de la tortuga laúd y en general para las especies de hábitats costeros (Patino-Martínez et al., 2007). Con un incremento de 0,5 m en el nivel del mar, se perdería hasta 32% del total de la superficie actual de playa en el caribe. Las playas más angostas son las más vulnerables (Fish et al., 2005).

La deforestación de bosques tropicales estaría incidiendo en la acumulación de troncos y otros residuos vegetales en las playas de anidación de la tortuga laúd (Laurance et al., 2008). Un exceso de este tipo de residuos vegetales puede alterar la anidación de las hembras y la supervivencia de los recién nacidos en su camino desde el nido hasta el mar (Bourgeois et al., 2009; Patino-Martínez et al., 2009). Una reducción de anidación del 90 %, valor estimado en algunas playas, puede tener el mismo impacto poblacional negativo que una tasa de mortalidad del 20 % de hembras adultas (Tomillo et al., 2008). La producción de machos puede verse severamente comprometida en zonas importantes de anidación si se confirman las previsiones de calentamiento del clima. La determinación del sexo por la temperatura de anidación junto con la alta filopatría al lugar de nacimiento pueden causar que el calentamiento del clima comprometa seriamente la supervivencia de muchas poblaciones de tortuga laúd (Davenport, 1997; Weishampel et al., 2004). La invasión por hongos parece jugar un papel importante en la mortalidad diferencial de los huevos entre las especies de tortugas marinas y entre hábitats.

Fusarium oxysporum, *F. solani* y *Pseudallescheria boydii* han sido aislados de huevos muertos (Phillott, 2001).

Medidas de conservación

Gracias a programas de protección de playas y de reducción de mortalidad en el mar, en los últimos años se ha detectado en algunas zonas del Atlántico una ligera recuperación de la anidación de tortugas laúd. Por ejemplo, en las Islas Vírgenes en los últimos 20 años se ha estimado un aumento del 13 % de hembras anidantes (Dutton et al., 2005). Sin embargo, en otras zonas, a pesar de mejorar la proporción de neonatos en relación al número de huevos ovopositados en la playa, el número de hembras anidantes ha disminuido drásticamente (Tomillo et al., 2007). Los programas de protección de playas incluyendo la translocación de nidos se han mostrado muy beneficiosos pero pueden ser insuficientes para salvar a las poblaciones. La conservación de la tortuga laúd requiere de una combinación de acciones de protección de las playas de anidación y simultáneamente una reducción de la muerte de juveniles y adultos por pesca accidental en el mar (Tomillo et al., 2008). En algunos casos la declaración de zonas marinas protegidas puede ser insuficiente si abarca solo pequeñas zonas donde la permanencia de las tortugas es muy reducida (Witt et al., 2008).

Distribución geográfica

La tortuga laúd se distribuye por todos los océanos del mundo. Su rango de dispersión es mucho más amplio que el del resto de las especies de tortugas marinas debido a la capacidad de regular la temperatura corporal y tolerar bajas temperaturas del agua. Se caracteriza por realizar largas migraciones transoceánicas desde aguas tropicales donde se reproducen hasta aguas muy frías donde encuentra abundante alimento (Pritchard, 1976; Hughes et al., 1998; Hays et al., 2004).

Anida en playas de latitudes tropicales y subtropicales, entre los 40°N y 35°S (Lutz y Musick, 1996), con temperatura óptima de la arena para su desarrollo embrionario. Las principales zonas de anidación del mundo se encuentran en Guayana Francesa-Surinam (Girondot y Fretey, 1996; Hilterman y Goverse, 2007; Fossette et al., 2008), Caribe centroamericano (Ordóñez et al., 2007; Chacón-Chaverri y Eckert, 2007; Patino-Martínez et al., 2008) y Gabón-Congo (Fretey, 2001; Witt et al., 2009). Las playas de anidación del Pacífico americano (Sarti-Martínez et al., 2007; Spotila et al., 1996) y océano Índico (Chan y Liew, 1996) han sufrido graves declives en el número de hembras anidantes. No se conoce anidación estable en zonas templadas aunque si se han documentado casos aislados de anidación en playas de mayor latitud como en Cabo Verde y Canarias (López-Jurado, 1992; Groombridge, 1994).

Se han identificado áreas de alimentación de tortuga laúd en el Atlántico Norte desde las Islas Canarias, Mediterráneo y Cantábrico hasta latitudes más altas como Gran Bretaña, Irlanda, Bélgica, Holanda, Dinamarca, Alemania, Noruega, Suecia y Nova Scotia (Brongersma, 1972; Witt et al., 2007; James et al., 2006). Parece existir una relación entre tamaño y latitud de forma que las tortugas de mayor tamaño pueden alcanzar latitudes mayores (regla de Bergmann). En la costa atlántica francesa, la tortuga laúd es la más frecuente con gran diferencia, tanto considerando individuos vivos observados en mar, como considerando tortugas varadas en las playas (Duguy et al., 1997). En las costas de Mauritania parece haber una zona muy importante de alimentación de tortugas laúd procedentes de la costa atlántica americana (Eckert et al., 2006).

Es la segunda especie de tortuga marina más común en el litoral español y se detectan individuos de gran tamaño que corresponden a juveniles grandes o adultos. Parece que los juveniles de pequeño tamaño (< 60 cm de longitud) no frecuentan nuestro litoral y que se distribuyen sólo en aguas cálidas con temperaturas superficiales del océano superiores a los 26°C hasta alcanzar los 100 cm de longitud (Eckert, 2002). En aguas cercanas a Sao Tomé y Príncipe, se capturaron accidentalmente 5 individuos cuyo caparazón media entre 14 y 21 cm y esto hizo suponer que esta zona podría tratarse de una zona de crecimiento (Fretey et al., 1999). Sin embargo, observaciones de este tipo son extremadamente raras y posiblemente se deba al hecho de que la tortuga laúd crece mucho más rápidamente que las otras especies de tortugas marinas, lo cual dificultaría encontrarla en un estadio de crecimiento intermedio.

La distribución de los machos es también bastante desconocida. Estudios en áreas cercanas a Nova Scotia demuestran que esta es una importante zona de alimentación tanto para hembras como para machos (James et al., 2005c). Ambos realizarían migraciones hasta áreas cercanas a las playas de anidación para reproducirse (James et al., 2005a). Para las hembras adultas, el límite norte de distribución está en la isoterma de 15 °C. En los últimos 17 años y como consecuencia del calentamiento global, se ha observado un desplazamiento de esta isoterma de 330 km hacia el norte, aumentando el rango de distribución de la especie (McMahon y Hays, 2006).

La tortuga laúd en España es relativamente frecuente en todo el litoral, existiendo citas del mar Cantábrico, las costas gallegas, el Atlántico andaluz y todo el litoral Mediterráneo ibérico (Navarro-Martín, 1941; Lozano y Quiroga, 1969; Pascual, 1985; Penas-Patiño, 1989; Camiñas y González de la Vega, 1997; López-Jurado et al. 1997; Ocaña y García de los Ríos, 2002; Camiñas, 2004). El estrecho de Gibraltar no parece constituir una barrera para estas tortugas distribuyéndose ampliamente por todo el Mediterráneo (Camiñas, 1998; Crespo et al., 1998). La gran mayoría de observaciones corresponden a individuos capturados en redes u otras artes de pesca o ejemplares muertos varados en playas (Casale et al., 2003). Se han llegado a registrar varamientos de hasta 11 individuos lo que sugiere que podrían entrar al Mediterráneo en grupo (García y Chamorro, 1984). No se ha conseguido asignar el origen de las tortugas laúd que visitan el litoral español pero es muy probable que la mayoría procedan de las poblaciones de Guayanas, Surinam y Gabón.

Ecología trófica

La tortuga laúd está considerada una especialista en el consumo de medusas (Bjorndal, 1997). Algunos autores señalan que sería un depredador obligado de este zooplancton gelatinoso. Este consumo especializado de medusas y otros invertebrados gelatinosos les confiere una posición trófica intermedia, confirmada con estudios isotópicos, entre el consumo de algas de la tortuga verde o el consumo de macroinvertebrados o peces de la tortuga boba (Godley et al., 1998).

