

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA

EPIZOÍTOS Y PARÁSITOS DE LA TORTUGA BOBA
(CARETTA CARETTA) EN EL MEDITERRÁNEO
OCCIDENTAL

FRANCISCO JAVIER BADILLO AMADOR

UNIVERSITAT DE VALENCIA
Servei de Publicacions
2007

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 12 de Març de 2007 davant un tribunal format per:

- D. Vicente Roca Velasco
- D. Enrique García Raso
- D. Enrique Macpherson
- D. Francisco Esteban Montero Royo
- D^a. Mercedes Fernández Martínez

Va ser dirigida per:

D. Francisco Javier Aznar Avendaño

D. Juan Antonio Raga Esteve

©Copyright: Servei de Publicacions
Francisco Javier Badillo Amador

Depòsit legal:

I.S.B.N.:978-84-370-6828-2

Edita: Universitat de València
Servei de Publicacions
C/ Artes Gráficas, 13 bajo
46010 València
Spain
Telèfon: 963864115



VNIVERSITAT DE VALÈNCIA



Facultat de Ciències Biològiques

DEPARTAMENT DE ZOOLOGIA

**EPIZOÍTOS Y PARÁSITOS DE LA TORTUGA BOBA
(*CARETTA CARETTA*) EN EL MEDITERRÁNEO
OCCIDENTAL**

TESIS DOCTORAL

Por

Francisco Javier Badillo Amador

Directores

Francisco Javier Aznar Avendaño

Juan Antonio Raga Esteve

Valencia, Enero 2007

FRANCISCO JAVIER AZNAR AVENDAÑO, Investigador del programa “Ramón y Cajal” en el Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universitat de València, y

JUAN ANTONIO RAGA ESTEVE, Profesor Titular del Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universitat de València

CERTIFICAN: que Francisco Javier Badillo Amador ha realizado bajo nuestra dirección y con el mayor aprovechamiento el trabajo de investigación recogido en esta memoria, y que lleva por título: “Epizoítos y parásitos de la tortuga boba (*Caretta caretta*) en el Mediterráneo occidental”, para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Y para que así conste, en cumplimiento de la legislación vigente, expedimos el presente certificado en Burjassot a 15 de enero de 2007.

Francisco Javier Aznar Avendaño

Juan Antonio Raga Esteve

A Raquel

La vida es aquello que te va sucediendo mientras estás empeñado en hacer otros planes

John Lennon

Summary

This study focussed on the epibiontes and endoparasitic fauna in the Loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in the Western Mediterranean.

Concerning the epizoites, 39 taxons belonging to the following phyla: Cnidaria, Annelida, Crustacea, Mollusca and Ectoprocta, were found. Only a few of them are truly specific to marine turtles, such as the balanomorph cirripeds from the Chelonibiidae and Platylepadiidae families, the harpacticoid copepod *Balaenophilus* sp., the hirudinean *Ozobranchus margoi* and the amphipod *Podocerus chelonophilus*. A second group of species such as the tanaidacean *Hexapleomera robusta*, the isopods *Caprella andreae* and *Hyale grimaldi*, and the decapod *Planes minutus*, are strongly associated with the marine turtles, although they have also been found in other habitats. The last group, and the greater in number, was formed by non-specific species that can colonize other inert or live substrates. These species are frequently found in the epibiont community of marine turtles. This group includes the cirripeds *Lepas* spp, *Conchoderma virgatum*, and *Balanus* sp; bivalve molluscs, amphipods, sedentary polychaetes, one hydrozoan and bryozoans. Some of these findings are of special interest since these species have never been found in the Mediterranean: the balanid barnacle *Stephanolepas muricata*, a specialist in marine turtles and the copepod *Balaenophilus* sp. Some species were recorded for the first time as epizoites of *C. caretta*, such as the mollusc *Bittium* sp., the isopod *Idotea* sp., and the amphipod *Jassa* sp. Furthermore, the lepadid barnacle *Lepas anserifera* and the bivalves *Hiatella arctica* and *Musculus* sp. were recorded for the first time as epizoites from the Mediterranean.

The external wash of the loggerhead turtles studied showed a high prevalence of harpacticoid copepods of the Balaenophilidae family. A comparative morphometric study between the samples and *Balaenophilus umigamecolus* revealed differences indicative for a new species of the genus *Balaenophilus*. Since a definitive assignation has not been carried out to date and awaiting the results from studies being continued, such samples were referred as *Balaenophilus* sp. At the same time an updated description of *B. umigamecolus*, first described in Japan, was carried out. The use of SEM techniques allowed for the detection of new, previously miss-described features, as well as for the correction of others already described.

Due to the controversy in the current literature referred to the feeding habits of *Balaenophilus* spp., a study was carried out in order to find out what type of association exist with their hosts. Thus, *B. unisetus* that lives in few species of Mysticetes was studied, as well as the species found in *C. caretta* in the Western Mediterranean, *Balaenophilus* sp. The examination of the digestive contents using SEM and immuno-histochemistry techniques, as well as the histopathological study of the injuries associated with *Balaenophilus* sp., suggested that both species feed on host tissue formed mainly of keratin. The exclusive association of these copepods with whales and marine turtles could be due to their ability to exploit such resource which are relatively scarce in the marine environment.

At the same time, and for the first time a quantitative study of some of the limiting factors of the epizoites diversity in *C. caretta* was carried out. In order to avoid biases caused by the use of stranded specimens, only the presence/absence data of these species was used. Also, it was attempted to quantify the effect that the different sampling methodologies have on the outcome in order to evaluate the impact that these type of biases have on faunistic comparisons between different studies. Based on our results, the potential community of epizoites of any individual of *C. caretta* in the Western Mediterranean can be formed by a group of specialists (inherent to the community due to historical specialization factors) and a group of non specific species settling on floating substrates (more variable group and dependent on geographical factors). In

contrast to studies done in the western Atlantic coast, positive associations were found between the biotic colonization interactions in specialists species and neutral associations in the case of non specialist, in our study area. We did not find exclusive interactions between species. Moreover, we found that the presence of algae of the genus *Polysiphonia* determines the presence of a group of three frequent specialist species, the malacostraceans *Caprella andrene*, *Hyale grimaldi*, and *Hexapleomera robusta*. Also, the positive relation between the loggerhead turtle size and the number of species of epizoites was statistically confirmed. Finally, the analysis results also suggested a seasonal effect on the species quantity, although this should be confirmed with a larger sample size.

Looking at the endoparasites, a total of 10 species of helminths were found, all of them occurring in the digestive tract; 8 digenean trematodes (*Enodiotrema megachondrus*, *Calycodes anthos*, Hemiuroidea spp., *Pachypsolus irroratus*, *Rhytidodes gelatinosus*, *Orchidasma amphiorchis*, *Plesiochorus cymbiformis*, *Pleurogonius trinocephalus*) and 2 nematodes (*Kathalania leptura* and *Anisakis* sp. type I). Apart from Hemiuroidea spp. and *Anisakis* sp., which are both considered accidental parasites, the rest are marine turtle specialists.

The study of the diversity of the gastrointestinal helminth communities of *C. caretta* showed that these communities formed an isolated system for the exchange of parasites with other marine vertebrates. In the Western Mediterranean the loggerhead turtle should sustain their specialist parasitic fauna since it does not have any exchange with other marine turtles. At the individual level (infracommunity), the loggerhead turtles have very depauperate parasite communities, being formed by species that appear in low prevalence, despite their specialist status. This could be due to the turtle's ectothermic character, great vagility and wide diet.

The comparative analysis of the composition and structure of the helminth communities from two groups of turtles from different origin did not reveal differences, although their diet showed significant differences in at least two groups of preys of great numeric importance, pelagic tunicates and teleosts. It is suggested that this pattern is possibly explained because the digeneans which are specialists on marine turtles use gastropods and/or bivalves as intermediate hosts. Actually some relation (somehow weak) was found between the parasitic fauna and this type of preys.

RESUMEN

En el presente trabajo se ha realizado un estudio de la fauna de epibiontes y endoparásitos de la tortuga boba (*Caretta caretta*) en el Mediterráneo occidental.

En el apartado de epizoitos, se ha encontrado un total de 39 taxones pertenecientes a los filos Cnidaria, Annelida, Crustacea, Mollusca y Ectoprocta. De ellos, solo un pequeño número son verdaderos especialistas de tortugas marinas, como los cirrípedos balanomorfos de las familias Chelonibiidae y Platylepadiidae, el copépodo *Balaenophilus* sp, el hirudíneo *Ozobranchus margoi* y el anfípodo *Podocerus chelonophilus*. Un segundo grupo de especies presenta un grado de asociación muy alto con las tortugas marinas, aunque también se han hallado en otros hábitats, como el tanaidáceo *Hexapleomera robusta*, los isópodos *Caprella andreae* y *Hyale grimaldii*, y el decápodo *Planes minutus*. El último grupo, y mas numeroso, se halla compuesto por especies generalistas que pueden colonizar otros sustratos vivos o inertes, y que forman parte de las comunidades de epibiontes de las tortugas marinas con relativa frecuencia. Aquí se incluyen los cirrípedos *Lepas* spp, *Conchoderma virgatum*, y *Balanus* spp; moluscos bivalvos, anfípodos, poliquetos sedentarios, un hidrozoo y briozoos. El hallazgo de algunas de estas especies suscita cierto interés por ser de nueva aparición en el Mediterráneo, como el balánido especialista de tortugas marinas *Stephanolepas muricata* y el copépodo *Balaenophilus* sp. Otras especies constituyeron nuevos registros como epizoitos de tortugas marinas a nivel mundial, como el molusco *Bittium* sp., el isópodo *Idotea* sp. y el anfípodo *Jassa* sp.; o en el Mediterráneo, como el lepádido *Lepas anserifera*, los bivalvos *Hiatella arctica* y *Musculus* sp.

El lavado externo de las tortugas bobas estudiadas reveló la presencia de un copépodo harpacticoide de la familia Balaenophilidae con una gran prevalencia. Un estudio morfométrico comparativo entre los ejemplares hallados y otros de *Balaenophilus umigamecolus*, especie a la cual fueron asignados en un primer momento, reveló diferencias que evidencian su pertenencia a una nueva especie. Al no haberse realizado aún su asignación definitiva, y a la espera del resultado de estudios en curso, en el presente trabajo se opta por denominar a estos ejemplares como *Balaenophilus* sp.

Asimismo, se ha realizado una redescrición de *B. umigamecolus* a partir de ejemplares de la muestra original de Japón, donde fue descrita la especie. La utilización de microscopía electrónica de barrido (SEM) ha permitido el hallazgo de nuevos caracteres no citados en la descripción original, así como la corrección de algunos otros.

Dada la controversia existente en la literatura, en este trabajo se ha realizado un estudio sobre el hábitat y la alimentación de las especies del género *Balaenophilus* con el fin de averiguar el tipo de asociación existente con sus hospedadores. Así, se ha estudiado *B. unisetus*, especie habitante de varias especies de cetáceos mysticetos, y *Balaenophilus* sp., la especie encontrada por nosotros en *C. caretta* del Mediterráneo occidental. El examen de su contenido digestivo mediante el SEM y técnicas inmunohistoquímicas, así como el estudio histopatológico de lesiones asociadas a *Balaenophilus* sp., sugiere que ambas especies se alimentan de tejido del hospedador, compuesto en su mayor parte por queratina. La asociación exclusiva de estos copépodos con ballenas y tortugas marinas podría deberse, precisamente, a su habilidad para explotar este recurso, relativamente escaso en el medio marino.

Asimismo, se ha realizado por primera vez un estudio cuantificado de algunos de los determinantes de la diversidad de epizoitos en *C. caretta*. Para evitar los sesgos derivados del uso de ejemplares varados, solo se han empleado datos de presencia/ausencia. Asimismo, se ha intentado cuantificar el efecto de diferentes metodologías de muestreo sobre los resultados obtenidos con el fin de evaluar el impacto de este tipo de sesgos en las comparaciones

faunísticas entre diferentes estudios. Según nuestros resultados, la comunidad potencial de epizoítos de cualquier individuo de *C. caretta* en el Mediterráneo occidental puede entenderse compuesta por un grupo de especialistas (inherentes a la comunidad por razones de especialización histórica) y un conjunto de especies generalistas de sustratos inanimados flotantes (grupo más variable y dependiente de factores geográficos). A diferencia de estudios realizados en las costas del Atlántico occidental, el análisis sobre las interacciones bióticas de colonización en nuestra área de estudio muestra asociaciones globales positivas en especies especialistas o neutras, en el caso de no especialistas. No hemos hallado relaciones de exclusión entre especies. Además, hemos encontrado que la presencia de algas del género *Polysiphonia* determina la presencia de un núcleo de 3 especies especialistas frecuentes, los malacostráceos *Caprella andreae*, *Hyale grimaldii* y *Hexapleomera robusta*. También se ha confirmado estadísticamente la relación positiva entre la talla de las tortugas bobas y el número de especies de epizoítos. Finalmente, los resultados de nuestros análisis también sugieren un efecto estacional sobre la riqueza de especies, aunque esto necesitaría ser confirmado con un mayor tamaño muestral.

En el apartado de endoparásitos, se ha hallado un total de 10 especies de helmintos, todos ellos en el tracto digestivo: 8 trematodos digeneos (*Enodiotrema megachondrus*, *Calycodes anthos*, *Hemiuroidea* spp., *Pachypsolus irroratus*, *Rhytidodes gelatinosus*, *Orchidasma amphiorchis*, *Plesiochorus cymbiformis*, *Pleurogonius trigonocephalus*) y 2 nematodos (*Kathlania leptura* y *Anisakis* sp. tipo I). Excepto el digeneo *Hemiuroidea* spp. y el nematodo *Anisakis* sp. tipo I, considerados parásitos accidentales, el resto son especialistas de tortugas marinas.

El estudio de la diversidad de las comunidades helmínticas gastrointestinales de *C. caretta* revela que éstas constituyen un sistema aislado para el intercambio de parásitos con otros vertebrados marinos. En el Mediterráneo occidental la tortuga boba debe “sostener” su fauna de parásitos especialistas puesto que tampoco los intercambia con otras especies de tortugas marinas. De hecho, las infracomunidades están compuestas por especialistas con prevalencias muy bajas. Esto podría explicarse por el carácter ectotérmico de las tortugas, su gran vagilidad y su amplia dieta.

El análisis comparativo de la composición y estructura de las comunidades helmínticas de dos grupos de tortugas de distinto origen (decomisadas y varadas) no reveló diferencias, a pesar de que su dieta sí mostraba diferencias significativas, al menos en dos grupos de presas de gran importancia numérica, los tunicados pelágicos y los teleósteos. Se sugiere que ello se debe a que los digeneos especialistas de las tortugas bobas utilizan gasterópodos y/o bivalvos como hospedadores intermediarios.

AGRADECIMIENTOS

La defensa de esta Tesis es, para mí, la culminación de una andadura que comenzó hace mucho tiempo, creo que por el año '89, cuando me colé “de rondón” en el modo de hacer y en la propia vida de un grupo de personas que trataban de hacer de su vida académica algo más que una aburrida colección de sucesos docentes. Me refiero, por supuesto, a los por entonces escasos miembros de la línea de Cordados del Departamento de Biología Animal. Desde aquellos primeros años, han pasado muchas personas más por el grupo, algunos ya se fueron, muchos otros se quedaron y aún están por aquí. Cada uno de ellos ha ido aportado su granito, o su montañita de arena; y a todos ellos les estoy enormemente agradecido por su ayuda, apoyo y amistad.

Por poner un poco de orden en mi lista, quiero y debo expresar mi agradecimiento, en primer lugar, a mis directores de Tesis; el Dr. Juan Antonio Raga, Toni, quien me dio la oportunidad de integrarme en el grupo, de afianzarme en él y quien trató de abrirme los ojos a la difícil realidad de quien quiere investigar por el mero placer de hacerlo. Muchas gracias, Toni; sin tu apoyo, tu experiencia e, incluso, tus eventuales regañinas paternas, mi fogosidad de principiante ilusionado hubiera acabado probablemente en la cuneta de las oportunidades desaprovechadas. El Dr. Francisco Javier Aznar, Javi para los amigos, entre los que espero hallarme por muchos años, ha de recibir mis especiales agradecimientos por cargar de una manera más directa con la difícil labor de llevar a buen puerto mis discontinuos y, a veces, titubeantes esfuerzos investigadores. Muchas gracias, Javi, por la paciencia que siempre tuviste conmigo, por las horas y horas perdidas (por mi parte, ganadas) en el laboratorio y en el ordenador, y por confiar en mí pese a todo. Ojalá pudiera retroceder en el tiempo y comenzar de nuevo esta Tesis Doctoral, pero con todo lo que he aprendido a tu lado estos años.

Mucho tengo que agradecer a todos los componentes de la línea actual de Zoología Marina en el ICBiBE, con algunos de los cuales ya compartía microscopio y buenas veladas en la Facultad de Biología: Las profesoras Carmen Blanco y M^a Angeles Raduan (Chati), que fueron profesoras mías durante la carrera y que, posteriormente, siempre estuvieron ahí para ayudar y aconsejar en lo que fuere menester. Al profesor Juan Antonio Balbuena, a quien conocí cuando estaba terminando la Tesis y quien, ahora convertido en un excelente profesor, es para mí una gran referencia científica y humana. A Mercedes Fernández, Merche. Cuántos buenos y malos ratos pasados en el laboratorio, en aquella pequeña sala de ordenadores de la Facultad, en la sala de necropsias, en ... Gracias toda la ayuda prestada cuando más la necesité. Precisamente recuerdo un día 14 de septiembre del 2006...

A Paco, mi compañero de laboratorio y amigo, con quien he compartido cientos de horas de trabajo en el laboratorio, quien me ha ayudado en todo lo ayudable y mucho más, y quien, con su gran generosidad y fino humor ha aderezado las, tan a menudo, tediosas jornadas en el laboratorio. Espero que tu talla como investigador alcance, al menos, la mitad de tu valía como persona.

Vicky, Celia, por fin lo conseguimos, parecía un objetivo tan lejano... Muchas gracias, Vicky, por compartir todos los momentos buenos y malos de estos años, tú también sabes lo duro de una Tesis sin beca. Muchas gracias, Celia, por tu compañía, ayuda y amistad, fue un placer compartir contigo aquellos “excitantes” turnos de varamientos, necropsias, salidas al campo, tertulias y a Robert Jordan. Espero conservar vuestra amistad por muchos años.

Qué decir de mi compañero tortuguero, Jesús. Cuantos buenos y también malos momentos compartidos. Muchas gracias por tu ayuda y apoyo en estos inciertos años. Espero que continúes y mejores la sección tortuguil del ICBiBE, y que dejes el pabellón muy alto, que lo harás, en esas lejanas tierras por donde te mueves ahora.

Muchas gracias, Diana, por tu ayuda, amistad y sereno talante en el laboratorio. Espero verte pronto leer tu Tesis, que seguro será magnífica. Eugenia, gracias por tu apoyo y

extrovertida presencia en el laboratorio, pese a los turbadores ritmos musicales con que, tras alguno de tus viajes, nos amenizabas. Gracias, Patricia, por tu ayuda, amable disposición y dulce presencia, especialmente en los últimos días de la confección de esta Tesis. Gracias, Ana's (Perez y Ahuir), Isa y Aigues; ya se me acaban los calificativos pero vuestra ayuda, presencia y apoyo me ayudaron mucho en el día a día. Animo, ya falta menos, cuando os deis cuenta ...

Muchas gracias, Astrid, por todo. Puede que algún día, con más tiempo y en amigable compañía, frecuentemos los caminos de los frondosos bosques genéticos de los bichos estos. Gracias a Carlos, el hábil piscicultor y aguerrido futbolista, tomar un café en tu compañía siempre fue un placer. Ojalá sigamos haciéndolo durante mucho tiempo.

Debo agradecer, asimismo a M^a José, que ya nos deja; a Alejandra, Alma, y a Germán, que ya nos dejaron, y a Tamara, la última adquisición y superviviente del equipo del PAS, su discreta e indispensable ayuda en las tareas cotidianas del laboratorio.

Por supuesto, tengo que agradecer a todos aquellos estudiantes, muchos de ellos, ya biólogos hechos y derechos, que de una manera u otra, me ayudaron directamente en las necropsias de las tortugas y recolección de datos, en especial a Arianne y Marga. También he de dar las gracias a Gemma por su breve, pero imprescindible ayuda en el capítulo de bibliografía.

Muchas gracias, Vicent, el físico adoptado por el grupo, que siempre prestó su ayuda y regaló su amistad a todos nosotros. David, el incombustible topógrafo, que se supo hacer un hueco entre nosotros y que todavía nos alegra algunos ratos con su inacabable optimismo y buen humor. Pascual, el informático, compañero en el Cavanilles y en la Facultad. ¿Qué haríamos sin tus visitas periódicas y asesoramiento en nuestra lucha constante con Bill Gates y los sempiternos virus?

También tengo que mostrar mi agradecimiento a los compañeros parasitólogos del otro lado del charco, que siempre que pueden se dejan caer por aquí y no dejan de hacer notar su presencia por medio del correo electrónico: Gracias, Luís, tu apoyo fue vital para mí en esos últimos días de Tesis en que compartimos despacho. Gracias Quique, Barbie; me gustaría volveros a ver pronto, aquí o en Argentina, si fuera posible, como turista. Sé que seríais buenos guías y estupendos anfitriones. Otro agradecimiento al fenomenal eco-parasitólogo Al, quien en mi breve estancia en Canadá afianzó mi convencimiento de que es posible compaginar el mundo profesional con el de las relaciones personales. También mis agradecimientos alcanzan al amigo ecuatoriano Pedro Jiménez y a su mujer, Silvia, con quienes compartí muchos buenos momentos dentro y fuera del laboratorio.

Obligados agradecimientos he de mostrar, asimismo a los otros visitantes de fuera, muchos de los cuales han pasado largas estancias con nosotros, que de una u otra manera me ayudaron y que siempre formarán parte de mi vida: a Mihail Yurakhno, a Vladimir y, por supuesto, a Aneta.

También quiero agradecer el asesoramiento, apoyo y ayuda prestado por los profesores e investigadores Vicente Roca, Enrique Carbonell, Romana Capaccioni, José Manuel García Verdugo, Manolo García Carrascosa, José Rafa García, Lluís Puig, David Blair, Michael Frick, al recientemente fallecido Arnold Ross, Kazunari Ogawa, David Gibson y tantos otros que en este momento escapan a mi memoria.

No puedo olvidarme de expresar mi más sincera gratitud a mis compañeros del Departamento de Genética de la Universidad de Valencia: Carmen, Nuria, Pilar, José Carlos y Fede, con quienes he compartido muchas de mis inquietudes en distintos momentos de la confección de la Tesis, así como al resto de compañeros del PAS de otros departamentos, y con quien he compartido intensos y entrañables momentos de trabajo y de asueto: Toni, Vicente, Juan Ramón, Luís, Pedro, María Cinta, Santi, y un largo etc.

Por último, aunque en realidad en el primer lugar, aunque en un plano diferente, quiero declarar mi profundo agradecimiento a mi esposa, Raquel, sin cuyo apoyo incondicional me hubiera sido insoportable la tarea de compaginar mi vida familiar, mi vida laboral, y estos largos años de Tesis. Muchas gracias, Raquel, por estar ahí, por apoyarme, por empujarme, por ayudarme, por comprenderme, por compartir..., por amarme. A mi hija, Vera, quien me está ayudando a descubrir la vida, de nuevo, a través de sus jóvenes y asombradas pupilas; muchas gracias. A pesar de las rabietas diarias y del cansancio por las malas noches pasadas junto a tu camita, tú eres mi ilusión y mi alegría al volver cada noche cansado a casa. Muchas gracias, Javi Jr., porque a pesar de nacer en una, para mí, incómoda fecha y de contar con apenas 4 meses de vida, has hecho de tus gorjeos y tu infantil sonrisa una droga dura de la que no me puedo ni quiero desenganchar. Perdonad, los tres, por no haberos dedicado el tiempo y las atenciones que os merecáis. Espero que el esfuerzo haya merecido la pena.

Tengo que dar gracias, por supuesto, al resto de mi familia, a mis padres y hermanas, quienes, desde que era pequeño sufrieron en sus carnes y en su paciencia mi pasión por la biología. Bueno, no he sabido llegar a la altura de aquel Felix Rodríguez de la Fuente al que escuchábamos cada semana en nuestra vieja “tele”, pero al menos, ganas e ilusión sí le puse. Un recuerdo emocionado a mis abuelos, especialmente al “abuelito” Eugenio, quien no sabía lo que hacía (o quizá sí) cuando puso en mis manos mi primera guía de aves a la edad de 7 años. También he de agradecer a mi familia política su apoyo continuo, en especial a mi suegro, Manuel, en quien encontré un amigo y con quien comparto algunas de mis aficiones “naturalistas”.

Gracias a todos.

ÍNDICE

1. Introducción general.....	1
1.1. Introducción	3
1.2. Objetivos generales	15
2. Material y métodos generales.....	17
2.1. Obtención de los hospedadores	19
2.2. Almacenaje y análisis previo de las muestras	20
2.3. Análisis, recolección y estudio de los epizoítos	23
2.4. Análisis, conservación y montaje de los helmintos	23
2.5. Terminología empleada y metodología estadística	24
SECCIÓN I. EPIZOÍTOS	25
3. Taxonomía y faunística de los epizoítos.....	27
3.1. Phylum Cnidaria	33
3.1.1. <i>Obelia</i> sp.	33
3.2. Phylum Annelida	35
3.2.1. <i>Ozobranchus margo</i>	35
3.2.2. <i>Aciculata</i> spp.	38
3.2.3. <i>Hydroides</i> sp.	39
3.2.4. <i>Pomatoceros triqueter</i>	41
3.2.5. <i>Serpula vermicularis</i>	43
3.3. Phylum Arthropoda	45
3.3.1. <i>Balaenophilus</i> sp.	45
3.3.2. <i>Harpacticoida</i> sp.	47
3.3.3. <i>Balanus amphitrite</i>	49
3.3.4. <i>Balanus perforatus</i>	51
3.3.5. <i>Balanus trigonus</i>	53
3.3.6. <i>Chelonibia caretta</i>	55
3.3.7. <i>Chelonibia patula</i>	57
3.3.8. <i>Chelonibia testudinaria</i>	59
3.3.9. <i>Platylepas hexastylos</i>	62
3.3.10. <i>Stephanolepas muricata</i>	65
3.3.11. <i>Stomatolepas elegans</i>	67
3.3.12. <i>Conchoderma virgatum</i>	70
3.3.13. <i>Lepas anatifera</i>	72
3.3.14. <i>Lepas anserifera</i>	74
3.3.15. <i>Lepas hillii</i>	76
3.3.16. <i>Lepas pectinata</i>	78
3.3.17. <i>Hexapleomera robusta</i>	80
3.3.18. <i>Idotea</i> sp.	82

3.3.19. <i>Caprella andreae</i>	84
3.3.20. <i>Elasmopus rapax</i>	86
3.3.21. <i>Hyale grimaldii</i>	87
3.3.22. <i>Hyale</i> sp.	89
3.3.23. <i>Jassa</i> sp.	91
3.3.24. <i>Podocerus chelonophilus</i>	92
3.3.25. Dendrobranchiata sp.	94
3.3.26. <i>Planes minutus</i>	95
3.4. Phylum Mollusca.....	97
3.4.1. <i>Bittium</i> sp.	97
3.4.2. <i>Anomia ephippium</i>	98
3.4.3. <i>Hiatella arctica</i>	100
3.4.3. <i>Musculus</i> sp.	102
3.4.4. <i>Mytilus galloprovincialis</i>	103
3.4.5. <i>Ostrea edulis</i>	105
3.5. Phylum Ectoprocta (Bryozoa)	107
3.5.1. Ectoprocta spp.	107
4. Presencia de <i>Balaenophilus Aurivillus</i> , 1879 (Copepoda: Harpacticoida) en tortugas bobas (<i>Caretta caretta</i>) del Mediterráneo, con una redescipción de <i>B. umigamecolus</i> Ogawa, Matsuzaki y Misaki, 1997.....	109
4.1. Introducción	111
4.2. Material y métodos	111
4.3. Resultados	114
4.3.1. Redescipción de <i>B. umigamecolus</i>	114
4.3.2. Comparación geográfica	121
4.4. Discusión	124
5. Alimentación de <i>Balaenophilus</i> spp. (Copepoda: Harpacticoida): ¿Un ectoparásito marino que se alimenta de queratina?.....	127
5.1. Introducción	129
5.2. Material y métodos	130
5.2.1. Muestras	130
5.2.2. Estudio con MEB del contenido digestivo	131
5.2.3. Inmunohistoquímica	132
5.2.4. Histopatología	133
5.2.5. Criterios estadísticos y terminología	133
5.3. Resultados	133
5.3.1. Patrones de infección	133

5.3.2. Contenidos digestivos	134
5.3.3. Immunohistoquímica	134
5.3.4. Histopatología	137
5.4. Discusión	139
6. Determinantes de las comunidades de epizoítos	143
6.1. Introducción	145
6.2. Material y métodos	146
6.2.1. Muestras	146
6.2.2. Determinantes de la riqueza de especies en las infracomunidades	147
6.2.3. Determinantes de la composición de especies en las infracomunidades	149
6.2.4. Comparación con otros estudios	150
6.3. Resultados	153
6.3.1. Riqueza de especies en las infracomunidades y la comunidad componente	153
6.3.2. Composición de especies en las infracomunidades	156
6.3.3. Comparación con otros estudios	160
6.4. Discusión	162
6.4.1. Sesgos potenciales del método de análisis y otros factores sobre las estimaciones de riqueza y composición de las comunidades de epizoítos	162
6.4.2. Determinantes de las comunidades de epizoítos	164
SECCIÓN II. ENDOPARÁSITOS	175
7. Faunística de las especies de endoparásitos	177
7.1 Digenea	177
7.1.1 <i>Enodiotrema megachondrus</i>	177
7.1.2 <i>Calycodes anthos</i>	180
7.1.3 Hemiuroidea spp.	182
7.1.4 <i>Pachypsolus irroratus</i>	184
7.1.5 <i>Rhytidodes gelatinosus</i>	187
7.1.6 <i>Orchidasma amphiorchis</i>	189
7.1.7 <i>Plesiochorus cymbiformis</i>	192
7.1.8 <i>Pleurogonius trigonocephalus</i>	195
7.2. Nematoda	198
7.2.1 <i>Kathlania leptura</i>	198
7.2.2 <i>Anisakis</i> sp. tipo I	201
8. Helmintos gastrointestinales de la tortuga boba (<i>Caretta caretta</i>) en el Mediterráneo occidental: constricciones en la estructura de la comunidad	204

8.1. Introducción	207
8.2. Material y métodos	208
8.2.1. Patrones de intercambio de helmintos.....	208
8.2.2. La comunidad helmíntica gastrointestinal de <i>C. caretta</i>	210
8.3. Resultados	211
8.3.1. Patrones de intercambio de helmintos.....	211
8.3.2. La comunidad helmíntica gastrointestinal de <i>C. caretta</i>	213
8.4. Discusión	214
9. Cambios de dieta en <i>Caretta caretta</i> y su impacto sobre la comunidad helmíntica gastrointestinal	219
9.1. Introducción.....	221
9.2. Material y métodos	221
9.2.1. Muestras.....	221
9.2.2. Comparación de dietas	222
9.2.3. Comparación de la estructura de las comunidades helmínticas.....	224
9.2.4. Vínculo entre dieta y estructura de la comunidad	225
9.2.5. Criterios estadísticos.....	226
9.3. Resultados.....	226
9.3.1. Comparación de dietas.....	226
9.3.2. Comparación de la estructura de las comunidades helmínticas	228
9.3.3. Vínculo entre dieta y estructura de la comunidad	229
9.4. Discusión	229
10. Conclusiones	235
11. Bibliografía	241

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. INTRODUCCIÓN

1.1.1. Las tortugas marinas como comunidades flotantes

MacArthur (1962) afirmaba, quizá de forma un tanto cínica, que una comunidad es un conjunto de organismos de los que resulta interesante hablar. Esta definición ilustra, desde luego, las dificultades que tradicionalmente han rodeado al concepto de comunidad. Clásicamente, una “comunidad” se ha definido como el conjunto de organismos que viven en un área determinada (Yodzis, 1993). Sin embargo esta definición se considera demasiado inclusiva y por ello se han ofrecido muchos otros intentos más operativos de definición. La mayor parte de definiciones incluyen al conjunto de organismos asociados por factores espaciales, funcionales, taxonómicos, o por los dinámicos existentes en una red trófica (p.e., Shimwell, 1971; MacArthur, 1972). En cualquier caso, una forma de operativizar el concepto para hacerlo cuantificable es asumir algún tipo de jerarquía organizativa, de forma que una comunidad podría dividirse en función del grado de interacción de sus poblaciones. Por ejemplo, bajo el paradigma clásico de la teoría de nichos, en el que competencia y los fenómenos densodependientes juegan un papel central (Inchausti, 1994), típicamente se distinguen unidades ecológicas más pequeñas, denominadas “gremios” (“*guilds*”) cuyas especies interactúan de forma especialmente intensa (generalmente, a través de efectos competitivos) (Schluter y Ricklefs, 1993). No obstante, parece bastante claro que el concepto de comunidad que se maneja, el tipo de límites espacio-temporales que se imponen para su estudio, y el tipo de mecanismos que se cree que la estructuran (suponiendo que de hecho *exista* una estructura) son muy dependientes de las concepciones filosóficas de los investigadores (Sagoff, 2003; Mikkelsen, 2005).

No obstante, cuando consideramos el conjunto de los organismos simbioses (en un sentido amplio, es decir, incluyendo los que establecen relaciones obligadas de foresia, comensalismo, mutualismo y parasitismo) que habitan en otro organismo vivo, el concepto de comunidad puede hacerse considerablemente más operativo, y muchas de las cuestiones clave en ecología pueden abordarse con mayor claridad y rigor (Bush y Aho, 1990):

1. Los simbioses están confinados dentro o sobre hospedadores, al menos durante algún estadio de su ciclo vital. Esta característica genera límites naturales en las fronteras del hábitat que ocupan, donde cualquier población está contenida, y donde cualquier interacción puede tener lugar (Aznar, 1995).
2. Los hospedadores son entidades homeostáticas muy similares, por lo que a todos los efectos, pueden considerarse como réplicas. Esto facilita mucho el tratamiento estadístico de los datos sobre sus comunidades de simbioses.
3. Los hospedadores nacen sin la mayoría de simbioses (sobre todo, en lo que se refiere a metazoos), por lo que los procesos de colonización y estructuración de la comunidad de simbioses pueden abordarse de forma especialmente rigurosa a través de procedimientos experimentales y/o comparativos.
4. Los simbioses aparecen en hábitats que, por su parte, están históricamente relacionados (los hospedadores exhiben relaciones filogenéticas). Esto facilita el estudio sobre el papel de la historia y la coevolución en el desarrollo de las comunidades (Moore y Simberloff, 1990; Ricklefs y Schluter, 1993; Stork y Lyal, 1993).
5. Puede existir una notable ausencia de interacciones (p.e., la depredación está generalmente ausente en el caso de la fauna de endoparásitos), lo que facilita mucho la interpretación de los procesos que estructuran la comunidad.

En los últimos años, los ecólogos de comunidades han ido tomando conciencia sobre la importancia de este tipo de comunidades, y la literatura sobre el tema ha crecido de forma exponencial (particularmente en el caso de los parásitos, véase referencias, p.e., en Poulin 1995, 1997; Poulin y Morand, 2004).

En este contexto, las tortugas marinas son hospedadores peculiares, sobre todo porque se trata de uno de los pocos grupos de reptiles que ha colonizado el medio marino y, sobre todo, el dominio pelágico. Esto ha tenido dos consecuencias de gran calado respecto al desarrollo de su fauna simbiote. Por una parte, las tortugas ofrecen un sustrato idóneo para la colonización por parte de diversos organismos epibiontes por varias razones. En primer lugar, las tortugas marinas se encuentran en el medio acuático casi permanentemente y sólo salen del mar durante el periodo reproductivo (y sólo las hembras), y en periodos relativamente cortos. Esto evita la

mortalidad de epibiontes por una exposición prolongada al medio aéreo. En segundo lugar, el cuerpo de la tortuga ofrece sustratos sólidos como el caparazón, cabeza, aletas, uñas y cola que son ideales para la fijación de la mayoría de organismos sésiles. Además, estos sustratos ofrecen suturas y grietas donde organismos móviles más pequeños pueden aferrarse y cobijarse (compárese esta superficie con la de un pez, un cetáceo o un pinnípedo), y son temporalmente lo bastante estables como para que el ciclo vital de los epibiontes pueda generalmente desarrollarse sin problemas (compárese la lenta tasa de renovación de las escamas del caparazón de una tortuga con la de ¡la piel de un delfín!).

Desde este punto de vista, una tortuga marina no se diferenciaría mucho de cualquier sustrato flotante y, de hecho, como veremos, las tortugas marinas albergan una gran cantidad de organismos epibiontes que se encuentran colonizando también cualquier tipo de objeto, desde cascos de barcos a maderos flotantes. Sin embargo, las tortugas marinas son organismos vivos y como tales, pueden representar también para la fauna epibionte un refugio frente a la depredación. Este podría ser el origen de muchas de las asociaciones obligatorias que se han desarrollado entre epizoitos marinos y sus hospedadores (Seilacher, 2005), entre ellos las tortugas (Zardus y Hadfield, 2004). Lo interesante, en cualquier caso, es que la evolución de este tipo de asociaciones dota de un papel más significativo a la propia historia evolutiva del hospedador (en el caso de tortugas, véase, p.e., Rawson *et al.*, 2003), y permite analizar de forma idónea la contribución de los factores ecológicos y evolutivos en la estructura de dichas comunidades.

Este último aspecto también es especialmente relevante en el caso de los simbioses (parásitos, en este caso) internos. La aparición de ciertos taxones parasitarios en las tortugas puede explicarse a partir de dos grandes tipos de procesos que no son excluyentes (Brooks y McLennan, 1991): (1) un proceso de coespeciación, en el que los parásitos de los ancestros de las tortugas marinas “acompañaron” a sus hospedadores en su colonización al nuevo medio, y (2) un proceso de colonización en el que caben dos grandes posibilidades: (a) históricamente, los parásitos de otros hospedadores marinos llegaron a establecerse y especiar en los ancestros de las tortugas marinas una vez éstas colonizaron el océano (captura de hospedador); (b) actualmente, parásitos de otros hospedadores marinos son capaces de sobrevivir en las tortugas marinas (acomodación en tiempo ecológico). Para que se produzca un proceso de captura de hospedador o acomodación, los parásitos deben ser capaces de atravesar dos filtros de especificidad (Euzet y Combes, 1980): el de contacto (es decir, el parásito debe poder llegar a las tortugas, p.e., con el alimento) y de compatibilidad (es decir, la tortuga debe representar un hábitat lo suficientemente adecuado para que el parásito sobreviva). Lo interesante es que la

colonización marina de las tortugas podría haber sido un suceso relativamente traumático que llevase a la extinción de muchos parásitos de origen terrestre, y a la imposibilidad de adquirir parásitos de otros hospedadores marinos debido a la escasa compatibilidad fisiológica de las tortugas con respecto a los parásitos de dichos hospedadores (véase Balbuena y Raga, 1993; Aznar *et al.*, 2001).

Como se comentará más adelante, el interés de las tortugas marinas como hospedadores de comunidades muy peculiares contrasta con la gran escasez de estudios en los que se adoptara un enfoque cuantitativo adecuado. Este fue el punto de partida de la presente tesis doctoral, que se desarrolla a continuación. Pero antes se ofrece una pequeña sinopsis de las tortugas marinas en general, y de la tortuga boba, *Caretta caretta*, en particular, para familiarizar a lector con este grupo de hospedadores.

1.1.2. Biología general de las tortugas marinas

Los orígenes de las tortugas marinas se remontan al Mesozoico inferior. Se cree que este grupo de quelonios evolucionaron a partir de especies de zonas pantanosas que a su vez provenían de tortugas terrestres. Se conocen ya cuatro familias de tortugas marinas bien establecidas en el Cretácico: Toxochelyidae, Protostegidae, Cheloniidae y Dermochelyidae (Pritchard, 1997). En la actualidad, sólo sobreviven 7 especies pertenecientes a las dos últimas familias. Así, dentro de la familia Cheloniidae encontramos la tortuga verde (*Chelonia mydas*), la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*), la tortuga bastarda (*Lepidochelys olivacea*), la tortuga golfina (*Lepidochelys kempii*), la tortuga plana (*Natator depressus*) y la tortuga boba (*Caretta caretta*). Algunos autores reconocen una octava especie, la tortuga negra, *Chelonia agassizii*, pero tal posibilidad está en entredicho, véase Karl y Bowen, 1999. En la familia Dermochelyidae sólo se encuentra en la actualidad la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*).

Distribución geográfica

Las tortugas marinas se distribuyen por todos los mares tropicales y subtropicales del mundo, aunque existen diferencias entre las distintas especies. Por ejemplo, *D. coriacea* presenta la distribución más amplia de todas ellas, habiendo sido observada en aguas del círculo polar ártico. *C. mydas* y *C. caretta* presentan también amplias distribuciones geográficas, que incluyen el Mar Mediterráneo. Por su parte, *E. imbricata* y *L. olivacea* también presentan una amplia distribución pero prefieren latitudes más tropicales. Por último, *L. kempii* y *N. depressus* viven en áreas más reducidas, limitándose la primera al Mar del Caribe y alrededores, y la segunda a las costas del norte de Australia (Meylan y Meylan, 1999).

Adaptaciones al medio marino

El origen terrestre de las tortugas marinas les impuso una serie de constricciones estructurales y biológicas que limitaron las posibilidades de remodelaciones físicas y fisiológicas para explotar con éxito el hábitat marino. Sólo unas pocas especies consiguieron afrontar el reto con el éxito suficiente.

Una de las características más evidentes de los quelonios es la presencia de un caparazón rígido para protegerlos de los predadores, lo que les confiere una típica estructura corporal rígida y pesada. Al colonizar el medio acuático, estos caparazones se aligeraron y aplanaron; en el caso de las tortugas marinas, esta reducción llegó al máximo. Aunque esto les supuso la pérdida de la capacidad de esconder la cabeza y las patas en el caparazón, obtuvieron a cambio otra serie de ventajas, como una gran reducción de peso y una forma más hidrodinámica (Pritchard, 1997). En el caso de la tortuga laúd los huesos del plastrón se redujeron casi totalmente y las placas córneas se sustituyeron por una resistente piel con un aspecto de cuero en la que se encuentran embebidas pequeñas placas óseas (Wyneken, 2003).

Por otra parte, puesto que no podían nadar mediante ondulaciones laterales del cuerpo y cola, como otros reptiles acuáticos, las tortugas marinas tuvieron que optimizar su natación de alguna manera. Así, la expansión de los lóbulos plastrales les permitió movimientos natatorios laterales. Su natación mejoró aún más cuando las extremidades delanteras se modificaron, adoptando la forma de paletas rígidas y estrechas que, además, podían mover a la vez (Gaffney *et al.*, 1987). Sus uñas se redujeron a una o dos, según la especie, y en los machos adquirieron una especialización secundaria para poder sujetar a la hembra durante la cópula, que se producía en el agua (Pritchard, 1997).

Además de las adaptaciones morfológicas mencionadas, las tortugas marinas presentan otras de tipo fisiológico, relacionadas fundamentalmente con el buceo y la excreción del exceso de sal. Las tortugas marinas se encuentran entre los vertebrados de respiración aérea con mayor capacidad de buceo, tanto por la profundidad que alcanzan como por el tiempo que resisten. Aunque la mayoría de las especies de tortugas bucean normalmente a profundidades de entre 10 y 50 m., la tortuga laúd puede alcanzar hasta 1000 m. El tiempo de buceo normalmente dura unos 15 minutos, pero puede durar en ocasiones hasta casi una hora. Las tortugas son capaces de realizar todas estas actividades porque han desarrollado un sistema muy eficiente de captación y transporte de oxígeno, así como una gran tolerancia a la hipoxia. La más buceadora de todas las tortugas, la tortuga laúd, puede incluso almacenar grandes cantidades de oxígeno en

la sangre y musculatura, de manera parecida a los mamíferos marinos (Lutcavage y Lutz, 1997, y referencias incluidas).

Otra importante adaptación a la vida en el medio marino es la capacidad de excretar el exceso de sal procedente del agua del mar y del alimento. Aunque las tortugas poseen un esófago diseñado para minimizar la ingestión de agua marina cuando se alimentan, sus presas poseen concentraciones de sal que igualan las del agua de mar. Los riñones de las tortugas no son lo suficientemente eficientes para excretar tales cantidades de sal, y dicha función se suple, parcial o totalmente, por la actividad de unas glándulas lacrimales altamente modificadas. Dichas glándulas se activan al detectar concentraciones altas de sal en la sangre y son capaces de segregar una solución salina dos veces más concentrada que la del agua de mar (Lutz, 1997).

Alimentación

En la mayoría de especies de tortugas marinas, la dieta varía con la edad. Cuando son juveniles, su estilo de vida pelágico les hace alimentarse de una gran variedad de organismos que forman parte del plancton. A medida que maduran sexualmente, algunas especies se especializan: *D. coriacea* se alimenta exclusivamente de medusas y otros organismos del macroplancton gelatinoso; *C. mydas* se vuelve vegetariana; *E. imbricata* se alimenta mayormente de esponjas silíceas, cuyas espículas dañarían la mucosa digestiva de otras especies. El resto de especies, con alguna que otra preferencia específica, suelen ser omnívoras, alimentándose de crustáceos, moluscos, equinodermos, tunicados, anélidos, peces, etc. (Bjorndal, 1997). Según el tipo de alimentación, las tortugas han desarrollado algunas adaptaciones morfológicas, como la forma del pico, que es puntiagudo en *D. coriacea*, para pinzar las medusas; aserrado en *C. mydas*, para cortar las algas filamentosas; estrecho y afilado en *E. imbricata* para introducirlo en fisuras de las rocas y cortar pedazos de esponjas, o ancho y fuerte, como en *C. caretta*, para aprehender y triturar moluscos y crustáceos (Wyneken, 2003).

Reproducción

El único vínculo terrestre actual de las tortugas marinas es la obligación de depositar sus huevos en tierra firme, para lo cual eligen playas arenosas donde excavan sus nidos. La reproducción comienza con una fase previa de apareamiento que puede durar varias semanas. Durante esta fase, la hembra puede copular con varios machos y es capaz de conservar el semen para fertilizar los huevos de una temporada entera de cría. Una vez comienzan las puestas cesa el apareamiento y las tortugas hembras pueden nidificar varias veces en intervalos de unas semanas durante la misma temporada de cría. Excepto en *L. kempii*, las hembras de las tortugas

marinas no suelen cr ar durante a os sucesivos (Meylan y Meylan, 1999 y referencias incluidas).

El momento de la puesta constituye para las hembras un periodo de riesgo ante posibles predadores y el calor del sol. Por ello, la mayor a de las especies, sobre todo las grandes, depositan sus huevos por la noche, aprovechando, adem as, la marea alta. Las especies peque as, como las dos especies del g nero *Lepidochelys*, ponen sus huevos normalmente durante el d a, pero utilizando la estrategia de las arribadas, que consisten en la sincronizaci n de la emergencia en las playas de centenares o incluso miles de hembras nidificantes. Los nidos de las tortugas marinas consisten en agujeros excavados en la arena con sus patas traseras, eligiendo zonas de la playa que cumplen determinadas caracter sticas fisicoqu micas y ecol gicas para que la incubaci n sea exitosa. La cantidad de huevos depositada var a entre las diferentes especies: este n mero puede ir desde los 35-70 en *N. depressus* hasta los 100-200 en *E. imbricata*. El periodo de incubaci n var a con la temperatura del suelo, pudiendo extenderse hasta varios meses (p.e, entre 50 y 80 d as en el caso de *C. caretta*). Los neonatos emergen del nido a la vez, en un acto de facilitaci n social denominado protooperaci n. Esta emergencia sincronizada disminuye la probabilidad individual de ser depredados en las playas (Miller, 1997 y referencias incluidas).

Ciclo vital

Al nacer, los neonatos de las tortugas marinas se encaminan r pidamente al mar y desaparecen durante un largo periodo conocido como “los a os perdidos”, durante los cuales llevan una vida pel gica en zonas no muy bien conocidas, viajando pasivamente con las corrientes oce nicas. Tras esta fase pel gica, la mayor a de las j venes tortugas “reaparecen” en  reas costeras de alimentaci n, donde residen hasta que alcanzan la madurez a los 15-30 a os, seg n la especie y la regi n geogr fica. Las  nicas excepciones a este proceso tienen lugar en *N. depressus*, que parece permanecer en aguas costeras durante toda su vida, y *D. coriacea*, que mantiene una vida pel gica durante la mayor parte de su vida. Fuera de la temporada de cr a, las tortugas marinas suelen encontrarse en  reas de alimentaci n que pueden estar a cientos o miles de km de sus zonas de cr a.

Amenazas y conservaci n

Desde antes de su nacimiento, las tortugas marinas est n expuestas a diversos peligros de origen natural, como las inundaciones de sus nidos por la marea, las lluvias torrenciales, las tormentas o la depredaci n. Tras la eclosi n, los neonatos pueden ser capturados por un gran n mero de especies de predadores; aves, mam feros, reptiles, hormigas, cangrejos, etc. Ya en el mar, son

presa de distintas especies de peces carnívoros, como los tiburones, que son incluso capaces de atacarlas en estado adulto (Dodd, 1988). Además, las tortugas marinas se enfrentan a diversos tipos de agentes infecciosos y parasitarios (George, 1997). Entre ellos destaca la fibropapillomatosis. Esta enfermedad, causada por un herpesvirus, afectaba originalmente a las tortugas verdes, de Hawai, pero últimamente se ha detectado en otras especies y regiones geográficas.

En cualquier caso, el gran declive de las poblaciones y las áreas de cría de las tortugas marinas se debe sin duda a la interacción con el ser humano. Se sabe que, desde la prehistoria, las tortugas se han aprovechado como fuente de alimentos, pero sus poblaciones no empezaron a declinar hasta hace relativamente poco tiempo. Actualmente, al consumo indiscriminado de tortugas y huevos, así como al comercio de sus productos derivados (carey), hay que añadir factores tan importantes como la alteración de las playas de puesta por el turismo, la captura accidental mediante artes de pesca o la contaminación por metales pesados, hidrocarburos y basuras plásticas. No menos importantes son otro tipo de problemas como la contaminación lumínica cerca de sus playas de puesta, que desorienta a los neonatos al salir del nido; la navegación comercial y deportiva, que causa muchas bajas por colisión, etc. (Lutcavage *et al.*, 1997). Todos estos factores han llevado a la mayoría de las especies de tortugas marinas a situaciones de conservación crítica. Por ello, todas las especies se encuentran actualmente protegidas por diversas leyes y tratados internacionales.

1.1.3. Biología y ecología de la tortuga boba

El género *Caretta* se considera actualmente monotípico, incluyendo únicamente a la tortuga boba, aunque en el pasado se incluyó también a la tortuga golfina (Bowen, 2003). Dentro del taxón *C. caretta* se han descrito varias subespecies geográficas en el Atlántico, Pacífico e Índico a partir de pequeñas diferencias morfológicas entre individuos (véase Deraniyagala, 1943, 1945). Sin embargo, estudios moleculares recientes han cuestionado estas designaciones taxonómicas (Bowen *et al.*, 1994). Físicamente, la tortuga boba se caracteriza por poseer el espaldar o caparazón dorsal de color marrón, con 5 pares de placas costales, 5 vertebrales, 12 ó 13 marginales y 1 nugal (Fig. 1.1a). La cabeza es relativamente grande y robusta, con potentes mandíbulas (Fig. 1.1b), y posee un par de uñas en las extremidades delanteras. Los adultos pueden alcanzar hasta 120cm de longitud curva del caparazón (LCC) y 200kg de peso (Pritchard *et al.*, 1983), aunque en el Mediterráneo no sobrepasan los 90cm (Demetropoulos y Hadjichristophorou, 1995).

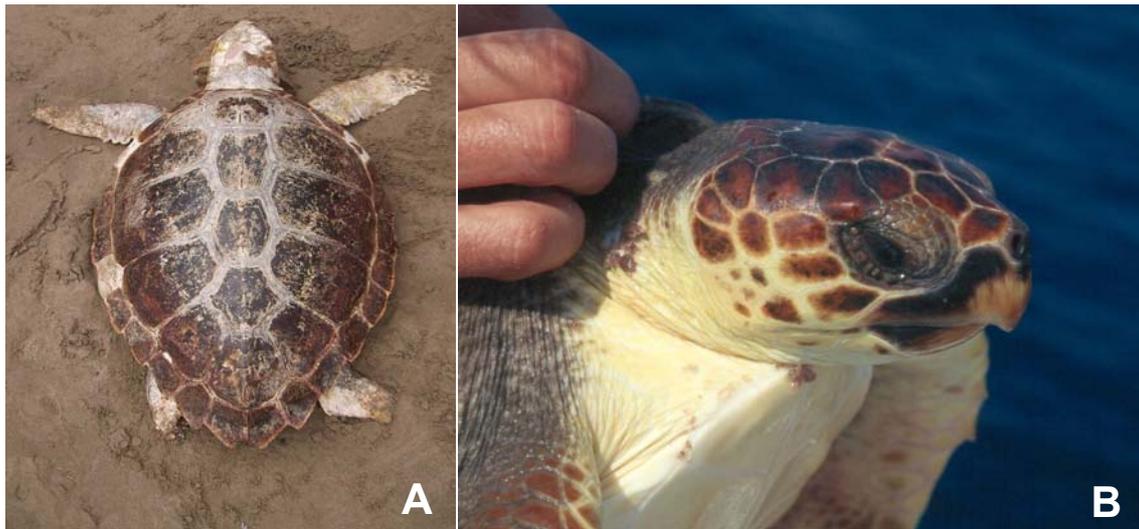


Figura 1.1. A. Ejemplar subadulto varado de tortuga boba (LCC= 80cm). B. Detalle de la cabeza de un individuo antes de ser liberado tras un periodo de recuperación.

La tortuga boba se distribuye por todos los mares tropicales y templados del mundo. Sus playas de puesta más importantes se encuentran en Omán (O. Indico), en la costa sudeste de EE.UU. (principalmente en Florida), en el Caribe mexicano, en el archipiélago de Cabo Verde y en Brasil, aunque también existen playas de puesta importantes en Japón, Australia, sudeste de Africa y en el Mediterráneo oriental (Erhart *et al.*, 2003; Limpus y Limpus, 2003; Baldwin *et al.*, 2003; Margaritoulis *et al.*, 2003). La temporada de puesta tiene lugar en los meses más calurosos, de mayo a agosto en el Hemisferio Norte y de octubre a marzo en el Hemisferio Sur (Dodd, 1988). Las hembras pueden realizar entre 1 y 7 puestas (con una media de 3-4) por temporada (Schroeder *et al.*, 2003). Cada puesta consta de alrededor de 100 huevos, aunque obviamente existen variaciones poblacionales, individuales, y entre las distintas puestas de la temporada (Miller *et al.*, 2003).

En cuanto a su alimentación, la tortuga boba es la más generalista de todas las tortugas marinas. Los adultos se alimentan de casi cualquier tipo de invertebrados bentónicos sésiles o móviles, aunque también pueden consumir organismos pelágicos como tunicados y medusas (Van Nierop y Den Hartog, 1984; Dodd, 1988; Tomás *et al.*, 2001). En determinadas regiones geográficas, sin embargo, una de sus principales fuentes alimenticias es el pescado procedente de los descartes de pesca (Tomás *et al.*, 2001 y referencias incluidas).

Al igual que otras especies de tortugas marinas, las tortugas bobas pasan los primeros años de su vida en aguas oceánicas. A medida que se acercan a la madurez sexual se van

desplazando hacia aguas más costeras. Esta especie realiza anualmente migraciones de cientos o miles de km desde las zonas de puesta a sus áreas de alimentación. El Mediterráneo español constituye un área de alimentación importante para tortugas bobas juveniles y subadultas procedentes del Mediterráneo oriental y de las costas atlánticas norteamericanas (véase el siguiente apartado).

Al igual que el resto de tortugas marinas, la tortuga boba tiene la consideración de especie amenazada y está catalogada en la Lista Roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales) como “Especie en Peligro de Extinción”, ya que sus poblaciones se han reducido en un 50% en los últimos 10 años (Broderick *et al.*, 2002). También se halla en el Apéndice 1 de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres), que prohíbe su comercio entre los países firmantes (Hilton-Taylor, 2000). Está incluida asimismo en el Anexo II del IV Protocolo del Convenio de Barcelona; en la Directiva 92/43/CEE de Hábitats de la Unión Europea como especie de protección prioritaria; en el Anexo II del convenio de Berna, y en el Catálogo Nacional Español de Especies Amenazadas como especie de “interés especial”.

1.1.4. La tortuga boba en el Mediterráneo

En el Mediterráneo se pueden encontrar regularmente tres especies de tortugas marinas: la tortuga laúd, la tortuga verde y la tortuga boba. Sólo las dos últimas nidifican en el área, y de ellas, la tortuga boba es con mucho la más abundante (Gómez de Segura *et al.*, 2006). De hecho, esta especie se halla distribuida por todo el Mediterráneo, aunque anida fundamentalmente en la cuenca oriental (Grecia, Turquía, Chipre y Libia), habiendo áreas de cría de menor importancia en Siria, Líbano, Israel, Egipto y Túnez. En el Mediterráneo occidental sólo se han citado puestas esporádicas, fundamentalmente en el sur de Italia, Sicilia y Marruecos (Margaritoulis *et al.*, 2003), y en las costas españolas la nidificación es excepcional: se tiene algún registro en el Delta del Ebro (Llorente *et al.*, 1993), además de dos muy recientes, uno en Almería (Tomás *et al.*, 2002) y otro en Valencia durante el verano de 2006 (datos inéditos). Un cálculo global sobre la reproducción de la tortuga boba en el Mediterráneo arroja un total de entre 3375 y 7085 nidos anuales, aunque falta por prospectar grandes extensiones de playas en Libia, lo que podría aumentar sustancialmente esta cifra (Margaritoulis *et al.*, 2003). Estudios recientes mediante marcadores moleculares han demostrado que la población de tortugas bobas que nidifican en el Mediterráneo constituye un *stock* funcionalmente bien diferenciado de las tortugas de origen atlántico, del que habrían divergido como consecuencia del bajo flujo genético entre las hembras adultas (Laurent *et al.*, 1998).

El Mediterráneo occidental constituye una importante área de alimentación para tortugas bobas juveniles y subadultas. Estimaciones recientes para la población del área central del Mediterráneo español arroja densidades de 0,21 ind./km², lo que significa una población total en torno a 19000 tortugas (IC 95%: 6679-53786) en el área prospectada (Gómez de Segura *et al.*, 2006). Puesto que en esta región no hay playas de puesta, desde hace tiempo se ha venido discutiendo sobre el origen geográfico de estos individuos. Se ha sugerido que esta población de juveniles podría provenir tanto de las zonas de cría del Mediterráneo oriental como de las costas atlánticas norteamericanas (Argano y Baldari, 1983). Esto último se corroboró inicialmente por las recuperaciones en el Mediterráneo de tortugas marcadas en el Atlántico oriental (Manzella *et al.*, 1988). Un estudio más reciente de Laurent *et al.* (1998) utilizando marcadores moleculares confirmó este doble origen, estimando que un 53-55% de los juveniles pelágicos del Mediterráneo procedían de las áreas de cría mediterráneas y el resto de las atlánticas. Además, Carreras *et al.* (2006) hallaron muy recientemente una gran heterogeneidad en la composición de haplotipos de los individuos del Mediterráneo occidental, lo que también refuerza la hipótesis del doble origen, aunque observaron una distribución espacial diferencial de cada tipo que podría ser explicada por la influencia de las corrientes marinas superficiales que operan en la región. Así, las tortugas procedentes del Atlántico ocuparían principalmente el área de alimentación de las costas del norte de Africa y del nordeste de las Baleares, y habrían entrado en el Mediterráneo siguiendo una corriente de origen atlántico que se extendería por toda esta región. Por otra parte, las tortugas de origen mediterráneo ocuparían áreas de alimentación de la costa mediterránea europea y del norte y oeste de las Baleares, habiéndose desplazado hacia estas áreas con la Corriente Liguro-Provenzal, que bordea toda la costa europea mediterránea desde el estrecho de Mesina hasta el Cabo de la Nao. En la zona de confluencia de ambas corrientes se produciría una mezcla de tortugas de ambos orígenes.