Agregaciones consistentes de medusas (*Rhizostoma* sp.) de decenas de kilómetros cuadrados parecen condicionar la distribución de la tortuga laúd en el Atlántico Norte (Houghton et al., 2006). Las agregaciones de medusas podrían explicar el 25 % de las observaciones oceánicas de la tortuga laúd. Además estas asociaciones interespecíficas parecen ser muy consistentes en el espacio y el tiempo (Houghton et al., 2006). Se han encontrado diferentes especies de *Siphonophora* y *Scyzophoa* durante análisis del contenido estomacal (Den Hartog, 1980). Estas tortugas pueden detectar y atacar a las medusas usando estímulos visuales y químicos (Constantino y Salmon, 2003). Observaciones en el litoral francés sugieren que puede comer hasta 50 medusas por día (Duguy, 1983).

La disponibilidad de alimento puede llevar a tortugas laúd adultas a alimentarse en zonas con temperaturas del agua de hasta 10-12 grados C (Witt et al., 2007). La detección de presas gelatinosas que habitan aguas profundas durante el mediodía parecen explicar descensos habituales hasta unos 300 m de profundidad y en algunos casos, descensos mucho más profundos, incluso por debajo del límite teórico estimado de tolerancia de la especie (Denhartog, 1980; Houghton et al., 2008). En caso de detectar presas abundantes en profundidad, las tortugas esperarían a la noche a la ascensión de las presas a aguas superficiales, momento en que las capturarían.

Los neonatos pueden alimentarse durante periodos prolongados de vida marina de residuos de vitelo sobrantes del desarrollo embrionario. Conforme van creciendo inician su alimentación externa con presas pequeñas y enseguida pasan a ocupar zonas pelágicas donde pasaran a alimentarse de presas gelatinosas (medusas, ctenóforos y huevos gelatinosos) (Bjorndal, 1997). A diferencia de las otras especies de tortugas marinas, no parece que haya un cambio de dieta de juveniles a adultos (Bjorndal, 1997). Por ejemplo, se encontraron restos de medusas en un juvenil de 15,6 cm capturado frente a las costas de Acapulco (Brongersma, 1970).

Su capacidad para bucear a mayor profundidad que otras tortugas les permite aumentar la variedad y cantidad de presas en su dieta, así como ampliar su nicho trófico (Salmon et al., 2004). Las tortugas laúd parecen alimentarse en aguas someras entre anidaciones

consecutivas (Fossette et al., 2007) lo que les haría vulnerables a pesquerías artesanales que faenan cerca de la costa. Una de las mayores amenazas para la supervivencia de *Dermochelys coriacea* es la ingesta accidental de plásticos, ya que los confunde con medusas (Mrosovsky et al., 2009).

Biología de la reproducción

La tortuga laúd no se suele reproducir durante dos años consecutivos y suele dejar 1, 2 o raramente 3 temporadas de reposo. En el Pacífico parece que las tortugas se reproducirían con más baja frecuencia que en el Atlántico (Bailey et al., 2008) por una menor disponibilidad de alimento. Durante estos descansos reproductores pueden desplazarse a zonas distantes miles de kilómetros de su lugar de anidación. Sin embargo, para anidar retornan a su zona de nacimiento. No obstante, se considera que la fidelidad espacial para anidar no es tan grande como en otras tortugas marinas y pueden desplazarse hasta varios cientos de kilómetros entre nidos puestos incluso en la misma temporada. Es probable que los machos se apareen todos los años aunque apenas se dispone de información sobre este tema.

La reproducción de la tortuga laúd es estacional y suele coincidir con la época húmeda y cálida de su lugar de anidación. En zonas tropicales americanas puede ser entre febrero y julio (Quiñones et al., 2007). En la costa atlántica africana (Gabón) la anidación ocurre entre noviembre y marzo (Witt et al., 2008). Los apareamientos parecen realizarse cerca de las zonas de anidación mostrando los machos cierto grado de fidelidad a sus zonas de apareamiento (James et al., 2005a). Antes de finalizar las anidaciones los machos iniciarían sus migraciones hacia latitudes más elevadas.

El cortejo y las interacciones sexuales son poco conocidos pero mediante estudios de multipaternidad se sabe que hay casos frecuentes de poliandria y poliginia, así como hembras con nidos monoparentales (Crim et al., 2002). La repetición de padres en nidos sucesivos de la misma hembras apunta a la existencia de almacenamiento de esperma o menos probablemente de monogamia (Crim et al., 2002).

La época de puesta suele durar unos 4 meses y durante este periodo cada hembra puede realizar entre 3 y 11 nidos cada 9-11 días (Chacón-Chaverri, 1999; Hilterman y Goverse, 2007). El lugar seleccionado para anidar tiene una influencia decisiva en el éxito natural de eclosión y las hembras suelen anidar con menor frecuencia en las zonas intermareal y de vegetación, reduciendo riesgos de inundación, erosión, invasión por raíces, o depredación de los huevos (Chacón-Chaverri, 1999; Caut et al., 2006; Quiñones et al., 2007).

La anidación es nocturna y se puede ver afectada por las mareas, la luna o la iluminación artificial de la playa (Fig. 1). Las hembras salen de forma aislada a la playa y ascienden lentamente seleccionando su lugar de puesta. Pueden realizar varios intentos de anidación antes de excavar el nido y también pueden retornar al agua sin anidar. Todo el proceso de anidación suele durar algo menos de 2 horas incluyendo la excavación del nido, la ovoposición y el tapado y camuflado del lugar del nido (Patiño-Martínez et al., en prep.). La profundidad total media del fondo del nido respecto a la superficie de la arena suele variar entre 60 y 80 cm, mientras que la parte superior del nido suele estar entre 40 y 60 cm de la superficie (Wallace et al., 2004).



Figura 1. Tortuga laúd desovando en una playa de Colombia © L. Quiñones.

El número de huevos de cada puesta tiene un valor medio entre 80 y 90 (Hilterman y Goverse, 2007). Las hembras más largas no parecen poner más huevos por nido (Reina *et al.*, 2002; Hirth *et al.*, 1993; Tucker y Frazer, 1991; Quiñones *et al.*, 2007) aunque las hembras con mayor anchura sí podrían tener la capacidad de desarrollar más huevos por nido (Quiñones *et al.*, 2007). Los huevos son esféricos, blancos, levemente cremosos y apergaminados, con poca elasticidad. Miden 49- 55 mm de diámetro (Hirth y Ogren, 1987) y tienen un peso inicial de entre 72 y 100 g (Leslie *et al.*, 1996; Reina *et al.*, 2002) dimensiones que variarán levemente durante la incubación (Marco *et al.*, 2006). Es una característica propia de esta especie la deposición de los llamados “falsos huevos” que en realidad son glóbulos de albúmina, sin yema ni embrión y cubiertos por cáscara (Bell *et al.*, 2003; Wallace *et al.*, 2006). El número y tamaño medios de los glóbulos de albúmina por nido es muy variable, representa de media un 12 % del peso de la nidada y parece estar negativamente correlacionado con el número de huevos (Quiñones *et al.*, 2007). Su tamaño medio es muy variable entre nidos y suele fluctuar entre 29 y 37 mm (rango 1- 47 mm) (Hirth y Ogren, 1987). Estos glóbulos son depositados en último lugar, quedando en la parte superior del nido y se les atribuyen funciones beneficiosas para el desarrollo embrionario (Caut *et al.*, 2006) como la protección ante depredación, o reducir la penetración de arena entre los huevos que dificultaría procesos de intercambio de gases. Su desecación al final de la incubación podría contribuir a crear una cámara de aire con un volumen medio de 785 cm³ que facilitaría la complicada ascensión de los neonatos desde el fondo del nido hasta la superficie de la playa (Patiño-Martínez *et al.*, 2004). La tasa de fertilización de los huevos suele ser superior al 90 % (Bell *et al.*, 2003). No existe variación a lo largo de la temporada de desove ni en la cantidad y el tamaño de huevos y de glóbulos de albúmina, ni en el éxito de eclosión comparando entre nidos de distintas hembras o entre puestas de la misma hembra (Quiñones *et al.*, 2007).

La incubación dura en término medio unos 60 días a unos 29,5°C, aunque puede oscilar entre 50 y 78 días en función, sobre todo, de la temperatura de incubación. Temperaturas más altas aceleran el desarrollo y si son durante el segundo tercio de la incubación producen más hembras mientras que ambientes más fríos retrasan el proceso y producen más machos. La temperatura pivotal que produce una razón de sexos equilibrada está estimada en 29,5 °C (Mrosovsky, 1994). Por encima de 31 °C o por debajo de 28 °C se producirían individuos de un sólo sexo (Chan y Liew, 1995). La determinación sexual por temperatura de incubación parece tener una temperatura similar en diferentes poblaciones pero el rango de temperatura que produce ambos sexos parece diferir geográficamente (Chevalier *et al.*, 1999).

El éxito de eclosión de los nidos suele ser relativamente bajo en comparación con otras tortugas marinas con valores habituales menores del 50% (Caut *et al.*, 2006; Hilterman y Goverse, 2007) que pueden ser mucho menores cuando el impacto del expolio de nidos es elevado (Suganuma *et al.*, 2005; Chacon-Chaverri y Eckert, 2007; Tomillo *et al.*, 2008; Patino-Martínez *et al.*, 2008). Los nidos naturales protegidos in situ suelen presentar porcentajes de eclosión mayores que los de los nidos translocados a viveros. A pesar de esto, la elevada mortalidad en nidos no protegidos y el alto coste de protegerlos en las playas naturales, recomienda la translocación de nidadas a corrales de protección (Quiñones *et al.*, 2007).

La eclosión y la emergencia vertical en grupo del nido hasta la superficie puede durar de media 4 días variando ente 1 y más de 6 días. La emergencia suele ser masiva y nocturna aunque algunas tortugas tardías pueden demorar su emergencia hasta varios días (Fig. 2).



Figura 2. Emergencia de recién nacidos de tortuga laúd © J. Patino.

Los neonatos tienen una longitud media del espaldar de 60 mm, variando entre 50 y 70 mm y un peso medio de 44,6 gr, variando entre 35 y 50 g (Hirth y Ogren, 1987). El tamaño del huevo determina, en gran medida, la longitud y el peso de las crías, de forma que huevos más grandes producen crías más pesadas y más largas (Quiñones et al., 2007). Nidos alejados de la orilla o la presencia de basura, estructuras o iluminación artificial en la playa pueden alterar e impedir el acceso al agua y provocar la muerte de las tortuguitas (Patino-Martínez et al., 2009).

Demografía

El éxito de emergencia de crías es enormemente variable entre nidos, entre playas y estacionalmente, influyendo decisivamente factores como la depredación, la inundación, la erosión de la arena, la deshidratación excesiva del nido, la infección por microorganismos o la presencia de arcilla o raíces de plantas (Patino-Martínez et al., 2008). Se han detectado variaciones de < 20 a >75 % de éxito de eclosión entre playas próximas en poblaciones del Caribe (Patino-Martínez et al., 2008). La mortalidad de huevos y de neonatos en los primeros momentos de vida libre suele ser muy elevada pudiendo superar el 90%. Estudios recientes muestran que la humedad del nido por precipitaciones puede influir en la producción de sexos durante la incubación. Incubaciones más húmedas producirían más machos (LeBlanc y Wibbels, 2009).

La edad de maduración parece ser más temprana que en otras tortugas marinas, a pesar de ser la tortuga de mayor tamaño, y podría variar entre 6 y 14 años. En las Islas Vírgenes se ha estimado una tasa anual de mortalidad de hembras adultas del 11 % (Dutton et al., 2005). Sobre la población anidante en el Caribe se ha estimado una mortalidad anual de hembras adultas del 22 % (Tomillo et al., 2007) y una mortalidad de juveniles que dobla la esperada en una población estable. Las altas tasas de mortalidad juvenil y adulta en algunas poblaciones podrían estar reduciendo significativamente la longevidad real de las tortugas y su productividad.

Interacciones

Algunas tortugas laúd pueden llevar rémoras (*Echeneis naucrates* y *Remora remora*) adheridas a su caparazón (Sazima y Grossman, 2006; Ikarán, 2007). Esta interacción se interpreta como una relación simbiótica por la alimentación de la rémora sobre parásitos de la tortuga como un caso de foiesis en el que la rémora se pegaría al caparazón de la tortuga para facilitar su dispersión a un bajo coste en la búsqueda de huéspedes que parasitar (Sazima y Grossman, 2006).

Depredadores

La depredación de nidos es una de las causas más comunes de muerte de embriones y puede llegar a tener un impacto importante a nivel poblacional. Se han identificado numerosos depredadores de huevos incluyendo mamíferos, aves, saurios, insectos o cangrejos. En Gabón se ha descrito una depredación masiva de nidos por hormigas hipogeas (*Dorylus spininodis*) que llegan al nido de forma subterránea y pueden llegar a afectar a todos los huevos (Ikarán et al., 2007). Nidos afectados por estas hormigas presentan cáscaras perforadas y huevos llenos de hormigas vivas o muertas. También se han encontrado hormigas en nidos de laúd en Guinea Ecuatorial (Tomás, 2004) y Surinam (Whitmore y Dutton, 1985). En Guayana Francesa, el verracón (*Scapteriscus didactylus*) es uno de los principales depredadores de nidos (Maros et al., 2003). Varias especies de larvas de dípteros pueden también infestar nidos enteros produciendo altas tasas de mortalidad de huevos e incluso crías (Leslie et al., 1996; Chacón-Chaverri y Machado 2003). Cangrejos fantasma de la familia Ocypodidae son comúnmente citados en varias regiones del mundo (Tomás 2004; Livingstone, 2007). También se citan mamíferos salvajes como coatíes en Costa Rica (Leslie et al., 1996). En Gabón se ha observado depredación por mangostas (*Atilas paludinosus*), pequeños felinos (*Genetta tigrina* o *Viverra civetta*) y el varano del Nilo (*Varanus niloticus ornatus*) (Ikarán, 2007).

El expolio de nidos por humanos es especialmente intenso tanto en la costa africana como la americana (Weir et al., 2007; Patino-Martínez et al., 2008), así como la depredación de nidos

por sus animales domésticos como perros y cerdos (Leslie et al., 1996; Ordoñez et al., 2007; Hitipeuw et al., 2007; Tapilatu y Tiwari, 2007).

Tanto el proceso de anidación como la emergencia del nido suelen ser nocturnos para minimizar los riesgos de depredación y/o estrés térmico. Las hembras suelen dedicar un tiempo relevante de hasta más de 45 min para camuflar el lugar donde han depositado sus huevos. Para ello remueven la arena con sucesivos movimientos alternantes de aletas delanteras y posteriores, girando en círculo alrededor del nido. El resultado es un área de unos 10x10 metros donde la arena ha sido totalmente removida, de manera que es imposible discernir el lugar exacto donde se encuentra la cámara de incubación.

La depredación de recién nacidos en la playa o el mar es muy intensa por mamíferos, aves, peces y crustáceos pudiendo llegar al 90% en las primeras 24 horas de vida. Los depredadores de neonatos citados en la literatura van desde cefalópodos (Pilcher, 2000) hasta las propias tortugas marinas (Dodd, 1988), pasando por diversas especies de peces óseos y tiburones (Dodd, 1988; Hirth et al., 1993). En Bioko, se encontró un neonato de laúd dentro del estómago de un pargo *Lutjanus agennes* (Lutjanidae). El pargo medía unos 45 cm de longitud y fue capturado por un pescador (Tomás, 2004). Pilcher y Ali (1999) estiman que más del 30% de los neonatos nacidos en una zona de cría en Sabah, Malasia, son capturados por depredadores muy cerca de la costa. Estos autores citan como depredadores especies de peces de las familias Serranidae y Lutjanidae.

Una vez adultas, tienen muy pocos depredadores, probablemente debido a su gran tamaño. El principal enemigo es el hombre a través de actividades pesqueras o de subsistencia. Hay muy poca información sobre interacción presa-depredador en tortugas marinas y la mayoría procede de observaciones anecdóticas y contenidos estomacales de potenciales depredadores (Heithaus et al., 2008). En general, parece que no se trata de un factor de amenaza relevante para su supervivencia (Heithaus et al., 2008). Se han descrito ataques de orcas (*Orcinus orca*) (Novak y Getz, 1969; Pitman y Dutton, 2004) y tiburones tigre (Keniath y Music, 1993). En playas de anidación, es frecuente encontrar individuos con amputaciones parciales o totales en las extremidades y daños en el caparazón por mordidas de tiburones (Ikarán, 2007). Se han descrito ataques puntuales de jaguares (*Panthera onca*) a hembras en Tortuguero, Costa Rica (Troëng, 2000; Troëng et al., 2007), pero en mucha menor medida que a otras especies anidantes en estas playas, como la tortuga carey o la verde. Por último, existe una única cita de laúd atacada por un cocodrilo, en Papua Nueva Guinea (Hirth et al., 1993).