Cada año se capturan accidentalmente miles de tortugas bobas inmaduras en distintos tipos de artes de pesca en el Mediterráneo occidental (Aguilar *et al.*, 1995; Carreras *et al.*, 2004); p.e. Aguilar *et al.* (1995) estimaron unas 25000 capturas anuales (no obstante, no todas las tortugas capturadas mueren necesariamente). La mortalidad asociada se considera no sostenible (Gómez de Segura *et al.*, 2006) y se cree que podría afectar profundamente a las poblaciones mediterráneas y atlánticas (Margaritoulis *et al.*, 2003), ya que un gran número de sus juveniles emplean esta zona como área de alimentación. Puesto que las poblaciones nidificantes en el Mediterráneo son mucho más reducidas que las del Atlántico (Ehrhart *et al.*, 2003), se ha sugerido la necesidad de encontrar modos de reducir la mortalidad en el área de alimentación para evitar el colapso de las poblaciones a corto y medio plazo.

1.1.5. Estudios sobre epizoítos y endoparásitos en la tortuga boba y otras tortugas marinas

La fauna de epizoítos de las tortugas marinas es relativamente bien conocida, al menos al nivel faunístico. Desde finales del S. XVIII, un gran número de estudiosos de la historia natural ya describieron la mayoría de los epizoítos especialistas de tortugas marinas. Además, éstos, y otros autores, proporcionaron también las primeras citas sobre la presencia de especies de epizoitos generalistas. Un denominador común de todos estos trabajos es que aportan, únicamente, información puntual de tipo faunístico o taxonómico. En las últimas décadas, con el auge de los estudios sobre biología y conservación de las tortugas marinas, ha habido también un aumento de la información sobre sus organismos epibiontes. No obstante, el esfuerzo de estudio se reparte desigualmente entre las especies. La mayor parte de esta información a nivel mundial se refiere a la fauna de epizoítos de la tortuga boba; un recorrido rápido por la literatura revela que se han citado más de 180 especies de epizoitos en esta especie (Frick *et al.*, 2003a y referencias incluidas; Kitsos *et al.*, 2005). Otra especie relativamente bien estudiada es la tortuga carey; los últimos estudios arrojan cifras en torno a 100 especies de epizoítos, un número que aumentará, sin duda, en futuros estudios (ver Frick *et al.*, 2002b, 2003a). Sin embargo, que sepamos, muy pocos estudios sobre epizoitos de tortugas tienen un cariz eminentemente ecológico (Gramentz, 1988; Matsuura y Nakamura, 1993), muy pocos han adoptado una perspectiva de comunidad (Caine, 1986; Frick *et al.*, 2003a), y ninguno ha utilizado herramientas estadísticas para analizar patrones.

Centrándonos en la tortuga boba, en los últimos años se han publicado algunos estudios de tipo faunístico que recogen de forma exhaustiva la fauna epibionte de muestras obtenidas en el Atlántico y en el Mediterráneo Oriental (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998; Kitsos *et al.*, 2005). Existen gran cantidad de trabajos que complementan a los anteriores, pero centrados en las citas de nuevas especies (Frazier *et al.*, 1985, 1991, 1992; Frick *et al.*, 2000b, 2002b, 2003a y b, 2004b; Kitsos *et al.*, 2005) o en discusiones taxonómicas sobre grupos determinados (Monroe y Limpus, 1979). En el Mediterráneo, la práctica totalidad de datos sobre epizoitos de la tortuga boba consisten en listados de especies y algunos comentarios generales sobre su hábitat en tortugas de la zona oriental y central (Frazier *et al.*, 1985; Gramentz, 1988; Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2003, 2005). Los datos sobre ejemplares provenientes del Mediterráneo occidental son muy anecdóticos y aparecen dispersos en literatura “gris”.

La situación general es análoga en el caso de los endoparásitos. La práctica totalidad de los estudios realizados hasta la fecha han abordado cuestiones de tipo taxonómico o corológico. En este caso, sin embargo, la situación se agrava porque la sistemática de los metazoos parásitos de tortugas marinas, especialmente en el caso de los digeneos, continúa siendo muy confusa y se requiere una revisión casi completa de algunos de sus géneros, e incluso familias (D. Blair, com. pers.). Por otra parte, la tortuga boba y la verde son las especies que acaparan el mayor número de estudios (véanse referencias en Yamaguti, 1963, 1971; Ernst y Ernst, 1977; Blair y Limpus, 1982; Blair, 1983, 1984, 1986, 1987; Lauckner, 1985; Baker, 1987; Dodd, 1988; Glazebrook y Campbell, 1990; Dyer *et al.*, 1991, 1995a, 1995b; Dailey *et al.*, 1992; Redlich, 1993), pero el denominador de todos ellos es (1) el bajo tamaño muestral y (2) la falta de una aproximación a nivel de comunidad. Que sepamos, el único estudio donde se han analizado las faunas parásitas desde este punto de vista es el trabajo de Pérez Ponce de León *et al.* (1996) en la tortuga olivácea.

En cuanto a la fauna de helmintos endoparásitos de *C. caretta*, puede considerarse relativamente bien estudiada en términos globales (se conocen alrededor de 35 especies), pero los datos son muy dispersos. Destaca la gran cantidad de información obtenida de tortugas analizadas en las costas de Egipto y Australia (Loos, 1899, 1901, 1902; Sey, 1977; Lester *et al.*, 1980; Blair y Limpus, 1982). Sin embargo, salvo en el caso de nematodo *Sulcascaris sulcata* (Berry y Cannon, 1981), no se conoce con exactitud el ciclo vital de ninguna de las especies descritas.

1.2. OBJETIVOS GENERALES

En un estudio taxonómico y ecológico exploratorio, las preguntas específicas a las que se desea responder surgen durante el transcurso mismo de la investigación. Tales preguntas se expondrán como los objetivos específicos de cada capítulo, y quedarán justificadas en la introducción correspondiente. En este apartado explicamos brevemente el marco general en que se encuadran dichas preguntas, es decir, qué “huecos” del conocimiento pretendíamos cubrir antes y durante la consecución de este trabajo. Por tanto, los tres objetivos generales de este trabajo son los siguientes:

1. Incrementar el conocimiento sobre la fauna de parásitos y epizoítos de la tortuga boba en el Mediterráneo occidental. Este objetivo incluyó la identificación (o eventual clasificación) de todos los taxones al nivel taxonómico más bajo posible y una comparación biogeográfica con los estudios previos.

2. Investigar aspectos autoecológicos en taxones de especial interés. Los criterios para seleccionar los taxones se basaron en la pertinencia del problema desde un punto de vista ecológico y evolutivo. Así, la mayor profundización se hizo respecto al papel de las tortugas en el ciclo de las larvas de *Anisakis* y, sobre todo, en la ecología de los copépodos del género *Balaenophilus*. Dichos copépodos podrían haber adquirido la capacidad de digerir queratina (algo aparentemente excepcional entre los crustáceos), lo que les proporcionaría la posibilidad de explotar recursos tan dispares como las barbas de las ballenas y la piel de las tortugas marinas.

3. Explorar, prácticamente por primera vez para las tortugas marinas, los factores que determinan la riqueza y composición de las comunidades de epizoítos y helmintos gastrointestinales, tanto a nivel de comunidad componente (la muestra global de tortugas analizadas) como de infracomunidad (cada tortuga individual). Nuestro énfasis se centró especialmente en aquellos factores ecológicos e históricos (filogenéticos) que promueven o limitan la diversidad de especies.

2. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

2.1. OBTENCIÓN DE LOS HOSPEDADORES

Las tortugas utilizadas en el presente estudio provienen de dos fuentes distintas:

- La **Muestra 1** estaba compuesta por 54 individuos procedentes de un decomiso realizado por las autoridades españolas en Barcelona en 1991 (de ahora en adelante, nos referiremos a esta muestra como “tortugas decomisadas”). Estos animales se encontraban congelados con fines comerciales. Se desconoce la fecha y el lugar exacto donde fueron capturados, aunque por la talla de los ejemplares y los contenidos digestivos, estos animales proceden, con toda probabilidad, de las aguas cercanas a las Islas Baleares. Además, en esta área del Mediterráneo se produce una alta concentración de ejemplares subadultos de *C. caretta*, en especial en los meses de verano (Aguilar *et al.*, 1993; Tomás, 1997). Estos individuos fueron necropsiados por personal de la Facultad de Veterinaria de la Universidad Autónoma de Barcelona y sólo tuvimos acceso a los tractos digestivos, que fueron conservados en formol al 10%. Los ejemplares de esta muestra se utilizaron para parte del estudio de la comunidad helmíntica gastrointestinal de *C. caretta* en el Mediterráneo occidental. En la Tabla 2.1. se resume la información correspondiente a estos ejemplares.

- La **Muestra 2** estaba compuesta por 123 individuos procedentes de varamientos en las costas de la Comunidad Valenciana (de ahora en adelante, nos referiremos a esta muestra como “tortugas varadas”). Estos individuos fueron recogidos durante el periodo 1991-2006. El número anual de tortugas recolectadas anualmente dependió de diversos factores (1) el lugar de varamiento (los ejemplares varados en zonas rocosas se detectan mal o no se pueden recoger); (2) la intensidad anual o estacional de las actividades pesqueras en la zona, que es causa de gran número de muertes de tortugas (Aguilar *et al.*, 1992, 1993); (3) la frecuencia de tormentas y marejadas, que arrojan más cadáveres a la costa; (4) el estado de los cadáveres. Estudiamos sólo aquellos que presentaban condiciones adecuadas para el muestreo de los simbiontes. En verano, p.e., es muy frecuente que los cadáveres aparezcan en avanzado estado de putrefacción.

Dada la longitud de las costas de la Comunidad Valenciana (451km), la detección y recogida de los cadáveres dependió de red informativa y logística que empezó a desarrollarse

sobre todo a partir de 1991. Esto explica que en los primeros años del muestreo la frecuencia de tortugas recolectadas fuera menor que en años posteriores. La red ha aumentado su eficacia espectacularmente en los últimos años gracias a la gran colaboración de las autoridades locales y regionales, Guardia Civil (SEPRONA) y Cruz Roja del Mar.

Del total de ejemplares de esta muestra, las comunidades helmínticas gastrointestinales se estudiaron en 43 tortugas recogidas entre 1991 y 2001 y la fauna de epizoítos en 104 tortugas recogidas entre 1995 y 2006. No obstante, sólo 25 de los 123 ejemplares fueron utilizados en ambos estudios. En la Tabla 2.2 se incluye los datos básicos de los ejemplares de este segundo grupo.

2.2. ALMACENAJE Y ANÁLISIS PREVIO DE LAS MUESTRAS

En el caso de las muestras procedentes del decomiso de Barcelona (muestra 1), los tractos gastrointestinales permanecieron conservados en formol al 10% en los recipientes originales, hasta su procesado, que se realizó en junio de 1993. Algunas de las tortugas varadas (muestra 2) se procesaron al llegar al laboratorio, pero la mayor parte de los ejemplares se congelaron a -20°C hasta su posterior análisis.

Antes del examen y recolección de los organismos simbioses se tomaron los datos biométricos de las tortugas. Las tortugas congeladas se dejaban a temperatura ambiente un mínimo de 2 días para que perdieran la rigidez de sus miembros y se pudieran extraer las vísceras. En primer lugar se llevó a cabo un examen pormenorizado de la superficie externa, tras lo cual se realizaba la disección de la tortuga para examinar y extraer el aparato digestivo. Nuestros exámenes preliminares indicaron que otros órganos, tales como los pulmones, hígado, corazón y riñones no albergaban parásitos; no se hizo un examen exhaustivo del sistema circulatorio porque los digeneos sanguíneos se degradan con extrema facilidad tras la muerte de su hospedador (Smith, 1997). Para la realización de la necropsia seguimos el procedimiento indicado en el manual de Wolke y George (1981).

Tabla 2.1. Datos de las tortugas bobas analizadas procedentes del decomiso en Barcelona, en 1991.
 Abreviaturas: M= macho, H= hembra, LCC= longitud curva del caparazón.

Código	Sexo	Peso (Kg)	LCC (cm)
Tb01	?	28	52,0
Tb02	M	18	52,0
Tb03	?	21	55,0
Tb04	H	34	65,0
Tb05	?	52	65,0
Tb06	?	12	44,5
Tb07	M	11	43,0
Tb08	H	25	56,0
Tb09	H	27	58,0
Tb10	?	39	61,5
Tb11	M	10	46,0
Tb12	?	5	33,5
Tb13	?	6	37,5
Tb14	H	39	69,0
Tb15	M	17	52,0
Tb16	H	12	43,5
Tb17	?	16	48,5
Tb18	M	17	53,0
Tb19	M	20	50,5
Tb20	M	23	60,0
Tb21	H	18	51,5
Tb22	?	35	62,0
Tb23	?	13	44,0
Tb24	?	27	60,0
Tb25	?	5	34,0
Tb26	?	5	36,0
Tb27	H	23	62,0
Tb28	?	19	54,0
Tb29	H	18	52,0
Tb30	H	22	50,0
Tb31	H	20	53,5
Tb32	M	7	36,0
Tb33	?	15	50,0
Tb34	?	8	38,0
Tb35	M	15	52,0
Tb36	?	12	43,0
Tb37	?	10	43,0
Tb38	H	21	52,0
Tb39	?	13	47,5
Tb40	?	9	42,5
Tb41	H	23	53,5
Tb42	?	10	40,0
Tb43	?	13	45,5
Tb44	M	9	42,0
Tb45	?	26	55,0
Tb46	?	43	62,5
Tb47	H	32	55,5
Tb48	?	30	63,0
Tb49	H	20	52,5
Tb50	H	14	46,5
Tb51	?	7	36,0
Tb52	?	9	40,0
Tb53	?	5,5	34,0
Tb54	?	11	44,0

Tabla 2.2. Datos de las tortugas bobas analizadas varadas entre 1991 y 2006 en la Comunidad Valenciana. Se incluye el tipo de estudio al que fueron sometidas. Abreviaturas; A= Alicante, C= Castellón; V= Valencia; LCC; longitud curva del caparazón (cm); En, endoparásitos; Ep, epizoítos.

Código	Año	Localidad	LCC	Estudio	Código	Año	Localidad	LCC	Estudio
CC910912	1991	Santa Pola (A)	26,5	En	CC010731B	2001	Valencia (V)	36,5	Ep
CC911015	1991	Torrevieja (A)	47,5	En	CC010804C	2001	El Puig (V)	73,5	Ep
CC911105	1991	Santa Pola (A)	57,0	En	CC010808	2001	Castellón (C)	67,5	Ep
CC920206	1992	El Perellonet (V)	47,5	En	CC010810A	2001	Oliva (V)	41,0	Ep
CC921229	1992	Jávea (A)	52,5	En	CC010810C	2001	Cullera (V)	63,5	Ep
CC930831	1993	Alicante (A)	57,0	En	CC010818	2001	Alicante (A)	67,5	En
CC930908	1993	El Puig (V)	55,0	En	CC010815	2001	Alfàs de Pi (A)	48,5	Ep
CC951123	1995	Calpe (A)	62,5	En y Ep	CC010929	2001	Santa Pola (A)	34,5	Ep
CC960802	1996	Elche (A)	53,0	En y Ep	CC011006	2001	Benidorm (A)	68,5	Ep
CC960803	1996	El Perelló (V)	45,5	Ep	CC011012	2001	Benicarló (C)	48,5	Ep
CC980115	1998	Santa Pola (A)	42,0	En	CC020329B	2002	Piles (V)	51,0	Ep
CC960803	1996	El Perelló (V)	43,5	Ep	CC020419	2002	El Saler (V)	56,5	Ep
CC980210	1998	G. del Segura (A)	56,0	En	CC020430	2002	Benicarló (C)	57,5	Ep
CC980617	1998	Cullera (V)	57,5	En y Ep	CC020602	2002	Oropesa (C)	67,0	Ep
CC980620	1998	? (A)	70,0	En	CC020614	2002	Alfàs de Pi (A)	53,0	Ep
CC980808A	1998	El Saler (V)	71,0	En y Ep	CC020713A	2002	Santa Pola (A)	55,0	Ep
CC981114	1998	Valencia (V)	37,0	En y Ep	CC020719	2002	Pinedo (V)	56,0	Ep
CC990122	1999	Cullera (V)	54,5	En	CC020802	2002	P. Horadada (A)	57,5	Ep
CC990323	1999	Torrevieja (A)	40,0	Ep	CC020813A	2002	G. del Segura (A)	78,0	Ep
CC990511	1999	El Saler (V)	64,5	En y Ep	CC020821B	2002	Cullera (V)	64,0	Ep
CC990516	1999	Alboraya (V)	38,0	En	CC020907	2002	Santa Pola (A)	65,5	Ep
CC990611	1999	Torrevieja (V)	66,0	Ep	CC030118A	2003	Denia (A)	67,5	Ep
CC990622	1999	G. del Segura (A)	43,0	En	CC030212	2003	Alicante (A)	71,0	Ep
CC990630	1999	Santa Pola (A)	61,0	En	CC030327	2003	Sueca (V)	52,0	Ep
CC990709	1999	El Puig (V)	58,0	En y Ep	CC030427	2003	Xeraco (V)	54,0	Ep
CC990819	1999	Burriana (C)	65,5	En y Ep	CC030503	2003	Valencia (V)	62,0	Ep
CC990823	1999	Chilches (C)	40,5	En	CC030504A	2003	Sueca (V)	29,0	Ep
CC990901	1999	Alfàs del Pi (A)	52,5	En y Ep	CC030531	2003	Villajoyosa (A)	58,5	Ep
CC000112	2000	Santa Pola (A)	42,5	En y Ep	CC030610	2003	Cullera (V)	49,0	Ep
CC000113	2000	Denia (A)	42,5	En y Ep	CC030627	2003	Peñíscola (C)	50,0	Ep
CC000314	2000	Orihuela (A)	45,0	En y Ep	CC030712	2003	Villajoyosa (A)	57,0	Ep
CC000626	2000	Alfàs de Pi (A)	43,0	Ep	CC030721	2003	Valencia (V)	62,0	Ep
CC000704A	2000	Chilches (C)	70,0	En y Ep	CC031002	2003	Denia (A)	56,5	Ep
CC000721	2000	Oliva (V)	63,0	Ep	CC031116	2003	Cullera (V)	54,5	Ep
CC000726	2000	Oropesa (C)	72,0	Ep	CC031207	2003	Castellón (C)	60,5	Ep
CC000728	2000	Oliva (V)	61,5	En y Ep	CC040527	2004	Tabarca (A)	48,0	Ep
CC000803	2000	Torrevieja (A)	65,0	En y Ep	CC040611	2004	Torrevieja (A)	61,5	Ep
CC000804	2000	Oropesa (C)	57,0	Ep	CC040713D	2004	Santa Pola (A)	70,0	Ep
CC000805B	2000	Santa Pola (A)	53,0	En	CC040925	2004	G. del Segura (A)	71,5	Ep
CC000811	2000	Castellón (C)	66,0	En y Ep	CC040926	2004	P. de Farnals (V)	65,0	Ep
CC000818	2000	El Campello (A)	62,5	En y Ep	CC041002	2004	Moraira (A)	66,0	Ep
CC000828	2000	Javea (A)	49,5	En y Ep	CC050317A	2005	Villajoyosa (A)	37,5	Ep
CC000903B	2000	Sueca (V)	55,0	En y Ep	CC050317B	2005	Orihuela (A)	59,5	Ep
CC000903C	2000	Denia (A)	65,5	En y Ep	CC050325	2005	Calpe (A)	39,5	Ep
CC000904B	2000	El Campello (A)	46,0	En y Ep	CC050404	2005	Valencia (V)	46,0	Ep
CC000904C	2000	? (?)	63,5	En y Ep	CC050619	2005	Sagunto (V)	47,5	Ep
CC000925	2000	Denia (A)	74,0	En y Ep	CC050712	2005	Alicante (A)	73,0	Ep
CC001223	2001	Nules (C)	50,5	En y Ep	CC050731A	2005	Xeraco (V)	68,0	Ep
CC010409	2001	C. Berenguer (V)	41,5	Ep	CC050901	2005	Port Saplaya (V)	65,5	Ep
CC010524	2001	Santa Pola (A)	47,5	Ep	CC050902A	2005	El Campello (A)	67,5	Ep
CC010607A	2001	Elche (A)	52,5	Ep	CC060120	2006	Orihuela (A)	39,0	Ep
CC010607B	2001	Oliva (V)	56,0	Ep	CC060128	2006	Oliva (V)	62,0	Ep
CC010609	2001	Torrevieja (A)	57,0	Ep	CCX	?	?	59,5	En y Ep
CC010611	2001	Orihuela (A)	64,5	Ep	CCX2	?	?	57,0	Ep
CC010618B	2001	Torrevieja (A)	63,0	Ep	CCX3	?	?	53,0	Ep
CC010623	2001	Benicasim (C)	79,0	En	CCX4	?	?	59,0	Ep
CC010625	2001	Xeraco (V)	57,0	Ep	CCX7	?	?	48,0	Ep
CC010701B	2001	G. del Segura (A)	56,0	Ep	CCX8	?	?	43,0	Ep
CC010701C	2001	Orihuela (A)	51,0	Ep	CCY	?	?	68,0	Ep
CC010711	2001	El Puig (V)	74,0	Ep	CCY2	?	?	65,0	Ep
CC010723	2001	El Saler (V)	65,0	Ep	CCY3	?	?	66,5	Ep

2.3. ANÁLISIS, RECOLECCIÓN Y ESTUDIO DE LOS EPIZOÍTOS

La metodología empleada se especifica en cada uno de los capítulos, ya que difirió según el objetivo perseguido. En términos generales, en cada tortuga se realizó primero un mapeo de todos los epizoítos señalando su posición sobre una ficha individualizada a escala con vistas a posteriores estudios de distribución espacial; después se recogían y almacenaban en etanol 70%. 57 de las 104 tortugas estudiadas se lavaron con agua corriente sobre un tamiz de 0,2mm de luz para recoger los epizoítos más pequeños que hubieran pasado desapercibidos (ver Tabla 3.1). Este último procedimiento se reconoció imprescindible para detectar determinadas especies (véase Cap. 6). Estos epizoítos también se conservaron en etanol 70%.

Posteriormente, en el laboratorio, los ejemplares se identificaron con la ayuda de claves y bibliografía específica que se indica en los capítulos correspondientes. En 30 tortugas se realizó un conteo exhaustivo de todos los epizoítos hallados para conocer la abundancia relativa de las distintas especies (véase Tabla 3.1). En el resto de tortugas sólo se registró su presencia o ausencia, y estos datos fueron los que se emplearon en el estudio sobre comunidades de epizoítos (Cap. 7). Para el estudio del hábitat del copépodo *Balaenophilus* sp., se examinó exhaustivamente la superficie de 6 tortugas (véase Cap. 5). Para el estudio morfológico de esta especie (Cap. 4), se utilizó microscopía óptica adaptada a cámara clara, y microscopía electrónica de barrido. Para el estudio de la alimentación y patogenicidad de *Balaenophilus* sp. se utilizaron técnicas inmunohistoquímicas e histopatológicas que se describen en el Capítulo 5.

2.4. ANÁLISIS, CONSERVACIÓN Y MONTAJE DE LOS HELMINTOS

El intestino de cada tortuga se midió y dividió en 10 secciones de igual longitud. La mayoría de los digeneos se concentraban en el estómago, duodeno y la porción inicial del intestino delgado, por lo que los tres primeros tramos del intestino (incluyendo al duodeno) se subdividieron, a su vez, en 3 subtramos. De esta manera se obtuvo información más detallada sobre la distribución lineal de los parásitos con vistas a futuros estudios sobre selección de hábitat. El estómago y cada una de los tramos se abrieron longitudinalmente y se lavaron con agua corriente sobre un tamiz de luz 0,2mm. Los helmintos se separaron del contenido alimenticio bajo la lupa binocular y se lavaron en solución salina al 9%, conservándose posteriormente en etanol 70% (en el caso de las tortugas decomisadas, los helmintos ya estaban fijados en el formol de conservación de las vísceras). Para identificar los digeneos, una muestra de especímenes seleccionados se tiñó en carmín aluminico, se deshidrató en un tren de alcoholes de gradación creciente, se aclaró en xilol y se montó sobre portaobjetos con bálsamo de Canadá.

Los nematodos se aclararon en glicerina y se montaron en preparaciones extemporáneas para identificarlos.

Es necesario recordar que la congelación de los hospedadores y la fijación en formol puede afectar al estudio de los helmintos desde un punto de vista taxonómico, debido a la formación de cristales de hielo, que pueden dañar los especímenes (Gibson, 1985), y a la contracción producida por el formol. En este último caso, los helmintos fueron fijados junto con el contenido alimenticio, por lo que su limpieza y posterior aplanado para su estudio microscópico fue particularmente difícil.

2.5. TERMINOLOGÍA EMPLEADA Y METODOLOGÍA ESTADÍSTICA

De forma general se utilizará la terminología de Bush *et. al.* (1997) sobre ecología parasitaria y la terminología de Huys y Boxshall (1991) para la morfología de los copépodos. El término ‘epizoíto’ se utiliza de forma neutral, es decir, para referirse a aquellos animales que viven sobre otros organismos, independientemente del tipo de asociación (parásita, comensal, forética) que establecen con éstos.

Dada la gran variedad de procedimientos estadísticos empleados en el presente estudio, cada técnica se describe en detalle en su capítulo correspondiente. No obstante, cabe señalar aquí que el nivel de significación en la estadística “frecuentista” se estableció en $p < 0,05$, aunque en las comparaciones múltiples siempre se tuvo en cuenta la corrección de dichos niveles mediante el procedimiento secuencial de Bonferroni (Rice, 1989). Por otra parte, en este trabajo intentamos incorporar también la filosofía de la comparación de modelos mediante criterios de información (véase el Cap. 6).

SECCIÓN I. EPIZOÍTOS

3. TAXONOMÍA Y FAUNÍSTICA DE LOS EPIZOÍTOS

La comunidad de organismos epizoitos de la tortuga boba en el Mediterráneo occidental (Tabla 3.1) se podría considerar, desde el punto de vista ecológico, compuesta por varios grupos de especies:

Por un lado tendríamos el grupo de los generalistas, compuesto por especies pelágicas y/o bentónicas que también pueden colonizar otros sustratos vivos o inanimados, y que formarían parte de las comunidades de epizoitos de las tortugas marinas con relativa frecuencia. Dentro de este grupo pueden incluirse los cirrípedos lepadomorfos (*Lepas* spp., *Conchoderma virgatum*) y algunos balanomorfos (*Balanus* spp.); los moluscos bivalvos, varias especies de anfípodos, los poliquetos sedentarios, un hidrozoo y briozoos.

Otro gran grupo es el de los especialistas, formado por los cirrípedos balanoformos de las familias Chelonibiidae y Platylepadiidae, el copépodo *Balaenophilus* sp., el anfípodo *Podocerus chelonophilus* y el hirudíneo *Ozobranchus margo*, aunque algunas de estas especies se han citado puntualmente en otros hospedadores.

Finalmente, existiría un tercer grupo, intermedio entre los anteriores donde se incluirían aquellas especies que, aunque muestran un grado de asociación muy alto con las tortugas marinas, también han hallado en otros hábitats. Este podría ser el caso el tanaidáceo *Hexapleomera robusta*, los isópodos *Caprella andreae* y *Hyale grimaldii*, y el decápodo *Planes minutus*. Aunque no se dispone de información precisa al respecto, parece probable que la tortuga boba juega un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones en algunas de estas especies. Por ejemplo, el decápodo pelágico *P. minutus* es una especie común en el centro del Atlántico, ya que vive asociado a las grandes masas de *Sargassum* spp., frecuentes en esta zona. Sin embargo, la población de este cangrejo en el Mediterráneo y en otras grandes áreas oceánicas podría sustentarse casi exclusivamente gracias a su asociación con *C. caretta* y otras tortugas marinas. Algo parecido podríamos decir en el caso de *C. andreae*, *H. grimaldii* y *H. robusta*, especies que parecen estar asociadas a la tortuga a través de la presencia del alga rodoficea *Polysiphonia* sp. De hecho, Gramentz (1988) denominó a este grupo de especies la “comunidad de la *Polysiphonia*”, ya que encontró una cocordancia entre su presencia y la del alga *P. sertularoides*. Sin embargo, al igual que citó Gramentz, hemos encontrado a *C. andreae* y a *H. robusta* en algunos ejemplares que no tenían estas algas. En estos casos, *C. andreae*

parecía asociarse, a colonias de *Obelia* sp., siendo de menor tamaño y de color blanquecino (frente al color rojizo en *Polysiphonia* sp.). En el caso de *H. robusta*, la asociación con *Polysiphonia* parecía ocurrir en tortugas con intensidades altas del tanaidaceo, ya que, normalmente, se encontraba en grietas entre las placas del caparazón o en recovecos producidos por agrupaciones de balánidos. Un tratamiento más cuantitativo sobre todas estas especies se ofrece en el Capítulo 6.

Por último, existe un grupo heterogéneo de especies que podríamos considerar como accidentales, por su escaso peso en la comunidad y por ser típicas de otros hábitats, normalmente bentónicos. Aquí podríamos agrupar al gasterópodo *Bittium* sp., propio de comunidades de algas bentónicas; a los anfípodos *Elasmopus rapax* y *Jassa* sp. y al balánido *Chelonibia patula*, comensal de cangrejos y moluscos.

No obstante, para conocer más profundamente la composición de la comunidad de epizoitos en tortugas marinas y el papel que juegan las distintas especies, sería necesaria realizar más estudios en otras tortugas marinas y en otras zonas geográficas, utilizando una metodología que permitiera el muestreo de especies difíciles de detectar. A esta escala de detalle, se han realizado muy pocos estudios hasta la fecha: Kitsos *et al.* (2005), en el Mediterráneo y Caine (1986) Frick *et al.* (1998) y Schärer (2001) en el Atlántico.

Nuevas aportaciones a la fauna de epizoitos de *C. caretta*

En el presente estudio hemos detectado algunas especies cuya presencia suscita cierto interés, bien por no haberse citado con anterioridad en *C. caretta* o por ser de nueva aparición en el Mediterráneo. También se ha confirmado la presencia de especies que previamente habían aparecido en muy contadas ocasiones. El interés de estas citas podría ser, en algunos casos, el de mera curiosidad científica, sobre todo en los casos en que parecen epibiosis accidentales. En la Tabla 3.2 aparece un resumen de los registros más relevantes desde un punto de vista faunístico y biogeográfico.

Tabla 3.1. Composición de la fauna epibionte asociada a 104 ejemplares de *Caretta caretta* en aguas de la Comunidad Valenciana. Los datos de abundancia e intensidad se presentan solamente en las especies halladas en una submuestra de 30 tortugas (ver Material y Métodos Generales), * datos de prevalencia referidos sólo al nº de tortugas que fueron lavadas (n=57)

Especie	Prevalencia	Abundancia	Intensidad	
	%	total (media \pm D.T.)	media \pm D.T. (rango)	mediana
CNIDARIA				
<u>Hydrozoa</u>				
<i>Obelia</i> sp.*	10,2			
ANNELIDA				
<u>Hirudinea</u>				
<i>Ozobranchus margoi</i>	1,9			
<u>Polychaeta</u>				
Aciculata spp.	2,9	3 (0,1 \pm 0,3)	1,0 \pm 0,0	1
<i>Hydroides</i> sp.	5,8			
<i>Pomatoceros triqueter</i>	5,8			
<i>Serpula vermicularis</i>	1,0			
CRUSTACEA				
<u>Copepoda</u>				
<i>Balaenophilus</i> sp.*	78,0			
Harpacticoida sp.*	3,4			
<u>Cirripedia Thoracica</u>				
<i>Balanus amphitrite</i>	1,0			
<i>Balanus perforatus</i>	1,0			
<i>Balanus trigonus</i>	1,0			
<i>Chelonibia caretta</i>	1,0			
<i>Chelonibia patula</i>	1,0			
<i>Chelonibia testudinaria</i>	6,8			
<i>Conchoderma virgatum</i>	38,8	937 (31,2 \pm 50,4)	46,9 \pm 55,8 (1-170)	12
<i>Lepas anatifera</i>	11,7	463 (15,4 \pm 46,9)	77,2 \pm 84,0 (4-202)	51
<i>Lepas anserifera</i>	6,8	26 (0,9 \pm 3,4)	6,5 \pm 7,9 (1-18)	3,5
<i>Lepas hillii</i>	57,3	3672 (122,0 \pm 203,6)	153,0 \pm 217,7 (1-810)	61,5
<i>Lepas pectinata</i>	7,8	181 (6,0 \pm 29,5)	25,9 \pm 60,1 (1-162)	4
<i>Platylepas hexastylus</i>	77,7	778 (25,9 \pm 82,8)	38,9 \pm 99,6 (1-457)	17
<i>Stephanolepas muricata</i>	1,0			
<i>Stomatolepas elegans</i>	1,9			
<u>Tanaidacea</u>				
<i>Hexapleomera robusta</i>	53,4	292 (9,7 \pm 33,1)	24,3 \pm 50,0 (1-179)	6
<u>Isopoda</u>				
<i>Idotea</i> sp.	1,9	9 (0,3 \pm 1,5)	4,5 \pm 4,9 (1-8)	4,5
<u>Amphipoda</u>				
<i>Caprella andreae</i> *	47,5	363 (12,1 \pm 29,8)	30,3 \pm 41,7 (1-137)	11,5
<i>Elasmopus rapax</i>	1,0	1 (0,03 \pm 0,18)	1	1
<i>Hyale grimaldii</i> *	37,3	699 (23,3 \pm 75,4)	69,9 \pm 121,2 (1-370)	18
<i>Hyale</i> sp.*	16,9	9 (0,3 \pm 1,6)	9	9
<i>Jassa</i> sp. *	3,4			
<i>Podocerus chelonophilus</i>	8,7	86 (2,9 \pm 9,6)	28,7 \pm 15,1 (18-46)	22
<u>Decapoda</u>				
Dendrobranchiata sp.	1,0			
<i>Planes minutus</i>	4,9	0,1 \pm 0,3	1,0 \pm 0,0	1
MOLLUSCA				
<u>Gastropoda</u>				
<i>Bittium</i> sp.	1,0			
<u>Bivalvia</u>				
<i>Anomia ephippium</i>	5,8			
<i>Hiatella arctica</i>	1,9			
<i>Musculus</i> sp.	1,9			
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	2,9			
<i>Ostrea edulis</i>	1,9			
ECTOPROCTA				
Ectoprocta spp.	3,9			

Tabla 3.2. Aportaciones faunísticas del presente estudio a la fauna epibionte de tortugas marinas

Especie	Aportación
<i>Obelia</i> sp.	2ª cita (en Mediterráneo)
<i>Balaenophilus</i> sp.	1ª cita (en Mediterráneo)
<i>Balanus perforatus</i>	2ª cita
<i>Chelonibia caretta</i>	2ª cita (en Mediterráneo)
<i>Chelonibia patula</i>	2ª cita
<i>Lepas anserífera</i>	1ª cita (en Mediterráneo)
<i>Lepas pectinata</i>	1ª cita
<i>Stephanolepas muricata</i>	1ª cita (en Mediterráneo)
<i>Bittium</i> sp.	1ª cita
<i>Idotea</i> sp.	1ª cita
<i>Jassa</i> sp.	1ª cita
<i>Anomia eppiphium</i>	2ª cita
<i>Hiatella arctica</i>	1ª cita (en Mediterráneo)
<i>Musculus</i> sp.	1ª cita (en Mediterráneo)
<i>Ostrea edulis</i>	3ª cita (en Mediterráneo)

3.1. PHYLUM CNIDARIA

3.1.1. *Obelia* sp. (Fig. 3.1).

CLASE: Leptolida

ORDEN: Proboscoida

FAMILIA: Campanulariidae Johnston, 1837

GÉNERO: *Obelia* Péron *et* Lesueur 1810

ESPECIE: *Obelia* sp.

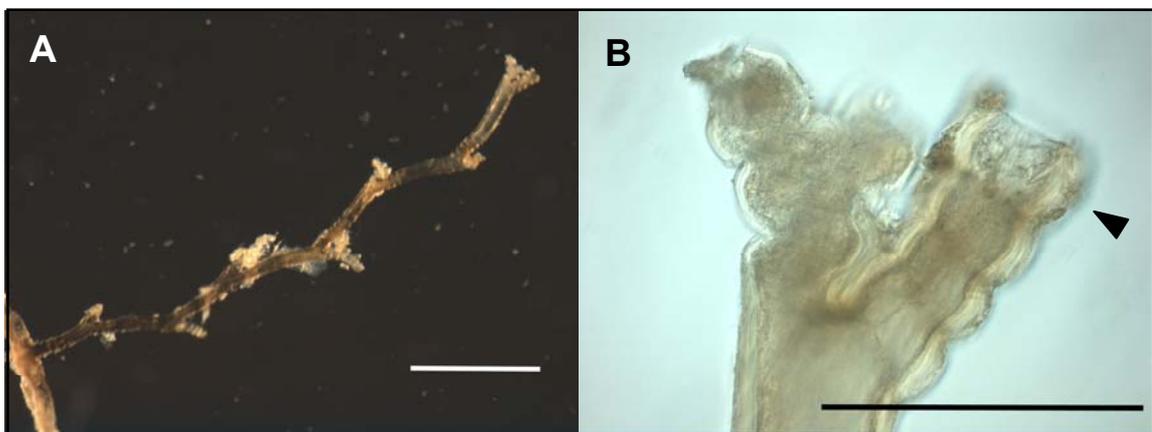


Figura 3.1. *Obelia* sp. A, colonia con estolón; B, detalle de la teca de un zooides (flecha). Escala= 0,2mm.

Material examinado

10 estolones procedentes del caparazón de varias tortugas. Este material, y material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares se ajustan bien a las descripciones de Cornelius (1995) para el género, aunque no se pudo clasificar a nivel específico dado el mal estado de las colonias, las cuales, o bien, carecían de zooides o éstos estaban en muy mal estado.

Comentarios

Hidroides coloniales, de distribución cosmopolita, cuyos estolones se desarrollan sobre algas, en sustratos fijos o flotantes. La taxonomía de este género es controvertida. P.e., se ha sugerido que *O. geniculata* podría estar compuesta por un complejo de especies crípticas (Govindarajan *et al.*, 2005). Las especies más comunes en el Mediterráneo son *O. bidentata* Clark, 1875; *O. dichotoma* (Linnaeus, 1758) y *O. geniculata* (Linnaeus, 1758). Creemos que

nuestros ejemplares podrían pertenecer a *O. geniculata*, ya que es la especie más abundante en el Mediterráneo, aparece de forma frecuente en objetos flotantes y, además, ya ha sido citada anteriormente como epibionte de *C. caretta* (Kitsos *et al.*, 2005). En el Atlántico, sin embargo, se ha citado a *O. dichotoma* sobre *C. caretta* (Caine, 1986).

En el presente estudio se halló a esta especie en los lavados del cuerpo de 6 tortugas, entremezclado con el alga *Polysiphonia* sp., aunque no sabemos si se adhiere a éstas o se fija directamente al caparazón. Posiblemente haya pasado inadvertido en algunas tortugas por la metodología del muestreo y por hallarse en bastante mal estado. Esta cita es la segunda de este género en tortugas marinas del Mediterráneo.

3.2. PHYLUM ANNELIDA

3.2.1. *Ozobranchus margoi* (Fig. 3.2).

CLASE: Clitellata

SUBCLASE: Hirudinea

ORDEN: Rhynchobdellida

FAMILIA: Ozobranchidae Pinto, 1921

GÉNERO: *Ozobranchus* Quatrefages, 1852

ESPECIE: *Ozobranchus margoi* (Apathy, 1890)

SINÓNIMOS: *Pseudobranchelion margoi* Apathy, 1890

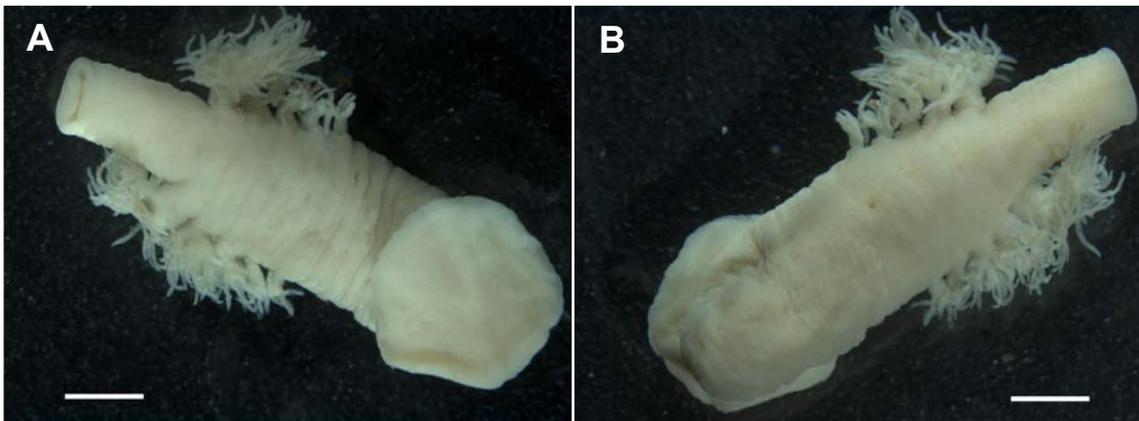


Figura 3.2. *Ozobranchus margoi*. A, vista ventral; B, vista dorsal. Escala= 2mm.

Material examinado

22 ejemplares. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares se ajustaban bien a las descripciones de esta especie dadas por Oka (1927) y Davies (1978). Es fácilmente distinguible de *O. branchiatus* (Menzies, 1791), también parásito de tortugas marinas, por poseer 5 pares de branquias (7 en *O. branchiatus*).

Hábitat: Superficie inferior de las aletas, cuello, región cloacal, comisuras de la boca y en los pliegues de tejido blando entre el caparazón y el plastrón.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *L. olivacea*, *L. kempii*, *E. Imbricata*, *Delphinus longirostris*, *Pontoporia blainvillei*.

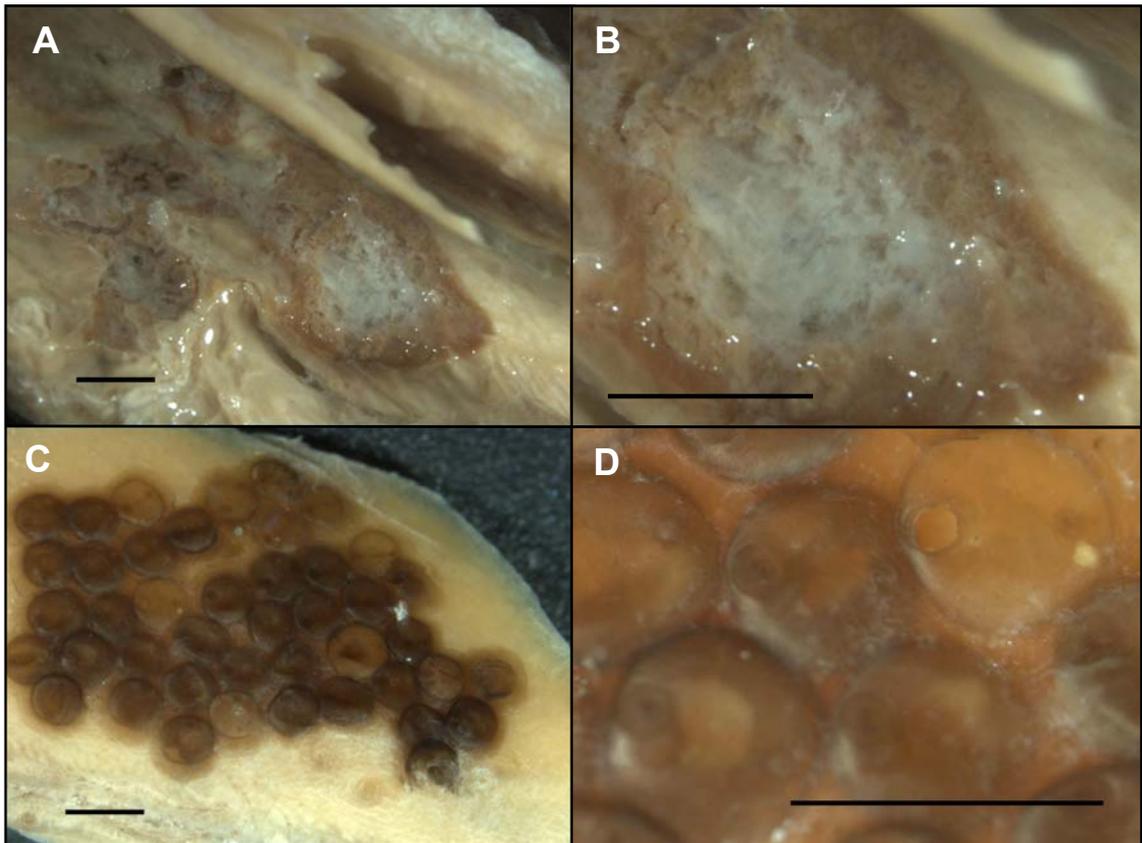


Figura 3.3. *Ozobranchus margoi*. A y B, lesiones en la piel asociadas a *O. margoi*; C y D, huevos depositados sobre la piel de una tortuga boba. Escala= 2mm.

Comentarios:

Aunque la prevalencia de esta especie no es muy alta, al menos en el Mediterráneo, la intensidad sobre el hospedador sí puede serlo al tener un ciclo de vida directo. Se han descrito graves lesiones patológicas, como la excavación y destrucción de la piel y el plastrón en las zonas de fijación, llegando a matar al hospedador en algunos casos (Schwartz, 1974). La especie congénérica *O. branchiatus* es considerada, además, vector mecánico del herpesvirus que causa el fibropapilloma de *C. mydas* en el Pacífico (Greenblat *et al.*, 2004).

Esta especie se ha citado en el Mar Mediterráneo (Apáthy, 1890; Blanchard, 1894; Insacco *et al.*, 2000; Piccolo y Manfredi, 2003; Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2005), Océano Atlántico (Cordero, 1929; Schwartz, 1974; Sawyer *et al.*, 1975; Soto y Vega, 1996; Frick *et al.*, 1998; Celini *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2006), Pacífico (Oka, 1927; Balazs, 1979) e Índico (Hughes *et al.*, 1967; Hughes 1974). En nuestro estudio, esta especie fue hallada en la piel de la región inguinal de ambos lados del cuerpo, donde se podían observar las lesiones causadas (figs. 3.3A y B). En una de las tortugas no se encontraron adultos, probablemente desprendidos del cadáver, aunque sí se encontraron puestas de huevos sobre la piel de la zona inguinal y en las aletas posteriores de la tortuga (figs. 3.3C y D).

3.2.2. *Aciculata* spp. (Fig. 3.4).

CLASE: Polychaeta

SUBCLASE: Palpata

ORDEN: Aciculata

ESPECIE: *Aciculata* spp.

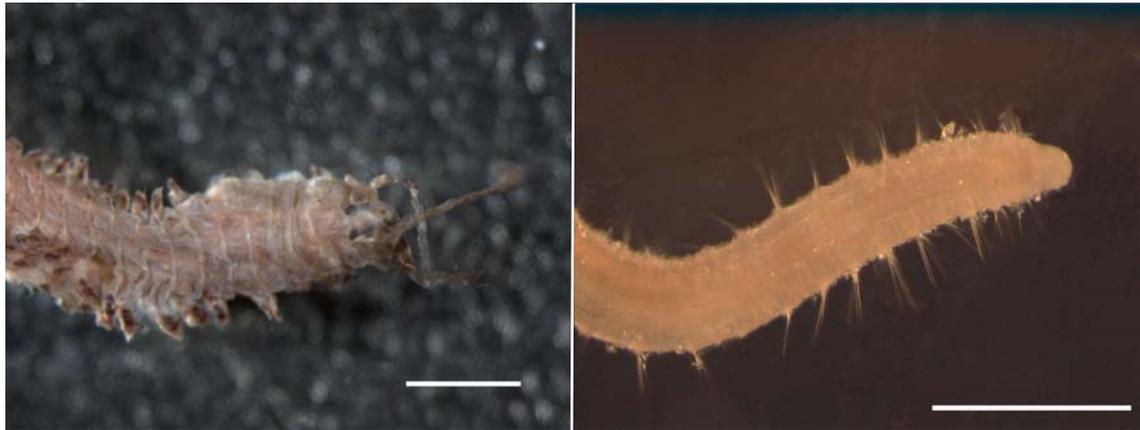


Figura 3.4. Anélidos errantes del orden *Aciculata* encontrados en tortuga boba. Vista dorsal. Escala= 1mm.

Material examinado

3 individuos recolectados en distintas tortugas. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Uno de los ejemplares fue asignado a la familia Nereididae Johnston, 1865, según los criterios de Fauchald (1977), pero los otros 2 ejemplares estaban muy deteriorados y no se intentó su identificación. La posesión de cuerpo uniforme y segmentado podía situarlos en los subórdenes Eunicida o Phyllodocida, macroscópicamente parecidos. Por ese motivo, agrupamos estos 3 ejemplares como *Aciculata* spp.

Comentarios

Poliquetos errantes, de distribución cosmopolita y alimentación principalmente carnívora. Se han citado varias especies pertenecientes a este orden sobre *C. caretta* en el Mediterráneo (Kitsos *et al.*, 2005) y en el Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998), donde también se han citado en *E. imbricata* (Schärer, 2000).

Los individuos de nuestro estudio aparecieron en el filtrado del lavado del cuerpo de las tortugas.

3.2.3. *Hydroides* sp. (Fig. 3.5).

CLASE: Polychaeta

ORDEN: Canalipalpata

FAMILIA: Serpulidae Johnston, 1865

GÉNERO: *Hydroides* Gunnerus, 1768

ESPECIE: *Hydroides* sp.

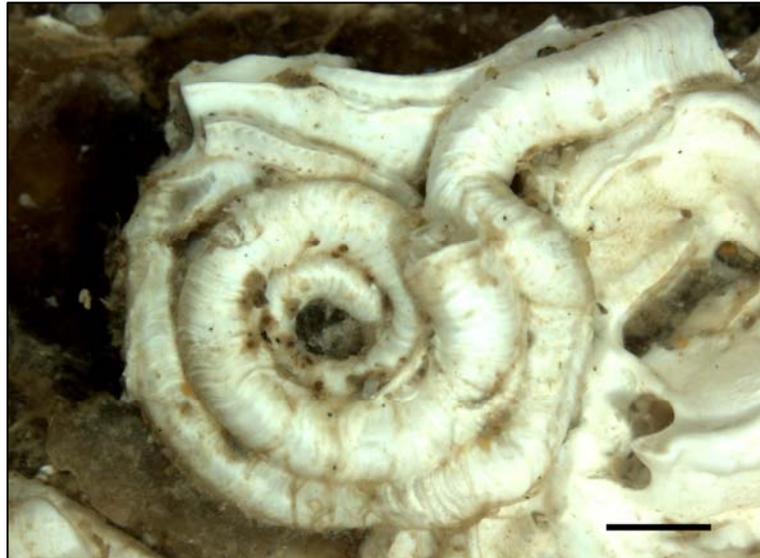


Figura 3.5. *Hydroides* sp. Escala= 2mm.

Material examinado

Varias decenas de individuos recogidos del espaldar de varias tortugas. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Las características de estos individuos se ajustaban bien a los criterios taxonómicos de Fauchald (1977) para el género *Hydroides*.

Comentarios

Género compuesto por unas 15 especies. En el Mediterráneo, las especies más comunes son *H. elegans* (Haswell, 1883) y *H. norvegica* Gunnerus, 1768. Estos poliquetos viven en el interior de tubos calcáreos blanquecinos de 2 a 3 cm de longitud, segregados por ellos mismos, adheridos a cualquier tipo de sustrato duro.

Se han citado 5 especies de este género como epibiontes de *C. caretta* en el Mediterráneo (Gramentz, 1988; Kitsos *et al.*, 2005). También se ha citado este género de poliquetos en *E. imbricata* del Caribe (Frick *et al.*, 2003). Los individuos encontrados en nuestro estudio se hallarán en las placas marginales de la zona distal del espaldar, formando pequeños agregados.

3.2.4. *Pomatoceros triqueter* (Fig. 3.6).

CLASE: Polychaeta

ORDEN: Canalipalpata

FAMILIA: Serpulidae Johnston, 1865

GÉNERO: *Pomatoceros* Philippi, 1844

ESPECIE: *Pomatoceros triqueter* (Linnaeus, 1767)

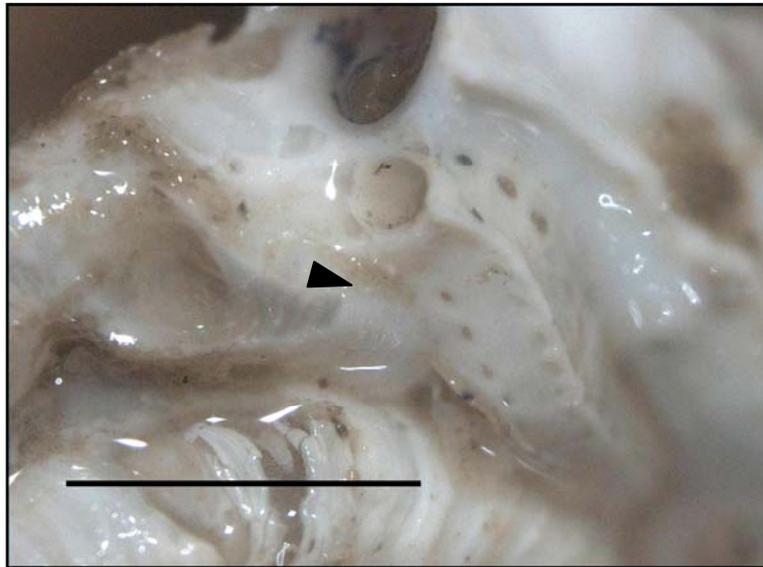


Figura 3.6. *Pomatoceros triqueter* (flecha) sobre otros anélidos sedentarios. Escala= 2mm.

Material examinado

12 especímenes recogidos del espaldar de varias tortugas. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustan bien a la descripción de Fauchald (1977). Esta especie es similar a *P. lamarcki* (Quatrefages, 1866), de la que se diferencia con facilidad porque su tubo calcáreo posee una sola cresta dorsal longitudinal (2 crestas en *P. lamarcki*).

Comentarios

Pomatoceros triqueter posee una distribución atlántica y mediterránea (cosmopolita, si se demuestra que *P. caeruleus*, de distribución Indo-Pacífica, es un sinónimo, como han sugerido algunos autores [ver Ekaratne *et al.*, 1982]). Al igual que el género *Hydroides*, este serpúlido es típico de sustratos duros, encontrándose en rocas, conchas de moluscos, partes

duras de otros animales marinos y estructuras artificiales, desde aguas someras hasta las profundidades abisales (Zibrowius, 1977), siendo considerado como uno de los primeros organismos colonizadores del medio marino (Crisp, 1965).

Como epibionte de tortugas marinas, esta especie se ha citado anteriormente sobre *C. caretta* en el Mediterráneo (Frazier *et al.*, 1985; Gramentz, 1988; Kitsos *et al.*, 2005). En las tortugas de nuestro estudio, hemos encontrado a esta especie en las placas neurales y marginales de la zona posterior del espaldar, formando pequeños agregados junto a *Hydroides* sp.

3.2.5. *Serpula vermicularis* (Fig. 3.7).

CLASE: Polychaeta

ORDEN: Canalipalpata

FAMILIA: Serpulidae Johnston, 1865

GÉNERO: *Serpula* Linnaeus, 1767

ESPECIE: *Serpula vermicularis* Linnaeus, 1767



Figura 3.7. *Serpula vermicularis* (flecha) sobre *Chelonibia caretta*.

Material examinado

1 individuo. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

El individuo examinado se ajusta bien a la descripción de Fauchald (1977) para esta especie.

Comentarios

Esta especie era considerada cosmopolita hasta que recientes estudios taxonómicos han validado a *S. columbiana* Johnson, 1901, considerada hasta ahora una especie sinónima (Kupriyanova, 1999). Aun así, presenta una amplia distribución geográfica, distribuyéndose por el Mediterráneo y por amplias zonas de los océanos Atlántico y Pacífico. Al igual que las 2 especies anteriores, este poliqueto es una especie generalista que fija sus tubos calcáreos a casi cualquier tipo de sustratos duros como rocas, conchas de bivalvos, estructuras portuarias y

cascos de barcos. En el ámbito batimétrico, se la puede encontrar desde la zona intermareal hasta 100 m de profundidad.

Como epibionte de tortugas marinas, esta especie se ha citado anteriormente en el Mediterráneo sobre *C. caretta* (Kitsos *et al.*, 2005) y en el Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998). El ejemplar encontrado en el presente estudio se hallaba fijado a un ejemplar de *Chelonibia caretta* del espaldar de una tortuga.

3.3. PHYLUM ARTHROPODA

3.3.1. *Balaenophilus* sp. (Fig. 3.8).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

SUBCLASE: Copepoda

ORDEN: Harpacticoida

FAMILIA: Balaenophilidae Sars, 1910

GÉNERO: *Balaenophilus* Aurivillus, 1879

ESPECIE: *Balaenophilus* sp.

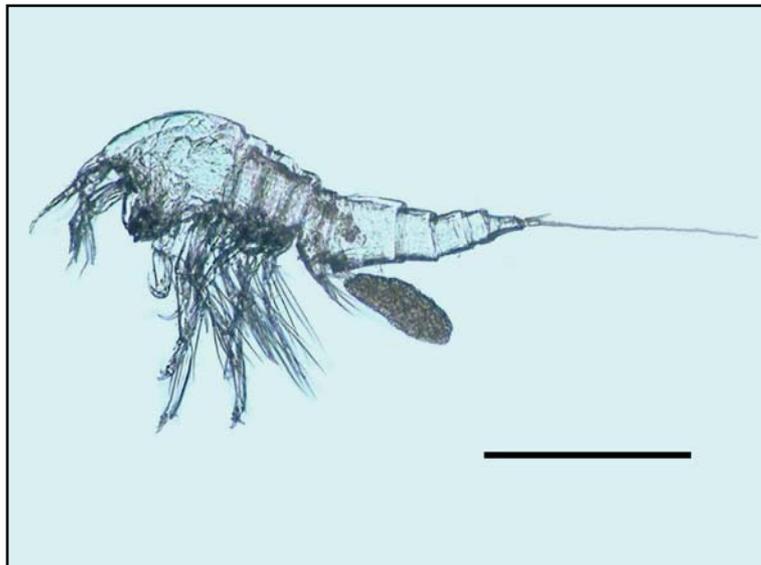


Figura 3.8. *Balaenophilus* sp. Hembra adulta en vista lateral. Escala= 0,5mm.

Material examinado

Alrededor de 300 ejemplares fueron examinados, dibujados o medidos con ayuda de la lupa binocular, microscopio óptico y electrónico. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

En un principio, nuestros ejemplares fueron identificados, tentativamente, como *B. umigamecolus* Ogawa, Matsuzaki y Misaki, 1997 según las claves de Boxshall y Halsey (2004) para la familia y género, y las descripciones de Ogawa *et al.* (1997) para la especie. Los ejemplares encontrados en nuestro estudio han sido objeto de un estudio más profundo en los Capítulos 4 y 5, al sospecharse que podrían pertenecer a una nueva especie.

Comentarios

El género *Balaenophilus* está compuesto, hasta la fecha, por 2 especies: *B. unisetus* Aurivillius, 1879, citado en las barbas de distintas especies de ballenas del género *Balaenoptera* por todo el mundo (Arvy, 1982; Raga y Sanpera, 1986). La segunda especie, *B. umigamecolus*, se describió a partir de ejemplares procedentes de una tortuga boba en cautividad en Japón. La gran distancia existente entre Japón y nuestra área de estudio nos hace sospechar la existencia de una nueva especie en el Mediterráneo. En el Capítulo 4 discutimos esta cuestión comparando morfológica y morfométricamente individuos de ambas procedencias. Asimismo, realizamos una redescrición de *B. umigamecolus* a partir de individuos procedentes de la muestra original de Japón. Finalmente, en el Capítulo 5 estudiamos distintos aspectos ecológicos y biológicos del género *Balaenophilus*, como son la distribución sobre el hospedador y su alimentación.

Los ejemplares recolectados en el presente estudio se hallaron entre las grandes escamas de la zona carpal y tarsal de las extremidades delanteras y traseras, y en la fina piel de la región pericloacal.

3.3.2. Harpacticoida sp. (Fig. 3.9).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

SUBCLASE: Copepoda

ORDEN: Harpacticoida

ESPECIE: Harpacticoida sp.



Figura 3.9. Harpacticoida sp. en vista lateral. Escala= 0,5mm.

Material examinado

10 individuos, encontrados en el material filtrado del lavado de las tortugas. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Estos copépodos se identificaron a nivel de orden con la ayuda de las claves de Boxshall y Hasley (2003).