Parásitos y patógenos

Los huevos suelen sufrir colonizaciones por hongos y bacterias que en algunos casos pueden ser patógenos y afectar negativamente a la incubación (Girondot et al. 1990; Hilterman y Goverse, 2007; Ikarán 2007; Chacón-Chaverri y Senechal, 2008). Algunos de los hongos que se han detectado en huevos (*Fusarium oxysporum*, *Fusarium solani*, etc) son patógenos vegetales que causan severos daños en cultivos y pueden ser también patógenos en otros animales, incluyendo humanos. La extracción y venta de huevos podría contribuir a la dispersión de estos patógenos (Abella et al., 2008). Hongos detectados en huevos se han visto también causando infecciones en heridas de tortugas juveniles o lesiones en pulmones y otros órganos bien directamente por su actividad fúngica o a través de la producción de diferentes toxinas. En un estudio hecho en un vivero de incubación en Guayana Francesa, se encontraron diversas bacterias de las familias Micrococcaceae, Enterobacteriaceae (incluyendo *Escherichia coli*) y Pseudomonaceae en huevos podridos o huevos que contenían embriones muertos (Girondot et al., 1990).

Las tortugas son portadoras de múltiples bacterias como indica un estudio hecho en Costa Rica, en el cual se encontraron 189 tipos diferentes (113 gram positivas y 76 gram negativas) asociadas a la cloaca y tracto respiratorio de hembras anidantes (Santoro et al., 2008). Entre ellas, había 5 tipos de *Salmonella*. La mayoría de estas bacterias son potencialmente patógenas tanto para las tortugas como para humanos.

Epibiontes

La ausencia de caparazón duro parece dificultar sensiblemente la proliferación de algas y otras especies epibiontes, comunes en otras tortugas marinas. En las hembras anidantes de Gabón, se han observado frecuentemente pequeños balanos aislados adheridos en la región del cuello y axilas así como percebes sobre las anillas metálicas de marcaje (Ikarán, 2007). En todo caso, se trata siempre de individuos aislados que no llegan a acumularse en cantidades que puedan resultar dañinas para el individuo.

Actividad

La tortuga laúd parece estar activa durante todo el año en el litoral español (Camiñas, 2004). Es difícil encontrar patrones de comportamiento estables en la tortuga laúd durante sus desplazamientos oceánicos. En periodos de descanso reproductor entre temporadas de anidación, parecen realizar largos desplazamientos adaptando de forma rápida su comportamiento a las condiciones ambientales locales en las que se encuentran (Hays et al., 2006). Por ejemplo, la disponibilidad de presas gelatinosas parece condicionar sus desplazamientos tanto horizontales como verticales en la columna de agua. Sin embargo, entre anidaciones sucesivas de la misma temporada realizan desplazamientos más cortos cerca de sus lugares de anidación, con buceos más superficiales y cortos con una duración de unos pocos minutos. La profundidad parece aumentar con la distancia de la costa lo que indicaría que depende de la profundidad del lecho marino (Fossette et al., 2007).

Tortugas laúd muy jóvenes parecen nadar de forma más lenta que otras especies de tortuga marina durante sus primeras semanas de vida (Salmon et al., 2004). Sin embargo, a medida que crecen van aumentando la velocidad de sus desplazamientos y la profundidad de buceo que en pocos meses de vida puede superar los 20 m (Salmon et al., 2004), mientras que juveniles de otras especies de tortuga realizarían con similar edad buceos mucho más superficiales.

Biología térmica

Durante el desarrollo embrionario, el metabolismo de los embriones, produce un calentamiento del nido que puede superar los 3 °C inmediatamente antes de la eclosión (Patiño-Martínez et al., no publicado). Parece que este calentamiento es exclusivamente metabólico y no se ha detectado el consumo de energía para la termorregulación.

La tortuga laúd durante sus migraciones estacionales puede alcanzar aguas muy frías, tolerando temperaturas de 10- 12 °C de forma habitual y durante períodos prolongados de tiempo (Witt et al., 2007). Resisten el frío al ser capaces de mantener su temperatura corporal hasta 18 °C por encima de la del ambiente (James y Mrosovsky, 2004). Por ejemplo, se han observado individuos de gran tamaño con temperaturas corporales de 25 °C a una temperatura del agua de 5 °C (Paladino et al., 1990). Usando telemetría satelital se ha detectado una tortuga laúd navegando durante largos períodos en aguas de hasta 0,4 °C (James et al., 2006). No parece que esta observación sea algo aislado, considerando la gran limitación del uso de este tipo de sistemas de seguimiento remoto. El calentamiento del clima podría aumentar la presencia de estos grandes reptiles en aguas templadas y boreales (James et al., 2006).

La capacidad excepcional para un reptil de colonizar aguas muy frías ha propiciado un debate sobre el posible comportamiento endotérmico de esta especie de tortuga. Sin embargo, estudios recientes indican que durante inmersiones en aguas frías las tortugas tienen unas tasas metabólicas típicas de ectotermos y mucho menores de las esperadas para un animal endotérmico (Bradshaw et al., 2007). La capacidad de mantener temperaturas altas en ambientes muy fríos parece deberse a una confluencia de factores: su gran tamaño, la eficacia de intercambiadores de calor, su inercia térmica y el aislamiento térmico de sus capas hipodérmicas grasas (Bradshaw et al., 2007). Además, en aguas muy frías es habitual verlas tomar el sol flotando con las aletas extendidas (James et al., 2005b).

Esta capacidad termorreguladora disminuiría de forma rápida con el tamaño corporal, de forma que tortugas jóvenes de esta especie se ven limitadas a vivir en aguas cálidas con temperaturas mayores de 25°C (Eckert, 2002). Durante la anidación o tras la emergencia, las

hembras o los neonatos no soportan la exposición al sol ni el calor diurno, muriendo rápidamente si se desorientan en su vuelta al mar o encuentran obstáculos insalvables en la playa (Patino-Martínez et al., 2009).

Movimientos

Se considera a la tortuga laúd como el vertebrado marino que puede realizar las migraciones más largas (Hays et al., 2004; James y Mrosovsky, 2004). Se han detectado desplazamientos de varios miles de kilómetros, destacando un viaje transoceánico de unos 20.560 km durante casi dos años de seguimiento entre Indonesia y Oregón-EEUU (Benson et al., 2007). Suele migrar desde áreas tropicales o subtropicales a lejanos hábitats de alimentación en ambos hemisferios, incluyendo aguas templadas y boreales. Estos desplazamientos implican una importante fluctuación térmica (Ferraroli et al., 2004; James y Mrosovsky, 2004). Existen evidencias de la interacción de las laúd con las pesquerías durante sus migraciones lo que les ha puesto en inminente riesgo de extinción en el Pacífico (Spotila et al., 2000; Hays et al., 2003; James et al., 2005c; Shillinger et al., 2008). Ejemplares provenientes del Caribe se acercan hasta la plataforma continental de la península Ibérica y del Golfo de Vizcaya (Eckert, 2006). De la migración de los machos adultos se tiene menos información, pero las observaciones disponibles sugieren que hay fidelidad por las áreas de apareamiento cerca de las costas de anidación, donde permanecen hasta 96 días antes de migrar a zonas templadas de alimentación (James et al., 2005a). Curiosamente, las tasas de desplazamiento diurnas de los ejemplares que viajan en sentido norte-sur son mayores cuando se realizan para reproducirse, que cuando no es su temporada reproductiva (Jonsen et al., 2006).