Comentarios

Aunque no se ha procedido a la identificación de esta especie, existen caracteres morfológicos evidentes permiten descartar su asignación a la familia Balaenophilidae. Dada la versatilidad ecológica de los copépodos harpacticoides (ver, p.e., Huys y Boxshall, 1991), no sería rara la presencia habitual de alguna otra especie de este orden sobre tortugas marinas, a las que podría estar asociada como comensal, alimentándose de las diatomeas o bacterias que

suelen crecer sobre el espaldar (Schwartz, 1992). Además de los harpacticoides pertenecientes al género *Balaenophilus* comentados en el apartado anterior, se ha citado la presencia de copépodos harpacticoides sobre *E. imbricata* en el Caribe (Schärer, 2001). Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se descubrieron en los lavados del cuerpo de las tortugas.

3.3.3. *Balanus amphitrite* (Fig. 3.10).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Balanidae Leach, 1917

GENERO: *Balanus* Da Costa, 1788

ESPECIE: *Balanus amphitrite* Darwin, 1854

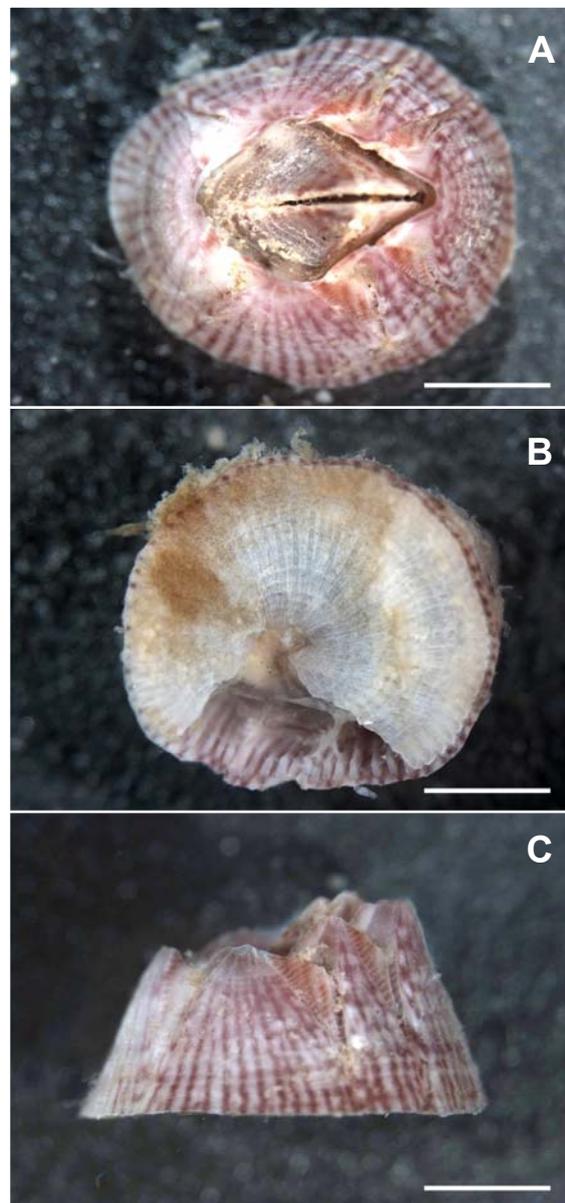


Figura 3.10. *Balanus amphitrite*. A, vista apical; B, vista basal; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

4 ejemplares de pequeño tamaño (5mm. de diámetro basal máximo). Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares estudiados se ajustaban bien a las características descritas para esta especie por Relini (1980), poseyendo un característico orificio opercular de forma romboidal.

Comentarios

Balanus amphitrite es uno de los balánidos de más amplia distribución mundial (Relini, 1980). Esta especie generalista está presente en sustratos duros fijos, como rocas, estructuras artificiales portuarias y tuberías de entrada de plantas desalinizadoras, donde causa ciertos daños (Mangum *et al.*, 1972), pero también en los cascos de los barcos, objetos flotantes, rizomas de *Posidonia oceánica* (Linnaeus), conchas de moluscos, etc.

Este balánido también se ha citado como epibionte de la tortuga boba en el Mediterráneo (Kitsos *et al.*, 2003, 2005) y en el Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998, 2004). Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaban fijados al espaldar.

3.3.4. *Balanus perforatus* (Fig. 3.11).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Balanidae Leach, 1917

GENERO: *Balanus* Da Costa, 1788

ESPECIE: *Balanus perforatus* Bruguière, 1789

SINÓNIMOS: *Lepas angusta* Gmelin, 1789; *Lepas balanus* Poli 1795; *Lepas fistulosus* Poli, 1795; *Balanus cranchii* Leach, 1824.

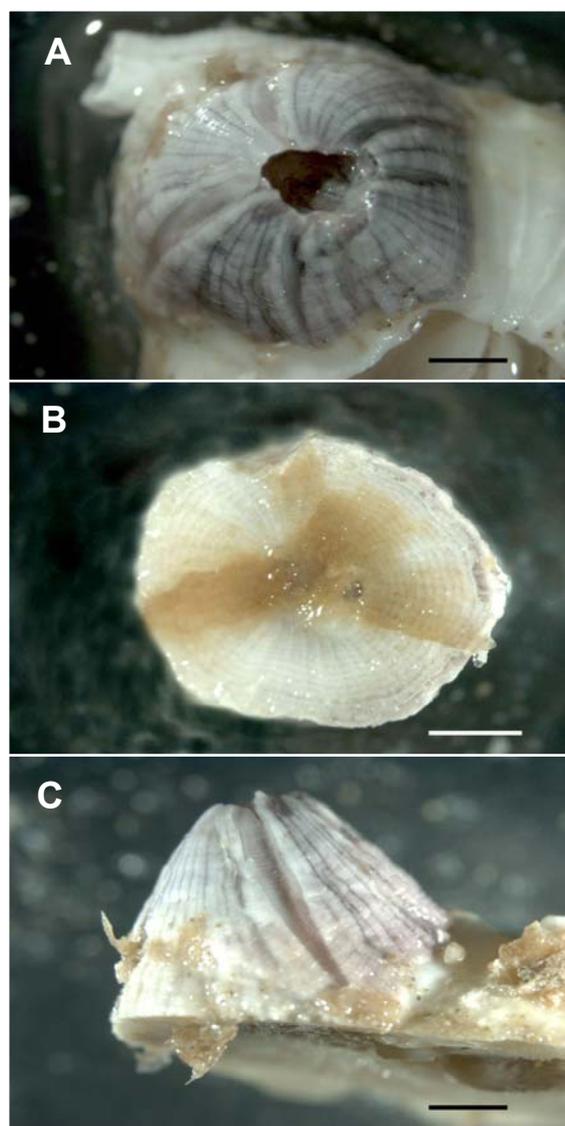


Figura 3.11. *Balanus perforatus*. A, vista apical; B, vista basal; C, vista lateral. Escala= 2mm.
Material examinado

2 ejemplares. Este material está depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares encontrados se ajustaban bien a las descripciones de Relini (1980), siendo característica su forma cónica alta, color rosado y pequeña abertura opercular.

Comentarios

Balanus perforatus se distribuye por las costas atlánticas de Europa y Africa, Mediterráneo y Mar Negro (Relini, 1980; Koukouras y Matsa, 1998). Especie generalista, coloniza rocas, conchas de moluscos y objetos flotantes.

Como epibionte de tortugas marinas, se ha citado una vez en el Mediterráneo (Kitsos *et al.*, 2003, 2005). Esta es, pues, la segunda cita de esta especie en una tortuga marina. Los ejemplares de nuestro estudio se hallaban en el espaldar de una tortuga, uno de ellos adherido directamente a una placa neural posterior y el otro sobre un ejemplar de *Chelonibia testudinaria*.

3.3.5. *Balanus trigonus* (Fig. 3.12).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Balanidae Leach, 1917

GENERO: *Balanus* Da Costa, 1788

ESPECIE: *Balanus trigonus* Darwin, 1854

SINÓNIMOS: *Balanus armatus* Müller, 1867

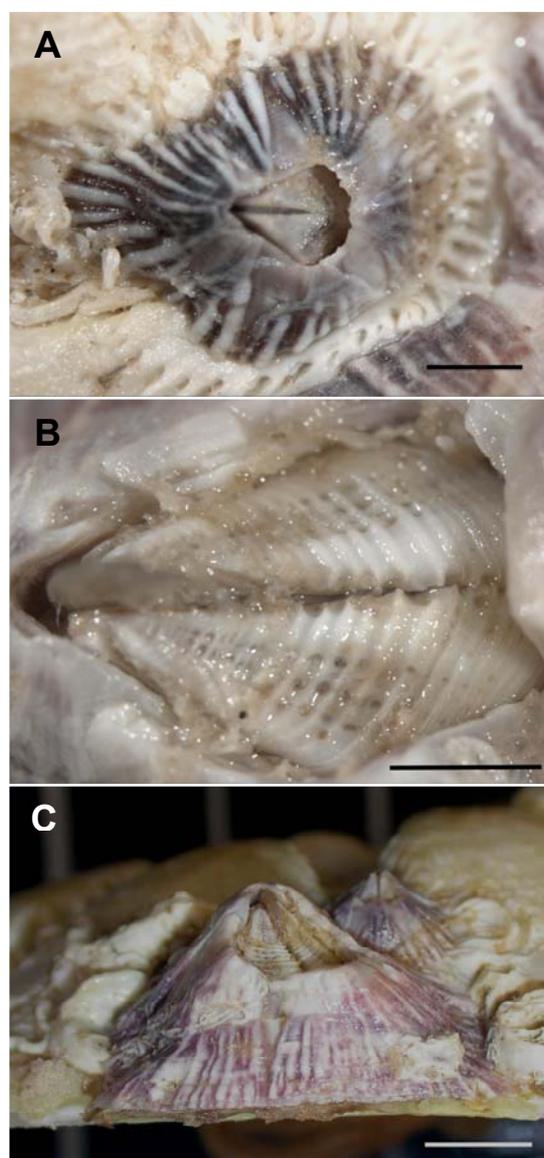


Figura 3.12. *Balanus trigonus*. A, vista apical; B, detalle de los escudos en vista apical; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

4 ejemplares, que se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de València conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos estudiados se ajustaban bien a las descripciones dadas por Relini (1980) para esta especie. Como rasgos característicos figuran la apertura opercular, de forma subtriangular (de donde le viene el nombre) y las perforaciones presentes en los escudos operculares.

Comentarios

Especie cosmopolita, bien representada en el sustrato infralitoral del Mediterráneo (Relini, 1980; Koukouras y Matsa, 1998). Considerada invasora, se cree que ha aumentado su distribución geográfica gracias a su capacidad de colonizar los cascos de los barcos (Zullo, 1992). Al igual que *B. amphitrite*, es considerada perjudicial para ciertas actividades humanas (Mangum *et al.*, 1972). *Balanus trigonus* es una especie generalista que, además de fijarse a sustrato inanimado, se ha citado sobre rizomas de *Posidonia oceanica* y en las conchas de gasterópodos y lamelibranquios (Relini, 1980).

Como epibionte de tortugas marinas, se ha citado anteriormente en *C. caretta* del Mediterráneo (Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2003, 2005), del Atlántico (Lutcavage y Music, 1985; Frick *et al.*, 2000, 2004) y del Pacífico (Monroe y Limpus, 1979), donde también se ha encontrado sobre *C. mydas* (Green, 1998) y *D. coriacea* (Eckert y Eckert, 1988). En este último caso, este balánido estaba incrustado sobre una marca metálica colocada en una aleta anterior de la tortuga. Los ejemplares recolectados en nuestro estudio se hallaban fijados directamente sobre las placas del espaldar o bien sobre individuos de *C. testudinaria*.

3.3.6. *Chelonibia caretta* (Fig. 3.13).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Chelonibiidae Pilsbri, 1916

GENERO: *Chelonibia* Leach, 1817

ESPECIE: *Chelonibia caretta* (Spengler, 1790)

SINÓNIMOS: *Lepas caretta* Spengler, 1790

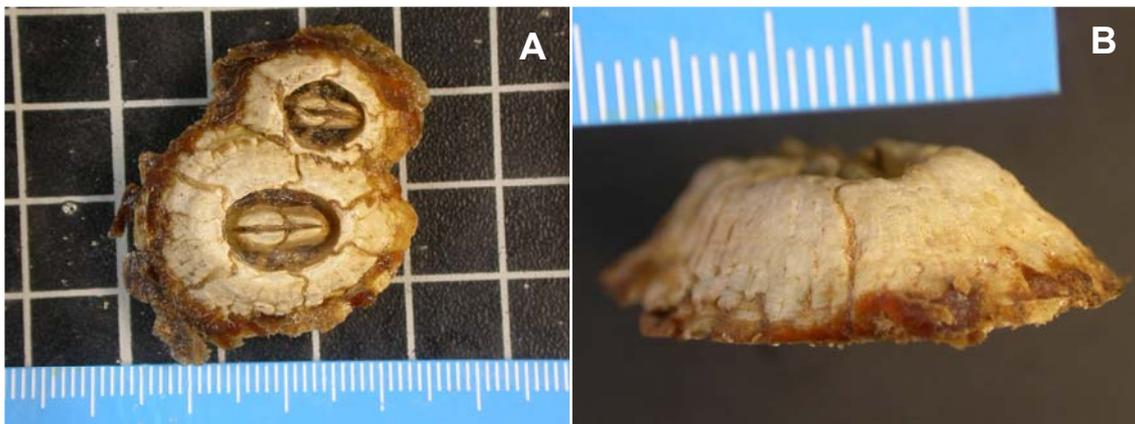


Figura 3.13. *Chelonibia caretta*. A, vista apical; B, vista lateral.

Material examinado

27 ejemplares. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares examinados se ajustaban bien a los criterios de identificación dados por Relini (1980). Esta especie se diferencia de su congénere *C. testudinarum* por poseer las suturas de la concha estrechos, profundos y sin aspecto estrellado, como es característico en la otra especie, además de presentar un aspecto general mas tosco. Otra característica distintiva es que los individuos de esta especie se encuentran ligeramente embebidos en el caparazón de la tortuga.

Hábitat: Espaldar.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*.

Comentarios:

Balánido especialista de tortugas marinas, esta especie se ha citado anteriormente en el Mediterráneo (Gramentz, 1988), Atlántico (Caine, 1986; Dodd, 1988 y referencias incluidas; Keinath *et al.*, 1991; Young, 1991; Frick *et al.*, 1998, 2003a, b, c; Schärer, 2001; Williams *et al.*, 2006), y en el Pacífico (Stubbings, 1965; Monroe y Limpus, 1979).

Esta es la segunda cita para el Mediterráneo donde, contando la de nuestro estudio, tan sólo se ha observado en 2 individuos de *C. caretta*. Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaban adheridos al espaldar de una sola tortuga.

3.3.7. *Chelonibia patula* (Fig. 3.14).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Chelonibiidae Pilsbri, 1916

GENERO: *Chelonibia* Leach, 1817

ESPECIE: *Chelonibia patula* (Ranzani, 1818)

SINÓNIMOS: *Coronula patula* Ranzani, 1818

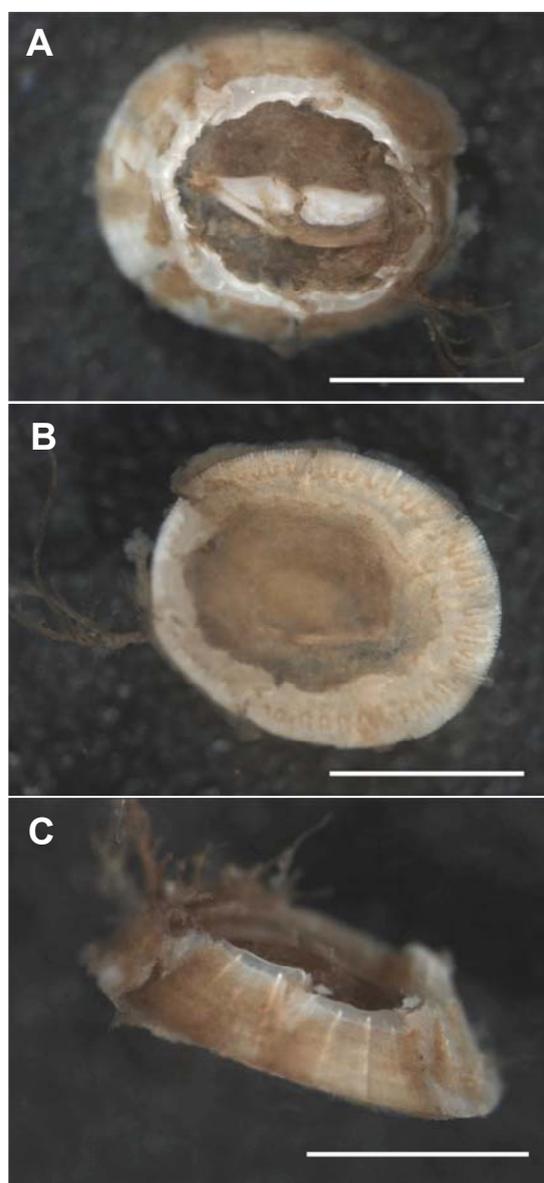


Figura 3.14. *Chelonibia patula*. A, vista apical; B, vista basal; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

1 ejemplar, que se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

El ejemplar encontrado se ajustaba bien a las características de la especie citadas por Relini (1980). En particular, se diferenciaba de las 2 especies de su género por tener una concha de forma más alta y cónica, y por tener el orificio opercular más grande con relación a la base.

Comentarios

Esta especie tiene una distribución cosmopolita, siendo común en el Mediterráneo (Relini, 1980). Se la citado adherida a moluscos gasterópodos, crustáceos decápodos, estomatópodos, xifosuros y serpientes marinas (Ross y Newman, 1967). Ross y Jackson (1972) la encontraron sobre la tortuga de agua salobre *Malaclemys terrapin* Hay, 1904. También se ha citado sobre sustrato flotante inanimado, aunque esto parece un hecho excepcional (Frazier y Margaritoulis, 1990).

Como epibionte de tortugas marinas se ha encontrado anteriormente en el Mediterráneo en *C. caretta* (Kitsos *et al.*, 2003, 2005). Esta constituye, pues, la segunda cita sobre una tortuga marina. El ejemplar encontrado en nuestro estudio se hallaba adherido a una placa neural posterior del espaldar, asociado a una densa colonia de *Polysiphonia* sp.

3.3.8. *Chelonibia testudinaria* (Fig. 3.15).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Chelonibiidae Pilsbri, 1916

GENERO: *Chelonibia* Leach, 1817

ESPECIE: *Chelonibia testudinaria* (Linnaeus, 1758)

SINÓNIMOS: *Lepas testudinaria* Linnaeus, 1758; *Coronula testudinaria* Ranzani, 1818

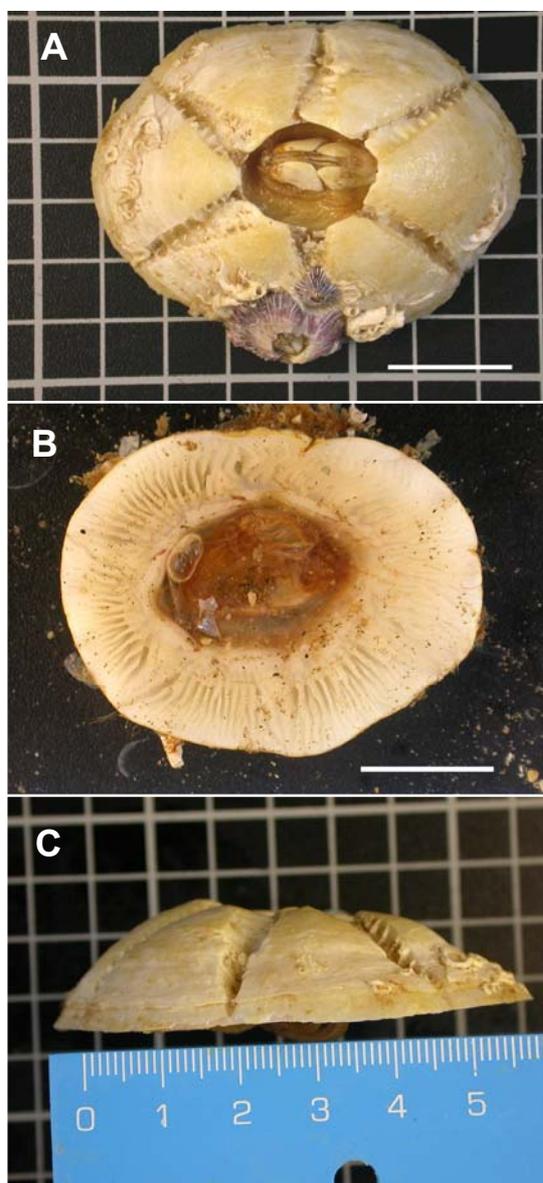


Figura 3.15. *Chelonibia testudinaria*. A, vista apical; B, vista basal; C, vista lateral. Escala= 1cm.

Material examinado

10 ejemplares. Este material, así como material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustan bien a las descripciones de la especie dadas por Relini (1980). Presenta gran parecido con *Ch. caretta*, de la que se diferencia por la forma de las suturas de las placas, de aspecto estrellado, y por una textura mas fina de su superficie. Además, *C. testudinaria* no presenta su base embebida en las placas de la tortuga, como *Ch. caretta*.

Hábitat: Espaldar, plastrón, cabeza, aletas, piel.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*, *L. olivacea*, *L. kempii*, *N. depressa*.

Comentarios

Recientes análisis genéticos sugieren que *C. testudinaria* podría estar formada por un complejo de especies crípticas (Rawson *et al.*, 2003). Según esto, podría haber dos especies distintas en el Pacífico (una en Japón y otra en las costas norteamericanas) y una tercera en el Atlántico y Mediterráneo. Según Rawson *et al.* (2003), esta especiación haberse producido por un aislamiento de las poblaciones de *Ch. testudinaria* que, o bien no soportarían un viaje transoceánico de más de 9000 km (las tortugas nacidas en Japón utilizan las Costas de Baja California como zona de alimentación y crecimiento) o no utilizan como hospedador la fase pelágica de tortugas juveniles. La falta de datos de longevidad de *Ch. testudinaria* y de la disponibilidad de otros hospedadores alternativos en el Pacífico deja sin aclarar esta cuestión. Según estos autores, lo que sí parece estar claro es que la expansión de este balánido depende de su asociación íntima con la tortuga boba y que una colonización a través de su fase larvaria planctónica es poco verosímil a tan larga distancia. Sin embargo, la distancia entre las costas de cría del Atlántico occidental y el Mediterráneo no habría sido suficiente para producir un aislamiento genético de *Chelonibia* sobre estas dos poblaciones de tortugas bobas. Según parece, esto podría ser así porque el Mediterráneo ha sido colonizado por este balánido en fechas recientes desde el punto de vista evolutivo y, probablemente, gracias al patrón migratorio de las tortugas juveniles americanas, que penetran en el Mediterráneo junto con sus epibiontes y regresan a las costas atlánticas occidentales con ejemplares mediterráneos de *Chelonibia*. Esto proporcionaría un continuo flujo genético que evitaría el aislamiento de ambas poblaciones.

Al igual que *Ch. caretta*, esta especie es exclusiva de tortugas marinas, habiéndose encontrado sobre 6 de las 8 especies existentes en la actualidad. Dejando aparte los estudios genéticos mencionados y hasta que se definan claramente los taxónomos, la distribución de *C. testudinaria*, según las citas existentes en la literatura, abarcaría el Mediterráneo (Ranzani,

1818; Margaritoulis 1985; Gramentz, 1988; Bentivegna *et al.* 1993; Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2003, 2005; Prazzi *et al.* 2005), Atlántico (Caine, 1986; Dodd, 1988 y referencias incluidas; Young, 1991; Keinath *et al.*, 1991; Frick *et al.*, 1998, 2003a,b,c, 2004; Bugoni *et al.*, 2001; Pereira *et al.*, 2006; Williams *et al.*, 2006) y Pacífico (Hendrickson, 1958; Monroe y Limpus, 1979; Limpus *et al.*, 1983; Yamato, 1992; Matsuura y Nakamura, 1993; Green, 1998; Hernández y Valadez, 1998; Zardus y Hadfield, 2004). Con toda probabilidad, su área de distribución engloba también al Océano Índico, ya que se ha citado *Chelonibia* sp. sobre tortugas bobas y verdes en las aguas de Mozambique (Hughes, 1974). Hay que señalar que muchos autores, no familiarizados con epizoitos de tortugas marinas, no diferencian en sus trabajos *Ch. testudinaria* y *Ch. caretta*, a pesar de su sencilla diagnosis, privándonos de datos más precisos.

Respecto a los trabajos realizados en el Mediterráneo, destaca la gran diferencia en la prevalencia encontrada por otros autores con respecto a nuestro estudio. Así, Kitsos *et al.* (2005) encuentra a *C. testudinaria* en el 97% de las tortugas bobas estudiadas, en el Mar Egeo, frente al escaso 7% hallado por nosotros (Tabla 3.2). Los ejemplares encontrados en el presente estudio se hallaban adheridos al espaldar y al plastrón de las tortugas.

3.3.9. *Platylepas hexastylus* (Fig. 3.16).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Platylepadidae Newman y Ross, 1976

GENERO: *Platylepas* Gray, 1825

ESPECIE: *Platylepas hexastylus* (Fabricius, 1798)

SINÓNIMOS: *Lepas hexastylus* Fabricius, 1798

Material examinado

120 ejemplares, procedentes de varias tortugas marinas. Este material, así como material adicional, se hallan depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban, en general, a la descripción de Relini (1980).

Hábitat: Espaldar, plastrón, cabeza, cuello.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*, *L. olivacea*, *N. depressa*, *L. kempii*, *Trichechus manatus*, *Dugong dugon*.

Comentarios

Especie de menor tamaño que las anteriores, presenta una gran variabilidad morfológica en cuanto a la estriación horizontal de las placas del escudo. Así, se pueden encontrar desde individuos sin ninguna estriación a otros que lo están profusamente, desde la base hasta el borde del orificio opercular, existiendo todos los grados intermedios. Esto ha llevado a pensar que, en realidad, los ejemplares de *P. hexastylus* del Mediterráneo podrían pertenecer a más de una especie (Ross, com. pers., tras examinar algunos de nuestros ejemplares). A la espera de que futuros estudios aclaren esta cuestión, nosotros hemos decidido agrupar nuestros especímenes como *P. hexastylus*.

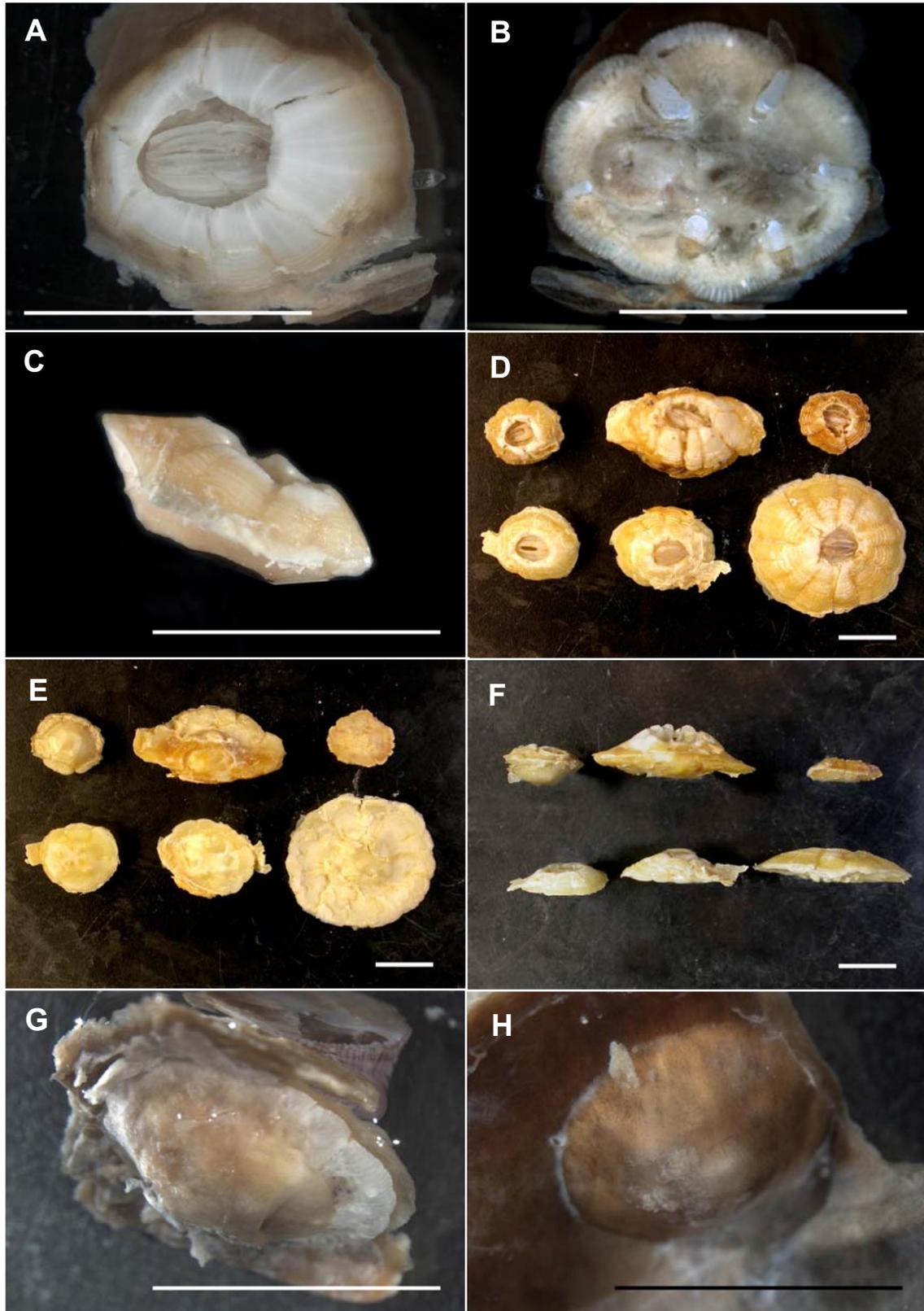


Figura 3.16. *Platylepas hexastylos*. A, vista apical; B, vista basal (obsérvense los 6 estiletes basales); C, vista lateral; D, E y F, variabilidad morfológica en vistas apical, basal y lateral; G y H, vistas basales de *P. hexastylos* desplazando la epidermis de *Caretta caretta*. Escala= 1cm.

Platylepas hexastylus es una especie cosmopolita, habiéndose citado en el Mediterráneo (Gramentz, 1988; Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2005; Prazzi *et al.*, 2005), Atlántico (Schwartz, 1960; Eckert y Eckert, 1988; Bugoni *et al.*, 2001; Williams *et al.*, 2006) y Pacífico (Frazier, 1971, Frazier *et al.*, 1985, 1989; Monroe y Limpus, 1979; Balazs, 1980; Hernández y Valadez, 1998).

Según hemos observado en nuestro estudio, *P. hexastylus* es capaz de fijarse a casi cualquier parte de la tortuga, dura o blanda. Así, los hemos encontrado en el espaldar, plastrón, ambas caras de extremidades anteriores y posteriores, cabeza, cuello, regiones inguinales, axilares y región cloacal.

3.3.10. *Stephanolepas muricata* (Fig. 3.17).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Platylepadidae Newman y Ross, 1976

GENERO: *Stephanolepas* Fischer, 1886

ESPECIE: *Stephanolepas muricata* Fischer, 1886

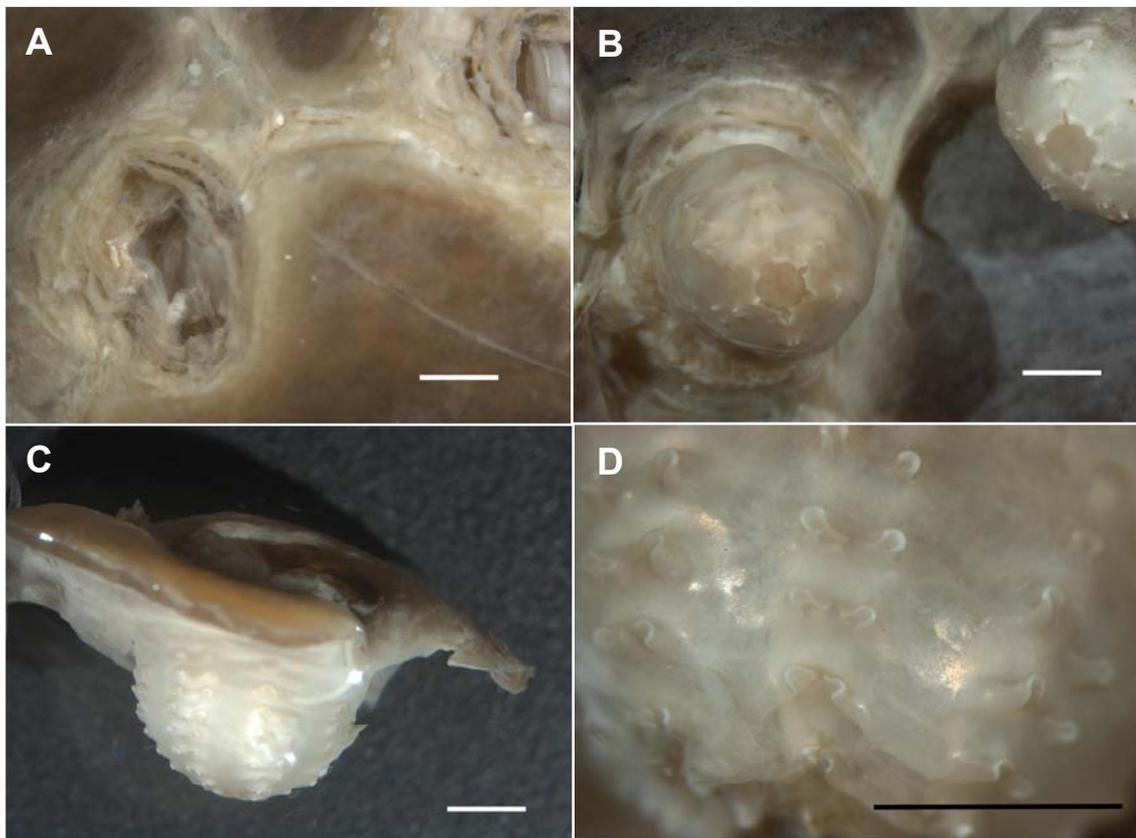


Figura 3.17. Especímenes de *Stephanolepas muricata* embebidos en la piel de *Caretta caretta*. A, vista apical; B, vista basal; C, vista lateral; D, detalle de los procesos calcáreos basales en vista lateral. Escala=2mm.

Material examinado

11 ejemplares. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones y claves de Monroe y Limpus (1979).

Hábitat: Extremidades anteriores.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*.

Comentarios

Este balánido se encuentra totalmente embebido en la piel y tejido subyacente, a los cuales está aferrado gracias a unos procesos calcáreos que recubren la muralla del animal. Monroe y Limpus (1979) recolectaron sus especímenes de *S. muricata* en el borde externo de la región carpal de las extremidades anteriores de *C. caretta* y *E. imbricata* en Australia. En el presente estudio hemos encontrado a nuestros ejemplares exactamente en el mismo lugar. En ambos casos, los balánidos se habían desarrollado en los espacios existentes entre las grandes escamas epidérmicas de la zona carpal, desplazándolas al crecer. Esta distribución tan restringida y especializada sobre el hospedador podría deberse a motivos alimenticios, ya que esta zona es el “borde de ataque” de la aleta durante la natación y, por tanto, una de las zonas de la tortuga más expuestas a la corriente de agua, lo cual podría representar una ventaja para un organismo filtrador. Al mismo tiempo, el grosor de esta zona permite a los balánidos penetrar completamente en el tejido para no desprenderse.

Anteriormente a este estudio, *S. muricata* se había citado tan sólo en el Pacífico (Newman y Ross, 1976; Monroe y Limpus, 1983 y referencias incluidas) y en el Índico (Hughes, 1974), siendo ésta su primera cita en el Mediterráneo. Este hecho excepcional, dada la distancia entre dichos mares, podría deberse a que la distribución de esta especie fuera mayor de lo reflejado por la literatura existente. En particular, existe una casi total falta de información sobre los epibiontes de tortugas marinas en las costas atlánticas africanas, una región donde podría encontrarse esta especie, ya que se ha citado en las costas índicas de Sudáfrica, relativamente cercanas al Cabo de Buena Esperanza (Hughes, 1974).

3.3.11. *Stomatolepas elegans* (Fig. 3.18).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Sessilia

SUBORDEN: Balanomorpha

FAMILIA: Platylepadidae Newman y Ross, 1976

GENERO: *Stomatolepas* Pilsbry, 1910

ESPECIE: *Stomatolepas elegans* (Costa, 1838)

SINÓNIMOS: *Coronula elegans* Costa, 1839;

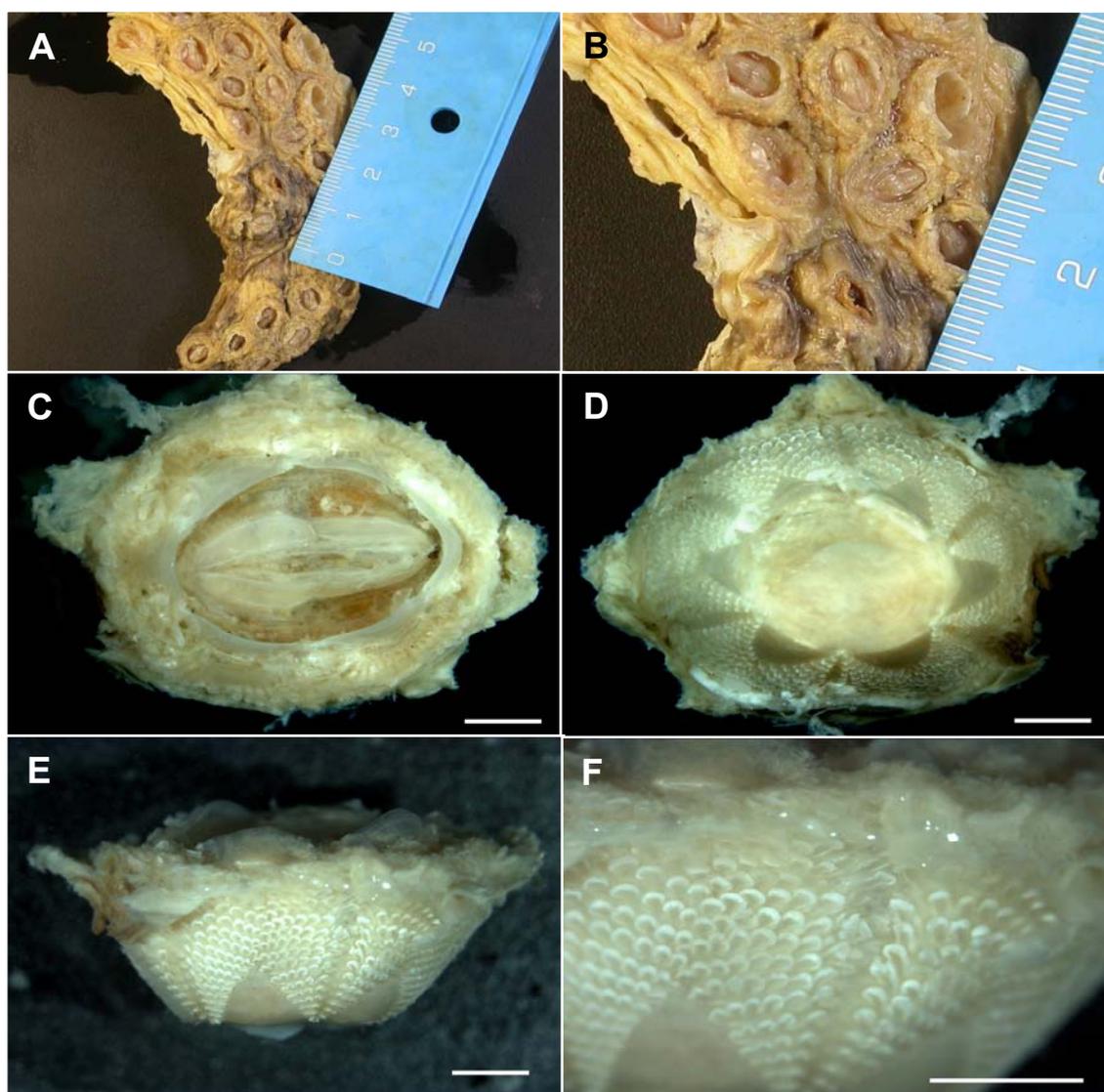


Figura 3.18. *Stomatolepas elegans*. A y B, Ejemplares incrustados sobre la piel de *Caretta caretta*; C, vista apical; D, vista basal; E, vista lateral; F, detalle de los procesos calcáreos basales en vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

20 ejemplares. Este material, y material adicional, se hallan depositado en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Relini (1980).

Hábitat: garganta, partes laterales del cuello, base de las aletas anteriores, base de la cola, paladar.

Hospedadores: *C. caretta*, *L. olivacea*, *L. olivacea*.

Comentarios

Stomatolepas elegans pertenece a un género de balánidos especialista de tortugas marinas y de taxonomía controvertida. Costa (1838) erigió *S. elegans* para asignar taxonómicamente a ejemplares recolectados en una tortuga marina en Italia. Posteriormente, Pilsbri (1910) y Nilson-Cantell (1930a,b), describieron *S. praegustator* y *S. transversa*, respectivamente, basándose en especímenes recolectados en las costas atlánticas norteamericanas y Vietnam. Estas 2 últimas especies fueron consideradas sinónimas de la primera por posteriores autores (Hiro, 1936; Relini, 1968; Newman y Ross, 1976). Tras estudiar los tipos de *S. praegustator* y *S. transversa*, Monroe y Limpus (1979) consideraron que pertenecían a especies diferentes. La imposibilidad de localizar y estudiar los tipos de *S. elegans* y la incompleta descripción de Costa llevó a Monroe y Limpus (1979) a invalidar *S. elegans*, considerándola como un *nomen dubium*. Además, estos autores describieron la especie *S. dermochelys* a partir de ejemplares recogidos en *D. coriacea* en Australia. Por tanto, según Monroe y Limpus (1979), *S. praegustator* agruparía los individuos de *S. elegans* recolectados en el Atlántico y Mediterráneo mientras que *S. dermochelys* agruparía a todas las citas de *S. elegans* sobre *D. coriacea*. A la espera de futuros estudios taxonómicos sobre la identidad de los *Stomatolepas* del Mediterráneo, preferimos conservar la denominación de *S. elegans* para los ejemplares encontrados en el Mediterráneo español sobre *C. caretta*. Además, a falta de más datos, consideramos arriesgado pensar que todos los individuos de *Stomatolepas* encontrados en *D. coriacea* pertenezcan a la especie *S. dermochelys* (si es que esta especie es de hecho válida).

Dejando de lado disquisiciones taxonómicas, esta especie (o especies), considerada como *S. elegans*, se ha citado en el Mediterráneo (Costa, 1838; Smaldon y Lister, 1976; Lanfranco, 1979; Duron-Dufrenne, 1986; Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2003, 2005; Prazzi *et al.*, 2005), Atlántico (Pilsbri, 1910; Zullo y Bleakney, 1966; Holthuis, 1969; Brongersma, 1972; Young, 1991), y Pacífico (Hiro, 1936; McCann, 1969). Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaron a ambos lados del cuello, donde formaban densos

agregados, en la base de las aletas delanteras y traseras, y en la region inguinal de ambos lados del cuerpo.

3.3.12. *Conchoderma virgatum* (Fig. 3.19).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Pedunculata

SUBORDEN: Lepadomorpha

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1852

GENERO: *Conchoderma* Olfers, 1818

ESPECIE: *Conchoderma virgatum* (Spengler, 1790)

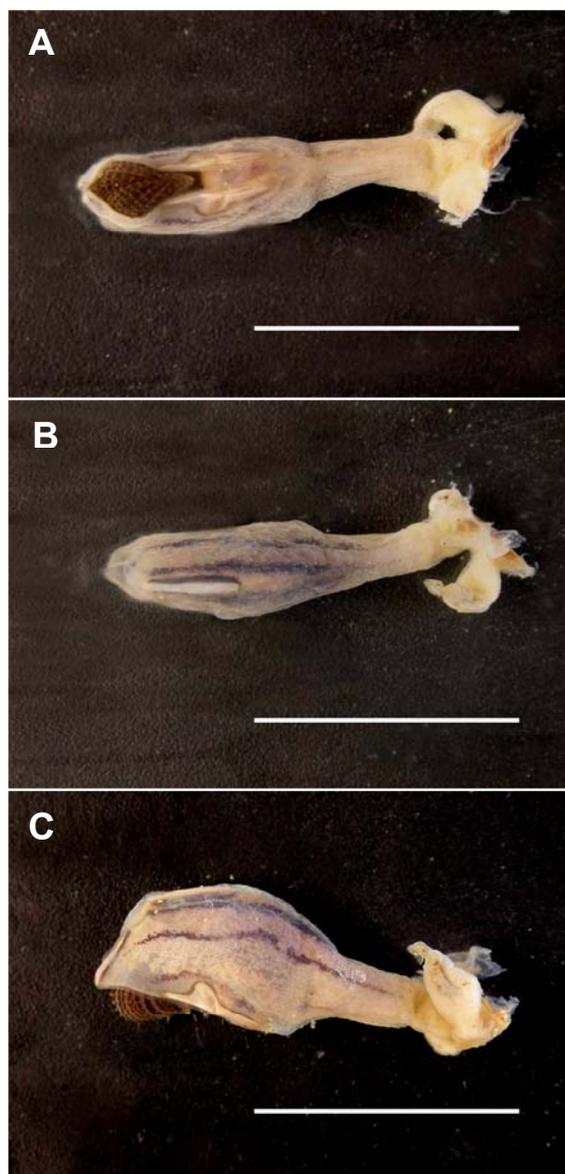


Figura 3.19. *Conchoderma virgatum*. A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral. Escala= 1cm.

Material examinado

20 ejemplares, de distintos tamaños. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Relini (1980).

Comentarios

De distribución cosmopolita, *C. virgatum* es una especie generalista capaz de asentarse sobre casi todo tipo de objetos y organismos pelágicos. Así, se ha encontrado en el casco de barcos, en plataformas petrolíferas, boyas, cables, objetos flotantes diversos, peces, delfines, ballenas, cangrejos pelágicos, invertebrados parásitos, serpientes marinas y, por supuesto, tortugas marinas (ver Eckert y Eckert, 1987 y referencias incluidas).

Como epibionte de tortugas marinas se ha citado sobre todas las especies existentes. Por brevedad, nos centraremos en la epibiosis de esta especie sobre *C. caretta* en el Mediterráneo, donde ya fue citada por Chevreux y de Guerne en 1893. Más recientemente, la han citado Laurent (1988), Grammentz (1988), Kitsos *et al.* (2003, 2005) y Prazzi *et al.* (2005).

En los estudios donde se han dado datos de prevalencia de esta especie se pueden encontrar grandes diferencias. Así, en el Mar Egeo, Kitsos *et al.* (2005) la encontró en una sola tortuga de 37, mientras que en el presente estudio la hemos hallado en 40 tortugas de 103 (38%). Se podrían aducir diferencias de tipo geográfico, ya que ambos estudios se han realizado sobre tortugas varadas. Sin embargo, Grammentz (1988) y Prazzi *et al.* (2005), que realizaron sus estudios sobre tortugas recién capturadas con palangre, encontraron a esta especie con prevalencias del 12% y del 60%, respectivamente. En este caso, las zonas de muestreo son Malta e Islas Pelágias (Italia), relativamente próximas. En estos dos estudios, las razones de dichas diferencias podrían deberse a fluctuaciones anuales en la abundancia de la especie. En nuestro estudio hallamos este balánido por todo el cuerpo, como individuos solitarios o formando agregados, aunque parecían hallarse con mayor frecuencia en las extremidades, tanto anteriores como posteriores.

3.3.13. *Lepas anatifera* (Fig. 3.20).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Pedunculata

SUBORDEN: Lepadomorpha

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1852

GENERO: *Lepas* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Lepas anatifera* Linnaeus, 1758

SINÓNIMOS: *Anatifa dentata* Brugiere, 1789

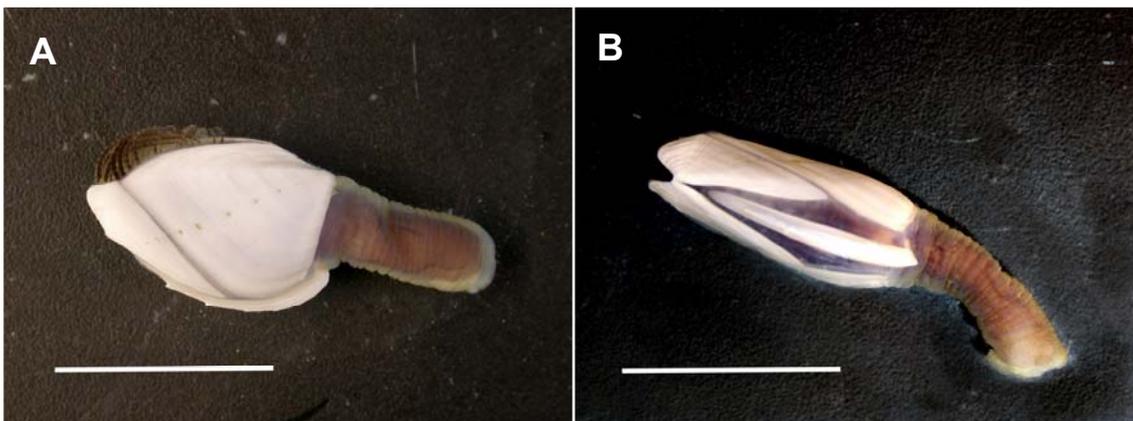


Figura 3.20. *Lepas anatifera*. A, vista lateral; B, vista dorsal. Escala= 1cm.

Material examinado

25 ejemplares. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Monroe y Limpus (1979) y de Relini (1980).

Comentarios

Especie de distribución cosmopolita, *L. anatifera* se comporta como un organismo generalista, colonizando todo tipo de objetos flotantes o fijos.

Como epibionte de tortugas marinas se ha citado en *C. caretta* en el Mediterráneo, Atlántico y Pacífico (Brongersma, 1972; Monroe y Limpus, 1979; Caine, 1986; Gramentz,

1988; Frick *et al.*, 1998, 2003b; Kitsos *et al.*, 2003, 2005; Prazzi *et al.*, 2005); en *C. mydas* en el Atlántico (Bugoni *et al.*, 2001); en *E. imbricata* en el Atlántico (Schärer, 2001); en *L. olivacea* en el Pacífico (Hernández y Valadez, 1998; Miranda y Moreno, 2002) y en *D. coriacea* en el Atlántico (Eckert y Eckert, 1987, 1988).

Especie fácil de confundir con sus congénicas, especialmente cuando se trata de individuos de pequeño tamaño, lo que hace que muchos autores simplemente citen a estas especies como *Lepas* sp. En nuestro estudio, encontramos a esta especie en diversas partes del cuerpo de las tortugas, especialmente en las placas marginales o aferradas al alga *Polysiphonia* sp. (sólo los ejemplares de muy pequeño tamaño).

3.3.14. *Lepas anserifera* (Fig. 3.21).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Pedunculata

SUBORDEN: Lepadomorpha

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1852

GENERO: *Lepas* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Lepas anserifera* Linnaeus, 1758

SINÓNIMOS: *Anatifa striata* Bruguiere, 1789; *Pentalasmis dilatata* Leach, 1818.

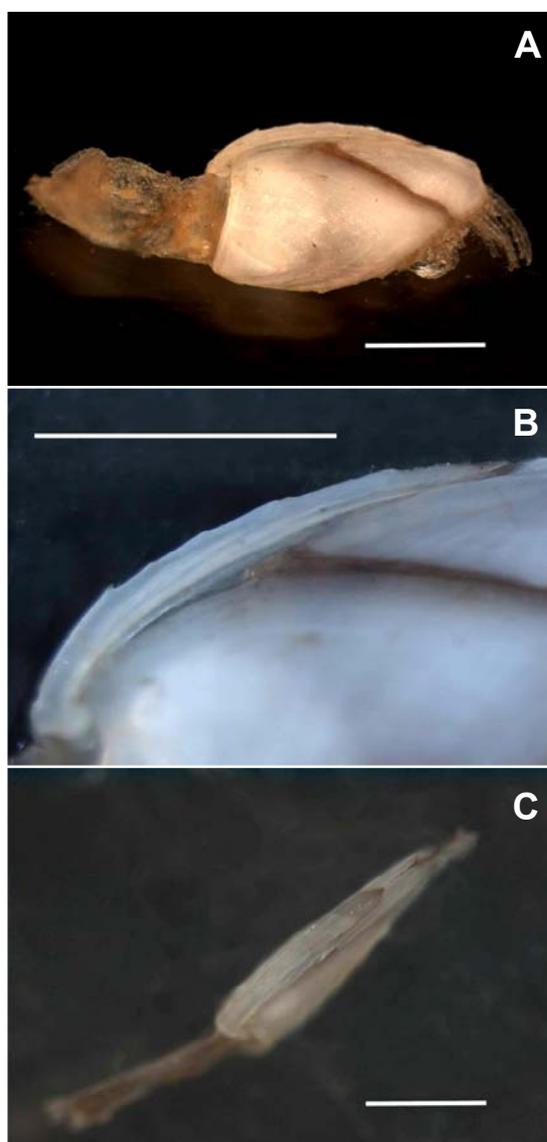


Figura 3.21. *Lepas anserifera*. A, vista lateral; B, detalle de la carena en vista lateral; C, vista dorsal. escala= 1cm.

Material examinado

5 ejemplares. Este material, así como material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Monroe y Limpus (1979) y de Relini (1980).

Comentarios

Especie cosmopolita, en el Mediterráneo es considerada una de las menos comunes del género *Lepas* (Relini, 1980). Al igual que el resto de especies del dicho género, se trata de un organismo generalista, típico de objetos flotantes a la deriva.

Esta especie recoge menos citas sobre tortugas marinas, bien por ser más escasa o por haber sido confundida con otras especies. Según nuestra bibliografía, sólo se ha citado en las costas atlánticas norteamericanas (Frick *et al.*, 2003b), Australia (Monroe y Limpus, 1979) y en la costa sudafricana del Índico (Hughes, 1970), en todos los casos sobre *C. caretta*.

Esta constituye, pues, la primera cita de *L. anserifera* sobre una tortuga marina en el Mediterráneo. En las tortugas de nuestro estudio, la mayoría de los individuos eran de pequeño tamaño y estaban asociados a grupos de *Lepas hillii* o bien al alga *Polysiphonia* sp.

3.3.15. *Lepas hillii* (Fig. 3.22).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Pedunculata

SUBORDEN: Lepadomorpha

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1852

GENERO: *Lepas* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Lepas hillii* (Leach, 1818)

SINÓNIMOS: *Pentalasmis hillii* Leach, 1818

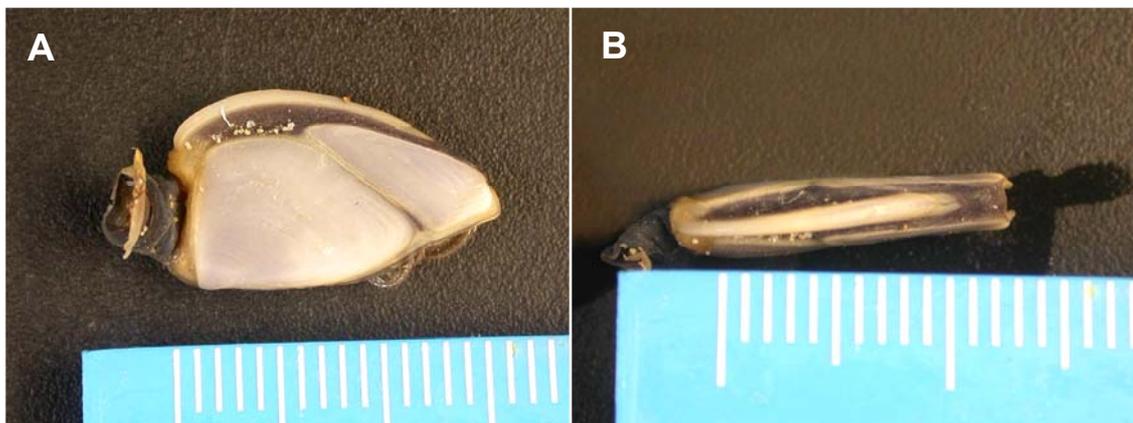


Figura 3.22. *Lepas hillii*. A, vista lateral; B, vista dorsal.

Material examinado

20 ejemplares. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Monroe y Limpus (1979) y de Relini (1980).

Comentarios

Especie cosmopolita y muy frecuente en el Mediterráneo (Relini, 1980). Al igual que sus congéneres, se trata de una especie generalista, hallándose con mucha frecuencia sobre objetos flotantes.

Como epibionte de tortugas marinas se ha citado varias veces en el Mediterráneo (Frazier *et al.*, 1985; Gramentz, 1988; Scaravelli *et al.*, 2003; Prazzi *et al.*, 2005) y en el Atlántico (Ritchie, 1924; Frick *et al.*; 2003b), siempre sobre *C. caretta*. También se ha citado en el Pacífico, en *C. caretta* y *C. mydas* (Monroe y Limpus, 1979 y Green, 1998, respectivamente).

Según los datos del presente estudio, *L. hillii* es el epizoito más abundante sobre *C. caretta* en el Mediterráneo Occidental. Así, en una submuestra de 30 tortugas escogidas aleatoriamente, contabilizamos un total de 3672 individuos. Asimismo, esta especie se ha encontrado con una alta prevalencia (Tabla 3.2). Estos datos contrastan con los de Kitsos *et al.* (2003, 2005), quienes no hallaron ni un solo ejemplar sobre una muestra de 37 tortugas bobas en el Mar Egeo.

3.3.16. *Lepas pectinata* (Fig. 3.23).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Maxillopoda

INFRACLASE: Cirripedia

SUPERORDEN: Thoracica

ORDEN: Pedunculata

SUBORDEN: Lepadomorpha

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1852

GENERO: *Lepas* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Lepas pectinata* Spengler, 1792

SINÓNIMOS: *Lepas muricata* Poli, 1795; *Pentalasmis sulcata* Leach, 1824



Figura 3.23. *Lepas pectinata*. A, vista lateral; B, vista dorsal. Escala= 2mm.

Material examinado

10 ejemplares. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las descripciones de Relini (1980).

Comentarios

Especie similar a *L. anserifera*, aunque las estriaciones de las valvas son más marcadas y presenta la carina dentada. De las especies de lepádidos citadas, es la que alcanza menor talla. *Lepas pectinata* es un organismo generalista, habiéndose citado sobre objetos flotantes en el Atlántico y en el Mediterráneo (Relini, 1980).

Como epibionte de tortugas marinas, tan solo hemos encontrado la cita de Frick *et al.* (1998), que la recolectó de un ejemplar de *C. caretta* en el Atlántico. Esta es, pues, la segunda cita de *L. pectinata* sobre una tortuga marina a nivel mundial y la primera en el Mediterráneo. En nuestro estudio, detectamos esta especie en 8 tortugas, siendo todos los individuos de tamaño muy pequeño (max. 6mm de longitud del capítulo). Los individuos encontrados se hallaban asociados a grupos de *L. hillii* o al alga *Polysiphonia* sp.

3.3.17. *Hexapleomera robusta* (Fig. 3.24).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Tanaidacea

FAMILIA: Tanaidae Dana, 1849

GENERO: *Hexapleomera* Dudich, 1931

ESPECIE: *Hexapleomera robusta* (Moore, 1894)

SINÓNIMOS: *Tanais robustus* Moore, 1894; *Zeuxo robustus* (Moore, 1894); *Tanais testudinicola* Dollfus, 1898.

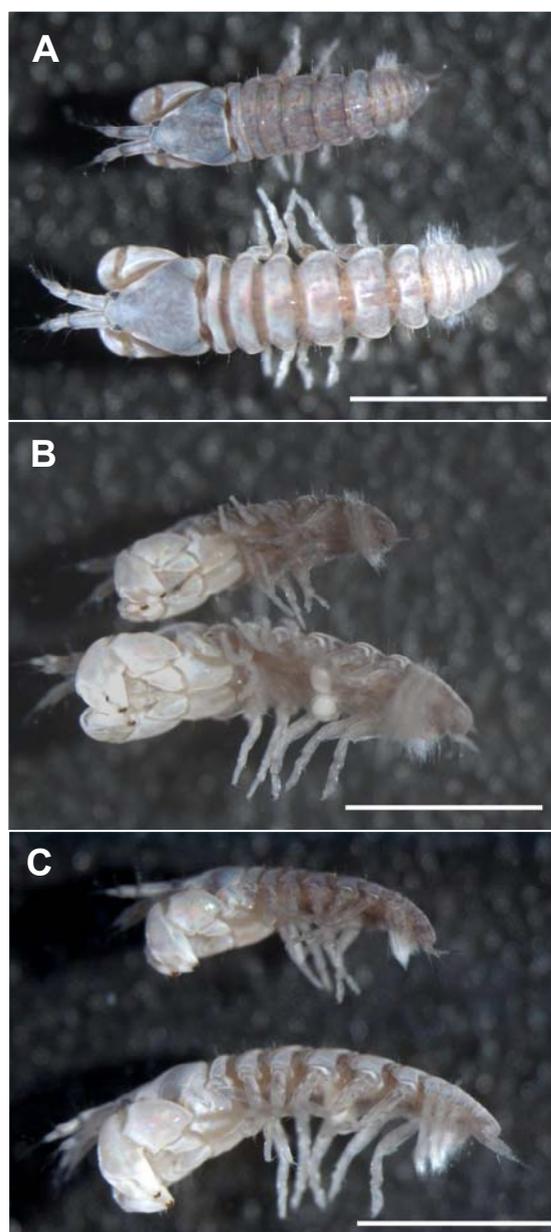


Figura 3.24. *Hexapleomera robusta*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

50 ejemplares adultos de ambos sexos, así como algunos juveniles. Este material, así como material adicional, se halla conservado en etanol 70% y depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los individuos analizados se ajustaban bien a las descripciones de Moore (1894) y Riggio (1975).

Comentarios

Esta especie habita en pequeños tubos construidos por ella misma entre las grietas de rocas, frondes de algas y otros objetos sólidos, así como en la tortuga boba (Richardson, 1905), donde aparece de forma tan frecuente que la mayoría de la bibliografía existente cita a este tanaidáceo como especialista de tortugas marinas.

Como epibionte de tortugas marinas, esta especie se ha citado en el Mediterráneo (Gramentz, 1988; Bentivegna *et al.*, 1993; Kitsos *et al.*, 2005) y en el Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998).

Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaron en tubos segregados por ellos mismos en las fisuras entre las placas del espaldar, en recovecos en agregados de *Platylepas hexastylus*, en los radios estrellados de ejemplares de *Chelonibia testudinaria* de gran tamaño y en los céspedes del alga *Polysiphonia* sp. (los individuos más jóvenes).

3.3.18. *Idotea* sp. (Fig. 3.25).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Isopoda

SUBORDEN: Valvifera

FAMILIA: Idoteidae Samouelle, 1819

GENERO: *Idotea* Fabricius, 1798

ESPECIE: *Idotea* sp.

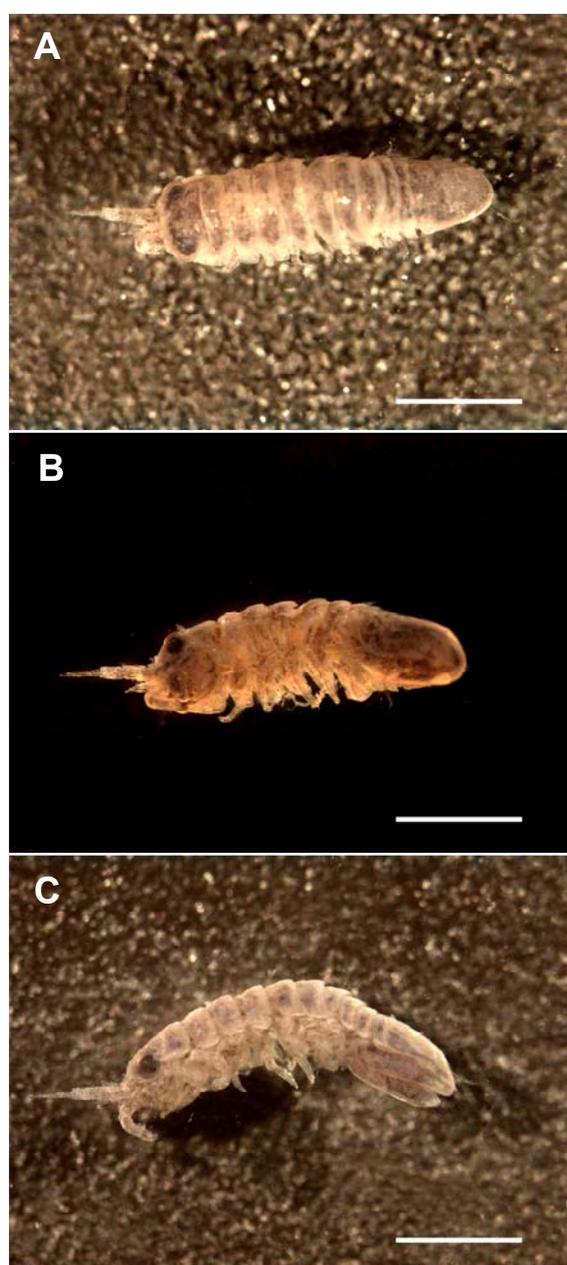


Figura 3.25. *Idotea* sp. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

9 individuos. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos encontrados se ajustan bien a las descripciones para el género de Naylor (1972). Los ejemplares encontrados por nosotros, de un tono grisáceo, probablemente pertenecen a la especie *I. metallica*, ya que, además de coincidir en el tipo de hábitat, presentan el extremo distal del pleotelson acabado de forma recta, un rasgo típico en esta especie.

Comentarios

Género representado por 9 especies en el litoral español (Junoy y Castelló, 2003). La especie cosmopolita *I. metallica* Bosc, 1802 es abundante en el plancton costero, pudiéndose encontrar con frecuencia sobre objetos a la deriva y en hojas de *Posidonia* flotantes. El resto de especies suele encontrarse asociado a hábitats someros compuestos por macroalgas y fanerógamas marinas (Poore, 2002). Esta es la primera cita correspondiente al género *Idotea* sobre una tortuga marina.

3.3.19. *Caprella andreae* (Fig. 3.26).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

FAMILIA: Caprellidae Leach, 1814

GENERO: *Caprella* Lamarck, 1801

ESPECIE: *Caprella andreae* Mayer, 1890

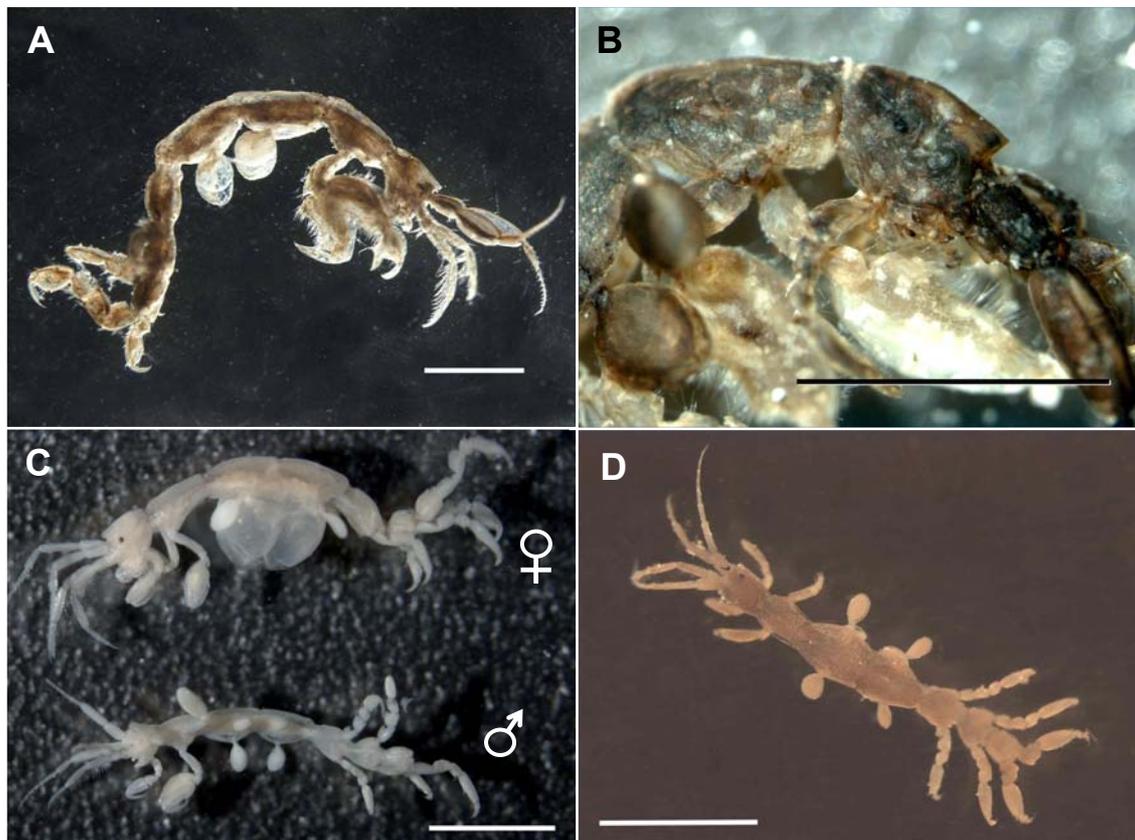


Figura 3.26. *Caprella andreae*. A, vista lateral; B, detalle de la región cefálica en vista dorsal; C, vista lateral de una hembra y un macho; D, vista dorsal. Escala= 2mm.

Material examinado

20 ejemplares, procedentes de varias tortugas. Este material, y material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos se ajustan bien a las descripciones y claves de Laubitz (1970) y Krapp-Schickel (1993). Las identificaciones fueron facilitadas por el hecho de que esta especie se encuentra sobre *C. caretta* con mucha frecuencia.

Comentarios

Especie típica de hábitats aislados ecológicamente, como objetos flotantes a la deriva (Thiel *et al.*, 2003), se encuentra con mucha frecuencia en *C. caretta*, única especie de tortuga marina donde se ha citado hasta la fecha.

Como epibionte de *C. caretta* se ha citado anteriormente en el Mediterráneo (Gramentz, 1988; Kitsos *et al.*, 2005), Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998) y Pacífico (Aoki y Kikuchi, 1995). Los ejemplares recolectados se hallaron asociados al alga *Polysiphonia* sp. o se encontraron en los lavados del cuerpo del animal.

3.3.20. *Elasmopus rapax* (Fig. 3.27).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

SUBORDEN: Gammaridea

FAMILIA: Melitidae Bousfield, 1973

GENERO: *Elasmopus* Costa, 1853

ESPECIE: *Elasmopus rapax* Costa, 1853

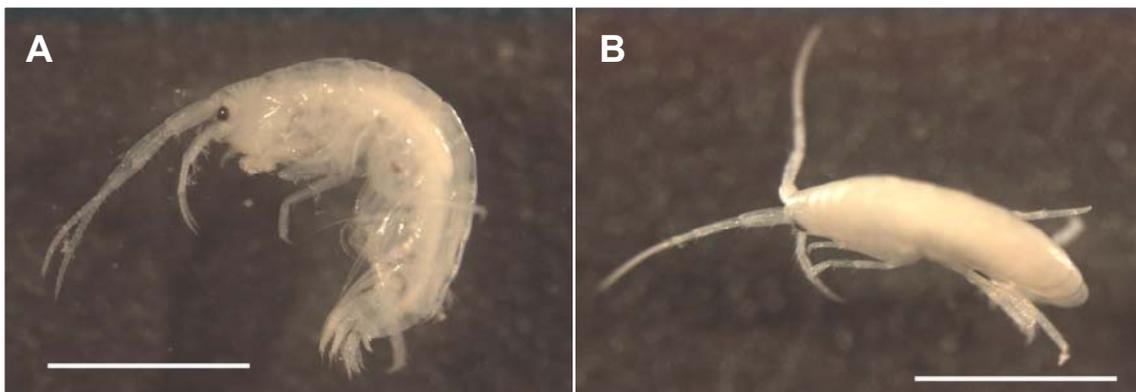


Figura 3.27. *Elasmopus rapax*. A, vista lateral; B, vista dorsal. Escala= 2mm.

Material examinado

1 ejemplar, que se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

El ejemplar estudiado se ajustaba bien a las descripciones y claves de Ruffo (1982).

Comentarios

Especie infralitoral de aguas cálidas y templadas, que habita en fondos arenosos y fangosos hasta a 100 m de profundidad. También se encuentra en el plancton y asociada a algas en plataformas rocosas litorales (Martín y Díaz, 2003).

Como epibionte de *C. caretta* se ha citado en el Mediterráneo (Kitsos *et al.*, 2005) y en el Atlántico (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998). El ejemplar encontrado en nuestro estudio se halló en el filtrado del lavado del cuerpo de una tortuga.

3.3.21. *Hyale grimaldii* (Fig. 3.28).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

SUBORDEN: Gammaridea

FAMILIA: Hyalidae Bulycheva, 1957

GENERO: *Hyale* Rathke, 1837

ESPECIE: *Hyale grimaldii* Chevreux, 1891



Figura 3.28. *Hyale grimaldii*. A, vista lateral; B, vista dorsal (escala= 2mm).

Material examinado

25 ejemplares, de ambos sexos y distintas edades. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de València, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos estudiados se ajustaban bien a las descripciones dadas para esta especie por McGrath y Myers (1989) y Krapp-Schickel (1993). Un criterio adicional que nos orientó en la clasificación es el hecho de que este anfípodo es una de las especies más comunes de la fauna epibionte de *C. caretta*.

Hábitat: Espaldar, asociado al alga *Polysiphonia* sp.

Hospedadores: *C. caretta*.

Comentarios

Especie de distribución atlántica y mediterránea, es característica de objetos flotantes y tortugas marinas (Krapp-Schickel, 1993). Como epibionte de *C. caretta* ha sido citada varias veces en el Mediterráneo (Chevreux y DeGuerne, 1893; Ruffo, 1975; Gramentz, 1988; Kitsos *et al.*, 2005). En el Atlántico se han citado individuos del género *Hyalé* en tortugas bobas, aunque no fueron identificados a nivel de especie (Caine, 1986; Frick *et al.*, 2003). Los ejemplares recolectados en nuestro estudio se hallaban sobre el espaldar de las tortugas, normalmente asociados al alga *Polysiphonia* sp.

3.3.22. *Hyale* sp. (Fig. 3.29).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

SUBORDEN: Gammaridea

FAMILIA: Hyalidae Bulycheva, 1957

GENERO: *Hyale* Rathke, 1837

ESPECIE: *Hyale* sp.

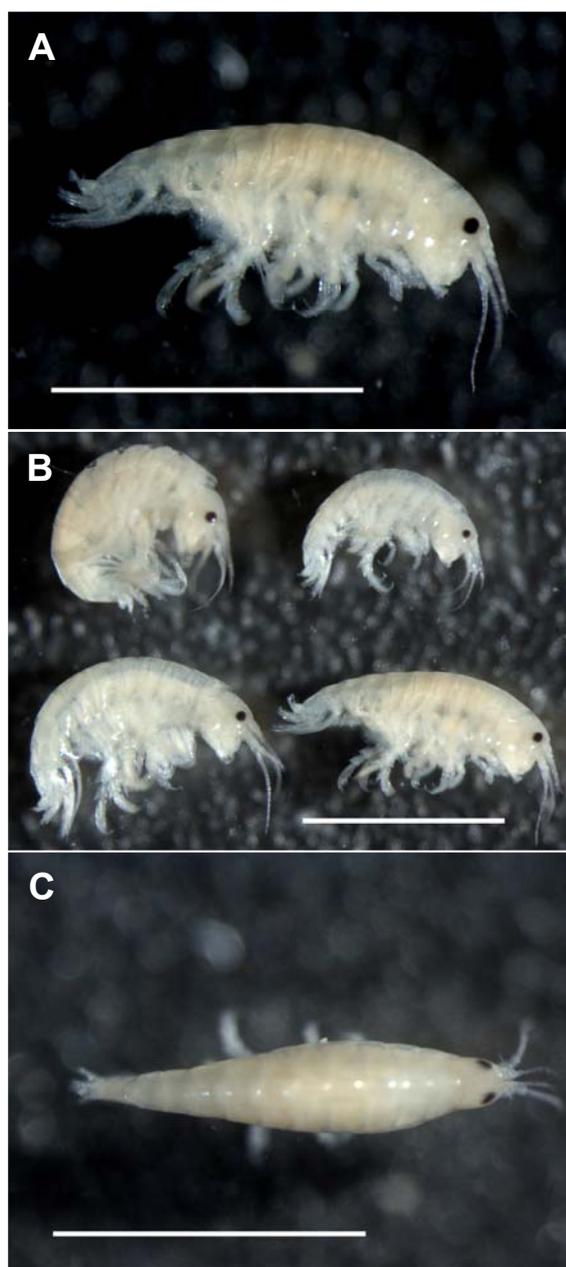


Figura 3.29. *Hyale* sp. A y B, vista lateral; C, vista dorsal (escala= 2mm).

Material examinado

10 ejemplares, de distintos tamaños y edades. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de València, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos se ajustaban bien a las descripciones del género *Hyale* de Barnard y Karaman (1991). Macroscópicamente se diferenciaban de *H. grimaldii* por su color, de blanco a blanco amarillento (*H. grimaldii* es de color marrón rojizo).

Comentarios

Esta especie fue encontrada con menor prevalencia e intensidad que *H. grimaldii*, con la que coincidió en 9 tortugas. Los individuos se hallaron en el filtrado del lavado del cuerpo de las tortugas.

3.3.23. *Jassa* sp. (Fig. 3.30).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

SUBORDEN: Gammaridea

FAMILIA: Ischyroceridae Stebbing, 1899

GENERO: *Jassa* Leach, 1814

ESPECIE: *Jassa* sp.

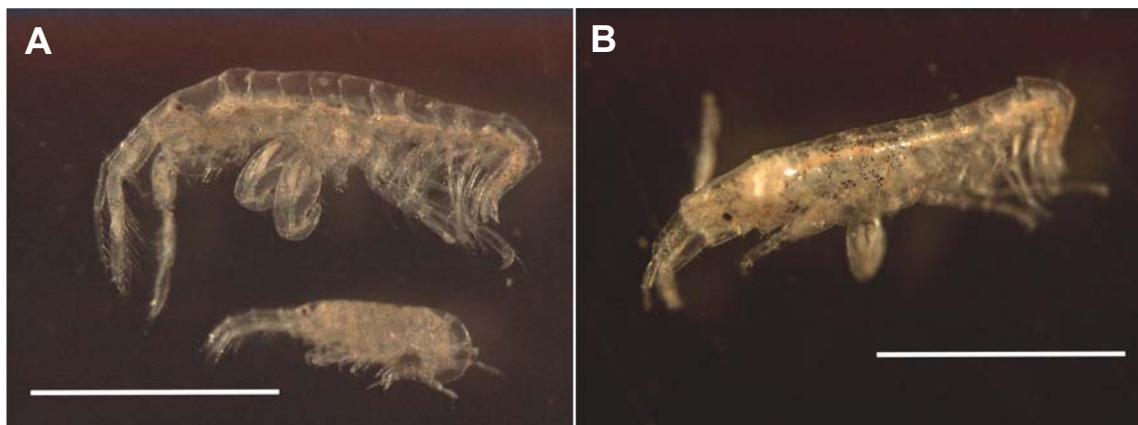


Figura 3.30. *Jassa* sp. A, vista lateral; B, vista dorsal (escala= 2mm).

Material examinado

5 especímenes, conservados en etanol y depositados en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los individuos se ajustan bien a las descripciones y claves para el género *Jassa* de Barnard y Karaman (1991).

Comentarios

Género cosmopolita. En el Mediterráneo se han citado 4 especies, que viven en el interior de tubos que construyen ellas mismas entre algas, hidroides, esponjas, tunicados y sobre superficies sólidas (Myers, 1989).

Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaron en el filtrado resultante del lavado de las tortugas. No se observaron los tubos en que habitan. Esta es la primera cita de individuos del género *Jassa* como epibiontes de tortugas marinas.

3.3.24. *Podocerus chelonophilus* (Fig. 3.31).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda

SUBORDEN: Gammaridea

FAMILIA: Podoceridae Leach, 1814

GENERO: *Podocerus* Leach, 1814

ESPECIE: *Podocerus chelonophilus* (Chevreux et de Guerne, 1888) Stebbing, 1906

SINÓNIMOS: *Cyrtophium chelonophilum* Chevreux et de Guerne, 1888; *Platophium cheloniae* Stebbing, 1888; *Platophium chelonophilum* Chevreux et de Guerne, 1893; *Podocerus cheloniae* Stebbing, 1906.

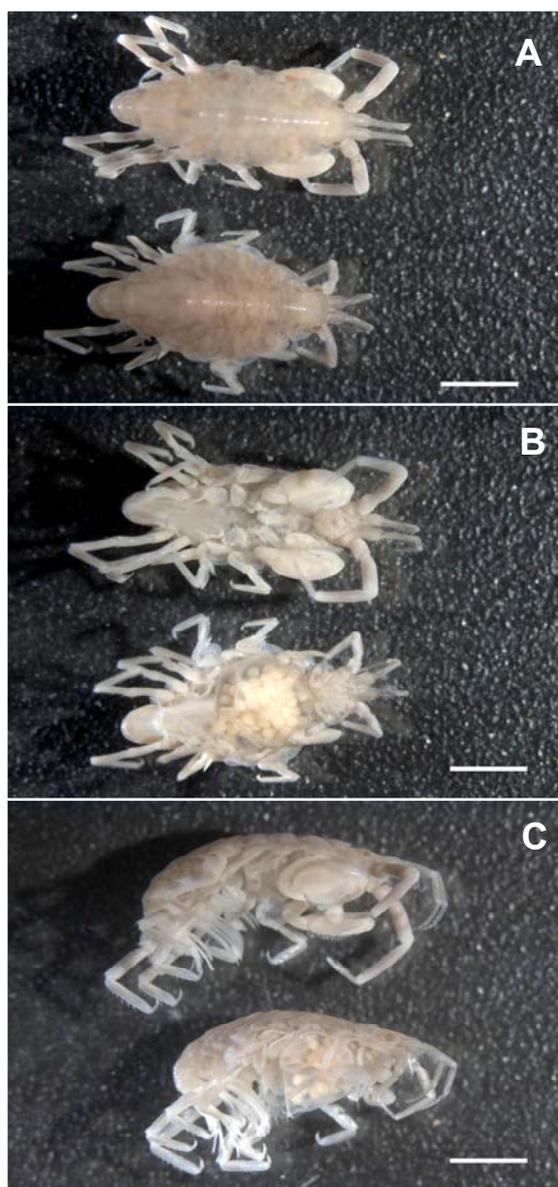


Figura 3.31. *Podocerus chelonophilus*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral. Escala= 2mm.

Material examinado

30 ejemplares de ambos sexos, adultos y juveniles, recogidos sobre el espaldar de varias tortugas. Este material, así como material adicional, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de València, conservados en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se encuadran bien dentro de *P. chelonophilus* según las descripciones de Barnard (1962).

Hábitat: Espaldar.

Hospedadores: *C. caretta*, *E. imbricata*.

Comentarios

La taxonomía del género *Podocerus* es conflictiva, debido a la gran variabilidad intraespecífica y a las pobres descripciones de las primeras especies. Además de *P. chelonophilus*, el género *Podocerus* incluye otras dos especies epibiontes en tortugas marinas: *P. cheloniae* (Stebbing, 1888) y *P. umigame* Yamato, 1992. Chevreux (1900) consideró a *P. cheloniae*, descrita a partir de un sólo ejemplar juvenil, como un sinónimo de *P. chelonophilus*, aunque autores posteriores los han considerado especies separadas. Según Yamato (1992) es difícil separar estas dos especies (si es que fueran distintas), ya que los dibujos realizados por Chevreux no son lo suficientemente detallados. A pesar de que Yamato asignó sus ejemplares a una nueva especie, barajó la posibilidad de que, en realidad, pertenecieran a una variedad geográfica de *P. chelonophilus*.

Especialista de tortugas marinas, esta especie se ha citado anteriormente en el Mediterráneo (Chevreux y De Guerne, 1888; Ruffo, 1993; Kitsos *et al.*, 2005), Atlántico (Thomas y Barnard, 1992; Moore, 1995; Frick *et al.*, 1998, 2000, 2002 a y b, 2003b) y Pacífico (Baldinger, 2000). Caine (1986), considera a *P. cheloniae*, como especie separada, citándola en *C. caretta* de Florida. Los ejemplares recolectados en el presente estudio se hallaron en el espaldar de las tortugas estudiadas y también se recogieron en el lavado del cuerpo de las tortugas.

3.3.25. *Dendrobranchiata* sp. (Fig. 3.32).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

SUPERORDEN: Eucarida Calman, 1904

ORDEN: Decapoda Latreille, 1802

SUBORDEN: Dendrobranchiata Bate, 1888

ESPECIE: *Dendrobranchiata* sp.

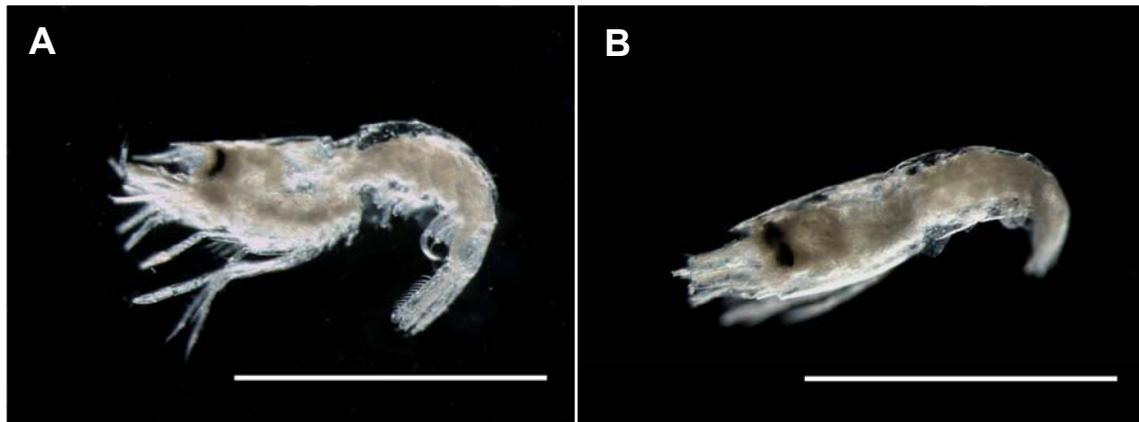


Figura 3.32. *Dendrobranchiata* sp. A, vista lateral; B, vista dorsal. Escala= 2mm.

Material examinado

1 ejemplar, de unos 3,5mm., en mal estado. Este ejemplar se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

No fue posible su clasificación más precisa al estar pobremente conservado, ya que presentaba las antenas rotas y faltaban algunos pereiópodos, aunque pensamos que podría pertenecer a la familia Penaeidae Rafinesque, 1815.

Comentarios

Aunque se han citado varias especies representantes del Suborden Pleocyemata en el Atlántico oriental (Frick *et al.*, 1998, 2003a), hasta la fecha no se habían encontrado miembros del suborden Dendrobranchiata, siendo esta la primera cita a nivel mundial en tortugas marinas. El ejemplar hallado en este estudio se encontraba asociado al alga *Polysiphonia* sp.

3.3.26. *Planes minutus* (Fig. 3.33).

SUBPHILUM: Crustacea

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Decapoda

SUBORDEN: Pleocyemata

FAMILIA: Grapsidae MacLeay, 1838

GENERO: *Planes* Bowdich, 1825

ESPECIE: *Planes minutus* (Linnaeus, 1758)

SINÓNIMOS: *Nautilograpsus minutus* Linnaeus, 1758

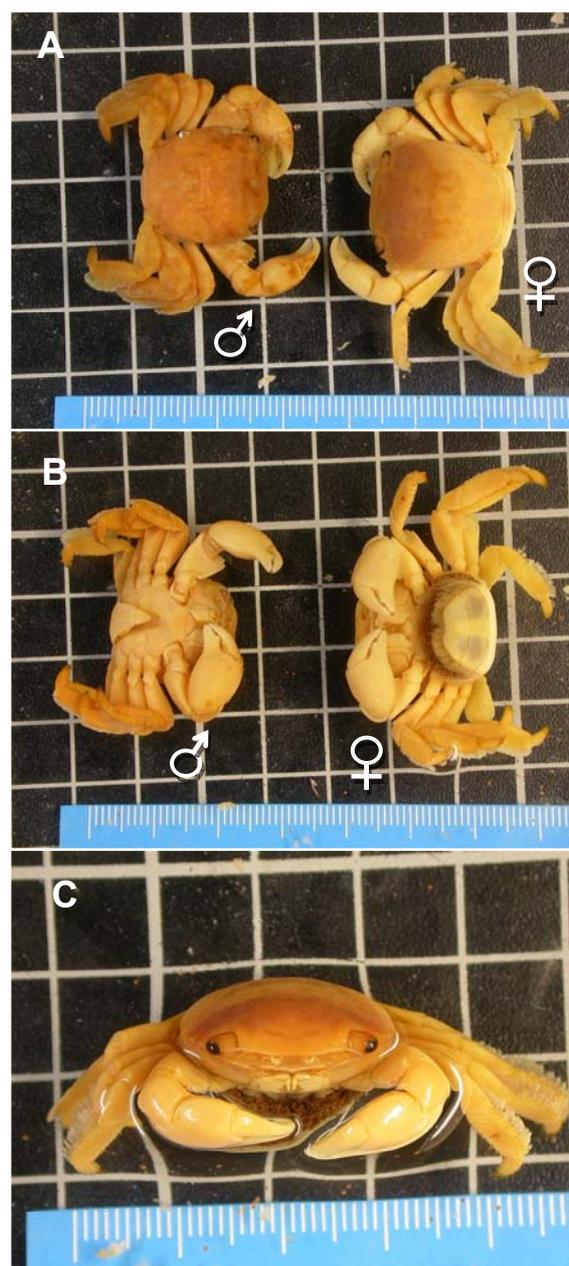


Figura 3.33. *Planes minutus*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, hembra en vista frontal.

Material examinado

5 ejemplares. Este material, así como material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos examinados se ajustaban bien a las claves y descripciones de Chace (1951) y Zariquey (1968). Facilitó la identificación el hecho de haberse encontrado en la tortuga boba, a la que se halla asociado de manera frecuente.

Comentarios

Decápodo de costumbres pelágicas, normalmente vive asociado a fanerógamas marinas flotantes (*Sargassum* spp.), tortugas marinas y otros objetos flotantes.

Como epibionte de tortugas marinas se ha citado en el Mediterráneo (Costa, 1836; Chevreux y de Guerne, 1888, 1893; Gramentz, 1988) y en el Atlántico (Milne-Eduards y Bouvier, 1899; Crane, 1937; Witzell, 1983; Caine, 1986; Davenport, 1994; Dellinger *et al.*, 1997; Frick *et al.*, 1998, 2003b; Schärer, 2001), hospedándose en *C. caretta*, *C. mydas* y *E. imbricata*. Estos cangrejos son denominados vulgarmente “cangrejos anales” por situarse alrededor de la cola y cloaca de las tortugas. Debido a esto, se había pensado que *P. minutus* tenía una alimentación coprófaga (Chace, 1951; Crane, 1937). Estudios posteriores de su contenido digestivo han revelado restos de otros organismos epibiontes (Davenport, 1994; Frick *et al.*, 2000), por lo que *P. minutus* podría estar realizando una importante labor de limpieza para la tortuga. Davenport (1994) sugirió que la situación en la región cloacal de las tortugas, típicamente en el hueco existente entre la cola y el margen posterior del caparazón (ver Gramentz, 1988, fig. 8), se debería a que es el mejor lugar de refugio y anclaje para hacer frente a las turbulencias creadas por el caparazón de la tortuga. En las tortugas de nuestro estudio, cuando los ejemplares de esta especie llegaron vivos al laboratorio, se hallaban siempre en su lugar típico de anclaje, entre la cola y el caparazón.

3.4. PHYLUM MOLLUSCA

3.4.1. *Bittium* sp. (Fig. 3.34).

CLASE: Gastropoda

ORDEN: Neotaenioglossa

FAMILIA: Cerithiidae Fleming, 1822

GÉNERO: *Bittium* Gray, 1847

ESPECIE: *Bittium* sp.



Figura 3.34. *Bittium* sp. A, vista ventral; B, detalle del canal sifonal y el opérculo córneo. Escala= 2mm.

Material examinado

2 ejemplares, de 4,4mm y 2,2mm, asociados al alga rodoficea *Polysiphonia* sp. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Las características de los ejemplares se ajustan bien a las descripciones del género dadas por Parenzan (1974).

Comentarios

Género de gasterópodos de distribución cosmopolita, está representado en el Mediterráneo por media docena de especies que son bastante frecuentes en colonias de algas y sobre fondos blandos. En el presente estudio, los ejemplares aparecieron en la región posterior del espaldar, asociados a *Polysiphonia* sp. Esta constituye la primera cita de individuos del género *Bittium* como epibiontes de tortugas marinas.

3.4.2. *Anomia ehippium* (Fig. 3.35).

CLASE: Bivalvia

ORDEN: Pterioida

FAMILIA: Anomiidae Rafinesque, 1815

GÉNERO: *Anomia* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Anomia ehippium* Linnaeus, 1758

SINÓNIMOS: *Anomia tunica-cepae* Da Costa, *A. piriformis* Lamarck; *A. adhaerens* Clement
var *epphipium* Linnaeus, *A. cymbiformis* Gmelin

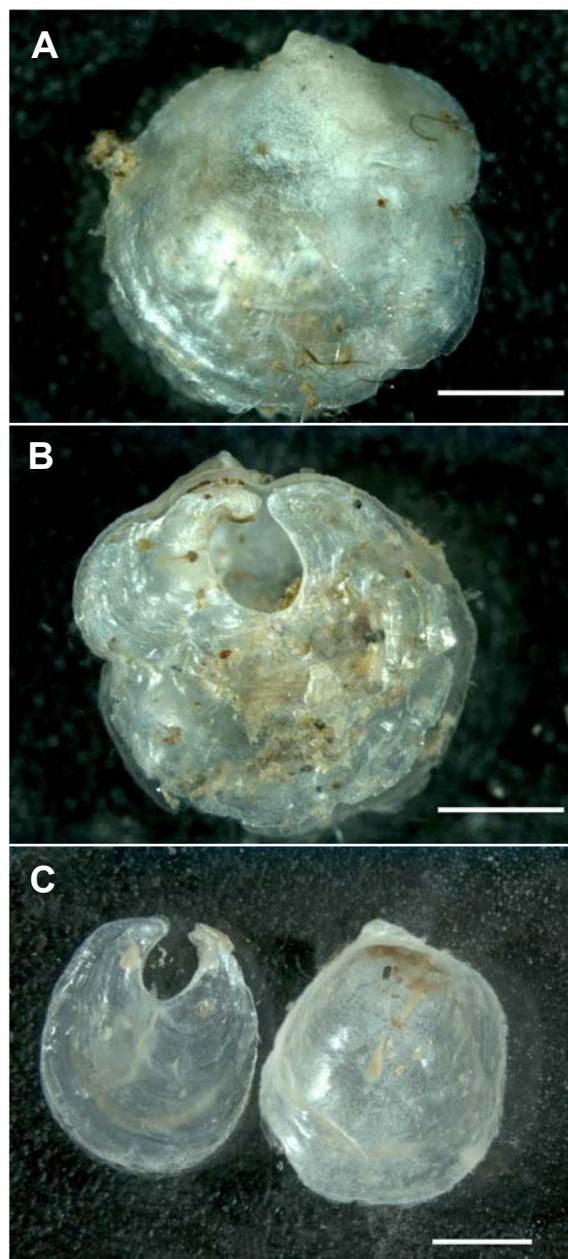


Figura 3.35. *Anomia ehippium*. A y B, vista exterior de las valvas; C, vista interior de las valvas. Escala= 2mm.

Material examinado

5 individuos de pequeño tamaño (1-2cm), incrustados en el espaldar de las tortugas. Este material, y material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los individuos de esta especie se ajustaban bien a las descripciones dadas por Parenzan (1974). Especialmente característico es el orificio que presentan en la valva, que queda incrustada, un rasgo que no posee *Ostrea edulis*, especie a la que se asemeja cuando ésta es de pequeño tamaño.

Comentarios

Esta especie presenta una gran variabilidad morfológica y cromática, lo cual explica la gran cantidad de sinonimias registradas. Se puede encontrar desde 0 a 150 m de profundidad, fijada sobre sustratos duros, como rocas, conchas de otros moluscos y rizoides de algas. Su distribución geográfica abarca el Océano Atlántico, desde Islandia hasta las Malvinas, y el Mar Mediterráneo.

Anteriormente se había citado sobre *C. caretta* en Grecia (Kitsos *et al.*, 2005). Esta constituye la segunda cita de la especie como epibionte de una tortuga marina. Los individuos encontrados en el presente estudio se hallaban fijados en la parte media y posterior del espaldar.

3.4.3. *Hiatella arctica* (Fig. 3.36).

CLASE: Bivalvia

ORDEN: Myoida

FAMILIA: Hiatellidae Gray, 1824

GÉNERO: *Hiatella* Bosc, 1801

ESPECIE: *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767)

SINÓNIMOS: *Saxicava arctica* Linnaeus, 1767

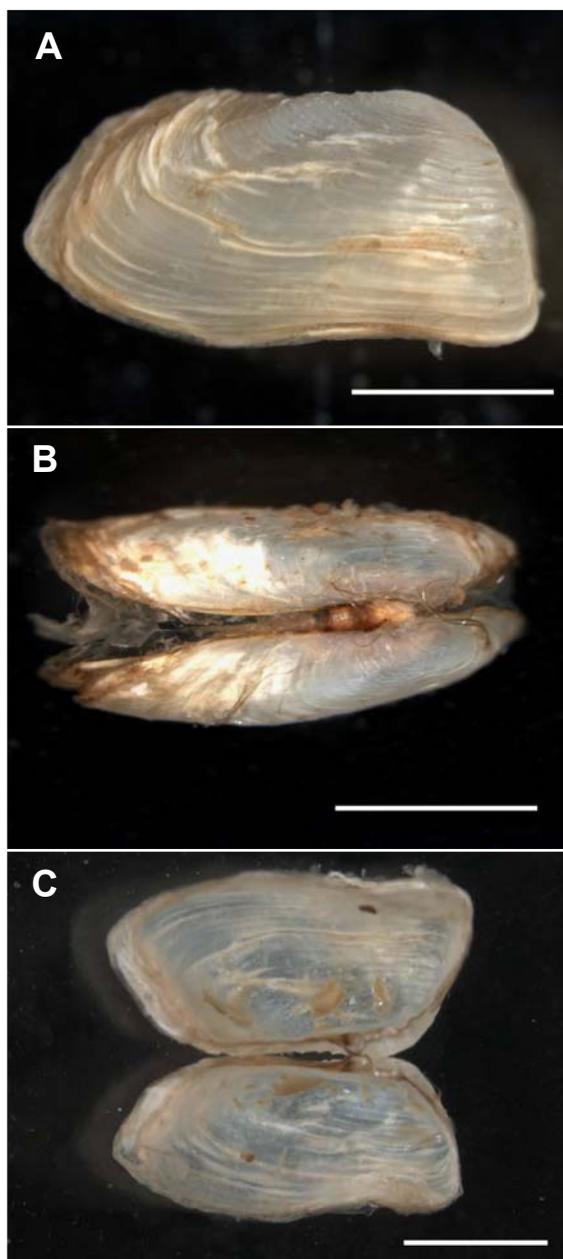


Figura 3.36. *Hiatella arctica*. A, vista lateral exterior; B, vista exterior del ligamento y umbos de las valvas; C, vista interior de las valvas. Escala= 2mm.

Material examinado

10 ejemplares, todos de pequeño tamaño (5-8mm). Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Se determinó su pertenencia a la especie *H. arctica* según las claves de Parenzan (1974), que nos permitieron diferenciarla de *H. rugosa*, especie muy similar, de la que se diferencia por tener las valvas desiguales, encajando la izquierda dentro de la derecha.

Comentarios:

Esta especie se puede encontrar desde la superficie a profundidades de 1000 m, distribuyéndose por los mares circumpolares boreales, Atlántico (hasta Canarias) y Mediterráneo (Parenzan, 1974).

Como epibionte de *C. caretta* se ha citado anteriormente en las costas atlánticas norteamericanas (Frazier *et al.*, 1984). En el Mediterráneo se ha citado otra especie del género, *H. rugosa*, sobre *C. caretta* (Kitsos *et al.*, 2005). Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaban asociados a serpúlidos y a *C. testudinaria*, en la región media y posterior del espaldar. Esta constituye la primera cita para esta especie como epibionte de una tortuga marina en el Mediterráneo.

3.4.3. *Musculus* sp. (Fig. 3.37).

CLASE: Bivalvia

ORDEN: Mytiloida

FAMILIA: Mytilidae Rafinesque, 1815

GÉNERO: *Musculus* Roding, 1798

ESPECIE: *Musculus* sp.

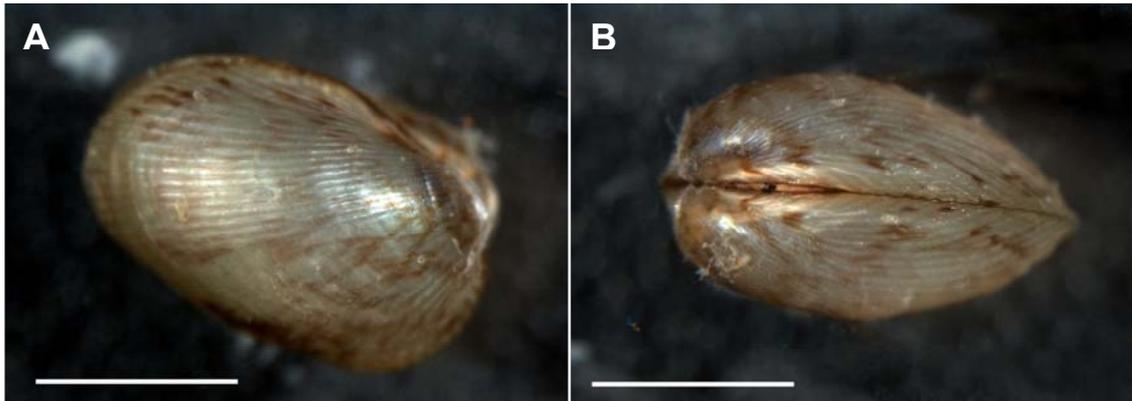


Figura 3.37. *Musculus* sp. A, vista lateral exterior; B, vista exterior del ligamento de las valvas. Escala= 2mm.

Material encontrado

4 ejemplares, de 5-8mm de longitud. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Se determinó que estos ejemplares pertenecían al género *Musculus* de acuerdo con las descripciones de Parenzan (1974).

Comentarios

Genero cosmopolita. En el Mediterráneo existen 4 especies, que se distribuyen en fondos arenosos o rocosos, a veces asociados a esponjas y ascidias (Parenzan, 1974).

Como epibionte de tortugas marinas se ha citado la especie *M. lateralis* (Say, 1822) en las costas atlánticas norteamericanas, sobre *C. caretta* (Frazier *et al.*, 1984; Frick *et al.*, 1998).

Los ejemplares encontrados en nuestro estudio se hallaban fijados, con los filamentos del biso, a serpúlidos (*P. triqueter* e *Hydroides* sp.) y a *C. testudinaria* en la región media y posterior del espaldar de las tortugas.

Esta es la primera cita del género *Musculus* como epibionte de tortugas marinas en el Mediterráneo.

3.4.4. *Mytilus galloprovincialis* (Fig. 3.38).

CLASE: Bivalvia

ORDEN: Mytilioida

FAMILIA: Mytilidae Rafinesque, 1815

GÉNERO: *Mytilus* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819

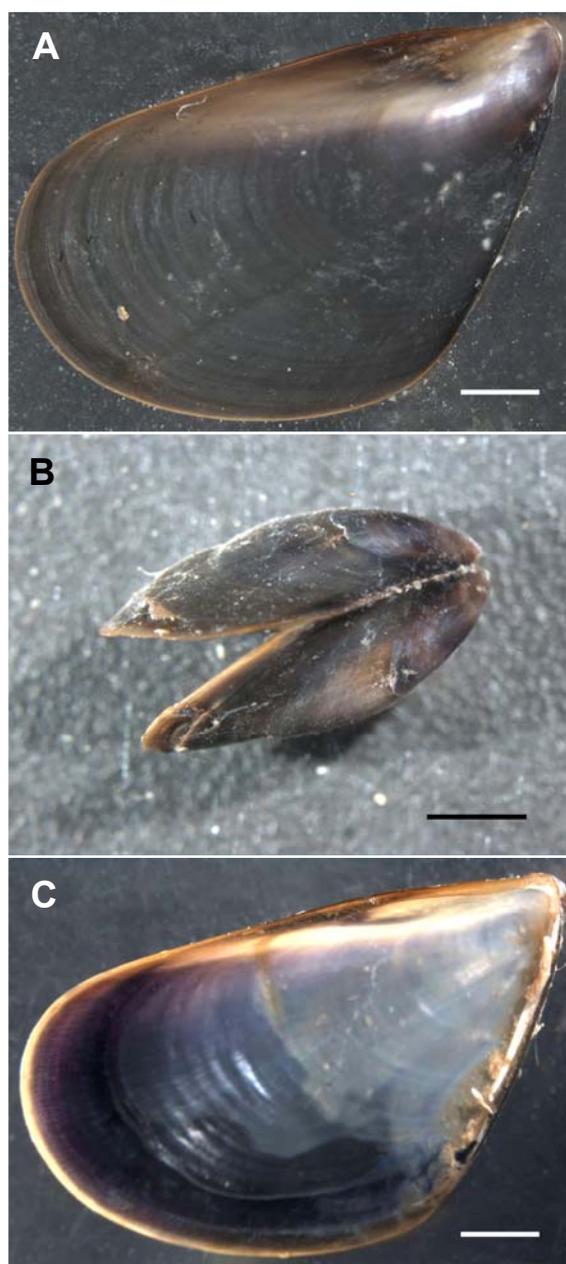


Figura 3.38. *Mytilus galloprovincialis*. A, vista lateral exterior; B, vista exterior del ligamento de las valvas; C, vista interior de la valva. Escala= 2mm.

Material examinado

35 ejemplares, todos de pequeño tamaño (0.5-2cm). Este material, y material adicional, se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Las características de estos ejemplares se ajustan bien a las dadas por Parenzan (1974) para esta especie.

Comentarios

Especie nativa del Mediterráneo, ha sido introducida recientemente en el sur de África, ambas costas de Norteamérica, Hawai y la costa nordeste de Asia (Branch y Steffani, 2004). Se puede encontrar desde costas rocosas a fondos arenosos (Ceccherelli y Rossi, 1984).

Anteriormente a este estudio, sólo se había citado como epibionte de *C. caretta* en el Mediterráneo (Scaravelli *et al.*, 2003; Kitsos *et al.*, 2005). Frazier *et al.* (1984) citaron *M. edulis* y *Mytilus* sp. sobre 4 tortugas bobas estudiadas en Grecia. Dichas citas podrían ser atribuibles, por razones geográficas, a *M. galloprovincialis*. Los individuos encontrados en nuestro estudio se hallaban adheridos, mediante los filamentos del biso, a las placas del espaldar, a *C. testudinaria*, con la que coincidió en 2 tortugas, y al alga *Polysiphonia* sp.

3.4.5. *Ostrea edulis* (Fig. 3.39).

CLASE: Bivalvia

ORDEN: Ostreoida

FAMILIA: Ostreidae Rafinesque, 1815

GÉNERO: *Ostrea* Linnaeus, 1758

ESPECIE: *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758

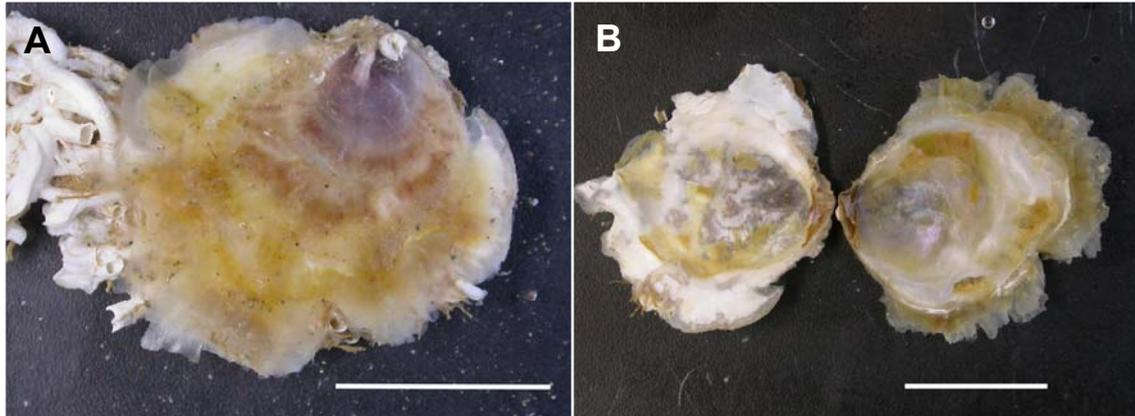


Figura 3.39. *Ostrea edulis*. A, vista exterior; B, vista interior de las valvas. Escala= 1cm.

Material examinado

4 ejemplares, de pequeño tamaño (máx. 2,5cm), adheridos al espaldar de las tortugas. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Las características de estos bivalvos se ajustan bien a las descripciones de esta especie dadas por Parenzan (1994).

Comentarios

Especie cuya distribución original abarca desde las costas noruegas hasta las de Marruecos, así como todo el Mediterráneo y Mar Negro (Alcaraz y Domínguez, 1985). Debido a introducciones con fines comerciales o accidentales, también puede encontrarse en ambas costas norteamericanas, Sudáfrica, Nueva Zelanda, Japón, Australia y varias islas del Pacífico (Ruesink *et al.*, 2005).

Como epibionte de tortugas marinas se había citado anteriormente en el Mediterráneo sobre *C. caretta*, ambas citas el Mar Egeo (Frazier *et al.*, 1985; Kitsos *et al.*, 2005). Los individuos encontrados en nuestro estudio se hallaban fijados en la región posterior del espaldar.

3.5. PHYLUM ECTOPROCTA (SIN. BRYOZOA)

3.5.1. Ectoprocta spp. (Fig. 3. 40).

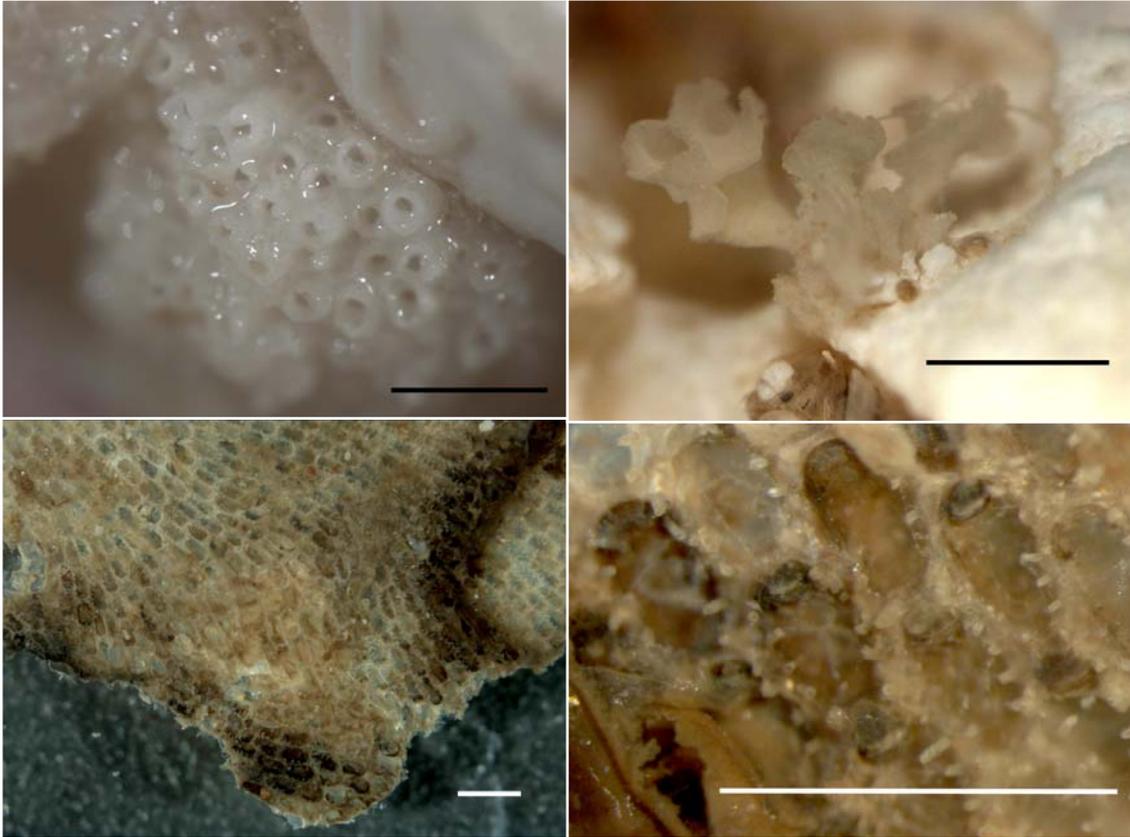


Figura 3.40. Colonias de *Ectoprocta* spp. encontradas sobre *Caretta caretta*. Escala= 1mm.

Material examinado

Se examinaron varios fragmentos de, al menos, 3 especies distintas de briozoos, que se hallaban formando colonias tapizantes. Este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de Valencia, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Dada la dificultad de identificación de estas especies, las hemos agrupado todas como *Ectoprocta* spp., dejando para el futuro un estudio más detallado.

Comentarios

Los briozoos (ectoproctos) son, en general, organismos sésiles generalistas, formando colonias en sustratos fijos duros naturales o artificiales, aunque también pueden colonizar objetos flotantes, cascos de barcos y, como es nuestro caso, tortugas marinas.

Como epibiontes de tortugas marinas, se ha citado su presencia en varias especies: *C. caretta* (Dodd, 1988 y referencias incluidas; Frick *et al.*, 1998), *C. mydas* (Hirth, 1997 y referencias incluidas) y *E. imbricata* (Schärer, 2001). Aunque no se han citado sobre tortugas marinas del Mediterráneo, suponemos que las colonias tapizantes de estos animales, de colores crípticos, podrían haber pasado desapercibidas. Por esta misma razón, es posible que la prevalencia real de briozoos en las tortugas del Mediterráneo occidental sea mayor que la encontrada en nuestro estudio. Tal como hemos mencionado anteriormente para el copépodo *Balaenophilus* sp., sería adecuado una metodología de muestreo específica para detectar la presencia de estos animales.

4. PRESENCIA DE *BALAENOPHILUS* AURIVILLUS, 1879 (COPEPODA: HARPACTICOIDA) EN TORTUGAS BOBAS (*CARETTA CARETTA*) DEL MEDITERRÁNEO, CON UNA REDESCRIPCIÓN DE *B. UMIGAMECOLUS* OGAWA, MATSUZAKI Y MISAKI, 1997.

4.1. INTRODUCCIÓN

El género *Balaenophilus* Aurivillus, 1879 (Copepoda: Harpacticoida) incluye actualmente dos especies. *Balaenophilus unisetus* Aurivillus, 1979 es una especie bien conocida, de distribución cosmopolita, que habita en las barbas de varias especies de cetáceos misticetos (Boxshall y Halsey, 2004). En cambio, *B. umigamecolus* Ogawa, Matsuzaki y Misaki, 1997 fue descrita a partir de especímenes recolectados en una única tortuga boba juvenil procedente de un acuario público de Japón. No fue posible establecer el origen de la infección puesto que la tortuga había nacido y crecido en cautividad (Ogawa *et al.*, 1997).

En el presente estudio se recolectó un gran número de copépodos que fueron identificados, de manera tentativa, como *B. umigamecolus*. En este capítulo comparamos los especímenes mediterráneos (a partir de ahora denominados *Balaenophilus* sp.) con otros procedentes de la muestra de *B. umigamecolus* a partir de la cual fue designada la serie tipo. Esta comparación pretende determinar si los especímenes de las costas mediterráneas españolas podrían ser asignados a una nueva especie. Complementariamente, se incluye una redescrición de *B. umigamecolus*, basada en un minucioso examen de los especímenes procedentes de Japón.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente estudio se examinaron dos muestras. La primera se componía de 60 especímenes adultos de *B. umigamecolus* procedentes de la colección utilizada para la descripción original, que fue proporcionada por el Dr. K. Ogawa (Laboratorio Z. Nakai, Tokio, Japón). Dichos ejemplares procedían de una única tortuga juvenil (véase Introducción), que habían sido fijados en formol 20% y transferidos a etanol 70% (Ogawa *et al.*, 1997). La segunda muestra estaba compuesta por varios miles de ejemplares de recolectados a partir de 25 tortugas bobas procedentes de varamientos en las costas de la Comunidad Valenciana de 1996 a 2004 (entre 40°25'N, 0°26'E y 37°58'N, 0°41'O). Todas estas tortugas eran sexualmente inmaduras (LCC \pm D.T.: 55,6 \pm 10,9cm; rango: 20,0-71,5cm). Algunas tortugas fueron examinadas al llegar al laboratorio pero la mayoría fueron congeladas hasta su examen. Tras la descongelación y recogida directa de los epizoitos de mayor tamaño, las tortugas se lavaron con agua del grifo sobre un tamiz de luz 0,2mm. Los copépodos recogidos se lavaron en solución

salina y se transfirieron a etanol 70%. Por cuestión de claridad y para abreviar, la muestra de Japón se denominará como *B. umigamecolus* y la muestra de España como *Balaenophilus* sp.

Examinamos 20 especímenes de cada sexo de *B. umigamecolus* con ayuda de un microscopio óptico (hasta 400x) y una lupa binocular (hasta 80x) para confirmar los detalles morfológicos más obvios. Se seleccionaron 7 ejemplares (3 machos y 4 hembras) para su examen en el microscopio electrónico de barrido (MEB). Para ello, se deshidrataron en serie de alcoholes de gradación creciente, se desecaron por punto crítico con CO₂ y se montaron en soportes con la ayuda de cinta adhesiva de carbono de doble cara. Se recubrieron con una fina capa de 25-30 nm de oro-paladio en un recubridor Bio-Rad Sc 500 y se examinaron en un MEB de vacío S-4100 a 10 Kv. Para la descripción morfológica se siguió la terminología utilizada por Huys y Boxshall (1991). Las abreviaturas utilizadas son las siguientes: est, estetasco; P1-P6, 1° al 6° toracópodo; exp, exópodo; enp, endópodo; benp, baseoendópodo.

Alrededor de 200 especímenes de cada sexo de *Balaenophilus* sp. fueron examinados con ayuda del microscopio óptico. De ellos, 15 individuos adultos (9 machos y 6 hembras) se seleccionaron y procesaron para su examen en el MEB siguiendo la metodología anteriormente descrita.

A continuación, realizamos una comparación detallada de los especímenes de ambas procedencias, principalmente de la segmentación, disposición de las setas y de los patrones de ornamentación. Tomando como base estos resultados, el estudio se centró en las diferencias geográficas encontradas en el número de filas de espínulas de los somitas pedígeros 2 al 5. Para ello se seleccionaron 17 machos y 16 hembras de *B. umigamecolus*, y 67 machos y 71 hembras de *Balaenophilus* sp., procedentes de 3 tortugas distintas. Cada espécimen fue examinado al microscopio óptico (400-1000x), se contó el número de filas de espínulas de ambos lados del cuerpo y se calculó la media. Para cada sexo, el número medio de filas de espínulas por somita no difirió entre los especímenes de las 3 tortugas del Mediterráneo (con un ANOVA de medidas repetidas, no se detectó efecto “tortuga” significativo ni interacción “tortuga*somita”; $p > 0,10$ para ambos efectos). Por consiguiente, los especímenes españoles se agruparon para la comparación geográfica. Posteriormente, comparamos el número de filas de espínulas por somita entre localidades para cada sexo, con un ANOVA de medidas repetidas con “somita” como factor “intra-sujetos” y localidad como factor “entre-sujetos”.

Para la comparación morfométrica, se seleccionó al azar una muestra de 20 especímenes adultos de *Balaenophilus* sp. de cada sexo de 4 tortugas del Mediterráneo; de la muestra de *B. umigamecolus* sólo se dispuso de 14 machos y 18 hembras. Después se midieron 6 distancias en cada individuo: longitud del escudo cefálico dorsal (LECD), longitud de metasoma+urosoma

(LMU) y la longitud de los toracópodos 1 al 4 (LP1-LP4) (Fig. 4.1). Estas distancias se seleccionaron de acuerdo con su utilidad para realizar una discriminación rápida sin dañar los especímenes, a pesar de que pudieran no ser las mejores para una diferenciación geográfica. Se calculó el logaritmo de estas distancias y se utilizó un análisis discriminante canónico. Puesto que los especímenes de *B. umigamecolus* se recolectaron de una sola tortuga, se utilizó como variable clasificadora “hospedador individual” en lugar de “localidad geográfica”. De este modo, fue posible discernir si las diferencias observadas entre *B. umigamecolus* y *Balaenophilus* sp. estaban relacionadas con efectos geográficos o con efectos de los hospedadores individuales. Para comprobar la estabilidad de las clasificaciones, se recalcularon las funciones discriminantes dejando fuera un espécimen cada vez y prediciendo el grupo al que dicho espécimen era asignado. Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS v. 12.