Los neonatos tras su emergencia se desplazan rápidamente desde el nido hacia la orilla y nadan activamente hacia el mar abierto durante los primeros días (Salmon y Wyneken, 1987). Sus hábitats de crecimiento son pelágicos y sus desplazamientos están asociados a las corrientes marinas. Se desconoce el comportamiento, la alimentación y los hábitats durante esta fase del ciclo de vida de este reptil marino (Witherington, 2002). Solo se tiene conocimiento de las migraciones hacia estos hábitats de desarrollo de muy pocas poblaciones, pero probablemente sea de varios años de duración y a través de cientos de kilómetros (Luschi et al., 2003). A diferencia de otras especies, la tortuga laúd parece deambular en hábitats pelágicos durante toda su fase de crecimiento (Luschi et al., 2003). Tras varios años de vida oceánica y al llegar a un tamaño corporal de unos 100- 140 cm pueden realizar dispersiones hacia aguas más frías en búsqueda de alimento (Morreale et al., 1996). Tortugas laúd de este tamaño son relativamente comunes en el litoral español. El Estrecho de Gibraltar no parece ser una barrera para tortugas de este tamaño, encontrándose con frecuencia dentro del Mediterráneo.

Al acercarse su maduración sexual las tortugas retornan con bastante fidelidad a anidar a su zona de nacimiento. Una vez adultas, tras la anidación realizarán migraciones de una duración variable hasta su siguiente temporada de desove. La duración de estas migraciones reproductivas probablemente esté influenciada por las condiciones medioambientales (Price et al., 2004). La mayoría de las tortugas laúd presentes en el litoral español probablemente aniden en el Caribe americano o en la costa ecuatorial atlántica africana. Entre periodos de anidación estivales los adultos suelen realizar migraciones periódicas a zonas de alimentación diferentes a las zonas visitadas en su etapa juvenil. Tortugas laúd de gran tamaño observadas en el litoral español podrían estar realizando migración reproductora. Las tortugas laúd son frecuentemente capturadas por redes de pesca en el Mediterráneo. Los ejemplares parecen concentrarse en áreas específicas mas que distribuirse aleatoriamente (Casale et al., 2003). No existe un patrón claro de inmigración o emigración al Mediterráneo. Los individuos que entran son juveniles y adultos de ambos sexos (Casale et al., 2003).

Comportamiento

Las tortugas laúd son normalmente solitarias y se han observado interacciones entre dos individuos adultos de distinto sexo que pueden prolongarse durante más de 11 minutos, en las que los machos despliegan un comportamiento de cortejo hacia las hembras. Estas intentan evitar a los machos, alargando la duración del buceo para nadar en el lecho marino cuando los

machos están presentes (Reina et al., 2005). Durante estas interacciones se han registrado velocidades de natación entre 0,83 y 1,07 m/s.

Las hembras salen del agua a las playas para realizar la anidación. Esta estancia en tierra puede durar unas 2 horas y puede verse alterada por la presencia de restos vegetales en las playas, alterando la selección de los lugares de puesta y la duración del comportamiento de anidación. Basura acumulada en playa también puede interferir en los neonatos durante su desplazamiento desde el nido al mar (Patino-Martínez et al., 2009).

Bibliografía

Abella-Pérez, E., Marco, A., Diéguez-Uribeondo, J., López-Jurado, L. F. (2008). Pathogenic effect of microorganisms on loggerhead eggs. Proceedings of the 28th Sea Turtle Symposium, Loreto , Baja California Sur , Mexico .

Alfaro-Shigueto, J., Dutton, P. H., Van Bressem, M., Mangel, J. (2007). Interactions between leatherback turtles and Peruvian artisanal fisheries. *Chelon. Conserv. Biol.*, 1: 129-134.

Antworth, R. L., Pike, D. A., Stiner, J. C. (2006). Nesting ecology, current status, and conservation of sea turtles on an uninhabited beach in Florida , USA . *Biol. Conserv.*, 130: 10-15.

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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356: 128-135.

Baker, J. D., Littnan, C. L., Johnston, D. W. (2006). Potential effects of sea level rise on the terrestrial habitats of endangered and endemic megafauna in the Northwestern Hawaiian Islands . *Endang. Spec. Res.*, 4: 1-10.

Barreiros, J. P., Barcelos, J. (2001). Plastic Ingestion by a Leatherback Turtle *Dermochelys coriacea* from the Azores (NE Atlantic). *Mar. Pollut. Bull.*, 42: 1196-1197.

Bell, B. A., Spotila, J., Paladino, F., Reina, R. (2003). Low reproductive success of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, is due to high embryonic mortality. *Biol. Conserv.*, 115: 131-138.

Benson, S. R., Dutton, P. H., Hitipeuw, C., Samber, B., Bakarbessy, Y., Parker, D. (2007). Post-nesting migrations of Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi, Bird's Head Peninsula, Indonesia. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 150-154.

Blanc, C. P., Fretey, T. (2002). Zoogeographical analysis of the reptile populations of Central Africa and Angola . *Biogeographica*, 78.

Bourgeois, S., Gilot-Fromont, E., Viallefont, A., Boussamba, F., Deem, S. L. (2009). Influence of artificial lights, logs and erosion on leatherback sea turtle hatchling orientation at Pongara National Park , Gabon . *Biol. Conserv.*, 142: 85-93.

Bowen, B. W., Karl, S. A. (2007). Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Mol. Ecol.*, 16: 4886-4907.

Brongersma, L. D. (1970). Miscellaneous notes on turtles. III. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Amsterdam , Ser. C.*, 73, 323.

Brongersma, L. D. (1972). European atlantic turtles. *Zool. Verhand.*, 121: 318 pp.

Camifias, J. A. (1998). Is the leatherback (*Dermochelys coriacea* Vandelli, 1761) a permanent species in the Mediterranean Sea ? *Rapp. Comm. Int. Mer Medit.*, 35: 388-389.

Camifias, J. A. (2004). Estatus y conservación de las tortugas marinas en España. Pp. 345-380. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza , Asociación Herpetológica Española, Madrid. 587 pp.

- Camiñas, J. A., González de la Vega, J. P. (1997). The leatherback turtle (*Dermochelys coriacea* V.) presence and mortality in the Gulf of Cadiz (SW of Spain). *Proc. 2º Simposio sobre el Margen continental Ibérico Atlántico, Cádiz*.
- Carranza, A., Domingo, A., Estrades, A. (2006). Pelagic longlines: A threat to sea turtles in the Equatorial Eastern Atlantic. *Biol. Conserv.*, 131: 52-57.
- Casale, P., Nicolosi, P., Freggi, D., Turchetto, M., Argano, R. (2003). Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Italy and in the Mediterranean basin. *Herpetol. J.*, 13: 135-139.
- Caurant, F., Bustamante, P., Bordes, M., Miramand, P. (1999). Bioaccumulation of Cadmium, Copper and Zinc in some tissues of three species of marine turtles stranded along the French Atlantic coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, 38: 1085-1091.
- Caut, S., Guirlet, E., Jouquet, P., Girondot, M. (2006). Influence of nest location and yolkless eggs on the hatching success of leatherback turtle clutches in French Guiana. *Can. J. Zool.*, 84: 908-915.
- Constantino M. A., Salmon, M. (2003). Role of chemical and visual cues in food recognition by leatherback posthatchlings (*Dermochelys coriacea* L). *Zoology*, 106: 173-181.
- Crespo, J., Camiñas, J. A., Rey, J. C. (1988). Considérations sur la presence de Tortues Luth *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) dans la Méditerranée occidentale. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 31: 2.
- Crim, J. L., Spotila, L. D., Spotila, J. R., O'Connor, M., Reina, R., Williams, C. J., Paladino, F. V. (2002). The leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, exhibits both polyandry and polygyny. *Mol. Ecol.*, 11: 2097-2106.
- Crowder, L. (2000). Leatherback's survival will depend on an international effort. *Nature*, 405: 881.
- Chacón-Chaverri, D. (1999). Anidación de la tortuga *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) en Playa Gandoca, Costa Rica (1990 a 1997). *Rev. Biol. Trop.*, 47: 225-236.
- Chacón-Chaverri, D., Eckert, K. L. (2007). Leatherback sea turtle nesting at Gandoca Beach in Caribbean Costa Rica: Management recommendations from fifteen years of conservation. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 101-110.
- Chacón-Chaverri, D., Machado, J. (2003). *Informe de temporada de anidación en Playa Gandoca*. Sea Turtle Conservation Program of the South Caribbean, Talamanca, Costa Rica.: 90pp.
- Chacón-Chaverri, D., Senechal, J. (2008). *Gandoca seasonal leatherback turtle conservation report*. WIDECAS-Red para la Conservación de Tortugas Marinas del Caribe. 46 pp.
- Chan, E. H., Liew, H. C. (1995). Incubation temperatures and sex-ratios in the Malaysian Leatherback Turtle *Dermochelys coriacea*. *Biol. Conserv.*, 74: 169-174.
- Chan, E. H., Liew, H. C. (1996). Decline of the leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956-1995. *Chelon. Conserv. Biol.*, 2: 196-203.
- Chan, E. H., Solomon, S. E. (1989). The structure and function of the eggshell of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) from Malaysia, with notes on attached fungal forms. *Anim. Technol.*, 40: 91-102.
- Chevalier, J., Godfrey, M. H., Girondot, M. (1999). Significant difference of temperature-dependent sex determination between French Guiana (Atlantic) and Playa Grande (Costa-Rica, Pacific) leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 20: 147-152.
- Davenport, J. (1997). Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *J. Thermal Biol.*, 22: 479-488.