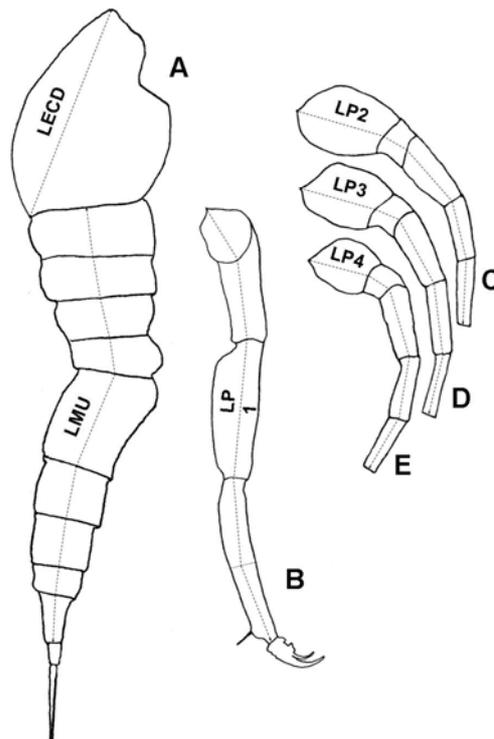


Figura 4.1. Variables morfométricas utilizadas en el análisis discriminante de los especímenes de *Balaenophilus umigamecolus*. A, habitus; B-E, toracópodos. Abreviaturas: LECD: longitud del escudo cefálico dorsal; LMU, longitud del metasoma-urosoma; LP1-4, longitud de los toracópodos.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Redescripción de *B. umigamecolus* (Fig. 4.2)

La descripción original de *B. umigamecolus* es bastante precisa y, por tanto, no repetiremos los caracteres descritos por Ogawa *et al.* (1997), sino que daremos información tan sólo de los caracteres nuevos y enmendados. Cuando se considere necesario, se incluirán algunas observaciones de la descripción original para ayudar a una mejor comprensión de los nuevos caracteres descritos. La referencia a la descripción original de Ogawa *et al.* (1997) se abreviará como OGW y las notas sobre las diferencias encontradas con dicha descripción aparecerán entre corchetes.

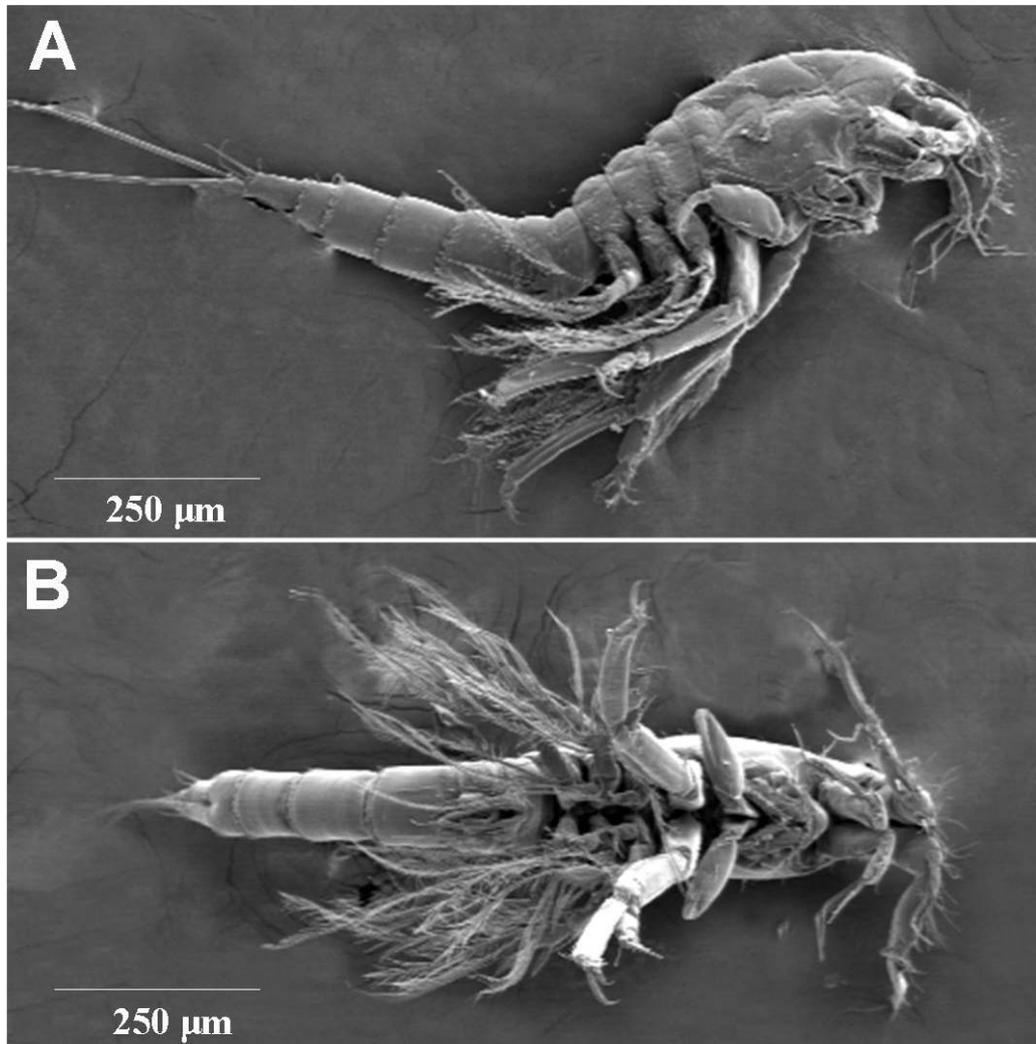
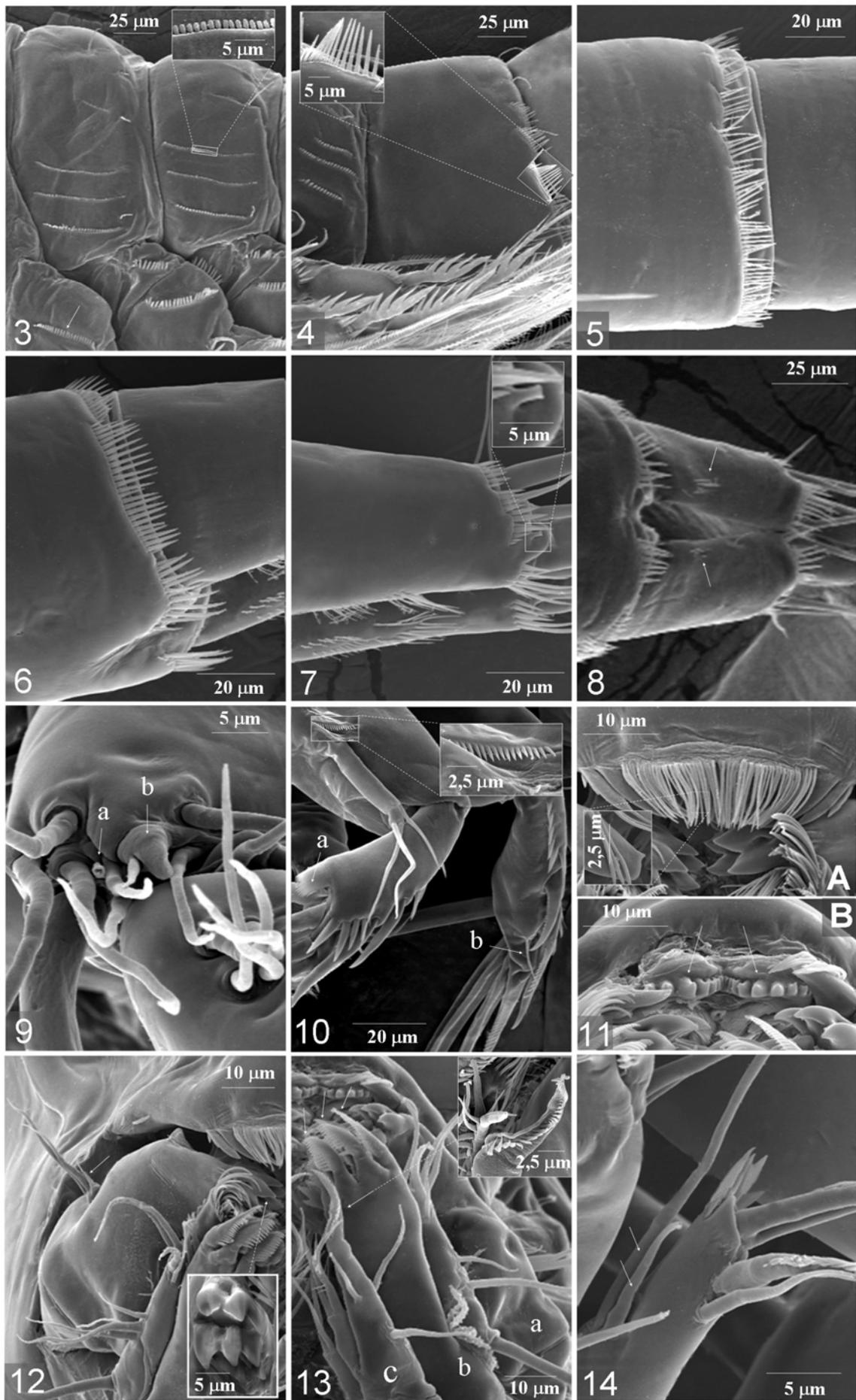
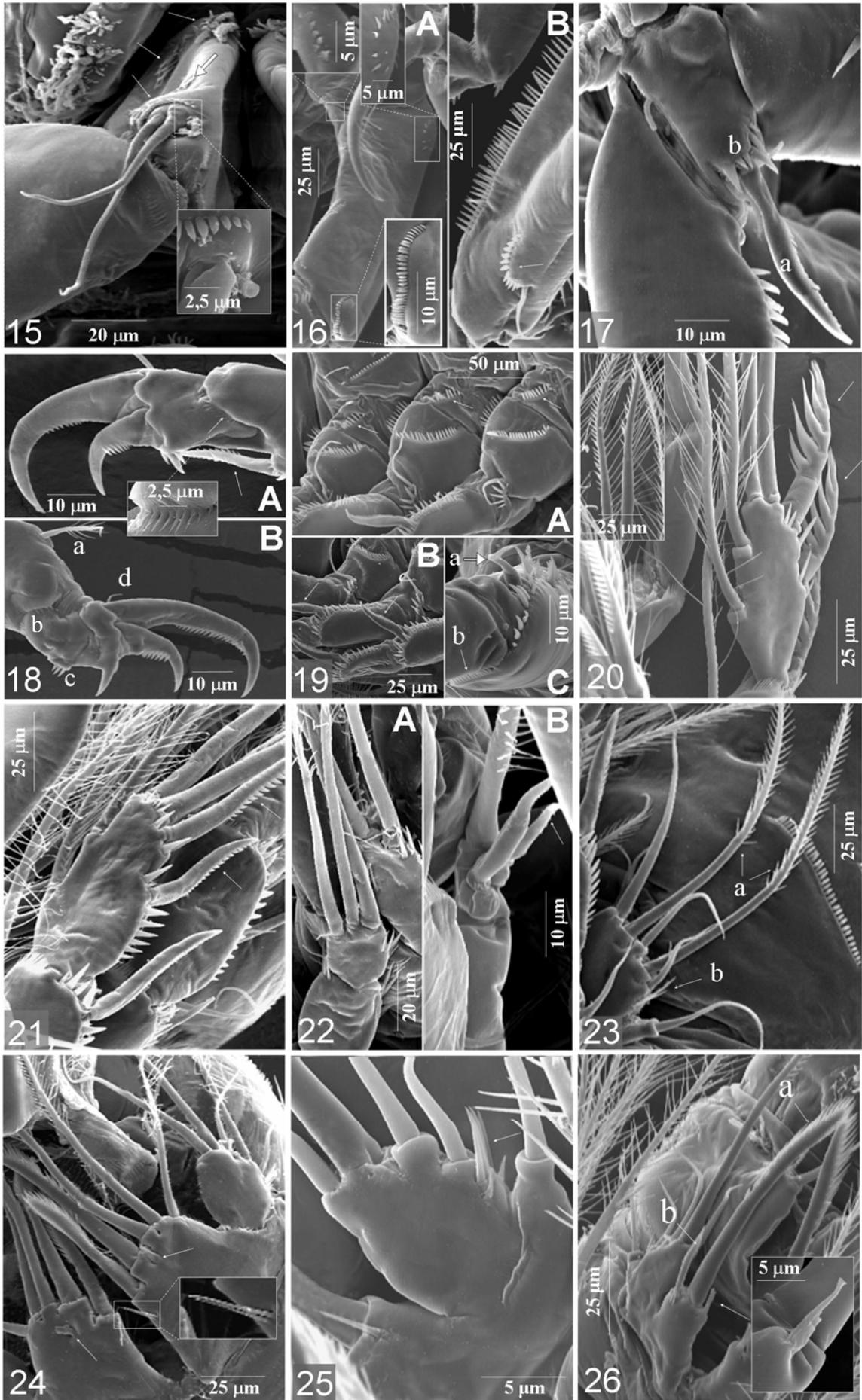


Figura 4.2. Micrografías de especímenes macho de *Balaenophilus umigamecolus*. A, habitus en vista lateral; B, habitus en vista ventral.





Figuras 4.3-4.26. Micrografías de *Balaenophilus umigamecolus* adultos. **4.3**, vista lateral de los somitas pedígeros 1-2 (macho). Recuadro: detalle de las espínulas romas. Flecha: filas de espínulas de la coxa de P1. **4.4**, vista lateral del somita genital y el somita abdominal 1 (macho). Recuadro: detalle de las espínulas del somita abdominal 1. **4.5**, vista lateral del extremo distal del somita abdominal 2 (macho). **4.6**. Vista ventrolateral del extremo distal del somita anal (macho). **4.7**, vista ventrolateral de los rami caudales (macho). Recuadro: detalle del poro tubular. **4.8**, vista ventral vista de los rami caudales (hembra). Flechas: filas de espínulas con forma de “V”. **4.9**, vista externa del segmentos 5 (superior) y 6 (inferior) de la anténula (macho). Flechas: (a) poro tubular; (b) proceso denticular. **4.10**, vista lateral de la antena (macho). Recuadro: Detalle de la ornamentación hialina en la alobase. Flechas: (a) ornamentación hialina apical en enp; (b) seta subapical en el lado ventral del enp. **4.11**, vista frontal del labro (macho). A, con la banda de setas del tegumento intacta. Recuadro: Detalle del extremo central derecho. B, sin la banda de setas de tegumento. Flechas: procesos masticatorios denticulares. **4.12**, vista frontolateral de la mandíbula (macho). Recuadro: detalle de la fila apical de dientes tricuspíales. Flecha: Palpo con 3 setas. **4.13**, vista frontolateral de las partes bucales (macho); (a) mandíbula; (b) maxílula con espinas apicales bipectinadas (flechas); (c) maxila. Recuadro: detalle de los extremos de los enditos 2° y 3° de la maxila. **4.14**, vista lateral del extremo del “apéndice no segmentado” maxilular (macho). Flechas: setas internas. **4.15**, vista ventral del maxilípodo (macho). Recuadro: detalle de la fila apical de espínulas y el poro tubular en la sincoxa. Flechas: filas de espínulas en la sincoxa. **4.16**, vista lateral de P1 (macho). A, coxa. Recuadros: Detalles de las filas de espínulas. B, base. Flecha: Fila de espínulas en la base de la seta distal. **4.17**, vista lateral del 1^{er} segmento del exp del P1 (macho); (a) espina pectinada; (b) espínulas en la base. **4.18**, vista lateral distal de P1. A, exp (macho). Recuadro: Detalle de la ornamentación hialina. Flecha: espina pectinada. B, enp (hembra). (a) seta subapical plumosa del segmento 1; (b) ornamentación hialina en el segmento 1; (c) espínulas en el margen externo del segmento 2; (d) seta en el segmento 3. **4.19**, P2-4 (macho); A, vista lateral mostrando las filas de espínulas en las precoxas (flechas) y coxas; B, vista lateral de las espinas pinnadas (flechas) en el segmento exopodal 1 de P2-3; C, vista frontolateral del segmento exopodal 1 de P4. Flechas: (a) espina subapical desnuda; (b) ornamentación hialina distal. **4.20**, vista lateral del segmento exopodal 3 de P3 (macho). Recuadro: detalle del extremo distal de las setas apicales. Flechas: espinas externas. **4.21**, vista lateral de los segmentos exopodales 2 (parte distal) y 3 de P3 (hembra). Flechas: espinas externas. **4.22**, vista lateral de los enps de P2; A, hembra; B, macho, mostrando la espina serrada (flecha). **4.23**, vista dorsal del exp de P5 (hembra). Flechas: (a) setas pectinadas; (b) Fila de espínulas. **4.24**, vista dorsal del benp de P5 (hembra). Recuadro: Detalle de las espínulas en margen interno. Flechas: poros tubulares. **4.25**, vista dorsal del exp de P5 (macho), mostrando la articulación con benp. Flecha: fila de espínulas en la base de las setas externas. **4.26**, vista dorsal de P5 (macho). Recuadro: detalle del triple poro tubular. Flechas: (a) espina interna bipectinada; (b) espina externa bipectinada.

- Somitas corporales: Filas aproximadamente horizontales de espínulas cortas y romas en la superficie de los somitas pedígeros y genital (Fig. 4.3); espínulas más largas y apuntadas en el margen distal de los somitas abdominales y anal (Fig. 4.4), formando un anillo transversal continuo en el último somita abdominal y en el anal (Figs. 4.5 y 4.6); 4 filas de espínulas distales y separadas entre sí en los rami caudales. En la Tabla 4.1 se muestra el número de filas de espínulas de los somitas para cada sexo de los especímenes examinados con el MEB [OGW dibujó solamente algunas de las filas de espínulas, y el número exacto de éstas difiere en algunos casos].

- Rami caudales: Con cuatro setas bien desarrolladas y 2 más pequeñas, aunque éstas últimas son más robustas en machos. Tres filas de espínulas laterales y una ventral, subdistales. En la región ventral de machos, 2 filas de espínulas dispuestas en “V”, la posterior más larga; en hembras sólo está presente la fila anterior, siendo considerablemente menor que en los machos (Fig. 4.8). En machos hay un poro tubular subterminal, tal como se muestra en la Fig. 4.7.

Tabla 4.1. Número de filas de espinas en los somitas del cuerpo de *Balaenophilus umigamecolus* (Japón) y *Balaenophilus* sp (España) recogidos de tortugas bobas del Mediterráneo español y Japón. ‘n’ indica el número de especímenes examinados con MEB; ‘ped’ y ‘abd’ indican los somitas pedígeros y abdominales, respectivamente. H, hembra; M, macho.

Localidades	Sexo	Somitas									
		Ped2	Ped3	Ped4	Ped5	Genital	Abd1	Abd2	Abd3	Anal	Rami caudales
Japón (n=2)	H	4	4	4	4	4	4	6-7	6	6	4
España (n=3)	H	4	4	4	3/4	3/4	3/5	6-7	6-7	5	4
Japón (n=2)	M	4	4	4	4	4	?	6-7	6-7	4	4
España (n=6)	M	4	4	4	4	4	5-7	6-7	5-8	3-4	4

- Anténula: Con 9 segmentos. Fórmula setal:

Hembra: 1-[0]; 2-[1]; 3-[11]; 4-[9]; 5-[2+(1+est)]; 6-[2]; 7-[2]; 8-[1]; 9-[3+acroteca] (acroteca apical consistente en un estetasco fusionado basalmente a 2 setas).

Macho: 1-[0]; 2-[1]; 3-[13]; 4-[10+est]; 5-[6+(1+est)]; 6-[1]; 7-[2]; 8-[1]; 9-[6+acroteca].

[Estas fórmulas difieren de las descritas por OGW. Hembra: 4-[8]; 5-[3]; Macho: 3-[11]; 4-[7+est]; 5-[7+est]].

Poros tubular en segmento 4. Proceso corto, con forma de diente, asociado a una seta corta y fina en el segmento 4 de machos (Fig. 4.9).

- Antena: Extremo final con 7 espinas fuertes y ganchudas, 4 sencillas y 3 geniculadas, y 2 filas de espínulas gruesas: la fila más basal, compuesta de 4 a 8 espínulas, se extiende por el margen interior del endópodo (Fig. 4.10) y la otra fila, subapical, está compuesta de 3 a 5 espínulas que guarnecen las bases de la 2ª a 4ª espinas ganchudas finales (Fig. 4.10). [OGW citaba, aunque no describía, la presencia de estas espínulas en el margen externo de las hembras, exclusivamente]. “Ornamentación hialina” (“hialine frill”, según la literatura anglosajona) apical, en la base de las espinas geniculadas más externas (Fig. 4.10). Ornamentación hialina más pequeña, en la alobase, cerca de la inserción del exópodo (Fig. 4.10). Seta ventral, desnuda y fina, cerca de la inserción de la 2ª espina sencilla (Fig. 4.10).

- Labro: Con procesos masticatorios denticulados, cubiertos por una banda de tegumento densamente recubierto de setas largas, formando una especie de bigote y flanqueado por 3 ó 4 pares de fuertes “dientes” puntiagudos; siendo par central más grande y romo, aunque provisto de un pequeño proceso agudo distal [OGW describió los “dientes” como placas quitinosas].

- Mandíbula: Palpo reducido a 3 setas (Fig. 4.12) [OGW cita sólo 2 setas]. Fila de 4 a 5 dientes tricúspides (Figs. 11 y 12) con una serie de pequeñas setas en la base del 3º al 4º diente [OGW describe la fila de dientes tricúspides como “corona de dientes”].

- Maxílula: Con un artrito precoxal bien desarrollado, provisto de 6 espinas apicales bipectinadas, alineadas en formación 1, 2, 2, 1 (Fig. 4.13) [OGW describe estas espinas como desnudas]; 1 espina trifurcada y 1 seta plumosa. Protópodo y ambos rami reducidos a un apéndice no segmentado, con una corona apical de espínulas, 4 setas apicales (3 con extremo bipectinado y 1 desnuda) [OGW cita 3 setas desnudas], 2 setas internas subapicales [no detectadas por OGW], 3 setas externas en posición media y 1 seta externa basal (Figs. 12, 13 y 14).

- Maxila: Con 3 enditos; el más interno provisto de 2 setas distales simples, el central con dos setas bipectinadas distales [OGW cita sólo una de ellas como bipectinada], el externo bisegmentado, con palpo bipectinado puntiagudo, ligeramente curvado [OGW describe esta estructura como una espina apical desnuda]; 2 setas sencillas, pareadas, en la base del palpo [OGW cita sólo 1 seta]; y 1 seta basal sencilla (Fig. 4.13). Dos filas laterales de espínulas, situadas a ambos lados de la base de la maxila.

- Maxilípedo: Sincoxa con 2 largas setas en el extremo distal del lado interno, poro tubular en la base de la seta interna, y 4 filas de espínulas: 1 apical junto a la base de las setas, 1 en la mitad de la sincoxa y 2 basales (Fig. 4.15).

- P1: Precoxa corta y redondeada, de mitad de longitud que la coxa y con una fila de espínulas desde la mitad hasta el extremo distal (Fig. 4.3). Coxa con 4 filas de espínulas: 1 corta con espínulas diminutas situada en el margen externo, cerca de la articulación con la precoxa; 1 fila curvada en el margen interno, cerca de la precoxa; 1 larga y curva prolongándose a lo largo del margen externo de la mitad distal de la coxa; 1 fila curvada en el margen externo, cercana a la articulación con la base (Fig. 4.16A). [OGW tan sólo menciona la presencia de espínulas dispersas en la coxa]. Base con filas de espínulas a lo largo de los márgenes interno y externo, y setas proximal y distal; corta fila de fuertes espinas en la base de la seta distal (Fig. 4.16B). Exópodo con tres segmentos; segmento 1 con una espina pectinada [OGW dibujó esta espina sencilla], guarnecida por fuertes espínulas (5 en hembras, 6 en machos) (Fig. 4.17); segmento 2, el más largo, con una espina aserrada [OGW dibuja esta espina sencilla] precedida por una fila externa de fuertes espínulas y una ornamentación hialina distal (Figs. 4.17, 4.18A); segmento 3, el más corto, con 2 uñas apicales fuertes y curvadas, serradas a lo largo del margen externo y provistas de espínulas accesorias en la base, y 2 setas distales desnudas (Fig. 4.18A). Endópodo con tres segmentos; segmento 1, el más largo, con una fila de sétulas a lo largo del margen

interno, seta plumosa subapical (Fig 18B) [OGW dibuja esta seta desnuda en hembras], y ornamentación hialina distal (Fig. 4.18B); segmento 2 con 3 fuertes espínulas en el margen externo [OGW describe el segmento 2 como inerme]; segmento 3 con 3 uñas desiguales, siendo la proximal la más corta, con 2 espínulas en la base, y las 2 restantes mayores, articuladas en la base y serradas en el margen externo; seta fina y desnuda en el margen interno, cerca de la inserción de la uña apical (Fig. 4.18B).

- P2-4: Precoxa corta y ancha, con una fila de espínulas desde la mitad al extremo distal. Coxa con 2 filas de espínulas que convergen en la mitad del segmento (Fig. 4.19A). Exópodo con 3 segmentos, ornamentación hialina distal en los dos primeros. Segmento 1 con espina distal bipinnada (P2-3) o sencilla (P4) (Figs. 19B y C) [los dibujos de OGW difieren de este patrón]; espínulas del margen externo algo mayores en la base de la espina distal (Fig. 4.19B) [espina distal interpretada como “proceso apuntado simple” por OGW]. Segmento 2 con espina distal bipinnada [el dibujo de la hembra de OGW difiere de este patrón], mostrando dimorfismo sexual en P3-4 (espinas grandes y toscas en los machos y finas en las hembras) (Figs. 20 y 21); seta interna de P2-4 provista de largas y tenues sétulas a ambos lados, proporcionándole un aspecto plumoso (Figs. 20 y 21). Segmento 3 con setas distales mostrando una ornamentación asimétrica, con sétulas cortas y largas en los bordes externo e interno, respectivamente (Fig. 4.20). El endópodo presenta dimorfismo sexual en la segmentación de P2: 2 segmentos en hembras y 1 en machos (Fig. 4.22). El resto de toracópodos de ambos sexos sólo tienen un segmento. Setas apicales del endópodo plumosas, provistas de largas sétulas [OGW las dibuja cortas]. Espinas internas ligeramente aserradas en P2 de machos [OGW las dibuja lisas].

- P5: Presenta un marcado dimorfismo sexual:

Hembras: El exópodo está articulado claramente con el basoendópodo y tiene 5 setas; 2 pinnadas, más largas, desnudas, cerca de su base, y 3 más cortas, desnudas, colocadas alternas con las más largas. Pequeña fila de espínulas a lo largo del margen externo, junto a la base de las setas exteriores (Fig. 4.23) [OGW denomina espinas a 2 de las setas desnudas, describe como desnuda una de las setas largas pinnadas y no cita la fila de espínulas]. Borde externo del basoendópodo con una seta desnuda flanqueada por una fila de espínulas en su base (Fig. 4.23) [OGW dibuja sólo 2 espínulas]; borde interno con 3 setas pinnadas, desnudas, cerca de su base, y 2 espinas bipectinadas [OGW las dibuja unipectinadas]; 2 espínulas en el margen interno (Fig. 4.24) [OGW dibuja una fila de espínulas a lo largo de este borde]. Poro tubular doble, como se puede observar en la Fig. 4.24.

Machos: Exópodo no articulado con el basoendópodo (Fig 25) [OGW menciona una clara articulación], provisto de 4 setas: la más larga (la segunda más interna) pinnada, desnuda cerca de la base; el resto más cortas y desnudas (Figs. 4.25, 4.26) [OGW denomina espinas a las setas desnudas]; pequeña fila de espínulas en la base de la seta exterior, flanqueada por 2 espínulas

solitarias, una a cada lado (Fig. 4.25). Extremo externo del baseoendópodo con una seta desnuda; extremo interno con 2 espinas bipectinadas, siendo la interior mucho mayor, con un poro tubular triple en la base (Fig. 4.26); la exterior posee una espínula junto a la base [OGW describe la espina interior como unipectinada y dibuja la exterior desnuda].

- P6: En machos, estructura con forma de solapa, casi tan grande como P5, con una larga seta desnuda apical. No se pudo observar la P6 de las hembras [OGW la describe en detalle].

4.3.2. Comparación geográfica

Los patrones de segmentación, setación y ornamentación fueron casi idénticos entre los especímenes de *B. umigamecolus* y *Balaenophilus* sp. estudiados. Sin embargo, se encontraron diferencias geográficas en el patrón de espinulación de los somitas pedígeros 2-5. En las muestras de ambas localidades, estos somitas poseen, generalmente, 4 filas de espínulas, pero se encontró una variabilidad sustancial en algunos especímenes: en el caso de *B. umigamecolus*, al menos un somita exhibió 3 ó 5 filas en el 53,3% de los machos (n=17) y en el 31,3% de las hembras (n=16). En *Balaenophilus* sp. la variación fue del 50,7% en machos (n=67) y de 52,1% en hembras (n=71). La frecuencia de individuos de cada sexo con un número variable de filas no difirió entre localidades (test exacto de Fisher, $p > 0,15$). Asimismo, el número medio de filas por somita no difirió entre los machos de ambas localidades (efecto “localidad”: $F_{(1, 80)} = 0,198$, $p = 0,66$; interacción “somita*localidad”: $F_{(2,6; 207,9)} = 2,598$, $p = 0,06$) (Fig. 4.27A). En cambio, aunque el efecto “localidad” no fue significativo en hembras ($F_{(1, 85)} = 1,423$, $p = 0,236$), sí lo fue la interacción “somita*localidad” ($F_{(2,7; 227,4)} = 3,06$, $p = 0,03$). La interacción fue generada por las diferencias en el somita pedígero 3 (Fig. 4.27B).

En la Tabla 4.2 se muestran los estadísticos descriptivos de las 6 variables morfométricas (Fig. 4.1). En machos y en hembras, las dos primeras funciones discriminantes explicaron el 95% y el 94,4% de la varianza, respectivamente. El diagrama de puntos con las puntuaciones de las funciones discriminantes por espécimen, junto con los coeficientes estandarizados de las 2 funciones discriminantes, se muestra en la figura 4.28. Se pueden reconocer dos patrones. En primer lugar, no hubo una discriminación obvia entre especímenes a lo largo del primer eje discriminante. Sin embargo, los especímenes de *Balaenophilus* sp. de una de las tortugas de España aparecieron claramente separados del resto, particularmente en el caso de los machos (Fig. 4.28A). En segundo lugar, se encontró una discriminación geográfica putativa sustancial a lo largo del segundo eje (Fig. 4.28). En machos, 12 de los 15 ejemplares (80%) de *B. umigamecolus* fueron correctamente asignados a su grupo (10 de los 15 [66,7%] tras la validación cruzada). Además, sólo 4 de los 80 machos de *Balaenophilus* sp. (5%) fueron mal clasificados como provenientes de Japón (5 de los 80 [6,3%] tras la validación cruzada). De

acuerdo con los coeficientes discriminantes, los machos de *B. umigamecolus* presentaron una mayor LECD en relación a la LMU, y mayor P1 y P2 en relación a P3 y P4 (Fig. 4.28). En hembras, esta discriminación fue más evidente: 17 de los 18 especímenes (94,4%) de *B. umigamecolus* fueron asignados correctamente a su grupo (valor igual tras la validación cruzada). Además, sólo 1 de los 80 especímenes de *Balaenophilus* sp. (1,3%) fue mejor clasificado como proveniente de Japón (2 de los 80 tras la validación cruzada). De acuerdo con los coeficientes discriminantes, las hembras de *B. umigamecolus* exhibieron mayor LECD en relación a LMU y mayor P1, P2 y P3 en relación a P4 (Fig. 4.28).

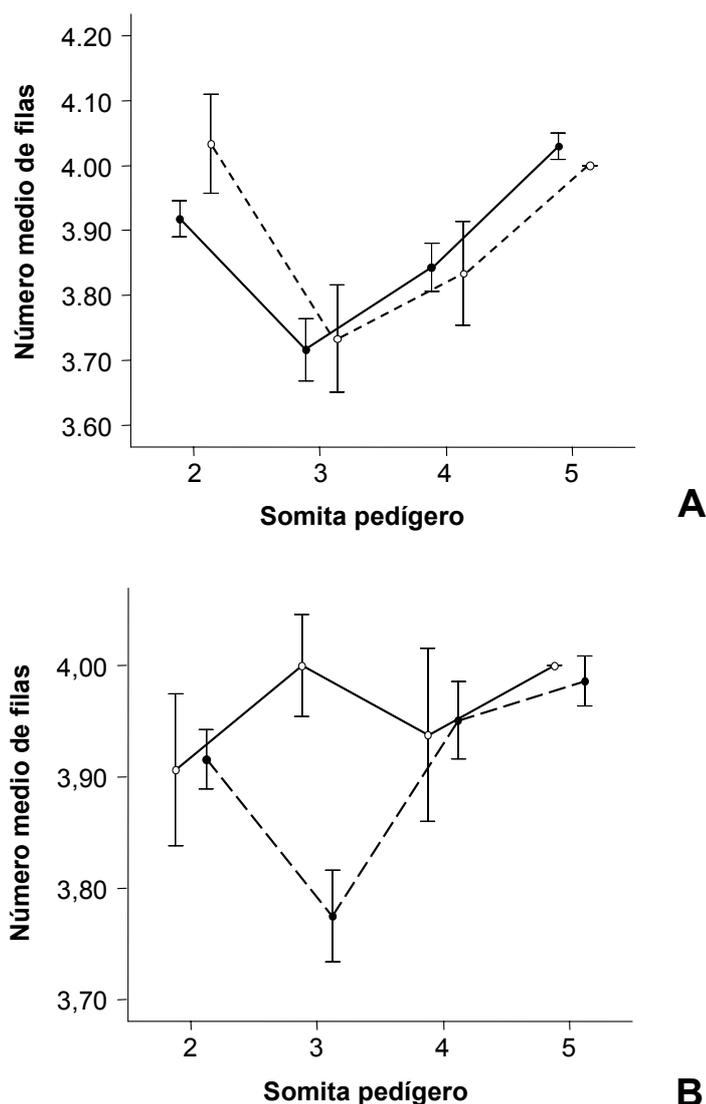


Figura 4.27. Media (\pm D.T.) del número de filas de espínulas en los somitas pedígeros 2-5 de *B. umigamecolus* del Mediterráneo español (puntos negros, líneas continuas) y Japón (puntos blancos, líneas discontinuas). (a) Machos. (b) Hembras.

Tabla 4.2. Media (D.T.) de las variables morfométricas (en μm) medidas en muestras de machos y hembras de *Balaenophilus* sp. de 4 tortugas bobas del Mediterráneo español (20 especímenes de cada sexo por tortuga) y *B. umigamecolus* de 1 tortuga de Japón (14 machos y 18 hembras). Las tortugas están identificadas por números. Las abreviaturas de las variables se encuentran en la figura 4.1.

Sexo	Variable	Localidad				Japón
		España				
		1	2	3	4	5
Machos	LECD	374 (14)	374 (13)	365 (19)	349 (12)	369 (15)
	LMU	789 (28)	799 (33)	765 (38)	730 (34)	727 (40)
	LP1	580 (18)	597 (14)	581 (25)	536 (18)	563 (15)
	LP2	279 (10)	285 (10)	279 (12)	254 (9)	273 (9)
	LP3	287 (11)	292 (10)	281 (13)	260 (7)	272 (20)
	LP4	264 (10)	268 (7)	259 (13)	238 (9)	246 (9)
Hembras	LECD	381 (18)	384 (15)	396 (21)	365 (17)	401 (12)
	LMU	807 (52)	822 (52)	830 (50)	799 (53)	823 (29)
	LP1	547 (25)	578 (17)	590 (30)	528 (27)	548 (19)
	LP2	273 (13)	286 (8)	291 (17)	259 (13)	278 (8)
	LP3	281 (12)	289 (7)	294 (16)	263 (13)	279 (10)
	LP4	259 (12)	268 (9)	272 (17)	246 (13)	249 (9)

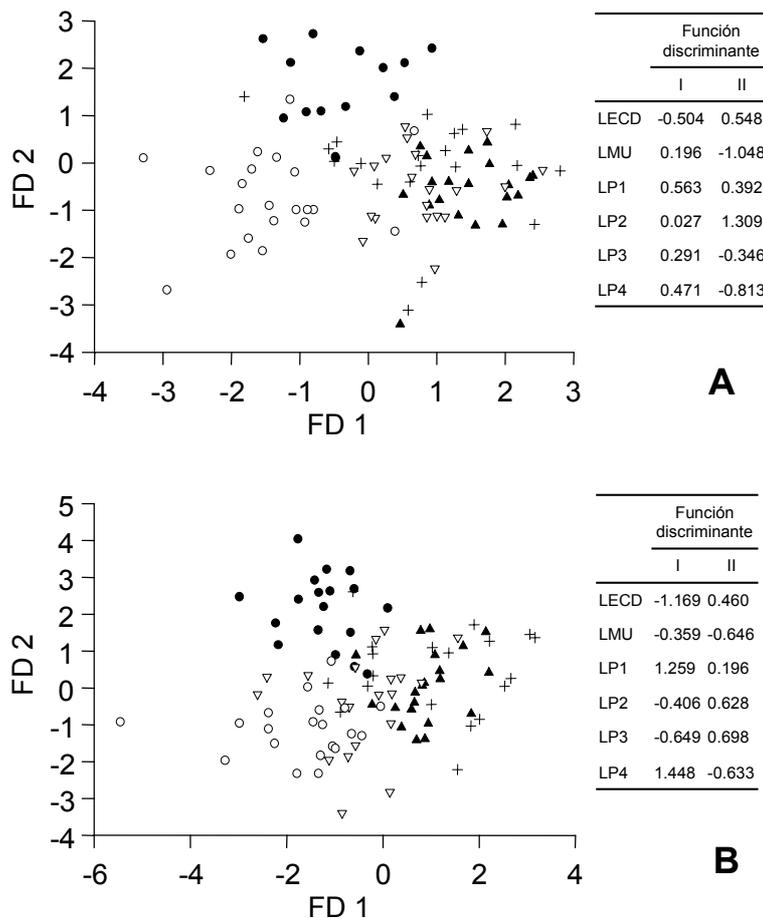


Figura 4.28. Diagrama de puntos con las puntuaciones de las funciones discriminantes 1 y 2 para las variables morfométricas medidas en especímenes de *B. umigamecolus* del Mediterráneo español y Japón. Los coeficientes de las funciones discriminantes se indican en las tablas a la derecha. (A) Machos. (B). Hembras. Los símbolos identifican las tortugas individuales donde los especímenes fueron recolectados. Los círculos negros identifican a los especímenes de Japón.

4.4. DISCUSIÓN

Los especímenes de *B. umigamecolus* y de *Balaenophilus* sp. estudiados son prácticamente idénticos con respecto a patrones de segmentación, setación y ornamentación. Sólo se encontraron diferencias en el patrón de filas de espínulas en los somitas pedígeros y en la morfometría. Aunque estas diferencias podrían estar relacionadas con la distancia geográfica, hay que tener en cuenta que los especímenes de *B. umigamecolus* proceden de una sola tortuga y, por tanto, se podrían confundir los efectos geográficos con los del individuo hospedador. Para atenuar este problema, seleccionamos especímenes de *Balaenophilus* sp. de varias tortugas. De este modo, se pudo controlar, hasta cierto punto, la influencia potencial del efecto hospedador sobre caracteres que, aparentemente, variaban por razones geográficas.

Respecto al número de filas de espinas, no detectamos diferencias entre los especímenes de *Balaenophilus* sp. recolectados de las diferentes tortugas. Sin embargo, las hembras de *Balaenophilus* sp. presentaron más filas de espínulas significativamente en el somita 3 que las de *B. umigamecolus*, lo que indicó que esta diferencia podría ser de naturaleza geográfica.

El análisis morfométrico, sin embargo, reveló que el individuo hospedador afectaba la morfología de los especímenes de *Balaenophilus* sp. De acuerdo con esto, los especímenes de *B. umigamecolus* podrían diferir de los de *Balaenophilus* sp. simplemente porque los primeros fueron recolectados de un único hospedador. Sin embargo, la segregación de *B. umigamecolus* se produjo a lo largo del segundo eje discriminante, mientras que la segregación entre especímenes de *Balaenophilus* sp. se produjo en el primer eje. Esta ordenación no debería esperarse a menos que las diferencias de *B. umigamecolus* fueran geográficas. Adviértase también que las hembras eran, morfológicamente, más diferentes que los machos, lo cual está de acuerdo con las diferencias sexuales, mencionadas anteriormente, en los patrones de espinulación de los somitas.

Asumiendo que las diferencias entre *B. umigamecolus* y *Balaenophilus* sp. son geográficas, la cuestión es si éstas podrían legitimar la consideración de *Balaenophilus* sp. como una nueva especie. Nosotros consideramos que sí. La especiación en organismos marinos, incluyendo la de copépodos harpacticoides, viene acompañada, con frecuencia, de variaciones morfológicas muy poco obvias entre los linajes divergentes (Palumbi, 1992, 1994; Knowlton, 1993, 2000; Taylor *et al.*, 1998; Rocha-Olivares *et al.*, 2001; Goetze, 2003). Así, muchas especies de harpacticoides se han descrito como especies pseudogemelas (“pseudosibling species”, *sensu* Knowlton, 1993) porque sólo pueden diferenciarse mediante sutiles diferencias en patrones de segmentación y setación y, secundariamente, en el tamaño del cuerpo y en la forma (ver Huys y Boxshall, 1991; Rocha-Olivares *et al.*, 2001; Boxshall y Halsey, 2004, y

referencias incluidas). De hecho, el nivel de diferenciación morfológica observada entre *B. umigamecolus* y *Balaenophilus* sp. concuerda con el de algunas especies congénicas de otros géneros de harpacticoides (véanse referencias en, p.e., Huys y Boxshall, 1991). Sin embargo, por el momento decidimos no erigir una especie nomenclatural por dos razones. En primer lugar, no encontramos caracteres inequívocos para determinar *Balaenophilus* sp. En segundo lugar, se consideró que el reconocimiento formal de esta nueva especie debería venir acompañado por una comparación con *B. umigamecolus* utilizando marcadores moleculares. En el presente estudio no se intentó realizar dicha comparación ya que los únicos especímenes existentes de *B. umigamecolus*, de donde proviene una de las muestras que se examinaron, fueron fijados en formol 20% (Ogawa *et al.*, 1997). Aunque es posible extraer ADN de organismos fijados en formol tamponado (Bucklin y Allen, 2003), existen evidencias que sugieren que dicha fijación genera una alta frecuencia de alteraciones en las secuencias (Williams *et al.*, 1999), lo que podría producir confusión con las verdaderas diferencias poblacionales entre las muestras.

La reducción o desaparición de flujo de genes en organismos oceánicos depende principalmente de dos factores, a saber, una dispersión limitada, a menudo relacionada con barreras oceánicas, y/o una especificidad divergente a condiciones ecológicas y oceánicas (Lee, 2000; Goetze, 2003). Este segundo factor parece ser de escasa importancia para explicar la divergencia entre *Balaenophilus* sp. y *B. umigamecolus* porque, hasta donde se sabe, ambas especies de copépodos habitan la misma especie de hospedador, seleccionan los mismos microhábitats y desarrollan su ciclo vital completo en dicho hospedador (Ogawa *et al.*, 1997; ver capítulos 3 y 5). No parece haber, por lo tanto, presiones selectivas que conduzcan a una especialización ecológica divergente. Por el contrario, la capacidad dispersiva podría haber jugado un papel significativo en la divergencia geográfica de estos copépodos. Rawson *et al.* (2003), trabajando sobre otro simbiote obligado de tortugas marinas, el balánido coronúlido *Chelonibi. testudinaria* (ver Cap.3), demostraron que la dispersión mediada por el hospedador podría haber tenido un impacto importante en los patrones de variación genética de las poblaciones de estos balánidos. Curiosamente, esta divergencia iba acompañada por una aparente ausencia de variación morfológica significativa y, por tanto, Rawson *et al.* (2003) sugirieron que *Ch. testudinaria* representa, realmente, un complejo de especies crípticas. La posibilidad de que un fenómeno similar pueda haber ocurrido en especies del género *Balaenophilus* merece atención para posteriores estudios. El uso de marcadores moleculares, con nuevo material de Japón, será un paso necesario para confirmar la separación entre estas especies. Futuros estudios que investiguen la existencia de nuevas especies de *Balaenophilus* en otras poblaciones de *C. caretta* o, incluso, de otras especies de tortugas marinas, podrían permitir la obtención de una visión más completa de la filogeografía de las especies de este género. A este respecto, la diminuta talla y la aparente falta de preferencia de hábitat de estos

copépodos podría representar un serio problema, a no ser que se llevara a cabo un examen de las tortugas extremadamente cuidadoso.

5. ALIMENTACIÓN DE *BALAEOPHILUS* SPP. (COPEPODA: HARPACTICOIDA): ¿UN ECTOPARÁSITO MARINO QUE SE ALIMENTA DE QUERATINA?

Nota aclaratoria:

Dado que, por el momento, los individuos del Mediterráneo no se han diferenciado de *B. umigamecolus* taxonómicamente y que es poco probable que las posibles distintas especies de *Balaenophilus* en la tortuga boba tengan distinto hábitat y alimentación, por comodidad, en este capítulo agruparemos a los individuos de *B. umigamecolus* (Japón) y los de *Balaenophilus* sp. (Mediterráneo) como *B. umigamecolus sensu lato*.

5.1. INTRODUCCIÓN

Los copépodos harpacticoides están considerados, principalmente, como organismos marinos epibentónicos, aunque muchas especies han explotado exitosamente una amplia variedad de otros hábitats marinos, salobres y de agua dulce (Huys y Boxshall, 1991). Los harpacticoides han sido también capaces de asociarse a otras especies de metazoos hospedadores pertenecientes a 9 filos distintos (Huys y Boxshall, 1991; Boxshall y Halsey, 2004). Desde el punto de vista de la evolución de sus estrategias vitales, existe una interesante cuestión que concierne al tipo de relación, comensal o parásita, que los harpacticoides han establecido con sus hospedadores (Ho, 2001). En algunos casos se ha sugerido que existe parasitismo basándose en aparentes adaptaciones de los aparatos bucales (p.e., Kim, 1991) o de efectos patológicos (p.e., López-González *et. al.*, 2000). En muchos casos, sin embargo, la distinción entre comensalismo y parasitismo es más difícil de establecer, y esto ha generado una variada nomenclatura, acuñándose términos como “semiparásito” o, más neutrales, como “organismo asociado” (Ho, 2001). El problema básico es que los harpacticoides presentan una gran versatilidad alimenticia, incluyendo microalgas (Carman y Thistle, 1985), bacterias (Rieper, 1978; 1982) y tejido animal (López, 1982; Guidi, 1984; Seifried y Dürbaum, 2000). La principal fuente trófica de la mayoría de especies parece consistir en partículas de materia orgánica y, más probablemente, de la película de bacterias o algas que se asocia a ellas (Dole-Olivier *et al.*, 2000; Dahms y Qian, 2004). En resumen, la cuestión que se suscita es si los harpacticoides simbioses obtienen sus nutrientes del tejido del hospedador, de la epibiota asociada a éste, o de ambos.

Hasta la fecha sólo se han citado 5 especies de harpacticoides asociadas a vertebrados, aunque 3 de ellas sólo en ocasiones aisladas; *Neoscutellidium yeatmani* (Tisbidae) en un pez antártico (Zwerner, 1967), y *Harpacticus pulex* y *Harpactichechus manatorum* (Harpacticidae) en mamíferos marinos (Humes, 1964; Ortiz *et al.*, 1992). Tan sólo las especies incluidas en el género *Balaenophilus* (Balaenophilidae) están ampliamente distribuidas. *Balaenophilus unisetus* presenta una distribución cosmopolita, hallándose en las barbas de ballenas del género *Balaenoptera* (Arvy, 1982; Raga y Sanpera, 1986). En la piel de la tortuga boba se ha citado *B. umigamecolus* en individuos de Japón (Ogawa *et al.*, 1997) y *Balaenophilus* sp. en individuos del Mediterráneo (presente estudio) (ver Cap. 4).

Existe cierta controversia entre el tipo de asociación que las especies del género *Balaenophilus* han establecido con sus hospedadores. Vervoort y Tranter (1961) indicaron que *B. unisetus* era comensal basándose en la observación al microscopio óptico de los contenidos digestivos de especímenes procedentes de una ballena azul (*Balaenoptera musculus*) de Australia. Según sus observaciones, estos contenidos consistían, principalmente, en algas unicelulares esféricas, completa o parcialmente digeridas, y plástidos. Basándose en la morfología de sus apéndices orales, estos autores sugerían que *B. unisetus* podría raspar las algas directamente de la superficie de la barba. Sin embargo, Ogawa *et al.* (1997) estudiaron el contenido digestivo de *B. unisetus* procedentes de rorcual común (*Balaenoptera physalus*) de Galicia y no encontraron ningún resto de algas. Asimismo, estos autores estudiaron el contenido de la otra especie, *B. umigamecolus*, con idéntico resultado, aunque sí encontraron que la apariencia microscópica de dichos contenidos digestivos era similar a la de la epidermis de la tortuga hospedadora. De acuerdo con Ogawa *et al.* (1997), ambas especies de *Balaenophilus* podrían alimentarse de tejido del hospedador, siendo, pues, verdaderos parásitos.

En el presente estudio se ha investigado la relación que existe entre las especies del género *Balaenophilus* y sus hospedadores de forma detallada. En primer lugar, se describen los hábitats donde aparecen estas especies en el hospedador lo que, en el caso de *B. umigamecolus* *s.l.*, representa una información novedosa (ver Ogawa *et al.* 1997). A continuación, se utilizarán técnicas inmunohistoquímicas y de microscopía electrónica de barrido (MEB) para analizar los contenidos digestivos de estos copépodos. Finalmente, en el caso de *B. umigamecolus* *s.l.*, se llevará a cabo un estudio histopatológico para evaluar el potencial impacto patogénico de esta especie en la tortuga boba. Los resultados son particularmente interesantes ya que sugieren que las especies del género *Balaenophilus* podrían estar adaptadas para alimentarse de queratina, lo que representaría una novedad evolutiva entre los crustáceos.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Muestras

Para el estudio de *B. unisetus*, el Dr. J.A. Raga examinó un total de 22 rorcuales comunes, *B. physalus*, (9 machos y 13 hembras; longitud media \pm D.E.: $18,1 \pm 1,7$ m; rango: 14,9 - 20,7). Las ballenas procedían de capturas realizadas en las costas de Galicia durante las actividades balleneras del periodo 1980-1984 (Raga y Sanpera, 1986). Se examinó cuidadosamente la cavidad bucal y barbas de cada ballena durante la etapa de despiece de los cadáveres en la estación ballenera de Caneliñas, Galicia. El número de individuos de *B. unisetus* era tan grande que no se intentó estimar su número. Sólo se tomaron pequeñas muestras, que fueron lavadas en solución salina y posteriormente fijadas y conservadas en etanol 70%.

Para el estudio de la presencia de *B. umigamecolus s.l.*, se examinaron 52 individuos de *C. caretta* procedentes de varamientos en las costas de la Comunidad Valenciana (entre 40°25' N, 0°26'E y 37°51'N, 0°45'O) desde 1996 hasta 2005. Todas las tortugas eran sexualmente inmaduras (LCC \pm SD: $54,2 \pm 9,9$ cm; rango: 29,0-71,5cm). Algunas tortugas se examinaron inmediatamente a la llegada al laboratorio, aunque la mayoría se congelaron a -20°C hasta su examen. Dado su pequeño tamaño y transparencia, fue muy difícil localizar *in situ* los ejemplares de *B. umigamecolus s.l.*, incluso con la ayuda de una lupa binocular de brazo lateral. Por tanto, los especímenes se recolectaron, generalmente, tras lavar las tortugas con agua del grifo en una mesa de necropsias móvil con desagüe central, lo que permitía filtrar el agua procedente del lavado a través de un tamiz de luz 0,2mm. Mediante este proceso se retenían todos los individuos desde el cuarto estado copepodial hasta el estado adulto. El material recolectado se fijó y preservó en etanol 70% para su examen posterior. Se realizó una estimación tentativa del nº de copépodos por tortuga. Para ello, se agitaba el recipiente con el material recogido de cada tortuga y se tomaba una submuestra de volumen conocido, que era examinado a la lupa binocular (x10). El número de ejemplares de *B. umigamecolus s.l.* de la submuestra fue utilizado para estimar el número total de copépodos en cada tortuga.

También se llevó a cabo un examen detallado de los lugares de infección de *B. umigamecolus s.l.* en 6 tortugas. En concreto, se rasparon cuidadosamente con una hoja de bisturí el caparazón, plastrón, extremidades, cabeza, cuello, región axilar, inguinal, cloacal y orificios naturales. Se puso especial atención en el examen de los espacios situados entre las escamas y placas, heridas, cicatrices y agregaciones de epizoitos y algas. El material raspado se lavó en solución salina y se examinó con una lupa binocular.

5.2.2. Estudio con MEB del contenido digestivo

Se seleccionaron 20 especímenes de cada sexo y especie de copépodo para su examen con el MEB. Los especímenes fueron deshidratados en una serie de alcoholes de gradación creciente y se secaron mediante la técnica del punto crítico en CO₂. A continuación, se montaron en un soporte sobre una cinta adhesiva de carbono de doble cara. Entonces, se diseccionaron y el tubo digestivo se abrió con una aguja fina bajo una lupa binocular. Los bolos de alimento se extrajeron y disgregaron. A continuación, los especímenes se recubrieron con una capa de oro-paladio de un grosor de 25-30nm en una unidad recubridora Bio-Rad Sc 500, siendo examinados y fotografiados en un microscopio electrónico de barrido Hitachi 4100FE a un voltaje de 10 kV. Asimismo, se procesaron, examinaron y fotografiaron en el MEB muestras de piel pericloacal de tortuga boba y raspados superficiales de una barba de rorcual común para su compararlos con el contenido digestivo de *B. umigamecolus s.l.* y *B. unisetus*, respectivamente.

5.2.3. Inmunohistoquímica

Se obtuvieron secciones parafinadas de 4 µm de especímenes de *B. unisetus* y *B. umigamecolus s.l.*, montadas sobre portaobjetos recubiertos de gelatina para que el corte histológico con la muestra se adhiriera durante el proceso. Se desparafinaron las secciones en xilol y se hidrataron mediante concentraciones decrecientes de alcohol etílico (100%, 96%, 70%) y agua destilada. Para bloquear la peroxidasa endógena, se empleó H₂O₂ al 3% en metanol absoluto durante 30 minutos a temperatura ambiente. A continuación, las secciones se lavaron en tampón TBS (Pierce, Rockford, IL) y se sometieron a un tratamiento enzimático con tripsina al 0,1% (Tipo II-s, Sigma) en TBS durante 20 minutos. Las secciones se lavaron de nuevo en TBS y se preincubaron con suero normal de cabra (Dako A/S) al 2% en tampón 0,05 M Tris/HCl (pH 7,6), durante 60 minutos, con el fin de neutralizar las zonas antigénicas no específicas. Seguidamente, los portaobjetos se incubaron durante toda la noche con el anticuerpo primario, un monoclonal de ratón anti-queratina humana (Dako M0821, clon MNF116) diluido a 1:25 en tampón Tris-BSA (albúmina de suero bovino) a 4°C. Se repitió el lavado en TBS y, a continuación, las secciones se incubaron en cámara húmeda durante 60 minutos a temperatura ambiente con el anticuerpo secundario, un monoclonal IgG biotinilado de cabra anti-ratón (Dako A/S). Tras lavarse de nuevo en TBS, las secciones se incubaron durante 60 minutos con el complejo avidina-biotina-peroxidasa (ABC), diluido a 1:100 en TBS. Se repitió el lavado en TBS y fueron expuestas al cromógeno, 3,3'-diaminobenzidina (DAB) (Sigma), a una concentración de 0,5 mg DAB / ml TBS con 0,05% de H₂O₂. A continuación, las secciones se lavaron en agua destilada durante 5 minutos y se contratiñeron con hematoxilina acuosa de Mayer durante 5 segundos. Por último, se lavaron en agua corriente, se deshidrataron

en concentraciones crecientes de etanol, se aclararon en xilol y se montaron permanentemente en DBP (dibutilftalato).

5.2.4. Histopatología

Se tomaron 2 muestras de piel de una tortuga boba que presentaba lesiones superficiales aparentemente asociadas a *B. umigamecolus s.l.* y otras 4 muestras de piel, sin lesiones, de otras 4 tortugas infectadas con *B. umigamecolus s.l.*, para comparar. Todas las tortugas utilizadas estaban recién muertas. Las muestras se fijaron en formol tamponado neutro al 10%, y se obtuvieron secciones parafinadas de 4µm, que se montaron sobre portaobjetos siguiendo técnicas estándar en histología, tiñéndose con distintas técnicas: hematoxilina-eosina (HE), Ziehl-Neelsen (ZN), Giemsa (G) y ácido periódico-Schiff (PAS). A continuación, se estudiaron al microscopio óptico a 500x.

5.2.5. Criterios estadísticos y terminología

La terminología ecológica sigue la recomendada y usada por Bush *et al.* (1997). Se ha utilizado el método exacto de Sterne para establecer los límites de confianza (I.C.) al 95%, en la prevalencia de las especies de *Balaenophilus* (Reiczigel, 2003), y 5000 repeticiones “bootstrap” para establecer el I.C. 95% del número medio de ejemplares por individuo hospedador (Rózsa *et al.*, 2000). Estos análisis se han llevado a cabo con el programa informático Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel y Rózsa, 2001).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Patrones de infección

La prevalencia de *B. unisetus* fue del 90,9% (I.C 95%: 70,9-98,4%). Se encontraron infecciones intensas de estos copépodos en las barbas de las ballenas, formando, en la mayoría de los casos, manchas blanco-amarillentas. También se pudieron observar individuos en las comisuras bucales.

La prevalencia de *B. umigamecolus s.l.* fue del 82,7% (I.C. 95%: 70,3-90,9%) y la intensidad media fue de 863 (386-2108). En las 6 tortugas estudiadas con más detalle para averiguar los lugares de infección, *B. umigamecolus s.l.* apareció, en la mayoría de los casos, en la “región bisagra” existente entre las placas córneas de mayor tamaño de las extremidades y en la región pericloacal. En una tortuga, *B. umigamecolus s.l.* estaba asociado a lesiones blanquecinas de la piel fina del cuello y de la región superior de las extremidades posteriores

(estas lesiones aparecen descritas con detalle más adelante). No apareció ningún copépodo en el espaldar ni en el plastrón de ninguna de las tortugas.

5.3.2. Contenidos digestivos

Los contenidos digestivos de los individuos de *B. unisetus* estudiados se hallaban empaquetados en 1 ó 2 bolos de alimento, observables fácilmente al microscopio óptico, en el intestino medio anterior y posterior (Figs. 5.1A y B). Los bolos estaban compuestos en su mayor parte por material no identificable, aunque aparecían fragmentos laminares acanalados en cantidad apreciable (Figs. 5.1C y D) cuya superficie tenía gran semejanza con la de las muestras de barba de rorcual común que habíamos preparado para su comparación (Figs. 5.1E y F). En algunos bolos encontramos restos de, al menos, dos especies de diatomeas que no pudimos identificar por estar muy fragmentadas (Fig. 5.1G). Con mayor frecuencia aparecieron bacterias cocoides en el alimento que, en ocasiones, podían formar la mayor parte del bolo (Fig. 5.1H).

En el caso de *B. umigamecolus s.l.* no se pudieron encontrar bolos de alimento evidentes en ninguno de los ejemplares estudiados en el MEB, aunque sí se hallaron en algún individuo observado con microscopía óptica. El pequeño tamaño de esta especie y la ausencia de bolos de alimento de los ejemplares estudiados hicieron muy difícil la separación e identificación del material del interior del intestino. En todo caso no se halló material identificable. Esto llevó, alternativamente, a examinar la región oral de los especímenes para detectar algún fragmento de comida. De este modo, se examinaron 10 especímenes de *B. umigamecolus s.l.*. Afortunadamente, en dos especímenes se encontraron unos pedazos de tejido aplanado (Figs. 5.2A y B), trabados entre las piezas bucales, que se asemejaban a la epidermis de la zona cloacal de tortuga boba procesada para su comparación.

5.3.3. Immunohistoquímica

Pudo observarse una tinción positiva para queratina en los bolos de alimento de todos los especímenes de *B. unisetus* examinados, aunque el grado de positividad variaba desde suave a muy intensa según el ejemplar de procedencia (Figs. 5.3A y B). En los especímenes de *B. umigamecolus s.l.* no encontramos reacción inmunohistoquímica evidente.

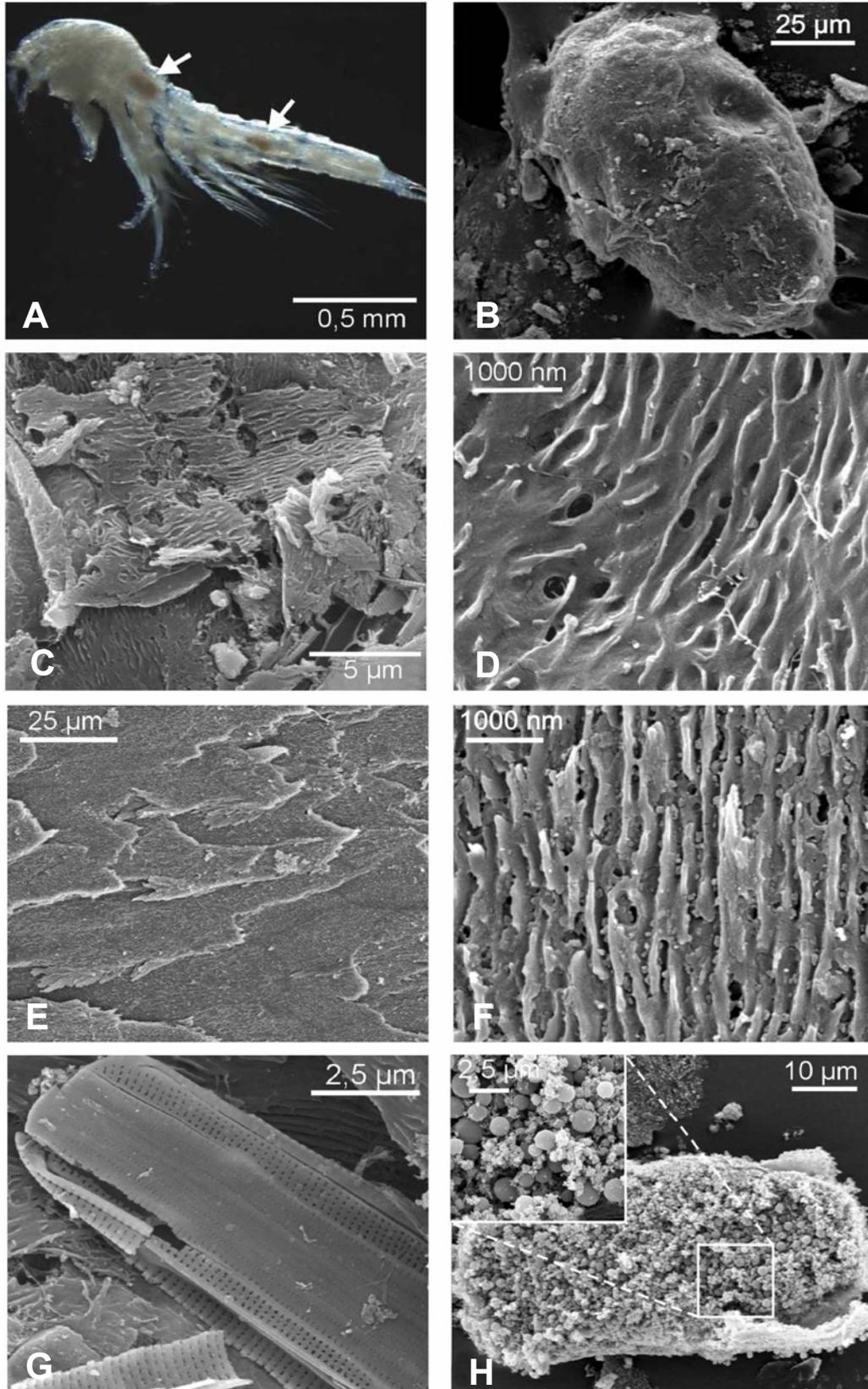


Figura 5.1. Estudio de la dieta de *Balaenophilus unisetus*. A, espécimen completo con bolos de alimento (flechas) en el digestivo anterior y medio. B, bolos de comida extraídos del digestivo. C, posible fragmento de tejido de barba de rorcual común extraído de un bolo de alimento. D, detalle de tejido de barba de rorcual común en un bolo de alimento. E, superficie de barba de *Balaenoptera physalus* seca a pocos aumentos. Obsérvese la estructura laminar. F, detalle de barba seca. G, diatomea no identificada de un bolo de comida. H, agregación de bacterias cocoides en un bolo de comida.

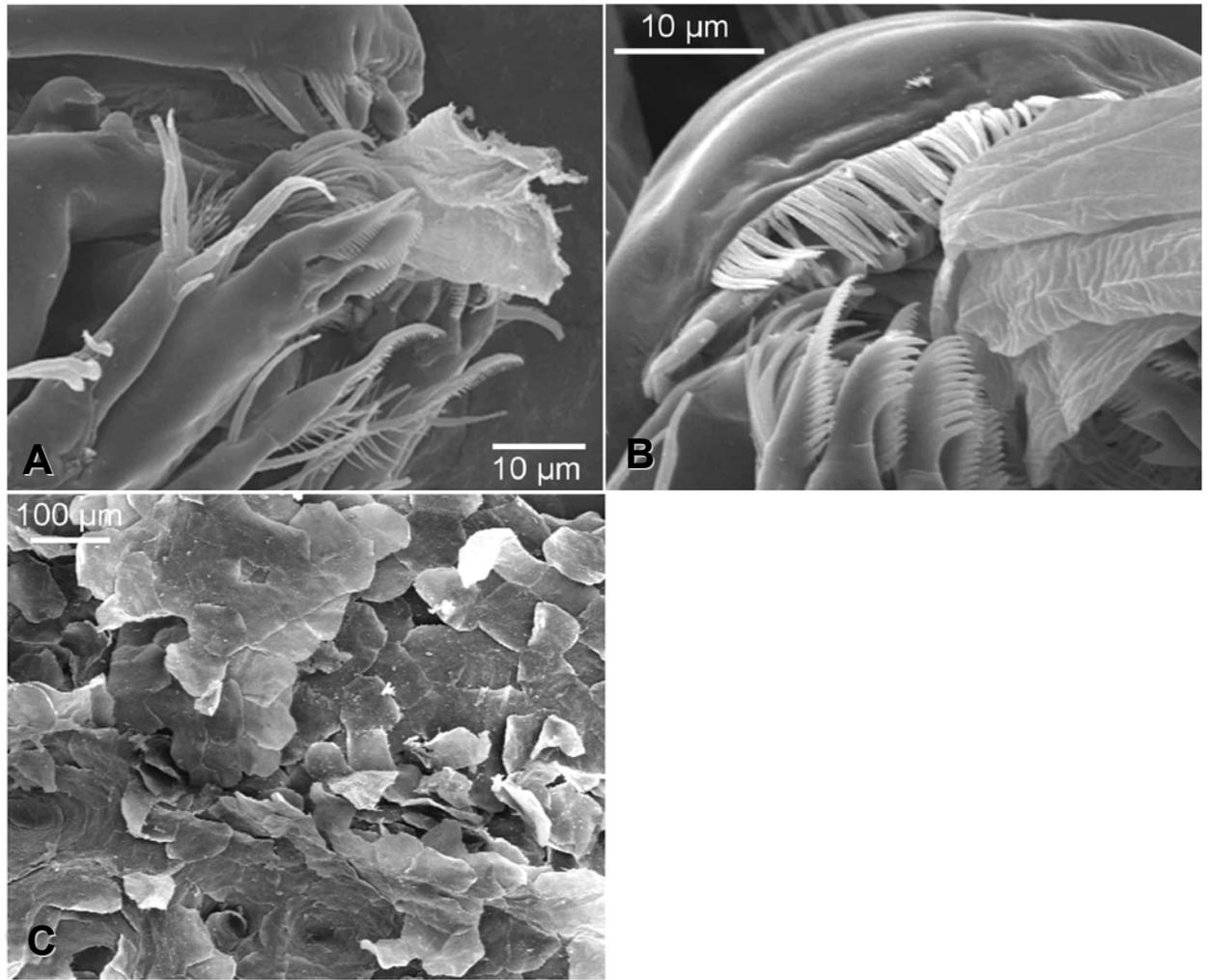


Figura 5.2. Análisis de la dieta de *Balaenophilus umigamecolus s.l.* Vista lateral (A) y frontal (B) de la región bucal de dos especímenes. Obsérvese las piezas de tejido que están siendo procesadas por piezas bucales. C, superficie pericloacal de *Caretta caretta* mostrando descamaciones de tejido.

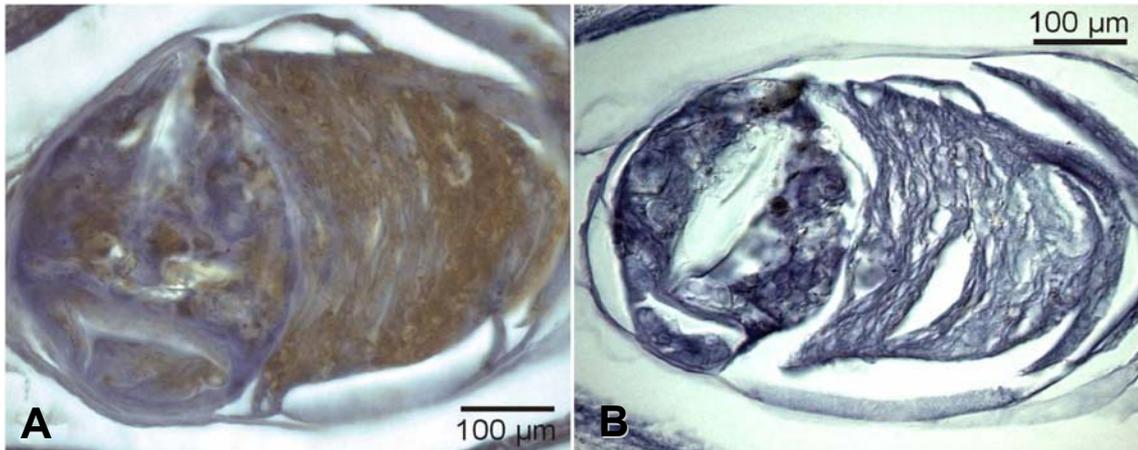


Figura 5.3. Estudio inmunohistoquímico de bolos de alimento de *Balaenophilus unisetus*. A, corte histológico (4µm) con inmunodetección positiva para queratina. B, corte del control negativo.

5.3.4. Histopatología

Solamente 1 de las 52 tortugas bobas estudiadas presentó lesiones asociadas a *B. umigamecolus s.l.*. Se observaron 12 lesiones maculares en el cuello y región inguinal, de color blanco-amarillento, con forma irregular, con bordes bien delimitados y de unos 2cm² (Fig. 4A). Bajo la capa superficial queratinosa de estas máculas se hallaron numerosos individuos de *B. umigamecolus s.l.* (Fig. 5.4B).

La observación microscópica reveló disqueratosis, espacios perinucleares en el estrato de Malpigio superior y acantosis (Figs. 5.4C y D). Las tinciones de ZN también revelaron tinción de fucsina de gránulos de distinto tamaño en el estrato disqueratótico de Malpigio de la lesión (Fig. 5.4E). En el subcutis se observó una reacción suave, consistente en un incremento de la presencia de fibroblastos y la presencia de infiltrados linfoides perivasculares y agregados de granulocitos. Las muestras de control de 2 tortugas infectadas con 1193 y 585 parásitos mostraron ligeras señales de reacción en el tejido, consistentes en el incremento de la presencia de fibroblastos e infiltraciones moderadas de granulocitos y linfocitos. No se observó ninguna alteración microscópica en las muestras del tejido procedente de 2 tortugas infectadas con 113 y 10 parásitos.

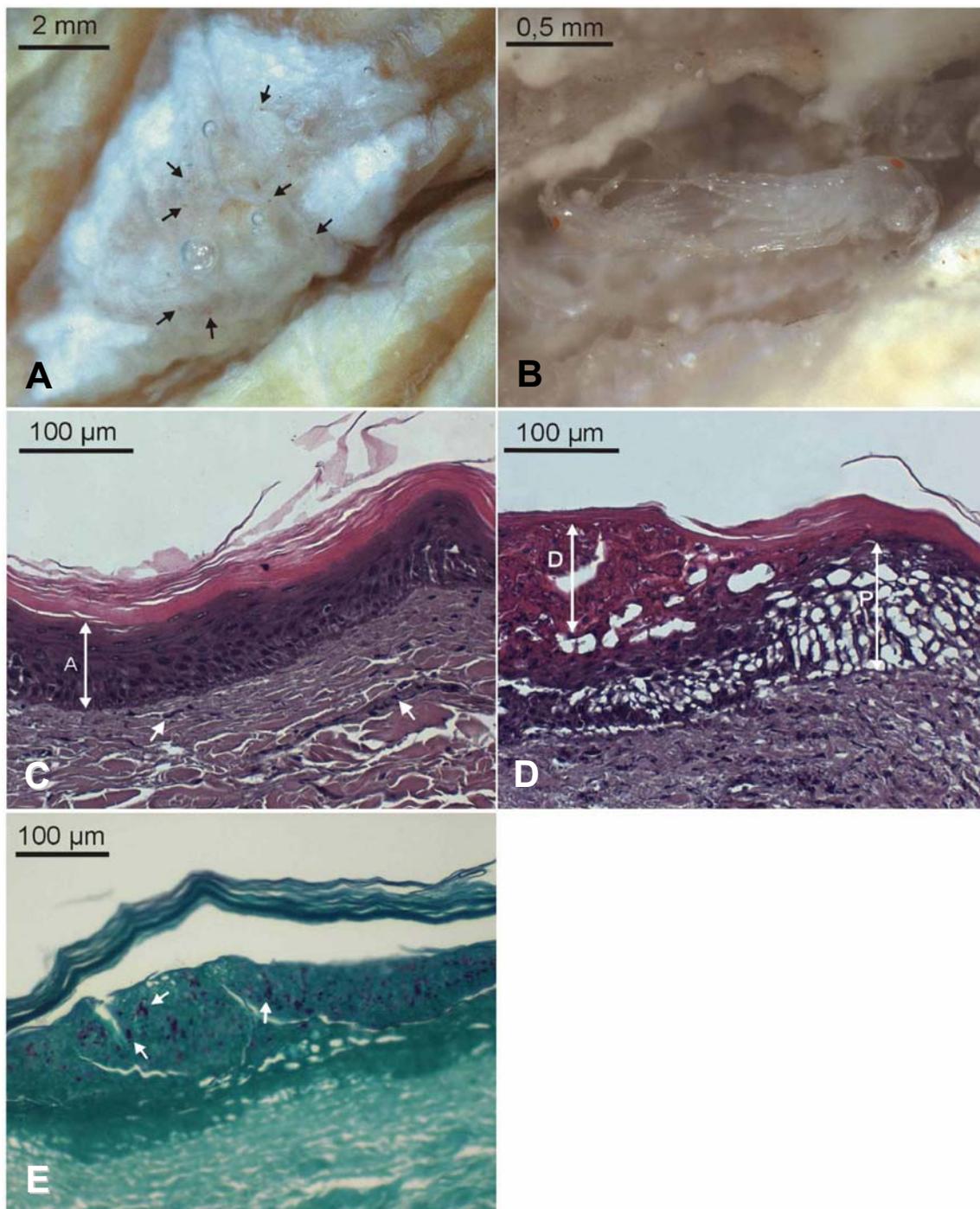


Figura 5.4. Patología de *Balaenophilus umigamecolus s.l.* en *Caretta caretta*. A, lesión de piel con individuos de *B. umigamecolus s.l.* bajo la superficie (las flechas señalan los ojos bajo la capa superficial translúcida). B, individuos adultos y juveniles de *B. umigamecolus s.l.* tras retirar la superficie descamada. C, corte histológico de una lesión teñida con H-E mostrando acantosis (A). La flechas señalan una infiltración leve de leucocitos. D, corte histológico de una lesión teñida con H-E mostrando disqueratosis. Obsérvense también los espacios perinucleares claros en el estrato de Malpigio superior (P), que probablemente es un artefacto de la fijación o una consecuencia de autólisis *postmortem*. E, corte histológico de una lesión teñida con Ziehl-Neelsen, mostrando gránulos teñidos con fucsina de tamaño variable (flechas) en la epidermis disqueratótica.

5.4. DISCUSIÓN

El presente estudio sugiere con claridad que ambas especies de *Balaenophilus* ingieren tejido del hospedador. El examen mediante MEB del contenido intestinal de *B. unisetus* reveló la presencia de gran cantidad de trozos de tejido con un aspecto similar al de la superficie de la barba del rorcual común, hallazgo que fue confirmado por la prueba inmunohistoquímica. La superficie de las barbas de las ballenas se compone de una gruesa capa de α -queratina (Rice, 2002) y todos los bolos de alimento de los ejemplares estudiados de *B. unisetus* mostraron inmunoreactividad para esta proteína, indicando así su ingestión. En el caso de *B. umigamecolus s.l.* no se pudo detectar la presencia de tejido de piel de tortuga en el interior del aparato digestivo en ninguno de los ejemplares estudiados, ni mediante el MEB ni con el test inmunohistoquímico. Sin embargo, se obtuvo la evidencia directa de que *B. umigamecolus s.l.* ingería, aparentemente, pedazos de tejido de tortuga. Además, el estudio histopatológico mostró una reacción perceptible del hospedador a la erosión de la epidermis, habiendo evidencia de que dichas erosiones estaban causadas por *B. umigamecolus s.l.*; el grado de reacción del hospedador era directamente proporcional a la densidad de estos copépodos y, en una tortuga, había lesiones claramente asociadas a dicha especie.

Sin embargo, según se comentó en la introducción, el problema consiste en comprobar si las especies de *Balaenophilus* extraen sus nutrientes del tejido del hospedador, de la epibiotas asociada, o de ambos. Las piezas bucales de las dos especies de *Balaenophilus* parecen estar adaptadas para el raspado de superficies (Vervoort y Tranter, 1961; Ogawa *et al.*, 1997) y, por tanto, estos copépodos podrían ingerir el tejido del hospedador a la vez que la epibiotas adherida a él. A continuación, se evaluarán las evidencias disponibles a favor y en contra del uso de ambos recursos tróficos potenciales.

En el caso de *B. unisetus*, la explotación de la epibiotas está apoyada por Vervoort y Tranter (1961), quienes observaron una gran abundancia de algas unicelulares en el contenido digestivo de los especímenes analizados. En el presente estudio se hallaron restos de algas muy escasos y dispersos en la muestra aunque, sin embargo, se encontraron abundantes bacterias cocoides que podrían haber servido como recurso alimenticio alternativo. Sin embargo, de acuerdo con esta hipótesis, no es sencillo explicar la masiva presencia del tejido del hospedador en los bolos de alimento, o por qué *B. unisetus* parece seleccionar, solamente, las barbas de las ballenas como hábitat; la piel de las ballenas está mucho menos expuesta a las corrientes del agua y sostiene una película muy rica en diatomeas y bacterias (Arvy, 1982 y referencias incluidas).

Con respecto a *B. umigamecolus s.l.*, la película de la diatomeas que crece en la superficie de la tortugas (Schwartz, 1992) podría servir también como recurso trófico. Sin

embargo, en el presente estudio no se ha encontrado a esta especie en el caparazón, donde la epibiota de algas está más desarrollada (Schwartz, 1992), sino en áreas de tejido fino, como son las regiones “bisagra” entre las escamas de las aletas y la región pericloacal. Además, se detectaron individuos alimentándose, aparentemente, de piel desnuda del hospedador. Finalmente, *B. umigamecolus s.l.* fue encontrado asociado a lesiones superficiales probablemente producidas, o agravadas, por una substancial consumición de piel.

En resumen, existe una evidencia clara de que *B. umigamecolus s.l.* utiliza el tejido del hospedador como recurso alimenticio. El caso de *B. unisetus* es más problemático porque las barbas de ballena están compuestas de α -queratina casi pura y, por lo tanto, se debe asumir que estos copépodos son capaces de digerir esta proteína. Sin embargo, dentro del gran grupo de los artrópodos, la capacidad de utilizar la queratina como recurso trófico se limita, al parecer, a varios cientos de especies de insectos (Gerard, 2002). Los ciámidos (Amphipoda) son los únicos crustáceos conocidos que se alimentan de piel de vertebrados marinos diferentes de peces, pero no parecen ser capaces de digerir la queratina de las células (Schell *et al.*, 2000).

El hecho de que las especies del género *Balaenophilus* hayan desarrollado asociaciones obligadas con hospedadores vertebrados tan diferentes podría arrojar algo de luz en esta cuestión. Los organismos parásitos son mucho más específicos respecto al microhábitat que a la especie hospedadora; el rango de posibles hospedadores de un parásito es, en efecto, mayor que el de microhábitats en que puede desarrollarse (Adamson y Caira, 1994). Por lo que sabemos, los microhábitats de las especies de *Balaenophilus* en ballenas y tortugas tienen varios puntos en común que no se cumplen en otros hospedadores marinos. En primer lugar, son ricos en α -queratina (Alexander, 1970; Landmann, 1986; Rice, 2002); las queratinas son escasas en la piel de los organismos marinos, estando restringidas, principalmente, a reptiles, aves y mamíferos (Le Guellec *et al.*, 2004). En segundo lugar, el tejido superficial de estos organismos está en crecimiento constante y puede arrancarse en pequeños fragmentos (Figs. 5.1E y 5.2C); los quelonios son de los pocos reptiles cuya epidermis se exfolia constantemente en áreas muy pequeñas o, incluso, como células sueltas (Landmann, 1986; Alibardi y Thompson, 1999). Además, los microhábitats están sumergidos en el agua permanentemente (tan sólo las hembras de las tortugas marinas pasan breves períodos fuera del agua, durante el proceso de nidificación).

En pocas palabras, se puede especular con que la excepcional asociación de estos copépodos harpacticoides con algunas especies de tetrápodos marinos podría deberse a su habilidad para explotar la queratina en microhábitats permanentemente sumergidos. Esta hipótesis podría verse apoyada si se encontraran más especies de *Balaenophilus* en hábitats ricos en queratina de otras especies de mamíferos y/o reptiles marinos. De hecho, podríamos

hallarnos ante este caso: Ortiz *et al.* (1992) erigieron el género *Harpactichechus* (Harpacticidae) para incluir una especie de harpacticoide, *H. manatorum*, recolectado de la piel de un manatí, *Trichechus manatus*, en Cuba. Sin embargo, tras reexaminar los especímenes de la muestra original, creemos que podrían pertenecer a una especie del género *Balaenophilus* (datos no publicados).

En conclusión, este estudio proporciona evidencias de que las especies del género *Balaenophilus* ingieren tejido del hospedador, lo que abre la interesante posibilidad evolutiva de estos crustáceos sean capaces de explotar la queratina como recurso alimenticio. Clarificar esta última posibilidad es un elemento necesario, pero no suficiente, para dilucidar si estos copépodos pueden considerarse organismos parásitos o comensales. El otro elemento tiene que ver con la definición misma de parásito. Por ejemplo, Bush *et al.*, (2001) definen a los parásitos como “organismos que tienen dependencia trófica directa de un individuo hospedador y, generalmente, le infligen un daño no letal”. Pero, como estos autores apuntan, es difícil adecuar esquemas mentales a la realidad de la naturaleza. Por ejemplo, si *B. unisetus* derivase sus nutrientes de la queratina pero el grado de daño al hospedador fuese pequeño o inexistente (la superficie de la barba de las ballenas está compuesta por tejido inerte), podría ser considerado como un comensal. Si, a la inversa, *B. umigamecolus s.l.* ingiriese tejido de la tortuga para aprovechar la epibiotas asociada a él, pero esto causase un daño a la tortuga (como parece ser el caso), entonces podría ser considerado un ectoparásito.

6. DETERMINANTES DE LAS COMUNIDADES DE EPIZOITOS

6.1. INTRODUCCIÓN

Como puede constatarse en el capítulo anterior, la literatura sobre epizoítos de tortugas marinas mantiene una larga tradición y es relativamente abundante (véanse, p.e., las referencias en Dodd, 1988). Sorprende, sin embargo, la gran escasez de estudios en los que se haya ido más allá de aspectos de índole taxonómico, geográfico o faunístico. Y sorprende, sobre todo, porque es común en la literatura de divulgación sobre tortugas marinas el presentarlas como ecosistemas flotantes (véase, p.e., Báez *et al.*, 2005). Esta visión contrasta con el hecho de que no existe, que sepamos, ningún estudio en ninguna especie de tortuga marina donde se haya realizado una descripción cuantificada de la comunidad de epizoítos a la escala adecuada (el hospedador individual) y, menos aún, una interpretación de los procesos que podrían determinar su estructura. Los intentos más destacables se deben a Caine (1986), y sobre todo, al grupo de Georgia, en los Estados Unidos, dirigido por Michael Frick. En los trabajos de este grupo se han mencionado algunos aspectos que podrían influir en la estructura de las comunidades de epizoítos de *C. caretta* (Frick *et al.*, 2000a), y se han aportado algunas ideas más concretas sobre procesos que operan a nivel de comunidad (p.e., la sucesión de faunas) (Frick *et al.*, 2000b). No obstante, el nivel de cuantificación en todos estos trabajos es todavía muy reducido.

Un problema asociado al interés casi exclusivamente faunístico respecto a los epizoítos de tortugas es que la metodología de estudio, y los datos que se consideran relevantes, varían considerablemente de un estudio a otro. De hecho, en algunos de ellos la descripción metodológica sobre cómo se muestrearon los epizoítos es breve o inexistente (p.e., Frazier *et al.*, 1985, Gramentz, 1988), mientras que en otros se omiten además datos tan básicos como la talla de las tortugas analizadas (Kitsos *et al.*, 2005). Es importante señalar que esta variedad metodológica puede incidir negativamente incluso en las comparaciones geográficas, ya que puede ser imposible discernir qué diferencias se deben a sesgos metodológicos o a factores genuinamente geográficos.

En este capítulo abordamos, por primera vez, el estudio cuantitativo de algunos de los determinantes de la diversidad de epizoítos en *C. caretta*. El estudio está basado en datos de presencia/ausencia de especies, en parte por los sesgos que hubiera supuesto utilizar abundancias de epizoítos obtenidas de tortugas varadas, en parte por las propias dificultades del muestreo. En cualquier caso, consideramos que estudios de este tipo constituyen un punto de

partida esencial para avanzar en nuestra comprensión sobre la estructura de estas comunidades. Por otra parte, en este estudio intentamos cuantificar también el efecto de diferentes metodologías de muestreo sobre los resultados obtenidos. De este modo podremos evaluar el impacto de este tipo de sesgos en las comparaciones faunísticas entre diferentes estudios.

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Muestras

Para el análisis de los determinantes de diversidad de epizoítos en las tortugas bobas se seleccionaron 100 tortugas con un rango de LCC de 36,5 a 78,0cm (media \pm D.T.: 57,8 \pm 10,0). En todos los casos se trataba de individuos varados en las costas de la Comunidad Valenciana durante el periodo 1996-2003.

Como se ha mencionado en la introducción de este capítulo, uno de los objetivos de este estudio fue la de evaluar la influencia de las diferentes metodologías de muestreo sobre las estimaciones de la riqueza de especies de epizoítos. Por ello, la muestra de tortugas se subdividió en dos grupos, y cada uno fue examinado de forma diferente. En el primer grupo (n= 43), que denominaremos “No lavado”, se practicó un examen concienzudo de la superficie externa de cada tortuga sobre la mesa de necropsias con ayuda de un foco y lupa (x20) con brazo móvil. Los ejemplares de epizoítos hallados se recolectaron y conservaron en etanol al 70%. En el segundo grupo (n= 57) se llevó a cabo el mismo procedimiento que en el grupo anterior pero, tras recolectar todos los epizoítos visibles, cada tortuga fue lavada profusamente bajo un tamiz de 0.20mm de malla. Los restos sólidos depositaron en recipientes con etanol 70 y posteriormente se analizaron bajo una lupa binocular. Se intentó una identificación al nivel taxonómico más bajo posible. Sólo dos taxones para los que no se pudo llegar a determinar la especie, *Aciculata* spp. y *Ectoprocta* spp., probablemente incluyen más de una especie. Dada la presencia excepcional de ambos en las tortugas analizadas (Tabla 6.1), se asumió por conveniencia un único taxón por grupo.

En todas las tortugas se registró si había o no presencia de algas, pero no se cuantificó su extensión sobre el caparazón. El registro se hizo macroscópicamente, por lo que no es posible descartar que algunas de las tortugas consideradas como “libres de algas” pudieran albergar manchas muy pequeñas.

6.2.2. Determinantes de la riqueza de especies en las infracomunidades

Debido a la imposibilidad de cuantificar con precisión el número de algunas de las especies de epizoítos halladas, se consideró prudente utilizar la riqueza de especies como un estimador razonable de la diversidad en la comunidad de epizoítos. Además, desde un punto de vista ecológico es importante separar las especies específicas de tortugas (p.e., *Balaenophilus* sp. o *Platylepas hexastylus*), de aquéllas oportunistas, para las cuales las tortugas representarían simplemente un sustrato flotante adecuado (p.e., *Lepas* spp., *Conchoderma virgatum* o *Mytilus galloprovincialis*). Entre otras razones, existe la posibilidad de que las especies no específicas colonicen a la tortuga una vez muerta, antes de aparecer varada en la costa. Por tanto, en los análisis que siguen se consideraron, para cada tortuga, los valores de riqueza de especies específicas y no específicas de tortugas. En la Tabla 6.1 se especifica la asignación de las especies a cada grupo.

Dada la importancia de la presencia de algas en la tortuga para que ciertos epizoítos puedan colonizar las tortugas, se exploró en primer lugar la influencia de dos variables, la LCC y la estación del año, sobre la presencia o ausencia de algas. Consideramos que de este modo resultaría más sencillo interpretar en qué medida la influencia de dichas variables sobre la riqueza de especies de epizoítos era directa o estaba mediada por la presencia de algas. Para este análisis se empleó una regresión logística, escogiendo como variable dependiente la presencia de algas, y como predictores, LCC y estación. Para determinar en qué estación se producirían diferencias significativas, los contrastes se hicieron respecto a la estación del año como menor presencia de algas, el otoño.

Para generar un modelo razonable que explicase la variación en la riqueza de especies por tortuga se tuvo en cuenta el compromiso entre incluir el máximo número de predictores potenciales de acuerdo con la evidencia ecológica disponible, y la limitación en el número de parámetros en el modelo para evitar sobreajustes. En principio se asumió el criterio informal de aproximadamente 10 casos por cada parámetro. Además, como se detalla más abajo, se adoptó un criterio específico en la elección del modelo más parsimonioso que penaliza el exceso de parámetros maximizando la bondad de ajuste. El modelo máximo inicial consideró tres factores fijos y dos covariables, y diversas interacciones de primer orden (véase más abajo). Los tres factores fueron el método de examen, con dos niveles, lavado y no lavado (de ahora en adelante a este factor lo denominaremos “lavado” por brevedad), estación del año, con cuatro niveles definidos por trimestres (mes 1-3, 4-6, 7-9 y 10-12), y ‘presencia de algas’, con dos niveles, con y sin algas. Las dos covariables fueron la LCC y latitud. Esta última variable se incluyó para explorar si existía algún gradiente de diversidad. El modelo inicial fue el siguiente:

Nº especies específicas + Nº especies no específicas= constante + lavado + estación + LCC +
 latitud + presencia de algas + lavado*estación + lavado*LCC

El modelo también contemplaba las interacciones de primer orden entre ‘especificidad’ y cada uno de los 5 predictores. Somos conscientes de que incluir ‘año’ como un factor aleatorio podría hacer el modelo menos “ruidoso”. Sin embargo, el número de tortugas varadas por año fue similar y no se observaron tendencias interanuales en la riqueza de especies por tortuga. Por tanto, consideramos que incluir ‘año’ complicaría el modelo innecesariamente.

Para evaluar el modelo, se utilizó una ANOVA de medidas repetidas, con ‘especificidad’ como variable ‘intra’ y los predictores como variables ‘entre’. El objetivo fue hallar el modelo más parsimonioso que podría explicar la riqueza de especies por tortuga. Para ello se utilizó el Criterio de Información de Akaike (CIA) para comparar modelos alternativos con diferente número de parámetros, escogiendo el modelo con menor CIA (Johnson y Omland, 2004). El CIA tiene dos componentes, el ‘log-verosimilitud’ negativo, que mide la falta de ajuste del modelo a los datos observados, y el factor de corrección del sesgo (o error), que se incrementa en función del número de parámetros del modelo. Específicamente se utilizó el CIA corregido para el sesgo de muestras pequeñas (aquellas en las que el número de parámetros excede $n/40$) (Johnson y Omland, 2004):

$$\text{CIA} = -2\ln[L(\hat{\theta}_p|y)] + 2p (n/(n-p-1))$$

Donde $L(\hat{\theta}_p|y)$ es la verosimilitud de los parámetros del modelo (o, más precisamente, sus estimadores máximo-verosímiles, $\hat{\theta}_p$) dados los datos y ; p es el número de parámetros y n es el número de casos. La estimación máximo-verosímil se llevó a cabo mediante estimados restringidos de máxima verosimilitud (véase Paterson y Lello, 2003). El nivel de significación de dos parámetros. ‘LCC’ y ‘método de examen’ se dividió por dos ya que las hipótesis era de una cola (es decir, esperábamos mayor riqueza en tortugas más grandes y en tortugas lavadas). La idoneidad de los diferentes modelos se comprobó examinando la homogeneidad de varianzas (test de Levene), igualdad de covarianzas (test de Box), y un análisis exhaustivo de los residuales que incluyó la normalidad (test de Lilliefords y Shapiro), independencia (test de Durbin-Watson), y presencia de puntos influyentes y extremos.

Por otra parte, también investigamos si la riqueza global de especies entre la muestras difería significativamente entre tortugas lavadas y no lavadas. Lo que testamos específicamente es si las dos muestras “perdían” la misma cantidad de especies respecto al listado conjunto; para ello se utilizó un test de Fisher. De esta forma podíamos saber en qué medida las posibles comparaciones globales entre estudios podrían estar sesgadas por el método de análisis.

6.2.3. Determinantes de la composición de especies en las infracomunidades

Analizamos en primer lugar, si existían patrones globales de coaparición de especies que se desviarán de un modelo de colonización independiente para cada especie (Gotelli, 2000). Como medida global se utilizó el test de la varianza de Schluter (1984). Este test examina la razón entre la varianza del número total de especies de epizoítos en las tortugas respecto a la suma de las varianzas de las especies individuales. Si las especies se distribuyen independientemente en el conjunto de tortugas, y la probabilidad de colonización de cada tortuga es similar, el valor esperado de esta razón es 1. Sin embargo, si existe una clara covarianza negativa o positiva entre pares de especies, la razón será < 1.0 y > 1.0 , respectivamente. Un test apropiado para testar dicha razón es generar, mediante randomización, la distribución de cada especie en la muestra de tortugas, con la única restricción de que debe conservarse la frecuencia observada de cada especie de epizoíto en la muestra (algoritmo SIM2 en Gotelli, 2000). Este procedimiento se llevó a cabo con el programa Ecosim v.7 (Gotelli y Entsminger, 2006) utilizando 10.000 randomizaciones. El test se hizo con los siguientes grupos de especies: (a) conjunto total; (b) grupo de especies especialistas y (c) grupo de especies no especialistas. Puesto que se trata de comparaciones múltiples, las probabilidades se corrigieron mediante el procedimiento secuencial de Bonferroni (Rice, 1989).

Los datos de presencia/ausencia de cada especie se sometieron también a un análisis de componentes principales para datos categóricos (ACPCAT). Para este análisis se utilizaron las 9 especies de epizoítos que aparecieron en al menos un 10% de la muestra (Tabla 6.1). La inclusión de especies de aparición más anecdótica podría distorsionar los resultados del análisis. Al igual que un ACP usual, el ACPCAT permite reducir la información (dimensionalidad) de una matriz de datos en un número menor de componentes que representan combinaciones de las variables originales, con la condición de que los componentes sean ortogonales. Nosotros utilizamos el ACPCAT tanto en modo P como en modo Q, y sólo sobre los dos primeros componentes. El modo Q se refiere al análisis y representación de los coeficientes de las variables (especies de epizoítos) de los diversos componentes. Este análisis permite reconocer, al menos visualmente, agrupaciones de especies que tienen a coaparecer juntas. Esto permite profundizar en las causas de los cambios de composición en la fauna de epizoítos de tortuga a tortuga. El modo P se refiere al análisis y representación de las puntuaciones de los casos (tortugas) y lo usamos para investigar qué variables predecían dichas puntuaciones. Para ello se llevó a cabo el mismo procedimiento estadístico citado arriba respecto al análisis de riqueza (ANOVA de medidas repetidas); de este modo era posible relacionar los predictores con el incremento o decremento de determinadas especies de epizoítos (véanse los Resultados).

Se llevaron a cabo también dos análisis específicos que podrían ayudar a interpretar los resultados de ACPCAT. En primer lugar, existe un grupo de 4 especies de malacostráceos que en la literatura se consideran fundamentalmente asociado a las algas (*Polysiphonia caretia*) que colonizan a la tortuga boba (véase, p.e., Gramentz, 1988) (Tabla 6.1). Si esto es así, esperaríamos encontrar una asociación estadísticamente significativa entre la presencia de estas especies y la de algas; esta hipótesis se examinó con tests de Fisher para cada especie. Por otro lado, el hecho de que los cirrípedos adultos sean sésiles supone que su presencia en las tortugas pueda estar fuertemente determinada por el proceso de muda de las tortugas y por la presencia de algas. Por ello, también examinamos específicamente si la riqueza de especies de cirrípedos se veía influida por la esta variable, y también por la LCC. Esta última variable es relevante porque si se hallase una relación positiva entre la riqueza de especies de cirrípedos y la LCC, ello significaría que es el tamaño de la tortuga, y no su edad, la explicaría dicha relación (véase la discusión). Puesto que no hubo forma de normalizar la riqueza de especies de cirrípedos mediante las transformaciones habituales, se utilizaron tests no paramétricos: un test de correlación de Spearman para analizar la asociación entre riqueza y LCC, y un test de Brunner-Munzel para investigar las diferencias de riqueza entre tortugas con y sin algas. El test de Brunner-Munzel examina específicamente la probabilidad de que una tortuga cualquiera de una muestra tenga un valor de riqueza mayor que la de una segunda muestra (Neuhäuser y Poulin, 2004).

6.2.4. Comparación con otros estudios

La comparación de nuestros datos con los de otros estudios puede estar fuertemente sesgada por las diferencias metodológicas en el examen de las comunidades y el tipo de muestras analizadas, p.e., tortugas vivas frente a tortugas muertas varadas (véanse los resultados). Por esta razón evitamos hacer interpretaciones sobre las diferencias de la riqueza global de epizoítos entre estudios. No obstante, consideramos interesante comparar cuál era el grado de variabilidad en la composición de epizoítos específicos de tortugas marinas respecto a los generalistas de objetos flotantes. De este modo podía obtenerse evidencia preliminar sobre cómo este factor afectaba al recambio “*turnover*” geográfico de especies.

Profundizamos más en el estudio de cirrípedos porque consideramos que era un grupo mucho menos afectado por sesgos metodológicos. En primer lugar, todos los cirrípedos son fácilmente visibles y, por tanto, cabe esperar pocos errores de detección en una comparación de presencia / ausencia. Por otra parte, los cirrípedos son sésiles, lo que significa que mueren adheridos a la tortuga aun cuando ésta se deseeque tras el varamiento en una playa. Además, este fenómeno no impide una determinación fiable de los ejemplares (véase el Capítulo 3) y, de hecho, los cirrípedos siempre están identificados a nivel de especie en todos los estudios sobre epizoítos de tortugas marinas.

En estos análisis también se tuvo en cuenta si los taxones eran o no específicos de tortugas marinas, es decir se hicieron comparaciones a nivel global, y sobre taxones específicos y no específicos de tortugas. Para la comparación se escogieron sólo aquellos estudios para los que existía información sobre la frecuencia de aparición de todas las especies de cirrípedos en la muestra. La comparación de riqueza y composición se hizo a dos niveles: la muestra global y el promedio en las tortugas individuales (respectivamente, comunidades componentes e infracomunidades *sensu* Bush *et al.*, 1997). Respecto a las comparaciones a nivel de comunidad componente, se testó específicamente si la riqueza de especies dependía del tamaño muestral (test de correlación de Spearman) y si adoptaba valores similares en todos los estudios (test de igualdad de frecuencias de Chi-Cuadrado). La comparación a nivel de infracomunidad pudo hacerse tentativamente a nivel cuantitativo en lo referente a la riqueza media de especies. Aunque ningún estudio previo proporciona el dato de la riqueza media de especies por tortuga, dicho valor puede estimarse como el sumatorio de la frecuencia de cada especie en tanto por uno (Lotz y Font, 1991). Por tanto, es posible comparar la riqueza media observada en nuestra muestra con los valores de estudios previos asumiendo que el valor muestral de los otros estudios es un valor poco sesgado respecto al de la población. Para ello examinamos si dichos valores se situaban dentro de los intervalos de confianza (I.C.) del 95% de los valores medios obtenidos en nuestro estudio. Dado que la riqueza de especies de cirrípedos no seguía un distribución normal, obtuvimos los I.C. del 95% mediante 10.000 réplicas *bootstrap* con el programa Quantitative Parasitology v.3 (Reiczigel y Rózsa, 2001).

Tabla 6.1. Taxones hallados en 100 ejemplares de *Caretta caretta* clasificados como especialistas de tortugas marinas y generalistas de objetos flotantes de acuerdo con las referencias señaladas. Se proporciona también la frecuencia de aparición de cada taxón en la muestra (número de tortugas colonizadas). Las especies marcadas con * están asociadas a *Polysiphonia* sp.

Taxón	Frecuencia	Referencias
ESPECIALISTAS:		
Crustacea		
Cirripedia		
<i>Chelonibia testudinaria</i>	6	Relini (1980)
<i>Chelonibia caretta</i>	1	Relini (1980)
<i>Platylepas hexastylus</i>	77	Relini (1980), véase también Newman y Ross (1976)
<i>Stomatolepas elegans</i>	1	Newman y Ross (1976)
<i>Stephanolepas muricata</i>	1	Newman y Ross (1976)
Malacostraca		
<i>Caprella andreae</i> *	41	Krapp- Schickel (1993)
<i>Hexapleomera robusta</i> *	53	Gramentz (1998)
<i>Hyale grimaldii</i> *	36	Mc Grath y Myers (1989)
<i>Podocerus chelonophilus</i> *	8	Baldinger (2000)
<i>Planes minutus</i>	5	Dellinger <i>et al.</i> (1997)
Copepoda		
<i>Balaenophilus</i> sp.	49	Ogawa <i>et al.</i> (1997)
Annelida		
<i>Ozobranchus margo</i>	2	Davies y Chapman (1974)
GENERALISTAS:		
CNIDARIA		
<i>Obelia</i> sp.	6	Boero y Bouillon (1993)
ANNELIDA		
<i>Aciculata</i> sp.	2	Vieitez (2004)
<i>Hydroides</i> sp.	5	Zibrowius (1971)
<i>Pomatoceros triqueter</i>	5	Crisp (1965)
<i>Serpula vermicularis</i>	1	Bosence (1979)
MOLLUSCA		
<i>Bittium</i> sp.	1	Riedl (1986)
<i>Anomia ehippium</i>	5	Parenzan (1974)
<i>Hyatella arctica</i>	1	Parenzan (1974)
<i>Musculus</i> sp.	1	Parenzan (1974)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	2	Cecherelli y Rossi (1984)
<i>Ostrea edulis</i>	2	Yonge (1966)
CRUSTACEA		
Cirripedia		
<i>Balanus amphitrite</i>	1	Relini (1980)
<i>Balanus perforatus</i>	1	Relini (1980)
<i>Balanus trigonus</i>	1	Relini (1980)
<i>Chelonibia patula</i>	1	Relini (1980)
<i>Conchoderma virgatum</i>	38	Relini (1980)
<i>Lepas anatifera</i>	12	Relini (1980)
<i>Lepas anserifera</i>	7	Relini (1980)
<i>Lepas hillii</i>	58	Relini (1980)
<i>Lepas pectinata</i>	8	Relini (1980)
Malacostraca		
<i>Jassa</i> sp.	2	Myers (1989)
<i>Idotea</i> sp.	2	Poore (2002)
<i>Elasmopus rapax</i>	1	Martín y Díaz (2003)
<i>Hyale</i> sp.	14	Krapp- Schickel (1993)
<i>Dendrobranchiata</i> sp.	1	Riedl (1986)
Copepoda		
<i>Harpacticoida</i> sp.	3	Huys y Boxshall (1991)
ECTOPROCTA		
<i>Ectoprocta</i> sp.	3	Riedl (1986)

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Riqueza de especies en las infracomunidades y la comunidad componente

No se halló ningún epizoíto en 5 tortugas (5% de la muestra). En conjunto se hallaron 39 taxones de epizoítos, 12 específicos y 27 no específicos (Tabla 6.1). No obstante, la riqueza media de especies por tortuga (\pm D.T.) fue sensiblemente menor: $4,6 \pm 2,5$ (rango: 0-10). En gran medida, esta diferencia se debe a que sólo 9 taxones (23%) aparecieron en más del 10% de la muestra (Tabla 6.1). El número medio de especies especialistas por tortuga ($3,0 \pm 1,6$; rango: 0-6) fue mayor que el de no especialistas ($1,9 \pm 1,5$; rango: 0-6), pero la diferencia no resultó significativa en ninguno de los modelos testados.

El test global de la regresión logística para determinar predictores de la presencia de algas en las tortugas resultó significativo (prueba ómnibus del modelo, $\chi^2 = 12,7$, 4 g.l., $p = 0,01$). A pesar de que la relación entre la presencia de algas y LCC no fue estadísticamente significativa al nivel de 0,05 (Tabla 6.2), el modelo con menor CIA incluyó tanto la LCC (con una relación positiva) como la estación. La comparación de tres estaciones con respecto a la de menor frecuencia de algas (otoño), reveló una diferencia significativa en el verano (Tabla 6.2). De hecho, la frecuencia de tortugas con algas en verano fue del 81,2% ($n = 48$), frente al 57,1% ($n = 14$) del invierno, el 52,0% ($n = 25$) en primavera y el 46,1% ($n = 13$) en el otoño.

Tabla 6.2. Resultados del modelo logístico para predecir la presencia de algas en 100 ejemplares de *Caretta caretta*. Se da información sobre los coeficientes sin transformar (B) con el error típico (E.T.), el estadístico de Wald con su probabilidad asociada, y los coeficientes transformados (Exp(B)) con su intervalo de confianza del 95%.

Variable	B	E.T.	Wald	gl	p	Exp(B)	I.C. 95.0% para Exp(B)	
							Inferior	Superior
LCC	,039	,025	2,452	1	,055	1,040	,990	1,091
Estación			6,641	3	,084			
Invierno	,687	,808	,722	1	,396	1,987	,408	9,684
Primavera	,310	,697	,197	1	,657	1,363	,348	5,344
Verano	1,486	,680	4,781	1	,029	4,421	1,166	16,756
Constante	-2,363	1,525	2,400	1	,121	,094		

El modelo con menor CIA para explicar la riqueza de especies de epizoítos especialistas y no especialistas excluyó la latitud como factor significativo (Fig. 6.1A) pero incluyó cuatro efectos principales y una interacción. La riqueza de especies, independientemente de si éstas eran específicas o no, se incrementó con LCC (Tabla 6.3, Fig. 6.1B), y fue mayor en verano que en otras estaciones (Tabla 6.3, Fig. 6.1D). Además, independientemente del grado de especificidad, la riqueza de especies se incrementó significativamente en las tortugas con algas (Tabla 6.3).

Por otra parte, el efecto ‘método de análisis’ también mostró un efecto significativo en el sentido esperado (mayor riqueza en las tortugas lavadas), pero el comportamiento fue desigual dependiendo de si los epizoítos eran o no específicos, tal y cómo lo muestra la interacción significativa ‘especificidad*método de análisis’ (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Estadísticos sobre los parámetros en el modelo más parsimonioso que explica la variación en la riqueza de especies de epizoítos en *Caretta caretta*.

Parámetro	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Media cuadrática	F	p
Intersección	1,353	1	1,353	,579	,449
Lavado	14,483	1	14,483	6,192	,007
Presencia de algas	10,997	1	10,997	4,702	,016
Estación	18,873	3	6,291	2,690	,051
LCC	31,316	1	31,316	13,389	<,001
Error	217,521	93	2,339		
Lavado*especificidad	16,177	1	16,177	8,778	,004
Error	171,389	93	1,843		

En la Tabla 6.4 se muestra el modelo con mayor detalle, incluyendo la estimación de los parámetros y los estadísticos que indican si son estadísticamente significativos. En primer lugar, puede verse que la interacción entre especificidad y método de análisis se produce porque la diferencia fue muy significativa sólo en el caso de los epizoítos específicos (Tabla 6.4, Fig. 6.1C). El análisis no detectó otras interacciones significativas (Tabla 6.3), pero la estimación de los parámetros sugiere que podrían existir ciertas diferencias dependiendo de la especificidad. En concreto, la riqueza de epizoítos no específicos parece verse menos afectada por la estación, y menos por la presencia de algas, que la de los específicos.

Tabla 6.4. Estimación de los valores de los parámetros del modelo más parsimonioso que explica la variación en la riqueza de especies de epizoítos en *Caretta caretta*.

Dependiente	Parámetro	B	E.T.	T	p	I.C. 95%	
						Límite inferior	Límite superior
riquezaNOE	Intersección	-1,827	,977	-1,870	,065	-3,767	,113
	[lavado=1]	,033	,292	,112	,911	-,547	,613
	[lavado=2]	0(a)	-	-	-	-	-
	[algas=0]	-,162	,307	-,529	,598	-,773	,448
	[algas=1]	0(a)	-	-	-	-	-
	[estación=1]	,357	,535	,667	,506	-,705	1,419
	[estación=2]	,251	,467	,537	,592	-,677	1,179
	[estación=3]	,926	,444	2,084	,040	,044	1,809
	[estación=4]	0(a)	-	-	-	-	-
	LCC	,054	,015	3,493	,001	,023	,084
riquezaE	Intersección	1,221	1,093	1,118	,267	-,949	3,391
	[lavado=1]	-1,186	,327	-3,631	<,001	-1,835	-,537
	[lavado=2]	0(a)	-	-	-	-	-
	[algas=0]	-,895	,344	-2,604	,011	-1,577	-,212
	[algas=1]	0(a)	-	-	-	-	-
	[estación=1]	,596	,598	,997	,321	-,592	1,785
	[estación=2]	-,135	,523	-,259	,796	-1,174	,903
	[estación=3]	,589	,497	1,184	,239	-,399	1,576
	[estación=4]	0(a)	-	-	-	-	-
	LCC	,036	,017	2,069	,041	,001	,070

a Al parámetro se le ha asignado el valor cero porque es redundante.

Cuando se comparó el número global de taxones de epizoítos entre la muestra lavada y no lavada de tortugas, se comprobó que la disminución en el número de especies respecto a la muestra global fue significativamente mayor en el grupo de lavadas (riqueza global: 39 especies; riqueza en tortugas no lavadas: 25 (n= 43); riqueza en tortugas lavadas: 35 (n= 57), test de Fisher, $p < 0.01$).

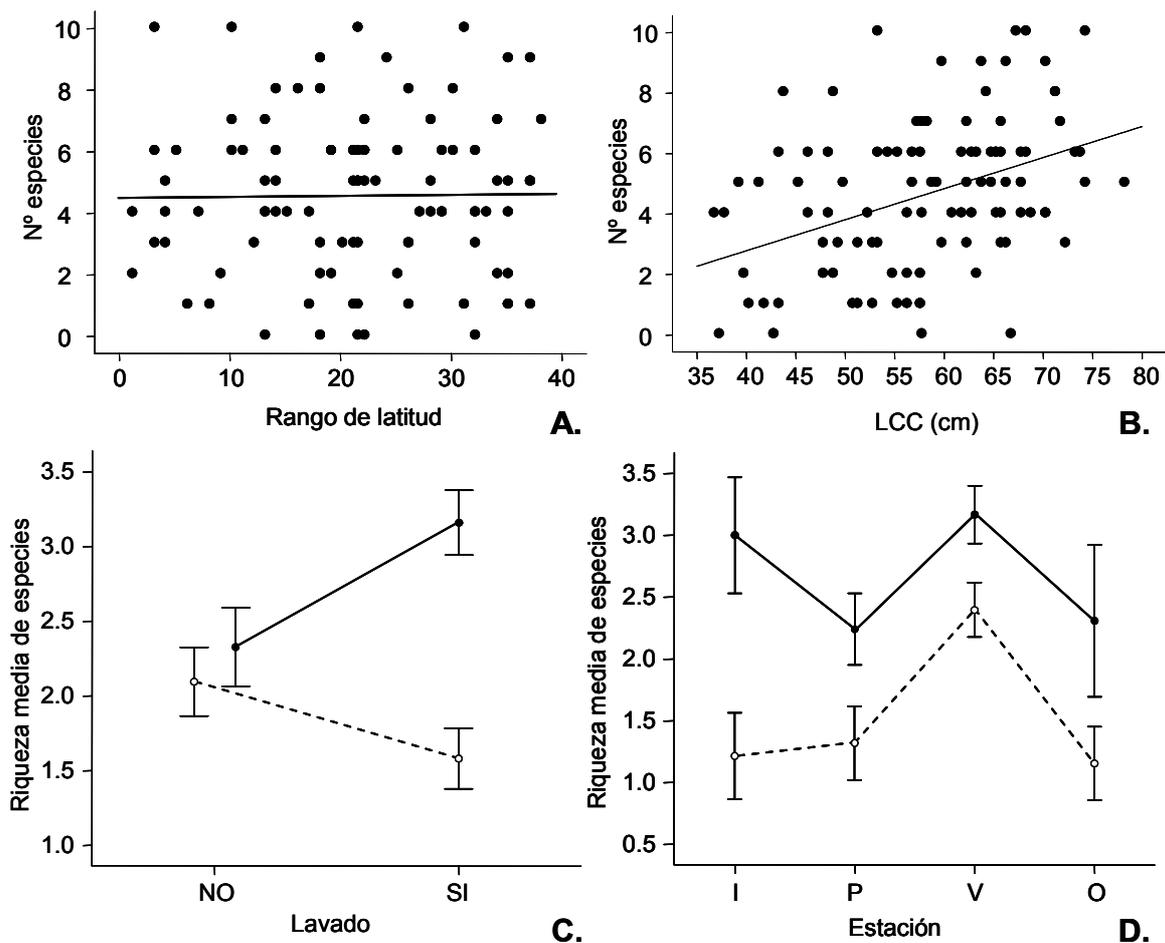


Figura 6.1. Relación entre la riqueza de especies de epizoítos en *Caretta caretta* y diversos predictores. A. Número de especies y rango de latitud geográfica de las tortugas (1 más septentrional; 39 más meridional). B. Número de especies y LCC de las tortugas. C. Riqueza media de especies respecto al método de análisis: taxones no específicos (puntos blancos, línea discontinua), taxones específicos. D. Riqueza media de especies respecto a la estación del año: taxones específicos (puntos blancos, línea discontinua), taxones específicos (puntos negros, línea continua)

6.3.2. Composición de especies en las infracomunidades

Las simulaciones del test de la varianza de Schluter (1984) mostraron que tanto en el caso del número total de especies ($V_{\text{observada}} = 2,31$; media de los índices simulados \pm varianza = $0,99 \pm 0,02$), como el de taxones específicos ($V_{\text{obs}} = 1,04$; $0,98 \pm 0,01$) los valores observados fueron muy significativamente mayores que los obtenidos mediante simulación ($p < 0,0001$). En otras palabras, en conjunto hubo una clara asociación positiva entre especies. En el caso de los taxones no específicos, la asociación también fue positiva y ligeramente por encima del nivel de significación ($V_{\text{obs}} = 1,008$; media \pm varianza = $0,99 \pm 0,005$, $p = 0,055$).

Los dos primeros componentes del ACPCAT explicaron un 29,1% y un 18,3% de la varianza en los datos de presencia/ausencia de los 9 taxones incluidos en el análisis (porcentaje total de la varianza explicada: 47,4%). Los coeficientes de los taxones para cada componente, así como su representación gráfica, pueden verse en la Figura 6.2.

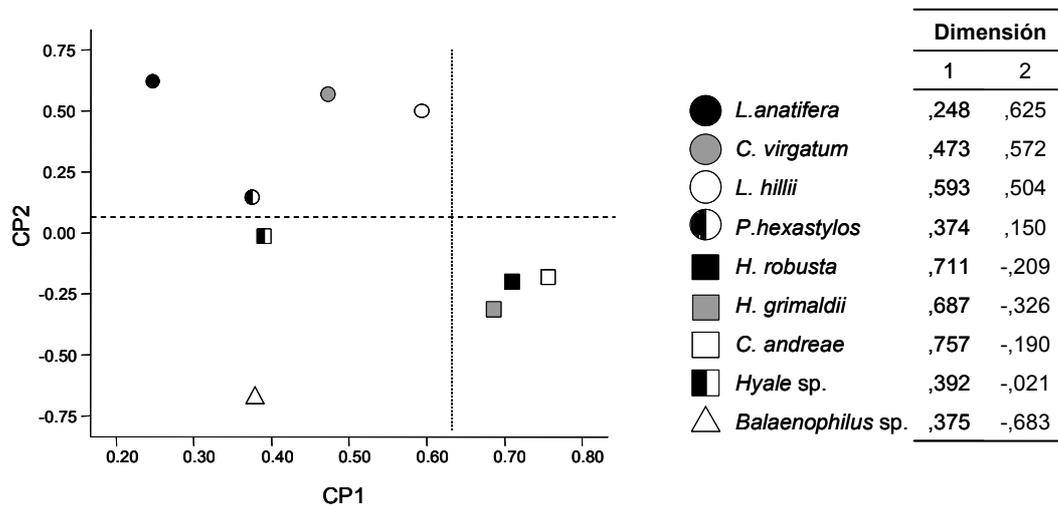


Figura 6.2. Representación Q de los dos primeros componentes de un Análisis de Componentes Principales Categóricos para 9 taxones de epizoítos muestreados en 100 individuos de *Caretta caretta*. Las líneas discontinuas separan dos grupos ecológicos de interés: cirrípedos y malacostráceos asociados a algas (véase el texto).

En dicha figura puede verse que el CP1 separa un grupo de 3 especies de malacostráceos (*H. robusta*, *H. Grimaldi* y *C. andreae*) del resto, mientras que el CP2 permite separar las especies de cirrípedos (con símbolo circular) del resto de crustáceos que no son sésiles. La especie *Balaenophilus* sp. es la más segregada del resto a lo largo de CP2.

Cuando se aplicó una ANOVA de medidas repetidas a las puntuaciones de cada tortuga en CP1 y CP2 el modelo incluyó 3 efectos principales (estación, método de análisis y LCC, en el sentido esperado) y dos interacciones (CP respecto a método de análisis y respecto a la presencia de algas (Tabla 6.5). La relación entre puntuaciones y LCC fue positiva y esencialmente idéntica para CP1 y CP2 (Fig. 6.3A). La interacción entre CP y presencia de algas mostró que los cambios sustanciales se daban respecto a CP1 (Tabla 6.5, Fig. 6.3B). En lo que se refiere a la interacción entre CP y método de análisis, las puntuaciones de CP1 resultaron similares tanto para tortugas no lavadas (media \pm D.T.: $-0,06 \pm 0,98$) como lavadas ($0,03 \pm 1,05$), pero hubo una marcada diferencia respecto a CP2 (no lavadas: $0,66 \pm 0,96$; lavadas: $-0,49 \pm 0,72$).

Tabla 6.5. Estadísticos sobre los parámetros en el modelo más parsimonioso que explica la variación en las puntuaciones de los dos primeros componentes principales categóricos de 9 taxones de epizoítos de *Caretta caretta*.

Parámetro	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	p
Estación	5,028	1	5,028	7,408	,008
Lavado	10,238	3	3,413	5,029	,003
LCC	4,360	1	4,360	6,425	,013
Error	63,114	93	,679		
Lavado*CP	19,812	1	19,812	26,245	<,001
Algas*CP	7,096	1	7,096	9,400	,003
Error	70,204	93	,755		

Tabla 6.6. Estimación de los valores de los parámetros del modelo más parsimonioso que explica la variación en las puntuaciones de los dos primeros componentes principales categóricos de 9 taxones de epizoítos de *Caretta caretta*. En negrita se señalan aquellos parámetros que son estadísticamente significativos.