- Den Hartog, J. C. (1980). Notes on the food of Sea Turtles – *Eretmodochelys imbricata* (Linnaeus) and *Dermodochelys coriacea* (Linnaeus). *Netherlands J. Zool.*, 30 (4): 595-610.
- Deraniyagala, P. E. P. (1930). Testudinate evolution. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 68: 1057–1070.
- Duguy, R. (1983). La tortue luth (*Dermodochelys coriacea*) sur les côtes de la France. *Ann. Sté. Sci. Nat. Charentes Marit.*, 1-38.
- Duguy, R., Moriniere, P., Spano, M.A. (1997). Observations de tortues marines en 1996 (Atlantique). *Ann. Soc. Sci. Nat. Charentes Marit.*, 8: 625-32.
- Duguy, R., Moriniere, P., Lemilinaire, C. (1998). Factors of mortality f marine turtles in the Bay of Biscay . *Oceanol Acta*, 21: 383-388
- Dutton, P. H., Bowen, B. W., Owens, D. W., Barragan, A., Davis, S. K. (1999). Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermodochelys coriacea*). *J. Zool.*, 248: 397-409.
- Dutton, D. L., Dutton, P. H., Chaloupka, M., Boulon, R. H. (2005). Increase of a Caribbean leatherback turtle *Dermodochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biol. Conserv.*, 126: 186-194.
- Eckert, S. A. (2002). Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermodochelys coriacea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 230: 289-293.
- Eckert, S. A. (2006). High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermodochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Mar. Biol.*, 149: 1257-1267.
- Eckert, S. A., Bagley, D., Kubis, S., Ehrhart, L., Johnson, C., Stewart, K., DeFreese, D. (2006). Internesting and Postnesting Movements and Foraging Habitats of Leatherback Sea Turtles (*Dermodochelys coriacea*) Nesting in Florida *Chelon. Conserv. Biol.*, 5: 239-248.
- Eckert, K. L., Luginbuhl, C. (1988). Death of a giant. *Mar. Turtle Newsl.*, 43: 2-3.
- Engeman, R. M., Martin, R. E., Constantin, B., Noel, R., Woolard, J. (2003). Monitoring predators to optimize their management for marine turtle nest protection. *Biol. Conserv.*, 113: 171-178.
- Ferraroli, S., Georges, J. Y., Gaspar, P., Le Maho, Y. (2004). Where leatherback turtles meet fisheries: conservation efforts should focus on hot spots frequented by these ancient reptiles. *Nature* 429:521-522.
- Fish, M. R., Cote, I. M., Gill, J. A., Jones, A. P., Renshoff, S., Watkinson, A. R. (2005). Predicting the impact of sea-level rise on Caribbean sea turtle nesting habitat. *Conserv. Biol.*, 19: 482-491.
- Fossette, S., Ferraroli, S., Tanaka, H., 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 . *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 338: 233-247.
- Fossette, S., Kelle, L., Girondot, M., Goverse, E., Hilterman, M. L., Verhage, B., de Thoisy, B., Georges, J. Y. (2008). The world's largest leatherback rookeries: A review of conservation-oriented research in French Guiana/Suriname 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 6, UNEP/CMS Secretariat, Bonn , Germany , 429 pp.
- Fretey, J., Dontaine J., Neves, O. (1999). São Tomé et Príncipe: zone de croissance pour les tortues-luth ? *Supplément Ndiva au Canopée* 15.
- García, P., Chamorro, S. (1984). Embarrancamiento masivo de ejemplares de tortuga laúd (*Dermodochelys coriacea* L.) en las costas de Ceuta (España, Norte de África). *Doñana, Acta Vert.*, 11: 312-320.

- Girondot, M., Fretey, J. (1996). Leatherback Turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelon. Conserv. Biol.*, 2: 204-208.
- Girondot, M., Fretey, J., Prouteau, I., Lescure, J. (1990). Hatchling success for *Dermochelys coriacea* in a French Guiana hatchery. Pp. 229–232. En: Richardson, T. H., Richardson, J. I., Donnelly, M. (Compilers). Proceedings of the Tenth Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC- 278.
- Godfrey, M. H. (2002). *Dermochelys coriacea* (Leatherback Sea Turtle). Size. *Herpetol Rev* 33: 2002.
- Godley, B. J., Thompson, D. R., Waldron, S., Furness, R. W. (1998). The trophic status of marine turtles as determined by stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 166: 277-284.
- Greer, A. E., Lazell, J. D., Wright, R. M. (1973). Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Nature*, 244: 181.
- Groombridge, B. (1994). Marine Turtles in the Mediterranean : Distribution, population status, conservation. *Nature and Environment* Vol. 48. Council of Europe Press. 98 pp.
- Guirlet, E., Das, K., Girondot, M. (2008). Maternal transfer of trace elements in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) of French Guiana. *Aquat. Toxicol.*, 88: 267-276.
- Hays, G. C., Broderick, A. C., Godley, B. J., Luschi, P., Nichois, W. J. (2003). Satellite telemetry suggests high levels of fishing-induced mortality in marine turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 262: 305-309.
- 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., Houghton, J. D. R., Myers, A. E. (2004). Endangered species - Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*, 429: 522-522.
- Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., Thomson, J. A., Burkholder, D. A. (2008). A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356: 43-51.
- Hernández, R., Buitrago, J., Guada, H., Hernandez-Hamon, H., Llano, M. (2007). Nesting distribution and hatching success of the leatherback, (*Dermochelys coriacea*), in relation to human pressures at Playa Parguito, Margarita Island, Venezuela. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 79-86.
- Hilterman, M. L., Goverse, E. (2007). Nesting and nest success of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 1999-2005. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 87-100.
- Hirth, H. F., Kasu, J., Mala, T. (1993). Observations on a leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population near Piguwa, Papua-New-Guinea. *Biol. Conserv.*, 65: 77-82.
- Hirth, H., Ogren, L. (1987). *Some aspects of the ecology of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* at Laguna Jalova, Costa Rica.* Pp. 1-13. U.S Department of commerce. National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA.
- Hitipeuw, C., Dutton, P. H., Benson, S., Thebu, J., Bakarbesy, J. (2007). Population status and internesting movement of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting on the northwest coast of Papua, Indonesia. *Chelon. Conserv. Biol.*, 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.
- 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.