Dependiente	Parámetro	B	E.T.	t	p	I.C. 95%	
						Límite inferior	Límite superior
CP1	Intersección	-1,029	,624	-1,649	,103	-2,268	,210
	[estación=1]	,364	,342	1,065	,290	-,314	1,042
	[estación=2]	-,209	,299	-,701	,485	-,802	,384
	[estación=3]	,521	,284	1,834	,070	-,043	1,084
	[estación=4]	0(a)	-	-	-	-	-
	[lavado=1]	-,358	,187	-1,920	,058	-,728	,012
	[lavado=2]	0(a)	-	-	-	-	-
	[algas=0]	-,575	,196	-2,929	,004	-,964	-,185
	[algas=1]	0(a)	-	-	-	-	-
LCC	,020	,010	1,986	,050	-2,450E-06	,039	
CP2	Intersección	-1,507	,589	-2,558	,012	-2,677	-,337
	[estación=1]	,141	,323	,436	,664	-,500	,781
	[estación=2]	,031	,282	,109	,913	-,529	,591
	[estación=3]	,419	,268	1,564	,121	-,113	,952
	[estación=4]	0(a)	-	-	-	-	-
	[lavado=1]	,991	,176	5,624	<,001	,641	1,341
	[lavado=2]	0(a)	-	-	-	-	-
	[algas=0]	,274	,185	1,481	,142	-,094	,642
	[algas=1]	0(a)	-	-	-	-	-
LCC	,013	,009	1,413	,161	-,005	,032	

a Al parámetro se le ha asignado el valor cero porque es redundante.

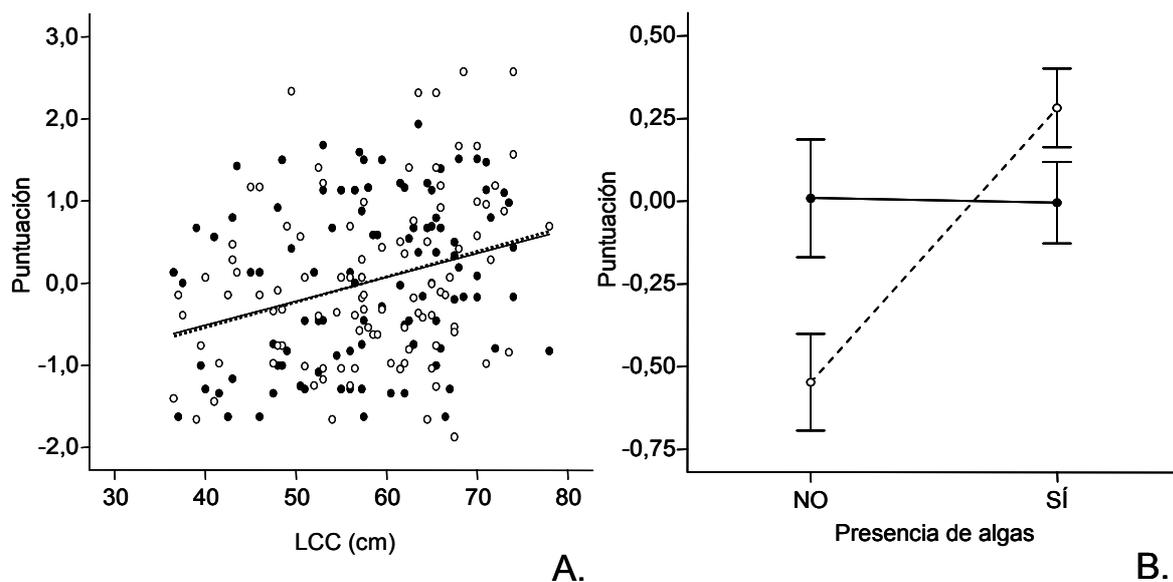


Figura 6.3. Relación entre las puntuaciones de los dos primeros componentes principales categóricos de 9 taxones de epizoítos de *Caretta caretta* y diversos predictores. A. Puntuación de CP1 (puntos negros) y CP2 (puntos blancos) respecto a la LCC de las tortugas; las rectas de regresión virtualmente coinciden. B. Relación entre las puntuaciones medias (\pm E.T.) de los componentes dependiendo si las tortugas tenían algas o no: CP1 (puntos blancos, línea discontinua), CP2 (puntos negros, línea continua).

De acuerdo con estos resultados, podría sugerirse que la presencia de los 9 taxones aumenta ligeramente con el tamaño de la tortuga, pero lo hace comparativamente más en el caso de los cirrípedos (Figs. 6.2, 6.3A). Asimismo, las tortugas halladas en verano tenderían a tener un mayor número de especies, sobre todo de cirrípedos (Fig. 6.2, Tabla 6.5). Finalmente, la presencia algas afectaría mayormente a las tres especies de malacostráceos (Figs. 6.2, 6.3B) y la presencia de pequeños crustáceos no sésiles se incrementa comparativamente en las tortugas lavadas respecto a las no lavadas (Fig. 6.2, Tabla 6.5).

Como era de esperar, la presencia de las 4 especies de epizoítos asociadas a algas fue significativamente mayor en las tortugas donde se registraron algas (la probabilidad en todos los tests de Fisher $< 0,025$): *C. andreae* (frecuencia sin algas: 14,7% (n= 34); con algas: 47,0 (n= 66); *H. grimaldii* (38.2% frente a 60.6%); *H. robusta* (20.6% frente a 51.5%) y *P. chelonophilus* (0% frente a 12,1%). Por otra parte, la riqueza de especies de cirrípedos se incrementó significativamente con la LCC ($r_s = 0,42$, n= 100, $p < 0,001$). Sin embargo, no se hallaron diferencias significativas en la riqueza de especies de cirrípedos entre tortugas con y sin algas (Brunner-Munzel test, $p = 0,13$).

6.3.3. Comparación con otros estudios

Encontramos sólo 4 estudios en los se había analizado la fauna de epizoítos basándose en muestras razonablemente grandes (Tabla 6.7). Una comparación somera del número de especies global indicó grandes variaciones en cuanto a la riqueza de especies. No obstante, como se mencionó más arriba, es muy difícil determinar en qué medidas dichas diferencias son reales u obedecen a sesgos de muestreo.

Tabla 6.7. Comparación del número total de taxones de epizoítos de *C. caretta* en diferentes localidades del Mediterráneo y el Atlántico respecto al presente estudio. *n* es el número de tortugas analizadas. Los números en la diagonal corresponden al número total de taxones encontrados en cada estudio, y cuántos de ellos son específicos de tortugas marinas (entre paréntesis) o generalistas de sustratos flotantes (entre corchetes). Los números en horizontal en la semimatriz superior corresponden al número total de taxones que cada estudio comparte (fila de arriba) y no comparte (fila de abajo) con el presente estudio, identificando cuántos son específicos de tortugas marinas (entre paréntesis) o generalistas de sustratos flotantes (entre corchetes). Los números en la columna de “Presente estudio” señalan cuántos taxones del presente estudio, especialistas y no especialistas, son exclusivos respecto a cada uno los estudios previos.

	Presente estudio (n=100)	Gramentz (1988) (n=101)	Kitsos <i>et al.</i> (2005) (n=37)	Caine (1986) (n=71)	Frick <i>et al.</i> (1998) (n=138)
	Medit. Occ.	Medit. Central	Medit Orient.	Florida (Atl.)	Georgia (Atl.)
Presente estudio	39 (12) [27]	9 (6) [3] 1 (1) [0]	18 (8) [10] 43 (0) [43]	11 (6) [5] 37 (0) [37]	12 (7) [6] 65 (0) [64]
Gramentz (1988)	(6) [23]	10 (7) [3]	-	-	-
Kitsos <i>et al.</i> (2005)	(4) [17]	-	61 (8) [53]	-	-
Caine (1986)	(6) [22]	-	-	48 (6) [42]	-
Frick <i>et al.</i> (1998)	(7) [21]	-	-	-	77 (7) [71]

De la comparación entre taxones compartidos y no compartidos (Tabla 6.7) pueden observarse dos grandes patrones: (1) existe una variación muy pequeña en el número de taxones específicos compartidos frente a los no compartidos. De hecho, todos los taxones específicos hallados en tres de los estudios previos (Caine, 1986; Frick *et al.*, 1998; Kitsos *et al.*, 2005) coinciden con los del presente estudio; (2) existe un gran variación en el número de taxones no específicos que los estudios previos comparten y no comparten con el actual, y la diferencia es tanto mayor cuanto mayor es la distancia geográfica (Tabla 6.7): todos los taxones no específicos citados por Gramentz (1988) en aguas de Malta coinciden con los de nuestro estudio, mientras que sólo lo hace el 18,8% de los del estudio de Kitsos *et al.* (2005) en Grecia, y todavía menos los dos estudios realizados en la costa atlántica de los Estados Unidos (11,9% el de Caine, 1986, y tan solo 8,5% el de Frick *et al.*, 1998).

La comparación respecto a la riqueza de especies de cirrípedos indicó ciertas diferencias en la riqueza global de especies, que basculó de 4 a 11 especies (Tabla 6.8). Sin embargo, dichas diferencias no fueron significativas ($\chi^2= 6,44$, 7 g.l., $p= 0,49$), y no se halló un efecto

obvio del tamaño muestral sobre la riqueza de especies de cirrípodos ($r_s = 0,234$, $n=7$, $p(\text{una vía}) = 0,15$; no obstante, el poder del test era muy bajo). La coincidencia en el número de especies especialistas de tortugas marinas respecto al presente estudio fue total en la mayoría de casos, y difirió sólo ligeramente más en el caso de las no especialistas (Tabla 6.8). Sin embargo, se observaron en casi todos diferencias significativas en la riqueza media de especies por tortuga, tanto en lo que se refiere a especies especialistas como no especialistas (Tabla 6.8). En general, las tortugas de nuestra muestra tendieron a albergar un reducido número de especies especialistas y un número sensiblemente mayor de no especialistas.

Tabla 6.8. Riqueza global de especies, y riqueza media de especies por tortuga, de cirrípodos epibiontes de *C.caretta*, en diferentes estudios del Mediterráneo y el Atlántico. Los paréntesis y corchetes en las columnas “Riqueza global” y “Spp. comunes” identifican taxones específicos y no específicos de tortugas, respectivamente. La columna “Spp. comunes” señala cuántas de las especies de otros trabajos coinciden con las del presente estudio. n es el tamaño muestral de tortugas; I.C. es el intervalo de confianza de la media. * señala donde existe una diferencia significativa de riqueza media respecto al presente estudio.

Estudio	n	Localidad	Riqueza global	Spp. comunes	Riqueza media de especies por tortuga (I.C. 95%)		
					Global	Específicos	No específicos
Presente estudio	100	Med. Occidental	14 (5) [9]	-	2,12 (1,86-2,39)	0,86 (0,75-0,95)	1,26 (1,02-1,49)
Gramentz (1988)	101	Med. Central	6 (3) [3]	5 (2) [3]	0,40*	0,31*	0,09*
Scaravelli <i>et al.</i> (2001)	30	Med. Central	5 (3) [2]	5 (3) [2]	2,00	1,73*	0,27*
Prazzi <i>et al.</i> (2005)	81	Med. Central	6 (3) [3]	6 (3) [3]	1,33*	1,10*	0,23*
Kitsos <i>et al.</i> (2005)	37	Med. Oriental	11 (3) [8]	9 (3) [6]	1,65*	1,19*	0,46*
Caine (1986)	67	Norte de Florida	4 (4) [0]	4 (4) [0]	1,57*	1,57*	0,00*
Caine (1986)	71	Sur de Florida	4 (4) [0]	4 (4) [0]	1,85*	1,85*	0,00*
Frick (1998)	65	Georgia (Atlántico)	8 (2) [6]	5 (2) [3]	3,63	2,00*	1,63*

* Difiere significativamente del valor obtenido en el presente estudio ($p < 0,01$).

6.4. DISCUSIÓN

6.4.1. Sesgos potenciales del método de análisis y otros factores sobre las estimaciones de riqueza y composición de las comunidades de epizoítos

Los resultados de nuestro estudio demuestran que el método de análisis influye de forma determinante en las estimaciones de diversidad y composición de las comunidades de epizoítos de tortugas. En primer lugar, existe un sesgo significativo a nivel de la riqueza de especies en la muestra global. A pesar de que la inspección de la superficie de las tortugas se llevó a cabo con minuciosidad y bajo lupa, un 36% de la muestra global de especies no pudo detectarse utilizando sólo este método. Obviamente, el sesgo afectó principalmente a especies de pequeño tamaño, algunas de carácter submicroscópico. En cualquier caso, es importante señalar que el sesgo metodológico no sólo afectó a especies raras, sino a otras comunes y con poblaciones densas, que además eran especialistas de tortugas marinas. El ejemplo probablemente más obvio lo constituye *Balaenophilus* sp. Esta especie fue hallada en 5 de las 43 tortugas no lavadas (11,6%) y en 44 de las 57 tortugas lavadas (77,2%). Más aún, *Balaenophilus* sp. se descubrió primeramente en tortugas lavadas, lo que nos puso sobre la pista sobre dónde buscar a este ectoparásito (véase el capítulo correspondiente). Esta es la razón de que fuese hallado en algunas tortugas no lavadas, pero que fueron analizadas con posterioridad al descubrimiento. Creemos que esta especie se habría pasado por alto en un estudio sin lavado de las tortugas.

Siempre cabe esperar algún tipo de sesgo en las estimaciones de diversidad global en cualquier estudio de estas características, ya que el criterio para establecer el límite inferior de los organismos incluidos en la comunidad puede ser arbitrario, y la probabilidad de pasar por alto alguno de los organismos infrecuentes de pequeño tamaño puede ser alta. El problema es que exista heterogeneidad en la metodología que se emplea en cada estudio, ya que puede hacer muy difícil las comparaciones entre dichas comunidades. Desgraciadamente, un vistazo a la literatura previa sobre este tema refleja los sesgos potenciales de la variedad de métodos de análisis. Algunos estudios sobre *C. caretta* (Frazier *et al.*, 1985; Frick *et al.*, 1998) y sobre otras tortugas marinas (p.e., Hernández y Valadez, 1998; Schärer, 2000; 2003; Frick *et al.*, 2003a; Pereira, 2006) se han llevado a cabo sobre individuos vivos, utilizando sólo la inspección visual de la superficie externa del animal. Por tanto, cabe esperar sesgos significativos respecto a los basados en ejemplares muertos. Por otra parte, incluso para un mismo tipo de muestra, la metodología también difiere: Caine (1986), p.e., practicó rascados en cuadrados de 10x10cm en los caparazones de las tortugas; Gramentz (1988) llevó a cabo aparentemente una inspección visual de las tortugas; Kitsos *et al.* (2005) combinó inspección visual con rascados selectivos. En resumen, es difícil determinar hasta qué punto las diferencias entre estudios son reales o

debidas a sesgos metodológicos. Se hace por ello perentorio estandarizar la metodología de muestreo con el fin de equiparar futuras comparaciones.

El impacto de la metodología de estudio fue de hecho más profundo porque afectó también a otras características de la estructura de la comunidad. Por un lado, el sesgo en la estimación de la riqueza de especies se repartió desigualmente entre los taxones específicos y no específicos en tortugas marinas, afectando significativamente más a los primeros. Además, hubo cambios de composición en las comunidades asociados al método de análisis. Esto significa que la importancia relativa de los diferentes taxones puede interpretarse de forma diferente dependiendo de cómo se haya practicado el análisis. Ambas influencias, de nuevo, afectan a especies de pequeño tamaño asociadas a algas.

Otros dos sesgos potenciales no pudieron ser evaluados en el presente estudio. El primero es que las tortugas analizadas se encontraron varadas, a menudo con la superficie externa seca. Se ha sugerido que la desecación puede producir mortalidad de epizoítos pequeños móviles, que pueden caerse. Por ejemplo, los individuos de *Caprella* spp. pueden morir si la tortuga está mucho tiempo fuera del agua, p.e., durante la ovoposición (Caine, 1986). Por otra parte, es posible que otros epizoítos abandonen la tortuga cuando ésta muera o sea arrastrada en la playa por el oleaje. Aunque el grado de sesgo que estos procesos pueden producir es difícil de determinar, parece probable que tiendan a afectar más a las estimaciones de abundancia que las de frecuencia de aparición, que es el tipo de datos que se ha manejado en este estudio. Por otra parte, es innegable que algunos de los cirrípedos lepádidos generalistas que colonizan objetos flotantes pueden haberse asentado en las tortugas una vez muertas; de hecho, el reducido tamaño observado de algunos de los individuos de *Lepas* spp. y *C. virgatum* sugeriría una colonización *postmortem* (véase, p.e., la tasa de crecimiento de *C. virgatum* en Eckert y Eckert, 1987). Los lepádidos colonizan tortugas vivas con facilidad (véanse referencias en Tabla 6.7), por lo que cabe preguntarse si para un animal de natación lenta, la probabilidad de ser colonizado por epizoítos generalistas de objetos flotantes se incrementa significativamente una vez ha muerto. En todo caso, el uso de la frecuencia de aparición, en lugar de la abundancia, debería minimizar la posibilidad de sesgos debidos a este problema.

6.4.2. Determinantes de las comunidades de epizoítos

Conceptualmente, las tortugas marinas pueden asimilarse a objetos flotantes y, por tanto, la amplia investigación sobre las comunidades de invertebrados en estos últimos (“fouling communities”) es relevante para poder entender qué determina la diversidad de epizoítos en *C. caretta* (véase, p.e., Woods Hole Oceanographic Institution, 1952; Sutheland y Karlson, 1977; Connell, 2000, y referencias en dichos trabajos). Osman (1977) identificó cinco factores

fundamentales para el desarrollo de las comunidades asociadas a objetos flotantes en aguas templadas: (1) características del sustrato de fijación; (2) interacciones bióticas; (3) tamaño del objeto; (4) variaciones estacionales en la abundancia de larvas; y (5) adversidad (“disturbance”) física (en el sentido de Southwood, 1988). Obviamente, existe un factor adicional que Osman (1977) no mencionó por ser trivial, es decir, (6) el tiempo que el objeto flotante lleva flotando. En lo que sigue, discutiremos la influencia de estos factores respecto a las características de la comunidades de epizoítos de *C. caretta*.

1. Características del sustrato de fijación: la tortuga boba como sustrato específico

Existe una diferencia fundamental entre epizoítos específicos y no específicos para entender cómo se organiza la comunidad de epizoítos de *C. caretta*. El grupo de los taxones no específicos contiene especies generalistas primarias comunes a casi cualquier objeto flotante (p.e., anélidos serpúlidos, cirrípedos del género *Lepas*), o sustrato bentónico permanente (p.e., cirrípedos del género *Balanus*, *M. galloprovincialis*, *Ostrea edulis*), y otras que aprovechan la colonización primaria de otros organismos para establecerse (p.e., *Idotea* sp., *Hyale* sp., *Aciculata* sp. o *B. trigonus*). Nuestros resultados ofrecen escasa evidencia de que la coaparición de los taxones no específicos sea significativa; en conjunto, el test de la varianza de Schluter (1984) sugirió que puede asumirse un modelo de colonización independiente. Los tres factores básicos que intervienen para que estas especies generalistas puedan o no colonizar a las tortugas son los siguientes: (1) que haya posibilidad de encuentro entre el epizoito y la tortuga (es decir, coincidan espacio-temporalmente); (2) que el sustrato sea físicamente compatible con su modo de fijación (se sabe, por ejemplo, que cuando la desecación puede ser un problema, los organismos sésiles tienden a fijarse en superficies rugosas porque retienen mayor cantidad de agua, véase McGuinness y Underwood, 1986; por otra parte, ciertas especies requieren la fijación previa de otras para poder colonizar, Frick *et al.*, 2000b), y (3) que no exista exclusión competitiva por saturación.

El primer factor determina el conjunto potencial de especies que pueden colonizar por razones geográficas y ecológicas. Parece claro que este factor ejerce una influencia considerable para explicar las diferencias entre estudios. Por ejemplo, existen muy pocas especies generalistas compartidas entre las tortugas de nuestro estudio y las analizadas en la costa Atlántica de Estados Unidos y Grecia, posiblemente porque en ambos casos se trataba de ejemplares adultos en zonas costeras donde quizá sea posible adquirir muchos elementos bentónicos con facilidad; la mayor diferencia con las tortugas del Atlántico se deba, probablemente, a razones geográficas añadidas.

Con respecto al segundo factor mencionado arriba, no parece que las tortugas marinas ofrecen muchas restricciones físicas como hábitat de los epizoítos generalistas. El único aspecto importante que cabría destacar es la estabilidad temporal del sustrato. La tortuga boba pierde las escamas del caparazón de forma irregular, en forma de trozos en un proceso que puede durar como mucho un año, mientras que la renovación de la piel es prácticamente continua (Zardus y Haldfield, 2004; Alibardi, 2005). Este proceso podría ser perjudicial sólo para algunas especies generalistas sésiles de fijación superficial y cierta longevidad. P.e., los cirrípedos del género *Chthamalus*, que se han citado *C. caretta*, alcanzan una edad de 2-3 años en áreas templadas (Yan *et al.*, 2006).

Finalmente, el tercer factor básico que podría limitar la diversidad de epizoítos generalistas sería la imposibilidad de colonización por saturación de especies en el sustrato. Este factor se discute con mayor detalle en el siguiente apartado, pero baste mencionar aquí que en los estudios donde parecía darse sucesión de faunas de epibiontes en *C. caretta* con exclusión de especies (Frick *et al.*, 2000b), la riqueza media de especies por tortuga fue de 18,2, frente al valor de 4,7 observado en el presente estudio.

A diferencia de los epizoítos generalistas, generalmente se asume que en el caso de los epizoítos específicos de tortugas ha habido una evolución de la especialización para reconocer el sustrato que proveen dichos hospedadores (Frazier y Margaritoulis, 1990; Zardus y Hadfield 2004; véase también Nogata y Matsumura, 2006 para otros hospedadores marinos) o, secundariamente, las algas específicas que los colonizan (Grammentz, 1988). Se cree que dicha evolución hacia una asociación obligada podría haberse promovido en muchos casos porque el epizoíto se podría beneficiar de una reducción de la presión de depredación (Foster, 1987; Zardus y Hadfield, 2004; Seilacher, 2005).

Es importante señalar, sin embargo, que el carácter de “especialista” no siempre está claro, ni siquiera en el empleo conceptual del término (Aznar *et al.*, 2001). P.e., podría considerarse que una especie de epibionte es especialista de tortugas si es capaz de colonizar sólo el sustrato que éstas proveen; se trataría pues de una versión evolutiva del concepto que incluye una estricta dependencia (especialización) por un recurso. Sin embargo, es posible que una especie de epizoíto no exhiba tal grado de especialización pero, sin embargo, su población (local o global) requiera de la población de tortugas para poder mantenerse; este concepto hace más énfasis en los aspectos ecológicos de la interacción (Aznar *et al.* 2001). De acuerdo con esta subdivisión, parece claro que varios de los crustáceos no cirrípedos de la Tabla 6.1 no exhiben una dependencia estricta de las tortugas como sustrato. Muchos autores consideran que *Hexapleomera robusta* es un crustáceo bentónico de vida libre capaz de formar tubos en grietas de rocas, frondes de algas y otros sustratos duros como los caparazones de tortugas (véase, p.e.,

Kitsos y Koukouras, 2003). Por otra parte, aparentemente, *Hyale grimaldii* se ha registrado también en frondes del alga *Cystoseira* en el Mar Egeo (Kocatas *et al.*, 2004). En este contexto, un caso claramente ilustrativo es el del cangrejo *Planes minutus*. Las especies de este género se encuentran típicamente en sustratos flotantes, tanto naturales como antropogénicos (Dellinger *et al.*, 1997, Spivak y Bass, 1999). Sin embargo, un análisis en mayor profundidad de *P. minutus* en Madeira reveló diferencias poblacionales aparentes entre la subpoblación asociada a objetos flotantes y la asociada a *C. caretta* (Dellinger *et al.*, 1997): en concreto, los individuos de éste último sustrato eran más grandes, y había una mayor proporción de hembras ovígeras (pero véase también Frick *et al.*, 2004a). Este tipo de observaciones sugiere, por una parte, que las tortugas pueden jugar un papel fundamental en el mantenimiento de ciertas especies de epizoítos consideradas como más generalistas y, por otra, que puede haber habido especiación asociada a la especialización por el recurso “tortuga” a pesar de que las especies sean morfológicamente indistinguibles. En principio, los datos disponibles aconsejan aceptar que todos los crustáceos no cirrípedos considerados como especialistas en la Tabla 6.1 exhiben suficiente dependencia de las tortugas como que esta asunción sea razonable.

La estrecha dependencia de un tipo de sustrato “vivo” implica que la diversidad de la mayoría de los epizoítos que hemos considerado como específicos esté en gran medida limitada por los eventos biogeográficos relacionados con la historia de sus hospedadores (véase Ricklefs y Schluter, 1993), es decir, una vez establecida la asociación, los epizoítos históricamente “siguen” al sustrato del que dependen. Quizá por ello no es sorprendente que en la comparación de faunas de epizoítos específicos entre diferentes localidades hallásemos una remarcable similitud entre las especies. No obstante, como ya se señaló en el Capítulo 4, esta similitud puede ser engañosa: por debajo de la aparente uniformidad morfológica de los taxones implicados pueden ocultarse historias de diversificación que no se reflejan en la morfología (véase, p.e., Rawson *et al.*, 2003, o el caso de *Balaenophilus* en el Capítulo 4). En cualquier caso, en nuestro estudio, los epizoítos específicos forman un núcleo de coaparición predecible (quizá debida sobre todo a su adaptación por un sustrato tan específico), aunque no tan frecuente como el de los no específicos.

De acuerdo con la discusión precedente, la comunidad potencial de epizoítos de cualquier individuo de *C. caretta* puede entenderse como compuesta de (1) un grupo de epizoítos especialistas, que incluye cirrípedos, malacostráceos asociados a algas (que a su vez tenderían a desarrollar especificidad por la tortuga boba, p.e., el alga roja *Polysiphonia caretta*), y algunos elementos singulares específicos de asociación independiente (*Balaenophilus* sp., *P. minutus*, *O. margoii*) a los que se superpondría (2) un conjunto de especies generalistas de sustratos inanimados flotantes (para el Mediterráneo, véase p.e., Relini *et al.* 1998, Bacchiocchi y Aioldi 2003). Esta estructura general podría observarse en

subadultos o adultos de *C. caretta* en cualquier lugar (qué pasa en el caso de los neonatos y juveniles de corta edad es una pregunta muy interesante todavía sin respuesta). La mayor parte de especies del primer grupo serían inherentes a la comunidad por razones de especialización histórica, mientras que el número e identidad de los integrantes del segundo grupo podría ser mucho más variable dependiendo de la región geográfica.

2. Interacciones bióticas

Anteriormente se ha mencionado cómo la presencia de ciertas especies de epibiontes es necesaria para que otras puedan colonizar las tortugas; esto es común a todo tipo de *fouling communities* (Wahl, 1989). El efecto biótico más significativo que detectamos en este estudio sobre la estructura de las comunidades fue la presencia o no de algas. La presencia de al menos 4 especies presumiblemente especialistas de *C. caretta*, 3 de ellas frecuentes (Tabla 6.1) se vio altamente potenciada por la presencia de algas. De hecho, Gramentz (1988) distinguió a estas tres especies, claramente identificadas como una agrupación en el ACPCAT, como la “comunidad asociada a *Polysiphonia*”.

En este estudio hemos hallado escasa evidencia de que la riqueza y composición de las comunidades de epizoítos se vean reguladas por interacciones negativas, tal y como también señala Caine (1986) para las tortugas bobas de su estudio. En primer lugar, los tests de la varianza de Schluter (1984) indicaron asociaciones globales positivas, o neutras, entre las especies especialistas y no especialistas de epizoítos, respectivamente. Además, en nuestro análisis de componentes principales categóricos, todas las especies incluidas saturaron positivamente (es decir, covariaron positivamente) en el CP1. De hecho, este patrón pudo confirmarse mediante correlaciones Phi entre especies (datos no mostrados). Por tanto, el análisis no muestra relaciones de exclusión obvias. Por otra parte, la presencia de cirrípedos no pareció verse afectada por la presencia de algas. Nótese que el análisis hace referencia a la influencia sobre la *colonización*, no sobre la *distribución* de epizoítos en la tortuga. Este último extremo necesitaría ser corroborado con análisis espaciales específicos. La ausencia aparente de interacciones negativas obvias entre epizoítos contrasta con los análisis preliminares de Frick *et al.* (2000b) sobre tortugas bobas de la costa Atlántica de los Estados Unidos. Estos autores hallaron evidencia probable de que las interacciones competitivas generaban una sucesión ecológica en la fauna de epibiontes, similar a la observada en las *fouling communities* típicas. En concreto, los cirrípedos parecían funcionar como especies pioneras que se asentaban sobre el caparazón desnudo. Este asentamiento inicial permitía entonces la colonización de hidrozoos y briozoos lo que, a su vez, permitía entonces el asentamiento de ascidias, que terminaban dominando la comunidad. Frick *et al.* (2000b) creían que las comunidades que alcanzaban este estado terminaban sufriendo una mortalidad catastrófica (“*slough-off*”) debido a la competencia

espacial. La competencia es probablemente el factor que más abusivamente se ha aducido para explicar observaciones a nivel de comunidad, a pesar de que una de las premisas esenciales, la demostración de que existe un factor limitante, raramente se comprueba (Simberloff, 1982). En cualquier caso, nuestros datos no parecen avalar ninguna sucesión aparente entre faunas. Es posible que la diferencia entre las poblaciones estudiadas por Frick *et al.* (2000b) y las del presente estudio se deba, no sólo a la mayor riqueza potencial de epizoítos en el primer caso (aproximadamente el doble de las halladas en este estudio, véase Tabla 6.7) sino también a la mayor tasa de reclutamiento de larvas en este sistema, a juzgar por la riqueza media de especies por tortuga (que prácticamente cuadruplica la riqueza estimada en este estudio, como se señaló más arriba).

Existen dos factores bióticos adicionales cuya influencia podría ser importante pero que no pueden analizarse utilizando datos puntuales de tortugas varadas. El primero es la depredación. Más arriba se mencionó que la evolución de asociaciones obligadas de ciertos epizoítos con las tortugas marinas podría tener su origen en las ventajas de reducir la posibilidad de depredación. Sin embargo, ello obviamente no garantiza que los epizoítos de tortugas no puedan ser depredados. P.e., los análisis de la dieta de *Planes minutus* indican que esta especie depreda sobre otros epizoítos, en vez de sobre los excrementos de la tortuga (Frick *et al.* 2004a). Por otra parte, existen algunas observaciones puntuales de depredación “exógena” en diversas tortugas marinas (Smith, 1988; Schärer, 2001), y se ha descrito algunos casos bien establecidos de simbiosis de limpieza entre teleósteos y la tortuga verde, *Chelonia mydas* (Losey *et al.*, 1994).

El otro factor biótico de importancia, particularmente en el caso de los epizoítos específicos de tortugas, es la densidad poblacional del hospedador (Anderson y May, 1978; Arneberg *et al.*, 1998). Para dichos epizoítos (al menos durante el estado adulto), cada tortuga individual representa una isla de hábitat adecuado rodeado de una vasta extensión de hábitat inhóspito. En este contexto, los modelos de dinámica poblacional de epizoítos con escasa o nula patogeneidad para su hospedador indican que una mayor densidad de hospedador incrementa la probabilidad de transmisión y/o la tasa reproductiva global de los epizoítos (Arneberg *et al.*, 1998). Y, de forma inversa, se cree que el declive actual de las poblaciones de tortugas podría conducir a la extinción de algunos de sus epizoítos específicos (Zardus y Hadfield, 2004).

3. Tamaño y edad de la tortuga

Algunos autores han sugerido, sin aportar datos cuantitativos, que las tortugas de mayor tamaño y/o edad tienden tener una fauna de epizoítos más densa y rica (Scaravelli *et al.*, 2001, Kitsos, com. pers.). Nuestro estudio confirma por primera vez que los individuos de *C. caretta*

con mayor LCC acumulan mayor cantidad de especies de epizoítos, sin que esto conlleve cambios en la composición de las comunidades. Sin embargo, al no poseer una medida independiente de edad, la LCC funciona tanto como una variable indicadora de edad como de tamaño. Ambas variables están asociadas a diferentes procesos que podrían explicar este patrón de diversidad:

- a) Una tortuga de mayor tamaño ofrece mayor superficie y, por ello, la probabilidad de que las formas colonizadoras de los epizoítos (larvas o adultos) puedan contactar con la tortuga se incrementa (esta hipótesis se conoce en ecología de comunidades como la Hipótesis del Muestreo Pasivo, véase, p.e., Peake y Quinn, 1993 y las referencias de dicho trabajo).
- b) Una tortuga de mayor tamaño ofrece mayor espacio para la colonización y asentamiento de los epizoítos (Frick *et al.*, 2000b).
- c) Una tortuga de mayor edad posee mayor probabilidad de colonización por epizoítos simplemente porque ha estado expuesta más tiempo.
- d) Una tortuga de mayor edad ha sufrido mayor número de colonizaciones por especies primarias, lo que en general incrementa la probabilidad de colonización por especies secundarias (que requieren la presencia previa de las primarias) (Frick *et al.*, 2000b).
- e) Existen cambios ontogenéticos de hábitat en *C. caretta* (de oceánico-pelágico a bentonérico, véase, p.e., Laurent *et al.* 1998) que pueden conllevar cambios en las faunas potenciales de epizoítos a las que se exponen las tortugas.

Los datos disponibles no permiten descartar ninguna de estas hipótesis, pero existe evidencia de que algunas son especialmente probables. Por ejemplo, la relación entre riqueza de especies y tamaño de la tortuga se conserva cuando se consideran sólo las especies de cirrípedos. Puesto que la mayoría de estos organismos se adhiere superficialmente a las escamas, su esperanza de vida debería ser corta, ya que las tortugas mudan todas las escamas del caparazón en aproximadamente un año; la tasa de renovación de la piel es mucho más rápida (Monroe y Limpus, 1979; Zardus y Haldfield, 2004; Alibardi, 2005). De acuerdo con esto, la colonización de cirrípedos podría relacionarse sobre todo con la hipótesis del muestreo pasivo (Hipótesis a). En el caso de la fauna de malacostráceos asociada a *Polysiphonia*, nuestros resultados sugieren que el incremento de aparición con el tamaño podría ser indirecto (Hipótesis d) ya que, en sí misma, la presencia de *Polysiphonia* es dependiente del tamaño, y este fenómeno podría estar más relacionado con la edad de la tortuga (Hipótesis c). No obstante, todavía se desconoce el modo de colonización de muchas especies, la duración del ciclo, y si existe la posibilidad de que las cohortes de vayan reemplazándose en la misma tortuga a través de reproducciones sucesivas una vez ha habido una colonización inicial. En cualquier caso, dos de las hipótesis propuestas parecen poco probables. Para que espacio, en sí mismo, juegue algún

papel en el incremento de diversidad de epizoítos (Hipótesis b) debe asumirse algún tipo de saturación espacial que, como discutíamos más arriba, no parece darse en las tortugas bobas mediterráneas. Por otra parte, las especies de epizoítos que constituyen el núcleo de la diversidad observada, o son específicos de tortugas, o son ecológicamente ubicuos (véase Tabla 6.1). En consecuencia, los cambios de hábitat que llevan a cabo las tortugas poco antes de alcanzar el estado adulto, si de hecho se están produciendo (Laurent *et al.*, 1998; Tomás *et al.*, 2001), no influirían en la fauna potencial disponible.

4. Variaciones estacionales en la abundancia de larvas

Nuestros resultados sugieren un cierto efecto de la estación de hallazgo de la tortuga sobre su riqueza de especies de epizoítos: las tortugas encontradas en verano albergaron mayor número de especies. Al parecer, el fenómeno afectó ligeramente (aunque no significativamente) más a las especies no específicas (las más frecuentes de las cuales son cirrípedos, Tabla 6.1). Aparentemente, la posibilidad de colonización de algas (Tabla 6.2) y su fauna asociada (Tabla 6.3) también se incrementó comparativamente en verano.

Obviamente, nuestra muestra condensa ejemplares de *C. caretta* de varios años, por lo que se requeriría un mayor tamaño muestral de tortugas por año confirmar el aparente efecto estacional que detectamos, separándolo de las variaciones espaciotemporales impredecibles que se producen en cualquier comunidad (Underwood *et al.*, 2000). No obstante, es posible que el modesto incremento de la aparición de especies de epizoítos en verano pudiera estar relacionado con un verdadero efecto estacional sobre la abundancia de formas colonizadoras. P.e., aunque se conoce poco sobre la dinámica estacional de cirrípedos lepadidos, algunos estudios realizados en zonas templadas han hallado picos de abundancia en nauplios de cirrípedos en verano (p.e., Muxagata *et al.*, 2004) (en cualquier caso, el fenómeno no es universal, véase p.e., Calbet *et al.*, 2001). Por el momento, consideramos prematuro incidir excesivamente sobre este factor hasta obtener más datos.

5. Perturbaciones

Las perturbaciones físicas que destruyen biomasa representan un factor crucial para entender los patrones de diversidad en los sistemas bentónicos litorales (Moore *et al.*, 2004) y, por extensión, otras comunidades (Southwood, 1988). Cuando existe saturación, la adversidad generalmente abre espacios para la colonización, impidiendo que los competidores superiores monopolicen los recursos disponibles; en otras situaciones, el efecto puede ser mucho más impredecible (Moore *et al.*, 2004).

Ya se ha comentado más arriba cómo el varamiento de una tortuga representa un evento serio de perturbación para los epizoítos, sobre todo debido a la desecación. Esto puede hacer que los epizoítos móviles abandonen la tortuga antes de morir, lo que obviamente puede afectar a las estimaciones de riqueza de especies. Sin embargo, como ya se ha señalado, este fenómeno debe considerarse como un sesgo metodológico, más que como un fenómeno ecológico relevante. No obstante, se han constatado otros dos eventos de perturbación que pueden afectar a la estructura de las comunidades de epizoítos. El primero es el comportamiento de rascado de las tortugas adultas en zonas costeras: se ha sugerido que, cuando la carga de epizoítos es tal densa que genera gran cantidad de arrastre, dificultando la natación, las tortugas podrían eliminarlos, al menos parcialmente, estregándose contra el sustrato (Frick *et al.*, 2000b). Aparentemente, este comportamiento, al dañar parte de la fauna de epizoítos y abrir “ventanas” para la colonización, podría funcionar un como generador de diversidad. En este sentido, Caine (1986) encontró estrías, desprovistas de epizoítos, en el caparazón de algunas tortugas bobas, y sugirió que dichas estrías podrían haberse producido por rascado (aunque no necesariamente intencionado). En nuestra muestra de tortugas nosotros no registramos individuos con marcas que pudiesen inducir a pensar que se había dado este tipo de comportamientos. Ello quizá no es extraño, al menos por dos razones. Por un lado, las tortugas analizadas se hallan en zonas pelágicas a gran profundidad, donde existe mucha menor probabilidad de hallar sustratos adecuados donde estregarse; por otro, si asumimos que el rascado es intencionado, las cargas de epizoítos son sensiblemente menores respecto a las de las tortugas para las que dicho comportamiento de rascado sería adaptativo.

El otro factor de perturbación natural lo constituye la desecación periódica de gran parte del caparazón cuando la tortuga se solea en superficie (Spotila *et al.*, 1997). Nuestras observaciones sobre distribución de epizoítos indican que muchos de ellos tienden a evitar dicha área (datos no publicados), pero parece improbable que este factor ejerza un impacto sustancial sobre la diversidad de especies.

SECCIÓN II. ENDOPARÁSITOS

7. FAUNÍSTICA DE LAS ESPECIES DE ENDOPARÁSITOS

En las 97 tortugas bobas estudiadas se encontraron un total de 10 especies de helmintos, todos ellos en el tracto digestivo: 8 trematodos digeneos y 2 nematodos. Salvo el trematodo Hemiuroidea sp. y el nematodo *Anisakis* sp. tipo I, considerados parásitos accidentales, el resto son especialistas de tortugas marinas. Sólo Hemiuroidea sp. constituye una nueva cita para *C. caretta*.

7.1 DIGENEA

7.1.1 *Enodiotrema megachondrus* (Fig. 7.1)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Plagiorchiidae (Lühe, 1901)

GÉNERO: *Enodiotrema* Looss, 1900

ESPECIE: *Enodiotrema megachondrus* (Looss, 1899) Looss, 1901.

SINÓNIMOS: *Enodia megachondrus* Looss, 1899; *Monostomum caovanae* Kollar en Braun (1901); *Enodiotrema megachondrum* Braun, 1901

Material examinado

Se hicieron preparaciones permanentes de un total de 147 ejemplares (118 procedentes de las tortugas decomisadas y 29 de las varadas), todos ellos depositados en el ICBiBE de la Universitat de València. Asimismo, en el mismo lugar se halla material adicional conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares examinados se ajustan bien a las descripciones dadas por Looss (1902) y Euzet y Combes (1962), con la salvedad de que el rango de longitudes del cuerpo es bastante amplio (1,7-4,9mm) y existe cierto solapamiento con el de otras especies del género. Sin embargo, dado que el resto de características, tanto morfoanatómicas como ecológicas se corresponden fielmente con las de la especie tipo, *E. megachondrus*, consideramos que nuestros ejemplares pertenecen a esta especie.

Hábitat: Estómago, intestino delgado (especialmente en el duodeno). En las tortugas de nuestro estudio se encontró en el estómago e intestino delgado. La máxima intensidad de

parásitos se localizó casi siempre en el tramo duodenal, que correspondería al 5-10 % de la longitud del intestino.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata* y *L. olivacea*.

Comentarios

Hasta el momento, se han descrito siete especies dentro de este género: *E. megachondrus* (Looss, 1899), *E. instar* Looss, 1901, *E. reductum* Looss, 1901, *E. acarieum* Looss, 1902, *E. microvitellatus* Chattopadhyaya, 1970, *E. schikhobalovae* Gupta y Mehrotra, 1976 y *E. carettae* Blair y Limpus, 1982. Según Blair y Limpus (1982), la especie *Neoparalepoderma chitinoides* Chattopadhyaya, 1970, parece pertenecer, asimismo, al género *Enodiotrema*. Todas las especies mencionadas son parásitos de tortugas marinas y guardan gran parecido entre sí, lo cual nos suscita grandes dudas acerca de la validez taxonómica de la mayoría de ellas.

Esta especie se ha citado en el Mar Mediterráneo (Looss, 1899, 1901, 1902; Gohar, 1934; Euzet y Combes, 1962; Badillo y Raga, 1995; Manfredi *et al.*, 1998; Scaravelli *et al.*, 2003). Océano Atlántico (Dollfus, 1927; Nigrelli, 1941). Océano Pacífico (Caballero-Rodríguez, 1960; Parra, 1983; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996). Océano Indico (Bilqeas, 1974).

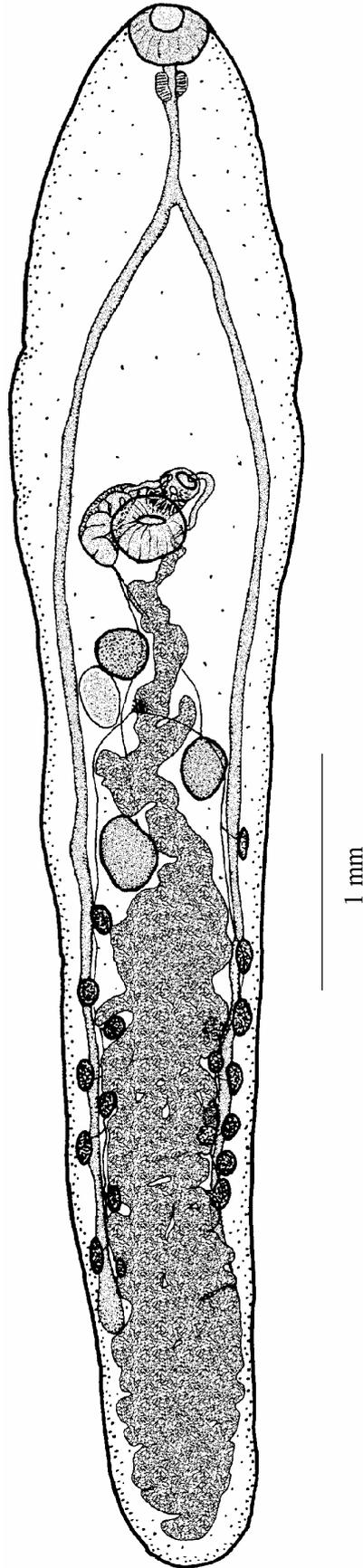


Figura 7.1. *Enodiotrema megachondrus*. Vista ventral.

7.1.2 *Calycodes anthos* (Fig. 7.2)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Calycodidae Dollfus, 1929

GÉNERO: *Calycodes* Looss, 1901

ESPECIE: *Calycodes anthos* (Braun, 1899) Looss, 1901

SINÓNIMOS: *Distomum anthos* Braun, 1899

Material examinado

Se montaron 10 ejemplares para su examen microscópico. Existe material adicional conservado en etanol 70%. Todo este material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los individuos encontrados se ajustan bien a las descripciones dadas por Looss (1902), Perkins (1928), Caballero y Caballero *et al.* (1955) y Yamaguti (1971).

Hábitat: Estómago, intestino delgado, vesícula biliar. En las tortugas de nuestro estudio se encontró en el estómago e intestino delgado, principalmente en el duodeno.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata* y *L. olivacea*.

Comentarios

Según la literatura, el género *Calycodes* cuenta con 2 especies descritas; *C. anthos* y *C. caborojoensis* Fischthal y Acholonu, 1976. Esta última especie, descrita a partir de un sólo espécimen recolectado en un ejemplar de *E. imbricata* en Puerto Rico, presentaba ciertas diferencias morfológicas respecto a dibujos de ejemplares de *C. anthos* recolectados por Braun (1901) y Looss (1902) (ratio entre la región preacetabular y postacetabular, diámetro de la ventrosa oral y del acetábulo, y anchura del cuerpo). Sin embargo, Blair (com. pers.) cita el hallazgo, en tortugas bobas australianas, de ejemplares de *Calycodes* sp. con medidas intermedias entre las dadas por Fischthal y Acholonu (1976) y las de Looss (1901b). En el presente estudio también hemos hallado ejemplares de *Calycodes anthos* que aparentemente mostraban una gran variabilidad morfológica. Estas evidencias sugieren que *C. caborojoensis* podría ser una especie sinónima de *C. anthos*, pero obviamente se necesita evidencia confirmatoria más sólida.

Esta especie se ha citado en el Mar Mediterráneo (Looss, 1901, 1902; Gohar, 1934; Sey, 1977; Badillo y Raga, 1995; Manfredi *et al.*, 1996, 1998) y Océano Pacífico (Braun, 1899a; Caballero y Caballero *et al.*, 1955; Parra, 1983; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996).

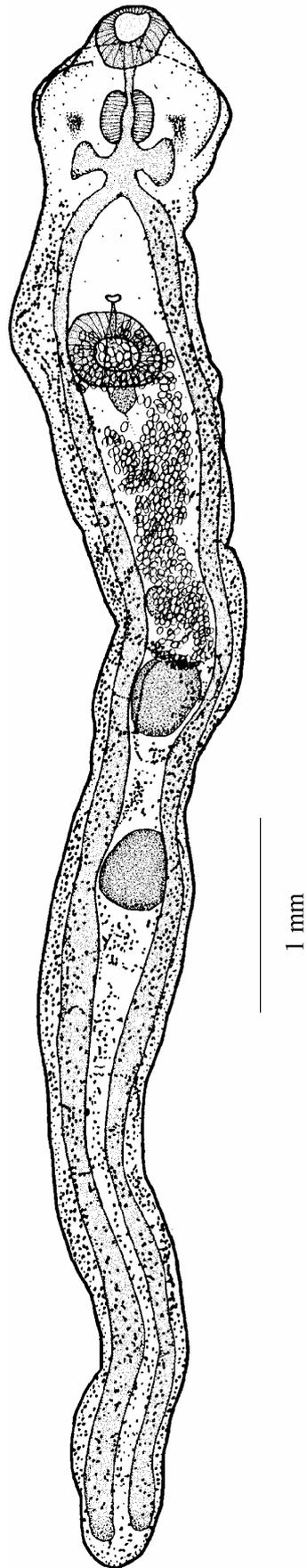


Figura 7.2 *Calycodes anthos*. Vista ventral.

7.1.3 Hemiuroidea spp. (Fig. 7.3)

ORDEN: Hemiuriformes Travassos *et al.*, 1969

SUPERFAMILIA: Hemiuroidea Faust, 1929

Material examinado:

Se examinaron 11 ejemplares, que se tiñeron y montaron permanentemente para su observación al microscopio. Estas preparaciones, así como material adicional recolectado, conservado en etanol 70%, se hallan depositados en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Por su morfología externa, forma y disposición del acetábulo, la presencia de una proyección faríngea en forma de cono y un amplio orificio caudal, pudimos asignarlos a la superfamilia Hemiuroidea. No fue posible una identificación más precisa debido a que la totalidad de los ejemplares eran inmaduros, no apreciándose órganos internos, aunque pensamos que podrían pertenecer a la familia Accacoelidae. La variabilidad en la pedunculación del acetábulo nos hace pensar que los ejemplares encontrados podrían pertenecer a más de una especie.

Comentarios

Hasta la fecha, sólo se ha descrito un hemiuroido parasito de tortugas marinas: *Elytrophallus carettae* Blair, 1984, en *C. caretta* en Australia. Además, se han citado a *Proisorchis psenopsis* Yamaguti, 1934 (parásito de teleósteos marinos) en *L. olivacea* en México (Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996). Ambas especies pertenecen a la familia Hemiuridae. La presencia de Hemiuroidea spp. en nuestros ejemplares de *C. caretta* parece un claro caso de parasitismo accidental, ya que no apareció ningún individuo adulto y la localización de estos parásitos parecía aleatoria, habiéndose hallado de manera dispersa en estómago, intestino delgado e intestino grueso.

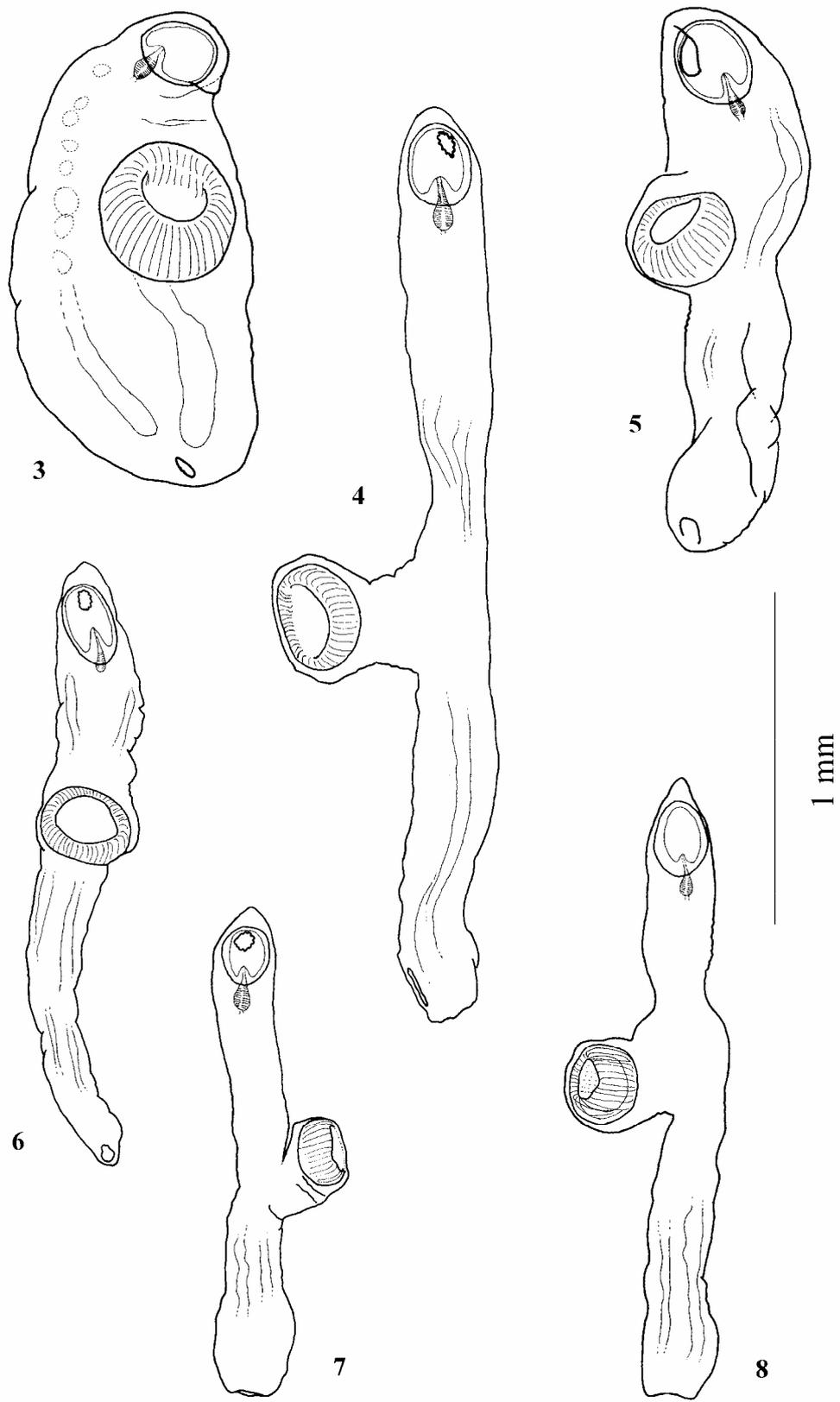


Figura 7.3 Hemiuroidea spp. Varios especímenes en vista ventral.

7.1.4 *Pachypsolus irroratus* (Fig. 7.4)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Pachypsolidae Yamaguti, 1958

GÉNERO: *Pachypsolus* Looss, 1901

ESPECIE: *Pachypsolus irroratus* (Rudolphi, 1819) Looss, 1902

SINÓNIMOS: *Distoma irroratum* Rudolphi, 1819; *Distomum irroratum* Braun, 1899; *Pachypsolus lunatus* Looss, 1901; *Pachypsolus ovalis* Linton, 1910; *Pachypsolus tertius* Pratt, 1914; *Pachypsolus brachus* Barker, 1922; *Pachypsolus puertoricensis* Fischthal et Acholonu, 1976.

Material examinado

Se examinaron al microscopio 6 ejemplares, montados permanentemente. Estas preparaciones, junto con el resto del material encontrado, conservado en etanol 70%, se hallan depositadas en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los individuos examinados presentan todas las características de la especie, ajustándose a las descripciones de Looss (1902), Yamaguti (1971), Euzet *et al.* (1972) y Blair y Limpus (1982).

Hábitat: Estómago, intestino. Los ejemplares de nuestro estudio se encontraron principalmente en el estómago, aunque también aparecieron algunos en el duodeno.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*, *L. olivacea*.

Comentarios

Dentro de este género se han llegado a describir hasta siete especies: *P. irroratus*, *P. lunatus*, *P. ovalis*, *P. tertius*, *P. brachus*, *P. puertoricensis* y *P. sclerops* Travassos, 1922. Esta última especie, parásito cloacal de crocodilianos de Sudamérica, se diferencia claramente de otros componentes del género por sus características morfológicas y ecológicas (Euzet *et al.*, 1972). Diversos autores han tratado de clarificar la sistemática de este género. Así, Looss (1902) reconoció que *P. lunatus* era sinónimo de *P. irroratus*. Euzet *et al.* (1972) fueron los primeros en cuestionar la validez de los rasgos distintivos empleados tradicionalmente en la sistemática de este género, como el número de divertículos ciegos anteriores, extensión de las glándulas vitelógenas, tamaño de las ventosas y longitud de la bolsa del cirro. Finalmente, Blair y Limpus (1982), tras examinar los ejemplares de *Pachypsolus* spp. depositados en distintos museos,

llegaron a la conclusión de que las únicas especies válidas dentro del género eran *P. irroratus*, en tortugas marinas y *P. sclerops*, en caimanes sudamericanos.

La distribución de esta especie abarca el Mar Mediterráneo (Rudolphi, 1819; Stossich, 1895b, Braun, 1899b, 1901; Looss, 1901, 1902; Gohar, 1934; Euzet *et al.*, 1972; Badillo y Raga, 1995), Océano Atlántico (Linton, 1910; Pratt, 1914; Barker, 1922; Baylis, 1928; Dollfus, 1937; Fischthal y Acholonu, 1976), Océano Pacífico (Braun, 1899; Johnson, 1912; Caballero y Caballero *et al.*, 1955; Caballero-Rodríguez, 1960; Blair y Limpus, 1982; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996) y Mar Rojo (Braun, 1901).

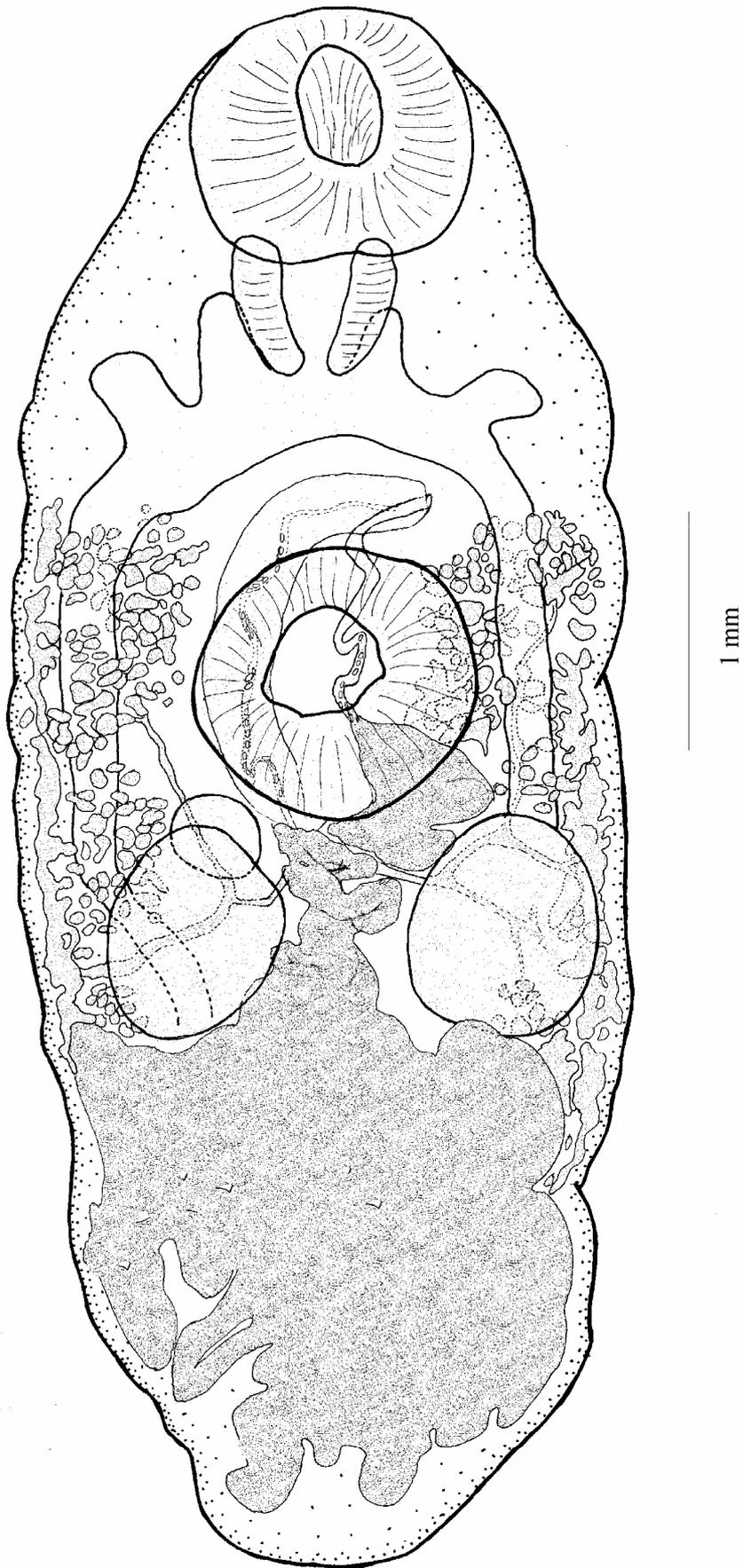


Figura 7.4 *Pachypsolus irroratus*. Vista ventral.

7.1.5 *Rhytidodes gelatinosus* (Fig. 7.5)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Rhytidodidae Odhner, 1926

GÉNERO: *Rhytidodes* Looss, 1901

ESPECIE: *Rhytidodes gelatinosus* (Rudolphi, 1819) Looss, 1901

SINÓNIMOS: *Distoma gelatinosum* Rudolphi, 1819; *Distomum gelatinosum* Sonsino, 1890; *Rhytidodes secundus* Pratt, 1914; *Rhytidodes indicus* Simha et Chattopadhyaya, 1969.

Material examinado

14 ejemplares, montados permanentemente para su observación al microscopio óptico. Se hallan depositados, junto con el resto de material, en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los individuos encontrados se ajustan bien a las descripciones dadas por Looss (1902), Caballero y Caballero (1954) y Blair y Limpus (1982).