- Hughes, G. R., Luschi, P., Mencacci, R., Papi, F. (1998). The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 229: 209-217.
- Ikarán, M. (2007). La Anidación de la Tortuga Baula , *Dermochelys coriacea*, en la Península de Pongara, Gabón, África Central. DEA. Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 90 pp.
- Ikarán, M., Braet Y., Fretey J., López-Jurado L, Roumet D. (2007). Dramatic impact of army ants on *Dermochelys coriacea* nests in Pongara National Park (Gabón, Cental Africa). Proceedings of the 27th Symposium of the Marine Turtle Society. Myrtle Beach, Carolina, USA.
- James, M. C. (2004). *Dermochelys coriacea* (leatherback sea turtle) penis display. *Herpetol. Rev.*, 35: 264-265.
- James, M. C., Davenport, J., Hays, G. C. (2006). 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., Eckert, S. A., Myers, R. A. (2005a). Migratory and reproductive movements of male leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Mar. Biol.*, 147: 845-853.
- James, M. C., Herman, T. B. (2001). Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the northwest Atlantic. *Chelon. Conserv. Biol.*, 4 (1): 202-205.
- James, M. C., Mrosovsky, N. (2004). Body temperatures of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Can. J. Zool.*, 82: 1302-1306.
- James, M. C., Myers, R. A., Ottensmeyer, C. A. (2005b). Behaviour of leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, during the migratory cycle. *Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 272: 1547-1555.
- James, M. C., Ottensmeyer, C. A., Myers, R. A. (2005c). 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., Sherrill-Mix, S. A., Martin, K. E., Myers, R. A. (2006). Canadian waters provide critical foraging habitat for leatherback turtles. *Biol. Conserv.*, 133: 347-357.
- James, M. C., Sherrill-Mix, S. A., Myers, R. A. (2007). Population characteristics and easonal migrations of leatherback sea turtles at high latitudes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 337: 245-254.
- 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. *J. Anim. Ecol.*, 75: 1046-1057.
- Keinath, J. A., Musick, J. A. (1993). Movements and diving behavior of a leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Copeia*, 1993: 1010-1017.
- Kudo, H., Murakami, A., Watanabe, S. (2003). Effects of sand hardness and human beach use on emergence success of loggerhead sea turtles on Yakushima Island, Japan. *Chelon. Conserv. Biol.*, 4: 695-696.
- Laurance, W. F., Fay, J. M., Parnell, R. J., Sounguet, G. P., Formia, A., Lee, M. E. (2008). Does rainforest logging threaten marine turtles? *Oryx*, 42: 246-251
- Leblanc, A. M., Wibbels, T. (2009). Effect of daily water treatment on hatchling sex ratios in a turtle with temperature-dependent sex determination. *J. Exp. Zool. A.*, 311: 68-72.
- Leslie, A. J., Penick, D. N., Spotila, J., Paladino, F. (1996). Leatherback Turtle, *Dermochelys coriacea*, nesting and nest success at Tortuguero, Costa Rica, in 1990-1991. *Chelon. Conserv. Biol.*, 2: 159-168.
- Lewis, R. I., Crowder, L. B. (2007). Putting longline bycatch of sea turtles into perspective. *Conserv. Biol.*, 21: 79-86.

- Lewis, R. L., Freeman, S. A., Crowder, L. B. (2004). Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecol. Lett.*, 7: 221-231.
- Livingstone, S. R. (2007). Threats to leatherback and olive ridley nests in The Gamba Complex of Protected Areas, Gabón, with a focus on crab predation. *Testudo*, 6: 25-42.
- López-Jurado, L. F. (1992). Synopsis of the Canarian herpetofauna. *Rev. Esp. Herp.*, 6: 107-118.
- López-Jurado, L. F., Mateo, J. A., Andreu, A. (1997). *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). Pp. 446-448. En: *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Pleguezuelos, J. M. (Ed.). Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.
- Lozano, F., Quiroga, H. (1969). Nota sobre la captura de una tortuga "Laúd" o "de cuero" (*Dermochelys coriacea* (L.)) en aguas de La Coruña. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 67: 17-18.
- Luschi, P., Hays, G. C., Papi, F. (2003). A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos*, 103: 293-302.
- Lutz, P. L., Musick, J. A. (1997). *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press LLC, New York.
- McMahon, C. R., Hays, G. C. (2006). Thermal niche, large-scale movements and implications of climate change for a critically endangered marine vertebrate. *Glob. Change Biol.*, 12: 1330-1338.
- Marco, A., Patino-Martínez, J., Quiñones, L. (2006). Field and Experimental Evidence about the influence of substrate Water Content on hatching Success of Leatherback Turtle Eggs. Pp. 65 – 66. En: Frick, M., Panagoulou, A., Rees, A. F., Williams, K. (Eds.). *26th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. International Sea Turtle Society, Island of Crete, Greece.
- Maros, A., Louveau, A., Godfrey, M. H., Girondot M. (2003). *Scapteriscus didactylus* (Orthoptera, Gryllotalpidae), predator of leatherback turtle eggs in French Guiana. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 249: 289-296.
- Mast, R. B., Pritchard, P. C. H. (2006). The top ten burning issues in global sea turtle conservation. Pp. 12-13. En: *State of the World's Sea Turtles*, vol I. Washington, DC, USA. www.SeaTurtleStatus.org
- Mayol, J., Muntaner, J., Aguilar, R. (1988). Incidencia de la pesca accidental sobre las tortugas marinas en el Mediterráneo español. *Boll Soc Hist Nat Balears*, 32: 19-31.
- Mckenzie, C, Godley, B. J., Furness, R. W., Wells, D. E. (1999). Concentrations and patterns of organochlorine contaminants in marine turtles from Mediterranean and Atlantic waters. *Mar. Environ. Res.*, 47: 117-135.
- Morreale, S. J., Standora, E. A., Spotila, J. R., Paladino, F. V. (1996). Migration corridor for sea turtles. *Nature*, 384: 319-320.
- Mrosovsky, N. (1981). Plastic jellyfish. *Mar. Turtle Newslett.*, 17: 5-6.
- Mrosovsky, N. (1994). Sex ratios of sea turtles. *J. Exp. Zool.*, 270: 16–27.
- Mrosovsky, N., Ryan, G. D., James, M. C. (2009). Leatherback turtles: The menace of plastic. *Mar. Pollut. Bull.*, 58: 287-289.
- Navarro-Martín, F. P. (1941). Noticia de una gran tortuga de cuero, *Dermochelys coriacea* (L.) capturada en aguas de Mallorca. *Las Ciencias*, 4 (2): 359-365.
- Novak, M. A., Getz, L. L. (1969). Addition of the leatherback sea turtle to the known prey of the Killer whale, *Orcinus orca*. *J. Mammal.*, 50: 636-639.

- Ocaña, O., García-de-los-Ríos, A. (2002): Las poblaciones de tortugas marinas y cetáceos de la región de Ceuta y áreas próximas. *Estudio faunístico, ecológico, veterinario y de la distribución de las especies de cetáceos y tortugas marinas de la Región de Ceuta*. Consejería de Educación y Cultura, Ciudad Autónoma de Ceuta. 220 pp.
- Ordóñez, C., Troeng, S., Meylan, A., Meylan, P., Ruiz, A. (2007). Chiriqui Beach, Panama, the most important leatherback nesting beach in Central America. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 122-126.
- Orós, J., González-Díaz, O. M., Monagas, P. (2009). High levels of polychlorinated biphenyls in tissues of Atlantic turtles stranded in the Canary Islands, Spain. *Chemosphere*, 74: 473-478.
- Paladino, F. V., O'Connor, M. P., Spotila, J. R. (1990). Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature*, 344: 858-860.
- Pascual, X. (1985). Contribución al estudio de las Tortugas marinas en las costas españolas. 1. Distribución. *Misc. Zool.*, 9: 287-294.
- Patino-Martínez, J., Marco, A., Quiñones, L. (2007). Vulnerability of leatherbacks to temporal nest flooding. En: Proceedings of the 27th International Sea Turtle Symposium. International Sea Turtle Society. Myrtle Beach, South Carolina, USA. Feb 20-28.
- Patino-Martínez, J., Marco, A., Quiñones, L. (2008). The importance of the substrate quality for the embryonic development of leatherback eggs. En: Proceedings of the 28th International Sea Turtle Symposium, Loreto, Baja California Sur, Mexico.
- Patino-Martínez, J., Marco, A., Quiñones, L. (2009). The accumulation of driftwood on the beach disturbs leatherback nesting and newborn behaviour affecting reproductive success. En: Proceedings of the 29th Sea Turtle Symposium, International Sea Turtle Society. Brisbane, Australia, February 2009.
- Patino-Martínez, J., Marco, A., Quiñones, L., Godley, B. J. (2008). Globally significant leatherback turtle nestings on the Caribbean coast of Colombia and southeast Panama. *Biol. Conserv.*, 141: 1982-1988.
- Patino-Martínez, J., Quiñones, L., Marco, A. (2004). Emergencia del nido en *Dermochelys coriacea*: Un trabajo social entre hermanos. En Actas del X Congreso español y VII iberoamericano de Etología pp 60. Sociedad Española de Etología. Aguadulce (Almería) España.
- Penas-Patiño, X. M. (1989). *Cetáceos, focas e tartarugas marinas das costas ibéricas*. Cons. Pesca. Gob. Galicia, Santiago, 381 pp.
- Phillott, A. D. (2001). *Pisonia grandis* does not appear to harbour fungi known to invade sea turtle nests at heron island, Eastern Australia. *Trans. Roy. Soc. S. Aust.*, 125: 69-70.
- Pilcher, N. J. (2000). Coral and human disturbance. *Al Sanbouk*, 12.
- Pilcher, N. J., Ali, L. (1999). Reproductive biology of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in Sabah, Malaysia. *Chelon. Conserv. Biol.*, 3: 330-336.
- Price, E. R., Wallace, B. P., Reina, R. D., Spotila, J. R., Paladino, F. V., Piedra, R., Velez, E. (2004). Size, growth, and reproductive output of adult female leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Endang. Spec. Res.*, 5: 41-48.
- Pritchard, P. C. H. (1976). Post-nesting movements of marine turtles tagged. *Copeia* 1976: 749-754.
- Pritchard, P. C. H. (1980). *Dermochelys coriacea*. *Cat. Am. Amph. Rep.*, 238: 1-238.4.
- Quiñones, L., Patiño-Martínez, J., Marco, A. (2007). Factores que influyen en la puesta y el éxito de eclosión de la Tortuga Laúd, *Dermochelys coriacea*, en La Playona, Chocó, Colombia. *Rev. Esp. Herpetol.*, 21: 5-17.

- Quiñones, L., Patino-Martínez, J., Marco, A. (2007). The importance of local communities on turtle nesting success: the case of the Kunas from southeast Panama. En: Proceedings of the 27th International Sea Turtle Symposium. International Sea Turtle Society. Myrtle Beach, South Carolina, USA. Feb 20-28.
- Reina, R., Mayor, P. H., Spotila, J., Piedra, R., Paladino, F. V. (2002). Nesting ecology of the Leatherback Turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988-1989 to 1999-2000. *Copeia*, 2002: 653-664.
- Reina, R. D., Abernathy, K. J., Marshall, G. J., Spotila, J. R. (2005). Respiratory frequency, dive behaviour and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 316: 1-16.
- Rhodin, A. G. J., Orden, J. A., Conlogue, G. J. (1981). Chondro-osseous morphology of *Dermochelys coriacea*, a marine reptile with mammalian skeletal features. *Nature*, 290: 244-246.
- Saba, V. S., Spotila, J. R., Chavez, F. P., Musick, J. A. (2008). Bottom-up and climatic forcing on the worldwide population of leatherback turtles. *Ecology*, 89: 1414-1427.
- 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* L) in the Florida current. *J. Herpetol.*, 38: 36-43.
- Salmon, M., Wyneken, J. (1987). Orientation and swimming behaviour of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta* L. during their offshore migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109: 137-153.
- Santoro, M., Hernández, G., Caballero, M., García, F. (2008). Potential bacterial pathogens carried by nesting leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Costa Rica. *Chelon. Conserv. Biol.*, 7: 104-108.
- Sarti Martínez, A. L. (2009). *Dermochelys coriacea*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>.
- Sarti-Martínez, L., Barragan, A. R., García-Muñoz, D., García, N., Huerta, P., Vargas, F. (2007). Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 70-78.
- Sazima, I., Grossman, A. (2006). Turtle riders: remoras on marine turtles in Southwest Atlantic. *Neotrop. Ichthyol.*, 4: 123-126.
- Seminoff, J. A., Shanker, K. (2008). Marine turtles and IUCN Red Listing: A review of the process, the pitfalls, and novel assessment approaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356: 52-68.
- Shillinger, G. L., Palacios, D. M., Bailey, H., Bograd, S. J., Swithenbank, A. M., Gaspar, 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 Biol.*, 6: 1408-1416.
- 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? *Chelon. Conserv. Biol.*, 2: 209-222.
- Spotila, J. R., Reina, R. D., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T., Paladino, F. V. (2000). Pacific leatherback turtles face extinction: Fisheries can help avert the alarming decline in population of these ancient reptiles. *Nature*, 405: 529-530.
- Suganuma, H., Yusuf, A., Bakarbesy, Y., Kiyota, M. (2005). New leatherback turtle conservation project in Papua, Indonesia. *Mar. Turtle Newslet.*, 109: 8.
- Tapilatu, R. F., Tiwari, M. (2007). Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, hatching success at Jamursba-Medi and wermon beaches in Papua, Indonesia. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 154-158.

- Tomás, J. (2004). *Estudio de la Biología de la Reproducción de las Tortugas Marinas del Sur de la Isla de Bioko (Guinea Ecuatorial)*. Tesis Doctoral. Universitat de Valencia. 234 pp.
- Tomillo, P. S., Saba, V. S., Piedra, R., Paladino, F. V., Spotila, J. R. (2008). Effects of illegal harvest of eggs on the population decline of Leatherback Turtles in Las Baulas Marine National Park, Costa Rica. *Conserv. Biol.*, 22: 1216-1224.
- Tomillo, P. S., Velez, E., Reina, R. D., Piedra, R., Paladino, F. V., Spotila, J. R. (2007). Reassessment of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) nesting population at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: Effects of conservation efforts. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 54-62.
- Troëng, S. (2000). Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguars at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelon. Conserv. Biol.*, 3: 751-753.
- Troëng, S., Harrison, E., Evans, D., de Haro, A., Vargas, E. (2007). Leatherback turtle nesting trends and threats at Tortuguero, Costa Rica. *Chelon. Conserv. Biol.*, 6: 117-122.
- Tucker, A. D., Frazer, N. B. (1991). Reproductive variation in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, at Culebra National Wildlife Refuge, Puerto Rico. *Herpetologica*, 47: 115-124.
- Turtle Expert Working Group (2007). An Assessment of the Leatherback Turtle Population in the Atlantic Ocean. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-555. 116 pp.
- Tuxbury, S. M., Salmon, M. (2005). Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. *Biol. Conserv.*, 121: 311-316.
- Wallace, B. P., Sotherland, P. R., Spotila, J. R., Reina, R. D., Franks, B. F., Paladino F. V. (2004). Abiotic and biotic factors affect the nest environment of embryonic leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Physiol. Biochem. Zool.*, 77: 423-432.
- Wallace, B. P., Sotherland, P. R., Tomillo, P. S., Bouchard, S. S., Reina, R. D., Spotila, J. R., Paladino, F. V. (2006). Egg components, egg size, and hatchling size in leatherback turtles. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.*, 145: 524-532.
- 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. *J. Exp. Biol.*, 208: 3873-3884.
- Weir, C. R., Ron, T., Morais, M., Duarte, A. D. C. (2007). Nesting and at-sea distribution of marine turtles in Angola, West Africa, 2000-2006: occurrence, threats and conservation implications. *Oryx*, 41: 224-231.
- Weishampel, J. F., Bagley, D. A., Ehrhart, L. M. (2004). Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Glob. Chan. Biol.*, 10: 1424-1427.
- Whitmore, C. P., Dutton, P. H. (1985). Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biol. Conserv.*, 34: 251-272.
- Witherington, B. E. (2002). Ecology of neonate loggerhead turtles inhabiting lines of downwelling near a Gulf Stream front. *Mar. Biol.*, 140: 843-853.
- 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. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 337: 231-243.
- Witt, M. J., Baert, B., Broderick, A. C., Formia, A., Fretey, J., Gibudi, A., Moussounda, C., Mounquengui, G. A., Ngouessono, S., Parnell, R. J., Roumet, D., Sounguet, G. P., Verhage, B., Zogo, A., Godley, B. J. (2009). Aerial surveying of the world's largest leatherback turtle rookery: A more effective methodology for large-scale monitoring. *Biol. Conserv.*, DOI: 10.1016/j.biocon.2009.03.009.

Marco, A., Patino-Martínez, J., Ikarán, M., Quiñones, M. L. (2009). Tortuga laúd – *Dermochelys coriacea*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Witt, M. J., Broderick, A. C., Coyne, M. S., Formia, A., Nguessono, S., Parnell, R. J., Sounguet, G. P., Godley, B. J. (2008). Satellite tracking highlights difficulties in the design of effective protected areas for critically endangered leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting period. *Oryx*, 42: 296-300.