Hábitat: Intestino delgado. En las tortugas de nuestro estudio, encontramos esta especie en el estómago y en el intestino delgado.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata* y *Podocnemis expansa*.

Comentarios

Dentro de este género se han descrito dos especies adicionales, *R. secundus* Pratt, 1914 y *R. indicus* Simha et Chattopadhyaya, 1969, aunque fueron consideradas posteriormente sinónimos de la especie original (Caballero-Rodríguez, 1960; Bilqees, 1974; Blair y Limpus, 1982).

Esta especie se ha citado en el Mar Mediterráneo (Rudolphi, 1819; Diesing, 1855; Sonsino, 1890, 1893; Stossich, 1895a,b, 1898; Braun, 1899, 1901; Looss, 1899, 1901a,b, 1902; Gohar, 1934; Euzet y Combes, 1962; Euzet *et al.*, 1972; Sey, 1977; Badillo y Raga, 1995; Manfredi *et al.*, 1998; Piccolo y Manfredi, 2003; Scaravelli *et al.*, 2003), Océano Atlántico (Stossich, 1895b, Pratt 1914; Viana, 1924; Luhman, 1935; Dollfus, 1936; Pérez-Vigueras, 1955; Travassos *et al.*, 1969; Fischthal y Acholonu, 1976), Océano Pacífico (Braun, 1899; Johnston, 1912; Caballero y Caballero, 1954; Caballero-Rodríguez, 1960; Blair y Limpus, 1982). Océano Índico (Braun, 1899, 1901; Simha y Chattopadhyaya, 1969; Bilqees, 1974).

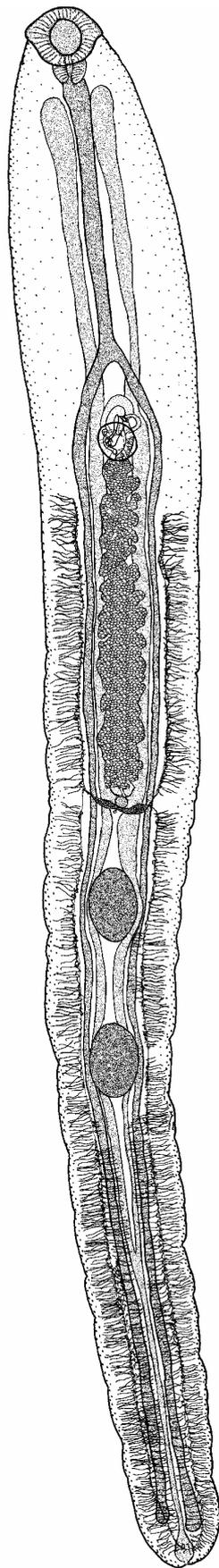


Figura 7.5 *Rhytidodes gelatinosus*. Vista ventral.

7.1.6 *Orchidasma amphiorchis* (Fig. 7.6)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Telorchidae Stunkard, 1924

GÉNERO: *Orchidasma* Looss, 1900

ESPECIE: *Orchidasma amphiorchis* (Braun, 1899) Braun, 1901

SINÓNIMOS: *Distomum amphiorchis* Braun, 1899; *Anadasmus amphiorchis* Looss, 1899; *Orchidasma indica* Simha, Rao y Chattopadhyaya, 1971; *Orchidasma vitelloconfluens* Rao, 1973.

Material examinado:

1 ejemplar, montado permanentemente, para su examen microscópico. Este espécimen se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

El ejemplar examinado sufrió deterioro y pérdida parcial de la región anterior. Aunque la identificación se vio dificultada por este problema (véase Fig. 3.6), algunas estructuras significativas de esta zona permanecieron casi intactas, como la ventosa oral y una gran parte del tegumento, muy espinoso. Del mismo modo, las alteraciones sufridas por el ejemplar parecían haber afectado a la posición relativa de órganos como la bolsa del cirro, el metratermo, etc., que parecían haberse desplazado en sentido caudal con respecto a la pared externa del animal. Así, el acetábulo apareció en situación anterior al punto de confluencia de estas estructuras sexuales, mientras que en situación normal se situaría posteriormente al poro genital. El resto de características anatómicas se correspondieron perfectamente con las descripciones de distintos autores, como Looss (1902), Teixeira de Freitas y Lent (1938), Caballero y Caballero y Zerecero (1950), Caballero y Caballero *et al.* (1955), Yamaguti (1971) y Blair y Limpus (1982). La localización de este ejemplar en el duodeno coincide también con la de dichos autores.

Hábitat: Estómago e intestino (especialmente intestino delgado). El único ejemplar encontrado en nuestro estudio se hallaba en el duodeno.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*, *L. olivacea*, *Podocnemis expansa*, *Coryphaena hippurus*.

Comentarios

Especie cosmopolita que presenta gran variabilidad en algunos de sus rasgos morfológicos (Blair y Limpus, 1982). *O. amphiorchis* fue citado por Dollfus (1937) en la tortuga de agua dulce *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) y por Manter (1931) en la llampuga, *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758. Estos registros podrían constituir casos de parasitismo accidental, aunque en el caso de *P. expansa*, Blair y Limpus (1982) encuentran además indicios de un error de etiquetaje de la muestra.

Se ha citado a *O. amphiorchis* en el Mar Mediterráneo (Braun, 1899a; Looss, 1899, 1901, 1902; Gohar, 1934; Sey, 1977; Badillo y Raga, 1995; Scaravelli *et al.*, 2003), Océano Atlántico (Braun, 1899; Linton, 1910; Baylis, 1928; Manter, 1931; Luhman, 1935; Dollfus, 1937; Teixeira de Freitas y Lent, 1938; Pearse, 1949; Fischthal y Acholonu, 1976; Caballero y Caballero, 1962; Boero y Led, 1974), Océano Pacífico (Yamaguti, 1934, 1958; Oguro, 1942; Caballero y Caballero y Zerecero, 1950; Caballero y Caballero. *et al.*, 1955; Blair y Limpus, 1982; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996) y Océano Indico (Braun, 1899; Simha *et al.*, 1971; Rao, 1973).

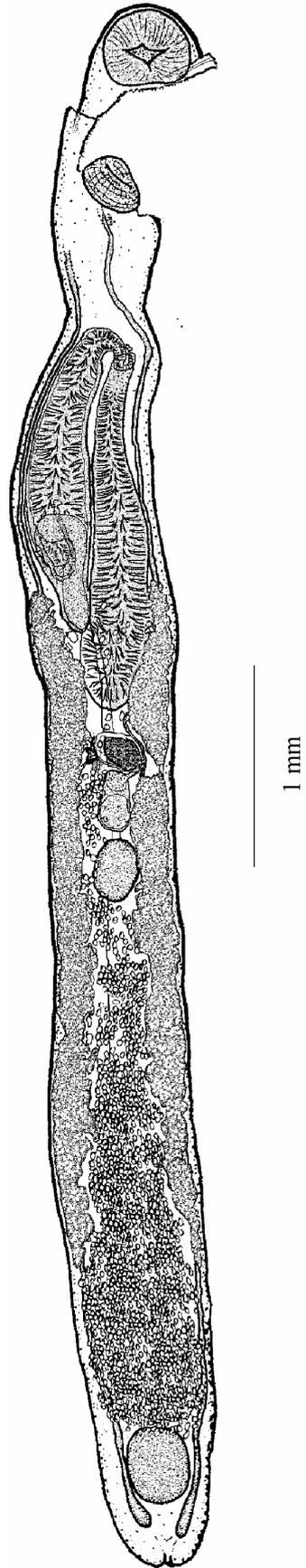


Figura 7.6 *Orchidasma amphiorchis*. Vista ventral.

7.1.7 *Plesiochorus cymbiformis* (Fig. 7.7)

ORDEN: Plagiorchiiformes La Rue, 1957

FAMILIA: Gorgoderidae (Looss, 1899)

GÉNERO: *Plesiochorus* Looss, 1901

ESPECIE: *Plesiochorus cymbiformis* (Rudolphi, 1819) Looss, 1901

SINÓNIMOS: *Distoma cymbiforme* Rudolphi, 1819; *Distomum cymbiforme* Sonsino, 1893; *Spathidium cymbiforme* Looss, 1899; *Phyllodistomum cymbiforme* Braun, 1901; *Plesiochorus cymbiformis elongatus* Pigulevsky, 1953

Material examinado

Tres especímenes adultos hallados en la vejiga urinaria de una tortuga boba varada en Santa Pola (Alicante) en septiembre de 1991. El material se encuentra depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

Los ejemplares se ajustan bien a las descripciones dadas por Caballero y Caballero (1954) y Blair y Limpus (1982), exceptuando algunos detalles que, a nuestro parecer, dependen totalmente de factores metodológicos (fijación, conservación y montaje de los ejemplares) como son la posición de los testículos, que no aparecían en posición intercecal, sino sobre los ciegos intestinales; la ausencia de espinas en el tegumento (citadas por varios autores) y la ausencia de células glandulares junto a la ventosa oral. Otra característica que ayudó en la identificación fue la localización de los trematodos en la vejiga urinaria, donde sólo se ha citado una especie más en tortugas marinas, el pronocéfalo *Pyelosomum cochlear* Looss, 1899, parásito exclusivo de *C. mydas*, cuya anatomía y morfología externa son claramente distintas.

Hábitat: Vejiga urinaria, recto, cloaca, intestino delgado, hígado. En nuestro estudio, todos los individuos encontrados se hallaban en la vejiga urinaria.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*, *E. imbricata*, *L. olivacea*, *Carettochelys insculpta*.

Comentarios

Según Blair y Limpus (1982), existen dudas fundadas sobre la veracidad de la cita de *P. cymbiformis* en la tortuga de agua dulce Australiana *Carettochelys insculpta* Ramsay, 1886. Estos autores creen que Pigulevsky (1953), que basó su trabajo íntegramente en el de Looss (1902), podría haber confundido los nombres de los hospedadores (Looss citaba a *C. caretta* como *Thalassochelys corticata*, sinónimo bastante empleado en su época). Además, en el

trabajo de Looss, que recolectó su material en Egipto, sólo se citan como hospedadores de *P. cymbiformis* a *T. corticata* y *C. mydas*.

Este parásito se ha citado en el Mar Mediterráneo (Rudolphi, 1819; Diesing, 1850; Sonsino, 1893; Stossich, 1895a, 1898; Braun, 1899, 1901; Looss, 1899, 1901, 1902; Gohar, 1934; Sey, 1977; Badillo y Raga, 1995), Océano Atlántico (Pratt, 1914; Cary, 1930; Luhman, 1935; Dollfus, 1937; Fischthal y Acholonu, 1976), Océano Pacífico (Oguro, 1942; Pigulevsky, 1953; Caballero y Caballero, 1954; Blair y Limpus, 1982;) y Océano Indico (Chattopadhyaya, 1970).

En cuanto a la localización de los parásitos, aunque la mayoría de autores los citan en la vejiga urinaria (Stossich, 1895a y b; Looss 1902; Caballero y Caballero, 1954; Chattopadhyaya, 1970; Blair y Limpus, 1983 y referencias incluidas), otros autores citan su presencia en el recto (Pratt, 1914), hígado (!) (Chattopadhyaya, 1970) e intestino delgado (Fischthal y Acholonu, 1976). En el primero de estos casos, la procedencia puede ser la misma “vejiga urinaria”, que desemboca directamente en el recto a través de un esfínter relativamente ancho. Los otros dos casos son más difíciles de explicar, ya que parece poco probable una migración *post-mortem* los vermes desde la vejiga urinaria (dos a cuatro metros de distancia, según el tamaño de la tortuga). En ambos casos los vermes eran maduros, por lo también podría descartarse migraciones ontogenéticas. Suponiendo que no hubiera contaminación del intestino o hígado con contenido de la vejiga urinaria durante el examen de las vísceras, habría que explorar otras posibilidades. Puesto que estos dos casos de localización atípica se han dado en las dos únicas citas de *P. cymbiformis* en *Eretmochelys imbricata*, se podría pensar en un cambio de nicho o que estuviéramos ante una nueva especie, similar a la anterior.

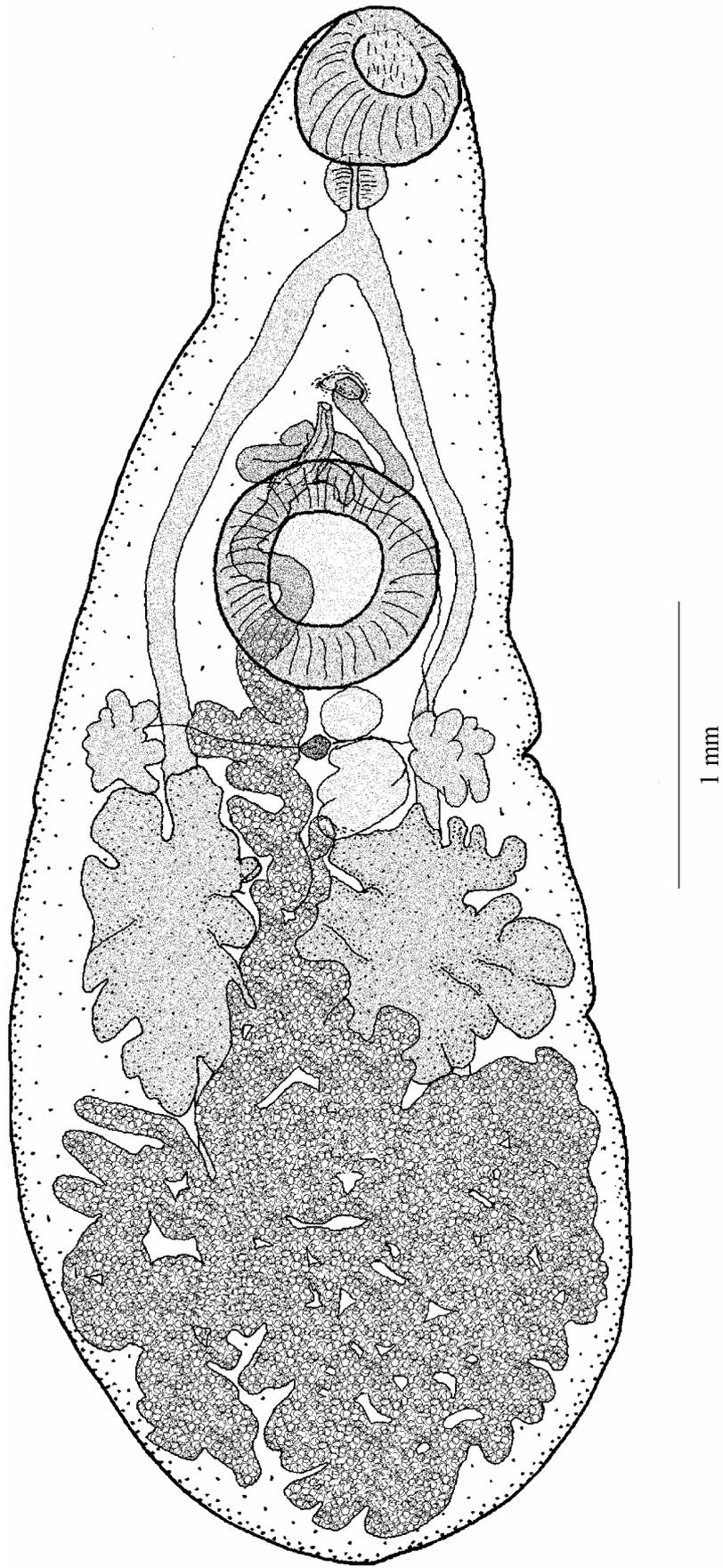


Figura 7.7 *Plesiochorus cymbiformis*. Vista ventral.

7.1.8 *Pleurogonius trigonocephalus* (Fig. 7.8)

ORDEN: Paramphistomiformes Szidat, 1936

FAMILIA: Pronocephalidae Looss, 1902

GÉNERO: *Pleurogonius* Looss, 1901

ESPECIE: *Pleurogonius trigonocephalus* (Rudolphi, 1809) Looss, 1901

SINÓNIMOS: *Monostoma trigonocephalum* Rudolphi, 1809; *Planaria mydae* Rudolphi, 1809; *Monostomum trigonocephalum* Diesing, 1850; *Pronocephalus trigonocephalus* Looss, 1899; *Pleurogonimus trigonocephala* Sey, 1977 (*lapsus*).

Hábitat: Intestino grueso. Los ejemplares encontrados en el presente estudio se hallaron también en el intestino grueso.

Hospedadores: *C. caretta*, *E. imbricata*.

Material examinado

2 ejemplares, montados para su examen microscópico. El resto de ejemplares se conserva en alcohol 70%. Este material se encuentra depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

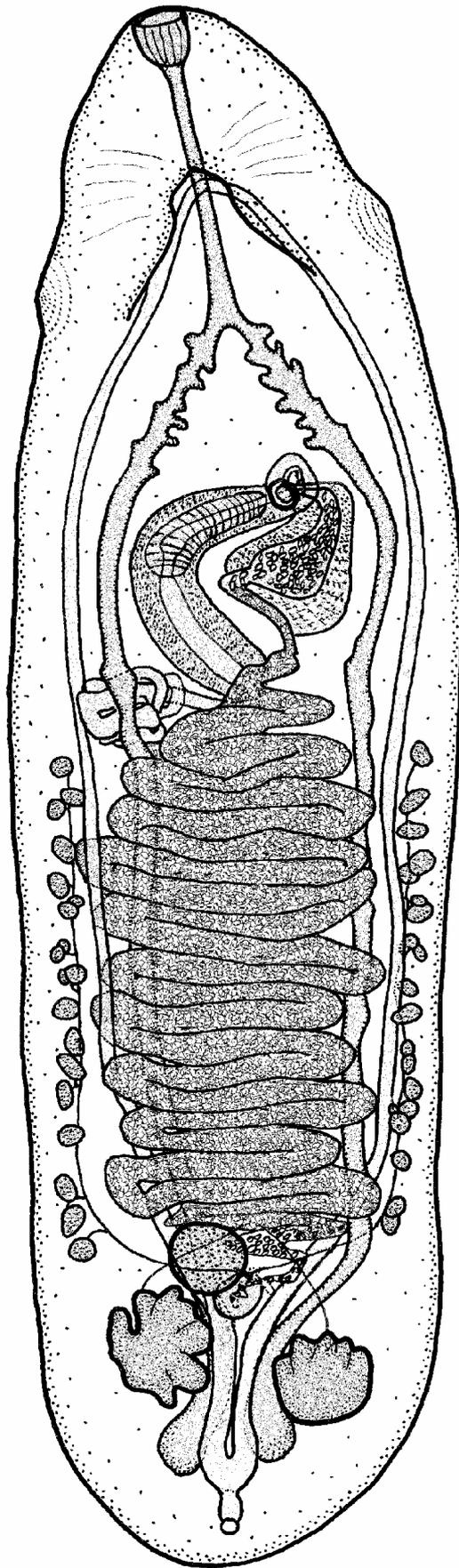
Los ejemplares encontrados se asignaron al género *Pleurogonius* según las claves de Yamaguti (1971) y el trabajo de Ruiz (1944). La determinación a nivel específico se basó en las descripciones originales de Looss (1901).

Comentarios

De acuerdo con Blair (com. pers.), la familia Pronocephalidae necesita una importante revisión. Las diferencias existentes entre muchos de sus géneros y especies son tan ínfimas que hacen pensar en la existencia de numerosas sinonimias. Son especialmente conflictivos los géneros *Astrorchis* Poche, 1925; *Pyelosomum* Looss, 1899; *Myosaccus* Gilbert, 1938; *Medioporus* Oguro, 1936; *Glyphicephalus* Looss, 1901; *Epibathra* Looss, 1902 y *Pleurogonius* Looss, 1901. En este último género se han descrito alrededor de 15 especies, aunque debido a las sinonimias denunciadas por distintos autores, este número varía según el criterio adoptado (ver, e.g. Mehra, 1939; Prudhoe; 1944). *P. trigonocephalus* es la única especie del género que parasita a *C. caretta*.

Este parásito se ha citado en el Mediterráneo (Rudolphi, 1819; Diesing, 1850; Monticelli, 1892; Braun, 1899; Looss, 1899, 1901, 1902; Gohar, 1934; Sey, 1977; Badillo y

Raga, 1995; Manfredi *et al.*, 1998; Piccolo y Manfredi, 2003; Scaravelli *et al.*, 2003), Océano Atlántico (Bellingham, 1844; Luhman, 1935; Pérez-Vigueras, 1955; Ruiz, 1946; Fischthal y Acholonu, 1976) y Océano Pacífico: (Johnston, 1912).



1 mm

Figura 7.8 *Pleurogonius trigonocephalus*. Vista ventral.

7.2. NEMATODA

7.2.1 *Kathlania leptura* (Fig., 7.9)

PHYLUM: Nematoda

CLASE: Secernentea

ORDEN: Ascaridida

SUPERFAMILIA: Oxyuroidea

FAMILIA: Kathlaniidae Travassos, 1918

GÉNERO: *Kathlania* Lane, 1914

ESPECIE: *Kathlania leptura* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1918

SINÓNIMOS: *Ascaris leptura* Rudolphi, 1819; *Oxysoma lepturum* Schneider, 1866; *Kathlania kathlena* Lane, 1914; *Oxysomatium lepturum* Lane, 1916; *Pseudoheterakis lepturis* Travassos, 1918; *Kathlandia leptura* Travassos, 1918 (*lapsus*).

Material examinado

El único espécimen encontrado fue un macho adulto. Este ejemplar se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València.

Criterios de identificación

El ejemplar examinado se ajusta bien a las descripciones dadas para la especie por Travassos (1918), Teixeira de Freitas y Lent (1941) e Inglis (1957). El hecho de que nuestro ejemplar fuera macho facilitó la identificación, ya que los principales caracteres utilizados en la taxonomía de este grupo de nematodos se basan en las estructuras sexuales masculinas.

Hábitat: Intestino grueso. El único ejemplar encontrado por nosotros, procedente de una de las tortugas decomisadas, también se halló en este hábitat.

Hospedadores: *C. caretta*, *C. mydas*

Comentarios

Esta especie suele presentar intensidades mucho mayores que las encontradas por nosotros. Así, en *C. caretta* de Egipto se halló con una prevalencia del 18.3% (n= 33) y con un rango de intensidad de 8 a 240 individuos (Sey, 1977). En Australia, Lester *et al.* (1980), hallaron alrededor de 200 individuos en una de las tortugas analizadas.

La distribución de esta especie abarca el Mediterráneo (Rudolphi, 1819; Looss (fecha desc.) en Baylis, 1923; Baylis, 1923; Sey, 1977; Badillo y Raga, 1995; Piccolo y Manfredi,

2003), Océano Atlántico (Travassos, 1917; 1918), Océano Pacífico (Lester *et al.*, 1980) y Océano Indico (Lane, 1914).

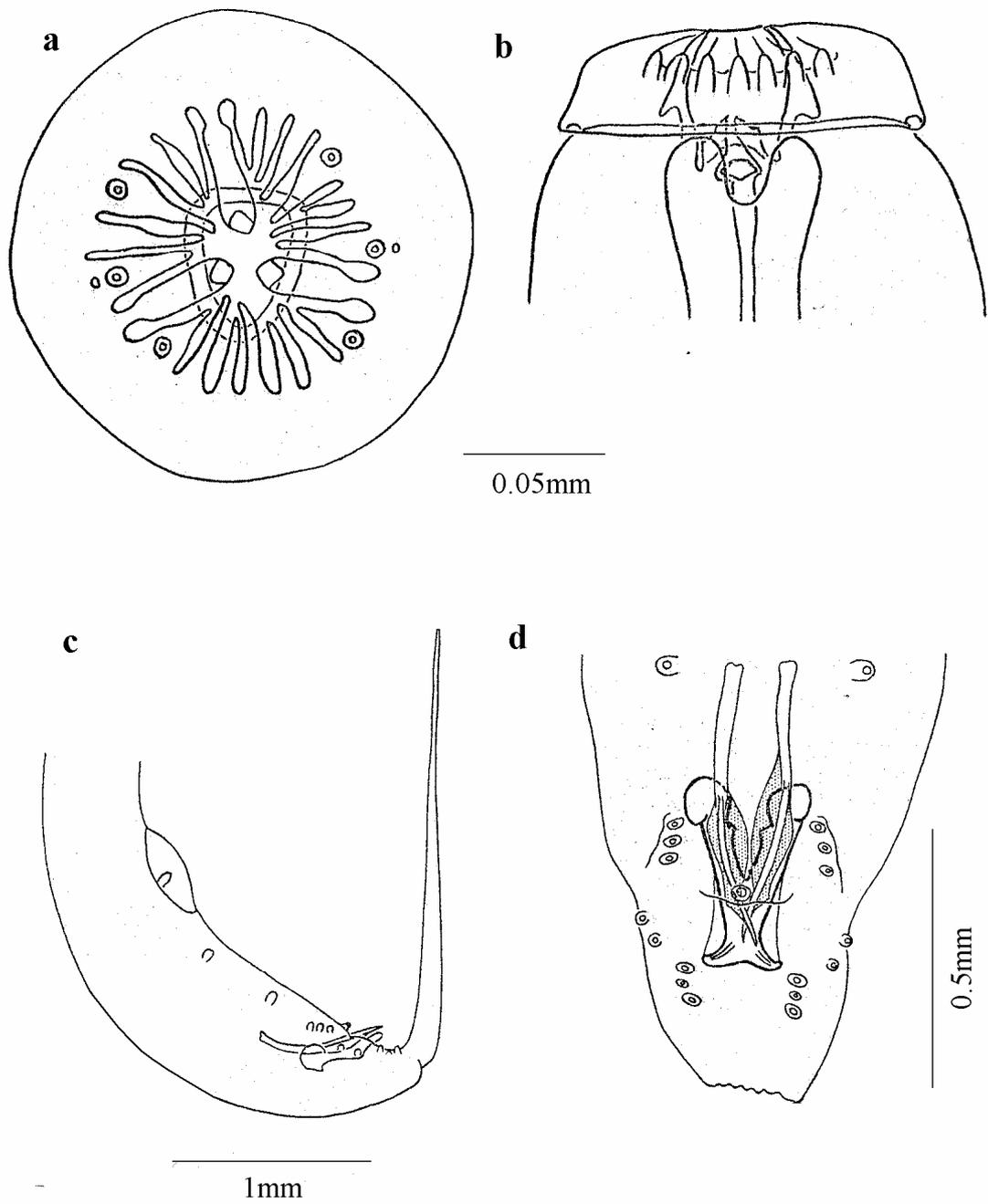


Figura 7.9 *Kathlania leptura* (extraído de Inglis, 1957). a) Vista apical; b) Extremidad cefálica en vista ventral; c) Extremidad caudal del macho en vista lateral; d) Extremidad ventral del macho en vista ventral.

7.2.2 *Anisakis* sp. tipo I (Fig. 7.10)

PHYLUM: Nematoda

CLASE: Secernentea

ORDEN: Ascaridida

SUPERFAMILIA: Ascaridoidea

FAMILIA: Anisakidae Railliet et Henry, 1912

GÉNERO: *Anisakis* Dujardin, 1845

ESPECIE: *Anisakis* sp. (larva Tipo I, *sensu* Berland, 1961)

Hábitat: Dependiendo del tipo de hospedador.

Material examinado

10 individuos, extraídos de la mucosa estomacal. El material se halla depositado en el ICBiBE de la Universitat de València, conservado en etanol 70%.

Criterios de identificación

Los ejemplares examinados presentan las características típicas de las larvas III del género *Anisakis*: ausencia de labios externos, presencia de diente de penetración, aparato digestivo con faringe y ventrículo; sin apéndices, ciegos intestinales ni gónadas; y con el poro excretor próximo al extremo anterior (Koyama *et al.*, 1969; Skrjabin, 1991; Skrjabin *et al.*, 1991). Las larvas estudiadas presentaban, además, la unión ventrículo-intestinal oblicua y la cola provista de un mucron conspicuo, características propias del tipo morfológico I (Smith y Wootten, 1978). Se ha demostrado que el morfotipo larval *Anisakis* Tipo I (*sensu* Berland, 1961) comprende varias especies indistinguibles morfológicamente durante las fases larvarias: *A. typica*, *A. simplex* s.s., *A. pegreffii*, *A. simplex* C y *A. ziphidarum* (Mattiucci *et al.*, 2002). Desgraciadamente, los análisis moleculares efectuados a nuestros ejemplares no permitieron determinar a cuál de estas especies pertenecían (A. Holzer, com. pers.).

Comentarios

Los nematodos del género *Anisakis* son endoparásitos de ciclo complejo que involucra a numerosas especies de invertebrados y peces como hospedadores intermediarios o paraténicos. En los últimos años se ha revisado la sistemática de este género utilizando marcadores moleculares, lo que ha permitido la identificación de especies gemelas y la identificación de las larvas a nivel específico (Mattiucci *et al.*, 2005). Así, se han separado las especies gemelas *A. simplex* (Rudolphi, 1809) *sensu stricto*, *A. pegreffii* Campana Rouget *et* Bioca, 1955 y *A. simplex* C (Nascetti *et al.*, 1986; Mattiucci *et al.*, 1997, 2001, 2002), incluidas anteriormente en *A. simplex* (Rudolphi, 1809). También se han caracterizado genéticamente *A. typica* (Diesing, 1860), *A. physeteris* Baylis, 1923,

A. brevispiculata Dollfus, 1968 y *A. ziphidarum* Paggi *et al.*, 1998. En el Mediterráneo se ha detectado la presencia de individuos adultos de *A. simplex s.s.*, *A. pegreffii*, *A. typica*, *A. physeteris* y *A. ziphidarum*, sobre distintas especies de mamíferos marinos y, como larvas, sobre varias de peces.

Los individuos encontrados en nuestro estudio se hallaron sueltos en el lumen estomacal, enquistados en la submucosa gástrica, adheridos a la pared externa del hígado y en el mesenterio. Todos los individuos examinados en el presente estudio pertenecían al estado de desarrollo L3. No se observaron úlceras en la mucosa del estómago y muchos de los individuos se encontraban enquistados en forma espiral en el interior de la submucosa gástrica. Además, algunos ejemplares debían haber atravesado la pared del estómago y se hallaban enquistados en la serosa del hígado y en el mesenterio. Estas observaciones son similares a las descritas por Piccolo y Manfredi (2003) y Orós *et al.* (2005) en la misma especie. Burke y Rodgers (1982) encontraron lesiones ulcerosas en el estómago asociadas a larvas de anisákidos en *C. mydas*. Sin conocer los detalles del caso, podría haberse producido, asimismo, una parasitosis debida a la ingesta de cantidades masivas de larvas.

En cuanto al papel que jugarían las tortugas marinas en el ciclo de *Anisakis*, se puede considerar que son una vía muerta, ya que los nematodos no se desarrollan a adultos y, por tanto, no se reproducen. Además, aunque las tortugas marinas actuaran como teóricos hospedadores intermediarios, en la práctica no lo son, ya que no son presas de los hospedadores definitivos, los mamíferos marinos. Según la bibliografía consultada, la incidencia de *Anisakis* en tortugas marinas es muy escasa: Burke y Rodgers (1982) en *C. mydas* (en cautividad), y Piccolo y Manfredi (2003) y Orós *et al.* (2005), en *C. caretta*. Este hecho, por sí mismo, señala la accidentalidad de este parasitismo. Respecto al comportamiento de las larvas de *Anisakis* en las tortugas, estas parecen proceder de la manera que lo hacen en los peces, que son sus hospedadores paraténicos típicos: no se desarrollan y penetran por el tubo digestivo para enquistarse en tejidos conjuntivos de las vísceras sin producir patologías importantes. Hay que destacar que las tortugas marinas no son los únicos hospedadores accidentales para estos parásitos. Existen otros vertebrados, como el ser humano o las aves, en los que también se han observado anisakiasis; sin embargo, en estos hospedadores las larvas se comportan de forma parecida a como lo hacen en sus hospedadores definitivos típicos: se desarrollan hasta larva 4 (aunque no llegan a crecer hasta la fase adulta) y penetran el tubo digestivo generando úlceras (Burke y Rodgers, 1982). Este diferente comportamiento entre hospedadores accidentales podría estar asociado a una determinada similitud fisiológica entre aves y seres humanos con mamíferos marinos, como sería la temperatura corporal.

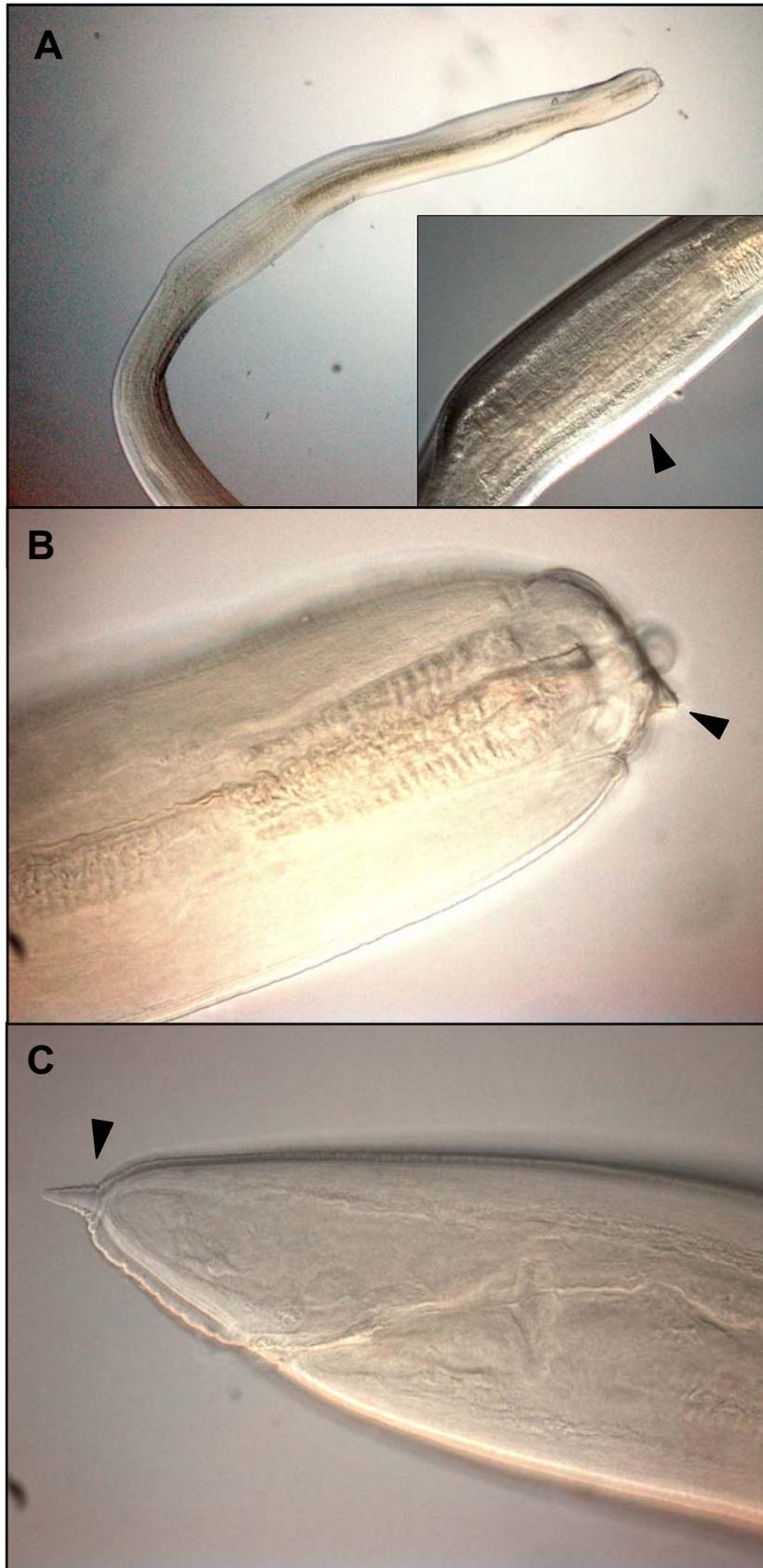


Figura 7.10 *Anisakis* sp. tipo I. A, extremo anterior, con detalle del ventrículo (flecha); B, Detalle de la faringe y del diente perforante (flecha); C, extremo posterior (la flecha señala el mucron).

8. HELMINTOS GASTROINTESTINALES DE LA TORTUGA BOBA (*CARETTA CARETTA*) EN EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL: CONSTRICCIONES EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

NOTA ACLARATORIA

Cronológicamente, las investigaciones descritas en el presente capítulo se llevaron a cabo basándose sólo en los datos parasitológicos obtenidos de la muestra de 54 tortugas bobas decomisadas. Los patrones de riqueza y composición de especies que se obtuvieron suscitaron interrogantes sobre el tipo de filtros (constricciones) filogenéticos que limitaban a gran escala la diversidad en las comunidades de helmintos en la población mediterránea de *C. caretta*. Posteriormente pudieron analizarse los parásitos de una muestra de *C. caretta* de diferente origen (individuos varados en un área posiblemente más meridional), así como los contenidos digestivos de ambas muestras de tortugas. Este nuevo estudio se describe en el capítulo siguiente, y sirvió como una excelente oportunidad para contrastar las hipótesis planteadas en este capítulo.

8.1. INTRODUCCIÓN

En los últimos años, los ecólogos de comunidades han enfatizado la necesidad de incorporar conceptos filogenéticos e históricos en la investigación de las comunidades, tanto de organismos de vida libre (Ricklefs y Schluter, 1993) como de parásitos (Poulin, 1995). En este contexto, Balbuena y Raga (1993) propusieron una explicación de tipo heurístico para explicar la naturaleza depauperada de las comunidades intestinales de cetáceos basándose en 2 factores de tipo histórico: (1) la extinción de muchos linajes de parásitos terrestres durante la evolución de los hospedadores desde un ecosistema terrestre a uno marino y (2) la dificultad de un intercambio de hospedador en el medio marino, debido a la distancia filogenética entre los cetáceos y otros hospedadores marinos. Aunque esta hipótesis es difícil de demostrar (Aznar, 1995), suscita una pregunta que se puede aplicar a cualquier hospedador perteneciente a algún linaje de organismos marinos que haya quedado ecológicamente aislado de sus parientes filogenéticos más cercanos, como es el caso de las tortugas marinas: ¿Cuál es la comunidad potencial de helmintos relevante para estos hospedadores?. La respuesta a esta pregunta depende de la escala taxonómica del hospedador (Kennedy y Bush, 1994), y de la importancia de la especificidad parásito-hospedador (Holmes, 1990; Adamson y Caira, 1994). Si utilizamos la escala convencional de “especie hospedadora”, el intercambio ecológico de parásitos puede ser significativo, posiblemente, entre todas las especies de tortugas marinas porque todas ellas son similares fisiológicamente, pueden compartir las mismas preferencias alimenticias básicas y

pueden haber heredado, como grupo, un conjunto de taxones parásitos específicos. Sin embargo, cuando consideramos el intercambio de parásitos entre el linaje de las tortugas marinas, tomado como una unidad, y otros hospedadores marinos, estas similitudes entre hospedadores se reducen drásticamente. A esta escala, deberían tenerse en cuenta las constricciones derivadas de la distancia filogenética de los hospedadores en el intercambio de parásitos, tal como previeron Balbuena y Raga (1993). Se supone que estas constricciones operan, en mayor o menor medida, en todos los sistemas parásito-hospedador y a cualquier escala taxonómica del hospedador; sin embargo, estas constricciones deberían ser especialmente severas en el caso de linajes de hospedadores aislados como son las tortugas marinas, o las serpientes marinas y las rayas de agua dulce. En estos casos y, particularmente, cuando el linaje se compone de tan solo unas pocas especies, mucha de la predecibilidad en la composición y riqueza de las comunidades parásitas de cualquier especie hospedadora podría estar determinada a una escala taxonómica más inclusiva.

Exceptuando a algunas serpientes marinas, las tortugas marinas son los únicos reptiles que han colonizado el medio pelágico. Parejo a este aislamiento ecológico de otros quelonios y, en general, de otros reptiles, está el hecho de que existen muy pocas especies. Por tanto, las tortugas marinas son candidatos idóneos para examinar la contribución relativa de los factores históricos y ecológicos a la hora de explicar la riqueza y composición de especies de sus comunidades parásitas a diferentes escalas taxonómicas. En este capítulo adoptamos esta enfoque para analizar las comunidades helmínticas gastrointestinales de la tortuga boba (*Caretta caretta*) en el Mediterráneo occidental. En primer lugar, nos centraremos en las tortugas marinas, como un conjunto, para valorar la importancia del intercambio de parásitos entre las distintas especies. Utilizaremos los patrones observados a esta escala para interpretar los datos obtenidos en *C. caretta* a los niveles de comunidad componente e infracomunidad. Nuestro estudio está basado en patrones heurísticos (ver Kennedy y Bush, 1994) a la espera de que se lleven a cabo análisis más refinados en futuros trabajos.

8.2. MATERIAL Y MÉTODOS

8.2.1. Patrones de intercambio de helmintos

En este trabajo aceptamos el criterio de Kennedy y Bush (1994) de que los términos “generalista” o “especialista”, cuando se aplican a los parásitos, deben referirse a escalas taxonómicas explícitas del hospedador; esta es la base para determinar si un factor es “ecológico” o “filogenético”. Desde este punto de vista, lo que hicimos en primer lugar fue separar las contribuciones ecológicas de las filogenéticas en la estructura de la comunidad de helmintos de las tortugas marinas como conjunto. Para ello se utilizaron todos los registros

disponibles hasta la fecha sobre especies de helmintos gastrointestinales hallados en tortugas marinas y en otros hospedadores marinos, con el fin de estimar el grado de intercambio ecológico de parásitos entre estos dos grupos de hospedadores. Obviamente, muchos de los registros son simplemente listados de parásitos y hospedadores, y dichos listados equiparan las especies de hospedadores raras con las comunes, pudiendo incluir, así, a hospedadores accidentales. Estos listados conducen, por tanto, a estimaciones de intercambio ecológico muy “liberales”. No obstante, puesto que la hipótesis de partida en este estudio es que no deberían existir intercambios de parásitos entre las tortugas marinas y otros hospedadores, el empleo de listados hace la hipótesis “nula” (que el intercambio es frecuente y fluido) todavía más conservativa. Como una extensión evolutiva de esta hipótesis de “no intercambio”, también exploramos el grado de aislamiento filogenético de la fauna helmíntica gastrointestinal de las tortugas marinas. Si la hipótesis de Balbuena y Raga (1993) fuera cierta, la fauna helmíntica de las tortugas debería exhibir un alto grado de aislamiento filogenético, lo que indicaría un escaso intercambio de parásitos en tiempo evolutivo. Para ello examinamos el número de géneros y subfamilias de helmintos que las tortugas marinas comparten, y no comparten, con otros hospedadores marinos, asumiendo que la actual sistemática refleja una ordenación natural. Por supuesto, este procedimiento es preliminar y grosero; una aproximación más robusta debería incluir análisis filogenéticos a diferentes, y más amplias, escalas taxonómicas de los parásitos, como las realizadas por Pérez Ponce de León y Brooks (1995a, 1995b) para la familia Pronocephalidae.

A la escala de especie hospedadora, la falta de datos apropiados impidió cualquier intento de evaluación de la importancia de los determinantes filogenéticos vs. ecológicos de la estructura de la comunidad en ninguna especie de tortuga marina. En todo caso, utilizamos los listados de parásitos para estimar el número total de especies de helmintos gastrointestinales comunes en, al menos, 2 especies de tortugas marinas. Este resultado puede proporcionar alguna indicación sobre el grado de intercambio de parásitos a esta escala taxonómico del hospedador.

Los datos para nuestras comparaciones se obtuvieron de Yamaguti (1963, 1971), Ernst y Ernst (1977), Blair y Limpus (1982), Blair (1983, 1984, 1986, 1987), Lauckner (1985), Baker (1987), Dodd (1988), Glazebrook y Campbell (1990), Dyer *et al.*, (1991, 1995a, b), Dailey *et al.* (1992), Redlich (1993), Badillo y Raga (1995), Piccolo (1995), Badillo (1996), Pérez Ponce de León *et al.* (1996) y las referencias incluidas en estos trabajos. La mayoría de las citas antiguas de parásitos de tortugas marinas están incluidas en estos trabajos más modernos y, por tanto, no haremos referencia directa a dichos trabajos. Desde un punto de vista taxonómico, seguimos la clasificación de Brooks *et al.* (1985) para las familias de digeneos y la de Yamaguti (1971) para las subfamilias y géneros [hemos adoptado, sin embargo, las modificaciones más recientes cuando han estado disponibles, p.ej., Pérez Ponce de León y Brooks (1995a, b)]. En el caso de

aspidogastros y nematodos utilizamos los criterios de Yamaguti (1963) y Baker (1987), respectivamente.

8.2.2. La comunidad helmíntica gastrointestinal de *C. caretta*

Como se indica al principio de este capítulo, para el estudio sobre la riqueza y composición de especies en las comunidades helmínticas gastrointestinales se utilizó la muestra que consta de 54 tortugas bobas capturadas ilegalmente. Como un breve recordatorio, diremos que dichas tortugas habían sido decomisadas por las autoridades españolas en Barcelona. Los ejemplares habían estado congelados durante un periodo de tiempo desconocido y, por tanto, la información sobre la fecha/s de captura no estaba disponible; se supone fueron capturadas cerca de las Baleares. Los animales fueron medidos y necropsiados en la Facultad de Veterinaria de la Universidad Autónoma de Barcelona. El rango de LCC fue de 34-69cm. (media \pm D.T. = 49,6 \pm 9,0), y el rango de peso fue de 5-52kg (media \pm D.T. = 18,5 \pm 10,6). Estos valores indican que la muestra estaba compuesta enteramente de individuos juveniles y subadultos, no reproductivos (Dodd, 1988). El estómago y el intestino de cada animal fueron preservados en formol 10% y enviado a nuestro laboratorio para su examen. Los intestinos se midieron y se dividieron en 10 secciones de igual longitud. Se examinó y recogió el contenido del estómago y de cada sección intestinal, por parado, lavándose con agua corriente sobre un tamiz de 0.4mm de luz. Los helmintos fueron lavados en solución salina y fijados y conservados en etanol 70% para su posterior identificación. Los digeneos se tiñeron con carmín aluminico, se deshidrataron en una serie de alcoholes de gradación creciente, se aclararon en xilol y se montaron en bálsamo de Canadá. Se depositaron especímenes representativos en el U.S. National Parasite Collection, Beltsville, Maryland: *Enodiotrema megachondrus* (No. 87591), *Calycodes anthos* (87594), *Pachysolus irroratus* (87593), Hemiuroidea sp. (87592) y *Rhytidodes gelatinosus* (87595).

Como parámetros de infección para cada especie de helminto se utilizaron la prevalencia, intensidad y abundancia, y sus valores se presentan según recomiendan Bush *et al.* (1997). No obstante, también ofrecemos los valores de intensidad mediana para maximizar la cantidad de datos significativos, no redundantes, sobre estadísticos de la infección, principalmente porque la distribución de algunas especies en los hospedadores fue claramente agregada. Por otra parte, definimos y usamos “abundancia total media” como el número medio total de individuos de helmintos, sin tener cuenta la especie, incluyendo individuos hospedadores tanto infectados o no infectados. A nivel de infracomunidad, se emplearon dos medidas de diversidad, la riqueza de especies y el índice de diversidad de Brillouin; de esta forma, nuestros datos pudieron compararse con los del único estudio sobre tortugas marinas donde se calcularon dichos valores, el de Pérez Ponce de León *et al.* (1996) sobre la tortuga olivácea, *Lepidochelys olivacea*.

8.3. RESULTADOS

8.3.1. Patrones de intercambio de helmintos

Encontramos tan sólo 9 casos de helmintos gastrointestinales que se hubieran intercambiado entre tortugas marinas y otros hospedadores marinos (Tabla 8.1). Excepto *Anisakis* sp., todos los casos involucraban a una tortuga y a un pez. Las tortugas marinas eran los hospedadores principales de 2 especies que se han encontrado ocasionalmente en otros hospedadores (Tabla 8.1). Sólo 7 especies propias de otros hospedadores marinos se han citado alguna vez en tortugas; en 2 especies los vermes eran sexualmente maduros, en 2 eran inmaduros y en 3 se encontraron como larvas.

Tabla 8.1. Especies de helmintos que comparten las tortugas marinas y otros hospedadores.

Especie	Hospedador definitivo habitual	Otros hospedadores	Notas (referencia)
DIGENEA			
<i>Orchidasma amphiorchis</i>	Tortugas marinas	<i>Coryphaena hippurus</i> (teleósteo)	1 adulto (Manter, 1931)
<i>Cricocephalus albus</i>	Tortugas marinas	<i>Pomacanthus arcuatus</i> (teleósteo)	1 adulto. (Pérez Ponce de León, com. pers.)
<i>Pronopsis psenopsis</i>	Teleósteos	<i>Lepidochelys olivacea</i> (tortuga marina)	3 adultos en 2 de 32 tortugas (Pérez Ponce de León <i>et al.</i> , 1996)
CESTODA			
<i>Ancistrocephalus imbricatus</i>	Teleósteos	<i>C. caretta</i>	En un listado (Lauckner, 1985)
<i>Tentacularia coryphaenae</i>	Elasmobranquios	<i>C. caretta</i> <i>C. mydas</i> (?)	Larva, en listado (Ernst y Ernst, 1977)
<i>Trypanorhyncha</i> sp.	Elasmobranquios	<i>C. caretta</i>	Larvas en 2 de 33 tortugas (Sey, 1977)
NEMATODA			
<i>Oxyuroidea</i> sp.	?	<i>C. caretta</i>	5.000 inmaduros en 1 de 6 hospedadores (Lester <i>et al.</i> , 1980)
<i>Echinocephalus</i> sp.	Elasmobranquios	<i>C. caretta</i>	5 inmaduros en 2 de 6 hospedadores (Lester <i>et al.</i> , 1980)
<i>Anisakis</i> sp.	Cetáceos y pinnípedos	<i>C. caretta</i>	Larvas III (Piccolo y Manfredi, 2001; Orós <i>et al.</i> , 2005; presente estudio)

Hasta la fecha se han citado 93 especies de helmintos gastrointestinales en 5 especies de tortugas marinas: 1 aspidogastro, 87 digeneos y 5 nematodos (se han excluido todas las citas de la Tabla 8.1, por ser accidentales [ver discusión]). Estas especies están incluidas en 15 familias, 20 subfamilias y 34 géneros. De estos taxones, sólo 7 subfamilias y 6 géneros tienen representantes en otros hospedadores marinos. Las especies de Elytrophallinae (Digenea: Hemiuridae) y Cucullaninae (Nematoda: Cucullanidae) son típicas de peces, y las de Anisakinae

(Nematoda: Anisakidae) son típicas de peces y de mamíferos marinos. Las tortugas marinas albergan, tan sólo, 3 especies de parásitos pertenecientes a estas 2 subfamilias, *Elytrophallus carettae* y *Cucullanus carettae*, ambas exclusivas de *C. caretta*, y *Sulcascaris sulcata*, que pertenece a un género monotípico exclusivo de tortugas marinas. Adicionalmente, una única especie de aspidogastro de *C. caretta* pertenece a un género que también contiene especies que infectan a moluscos marinos y a una subfamilia con representantes en peces marinos. Por otro lado, las tortugas marinas son los hospedadores principales de las especies de la familia Pronocephalidae (Digenea); sin embargo, 2 subfamilias, Charaxicephalinae y Pronocephalinae, incluyen especies que aparecen en otros hospedadores marinos. Dentro de Charaxicephalinae, el género *Himasomum* contiene 2 especies, 1 en tortugas marinas y otra en peces. Otras especies de otros 3 géneros de esta subfamilia se encuentran también en otros hospedadores marinos: el género monotípico *Iguanicola* en la iguana marina, y *Barisomum* y *Pseudobarisomum* en peces. En Pronocephalinae hay 7 especies del género *Pyelosomum*: 6 han sido citadas en tortugas marinas y 1 es específica de la iguana marina; el género monotípico *Cettiosaccus* es, también, específico de la iguana marina. Finalmente, se han citado abundantemente especies de la subfamilia Kathlaniinae (Nematoda: Kathlaniidae) en reptiles; el género *Tonaudia* (Kathlaniinae) contiene 2 especies en tortugas marinas y 1 especie adicional se ha descrito en el elasmobranquio *Chiloscyllium indicum*.

La riqueza de especies de helmintos varió en gran medida entre las distintas especies de tortugas marinas (Tabla 8.2), reflejando posiblemente el esfuerzo de muestreo (véanse las referencias en Material y Métodos). Excepto en el caso de una especie de aspidogastro exclusiva de *C. caretta*, cada especie de tortuga compartía con otras una proporción significativa de su fauna helmíntica (Tabla 8.2). La proporción total de helmintos que cada tortuga compartía con otras es la siguiente: 56 % en *Chelonia mydas*, 67% en *Eretmochelys imbricata*, 75% en *C. caretta* y 100% en *Lepidochelys olivacea* y *Dermochelys coriacea*.

Tabla 8.2. Número de digeneos gastrointestinales (diagonal superior) y especies de nematodos (diagonal inferior) comunes en 5 especies de tortugas marinas.*

	Especie hospedadora				
	Cc (29)	Cm (64)	Ei (42)	Lo (9)	Dc (5)
Cc (4)	–	18	14	8	5
Cm (4)	3	–	26	8	3
Ei (-)	–	–	–	6	1
Lo (1)	1	1	–	–	3
Dc (-)	–	–	–	–	–

* Los números en paréntesis en la fila y la columna representan el número total de digeneos gastrointestinales y nematodos citados de cada especie de tortuga marina, respectivamente. Se excluyen los datos de la Tabla 8.1.

Cc: *Caretta caretta*; Cm: *Chelonia mydas*; Ei: *Eretmochelys imbricata*; Lo: *Lepidochelys olivacea*; Dc: *Dermochelys coriacea*.

8.3.2. La comunidad helmíntica gastrointestinal de *C. caretta*

En la muestra de *C. caretta* se encontró un total de 7.098 helmintos; todos eran digeneos pertenecientes a 5 especies, aunque *E. megachondrus* y *C. anthos* sumaron más del 99% del total de individuos (Tabla 8.3). Todos los individuos pertenecientes a Hemiuroidea spp. fueron sexualmente inmaduros; en las otras especies, la mayor parte de vermes eran grávidos.

Tabla 8.3. Parámetros de infección de los helmintos gastrointestinales de 54 tortugas bobas (*Caretta caretta*) del Mediterráneo occidental.

Especies	Prevalencia N (%) (95% I.C.)	Abundancia media (D.T.)	Intensidad media (rango)	Número total de individuos
<i>Enodiotrema megachondrus</i>	52 (96) (83-97)	121,9 (19,4)	74,5 (1-680)	6.581
<i>Calycodes anthos</i>	25 (46) (34-59)	8,7 (18,2)	9 (1-86)	468
<i>Hemiuroidea spp.</i>	15 (28) (17-41)	0,4 (0,8)	1 (1-4)	22
<i>Pachypsolus irroratus</i>	3 (6) (0,5-12)	0,4 (0,4)	8 (1-15)	24
<i>Rhytidodes gelatinosus</i>	3 (6) (0,5-12)	0,1 (0,2)	1 (1)	3

Las infracomunidades estuvieron numéricamente dominadas por *E. megachondrus*, que mostró la mayor prevalencia, y la mayor intensidad en 48 hospedadores. De hecho, el porcentaje medio de la abundancia total (\pm D.T.) que representó esta especie fue de $87 \pm 27\%$. En todos los hospedadores, los individuos de *E. megachondrus*, *C. anthos* y *R. gelatinosus* se encontraron principalmente en el duodeno, y *P. irroratus* en el estómago. Sin embargo, los individuos de Hemiuroidea spp. mostraron una distribución más errática a lo largo de todo el intestino. Esta

observación, junto con el hecho de que ningún individuo de esta especie fuese sexualmente maduro, nos llevó a considerarla como accidental. Por tanto, esta especie se excluyó en los cálculos a nivel de infracomunidad.

Todas las tortugas estaban infectadas con, al menos, una especie; el rango fue de 1-3 especies. No obstante, el 50% de la muestra se halló infectada con una única especie, y el 44% con dos (número medio de especies = $1,6 \pm 0,6$, mediana = 1,5). Los valores de diversidad variaron desde 0 a 1,04 (media = $0,21 \pm 0,30$, mediana = 0,01) y los valores de abundancia total variaron desde 1 a 683 (media = $131,4 \pm 143,9$, mediana = 80,5).

8.4. DISCUSIÓN

La información existente sobre los parásitos de las tortugas marinas es todavía bastante incompleta porque no existen datos sobre *Lepidochelys kempii* y *Natator depressa*, y la información existente sobre *D. coriacea* y *L. olivacea* es todavía bastante limitada. Sin embargo, los datos publicados hasta la fecha incluyen más de un siglo de registros de parásitos en todo el mundo, no sólo de 5 especies de tortugas marinas, sino también de una multitud de vertebrados marinos, incluyendo elasmobranquios, teleósteos, otros reptiles marinos, aves y mamíferos. La conclusión global que puede obtenerse de esta ingente cantidad de datos es que las tortugas marinas representan un sistema aislado para un intercambio actual de parásitos, al menos, en el caso de los helmintos gastrointestinales. Los escasísimos registros de intercambio de parásitos entre tortugas y otros hospedadores marinos consisten en infecciones de baja prevalencia e intensidad de vermes que, generalmente, son capaces de alcanzar la madurez sexual en los hospedadores no habituales. Por lo tanto, estos casos podrían considerarse como adquisiciones accidentales de escasa importancia ecológica (ver Lauckner, 1985). Pérez Ponce de León y Brooks (1995a) sugirieron que la aparición del digeneo típico de tortugas marinas, *Cricocephalus albus*, en el pez *Pomacanthus arcuatus* podría representar una adaptación a un nuevo hospedador. Sin embargo, este argumento sólo se ve apoyado por el hallazgo de 1 individuo maduro en este pez (Tabla 8.1).

La ausencia virtual de intercambio de helmintos entre tortugas y otros hospedadores marinos podría sugerir que, al menos en parte, los parásitos son incapaces de sobrepasar las barreras fisiológicas, tal como sugirieron Balbuena y Raga (1993). Además, las barreras impuestas por los inusuales hábitos alimenticios de algunas especies de tortugas podrían, también, limitar las oportunidades para nuevas adquisiciones ecológicas de helmintos [el denominado “filtro de contacto” de Euzet y Combes (1980)]. Por ejemplo, *E. imbricata* consume, primariamente, poríferos que son tóxicos para la mayoría de vertebrados (Meylan, 1988); *C. mydas* es, primariamente, un ramoneador de fanerógamas marinas y de algas

(Bjorndal, 1985). Quizás no sea una coincidencia que *C. caretta*, que se alimenta de crustáceos y de moluscos (Bjorndal, 1985), sea la especie en la que se ha registrado el mayor número de citas de helmintos típicos de otros hospedadores marinos. No es probable que este hecho sea un artefacto del esfuerzo de muestreo porque *E. imbricata* y, particularmente, *C. mydas*, también han sido extensamente estudiadas. Por otro lado, nuestros datos proporcionan evidencia preliminar de que las tortugas marinas poseen una larga historia evolutiva de interacción con la mayoría de sus parásitos, que es considerablemente independiente de la de otros hospedadores marinos. La especificidad resultante del parásito impide, probablemente, que se produzcan transferencias a otros hospedadores en tiempo ecológico.

De acuerdo con la hipótesis de Balbuena y Raga (1993), las barreras derivadas de la escasa compatibilidad entre hospedadores para posibilitar el intercambio actual entre helmintos de tortugas y otros hospedadores marinos debería reflejarse también en un escaso número de eventos de captura de hospedador entre tortugas y otros hospedadores marinos a una escala de tiempo evolutivo (véase, p.e., Hoberg, 1987; Aznar *et al.*, 2001). El aparente aislamiento filogenético de la fauna gastrointestinal de las tortugas marinas con respecto a la de otros hospedadores marinos apoya esta idea. Hasta la fecha se han estudiado 5 capturas de hospedador de parásitos de tortugas a otros hospedadores marinos. Llamativamente, 3 de ellos involucran a la iguana marina y 2, a peces (Pérez Ponce de León y Brooks, 1995a, 1995b, [ver también resultados]). El hecho de que la misma especie de reptil marino haya sido colonizado 3 veces, de manera independiente, por parásitos de tortugas marinas, confirma fuertemente que el intercambio ecológico y evolutivo de helmintos tiende a estar confinado a hospedadores con un cierto parentesco filogenético. Sin embargo, los cambios de hospedador entre grupos filogenéticamente distantes son también posibles cuando existe una asociación trófica a largo plazo entre los hospedadores “fuente” y “destinatarios” (Hoberg, 1987). Por ejemplo, tanto *E. carettae* como *C. carettae* se encuentran exclusivamente en *C. caretta* y podrían haber tenido como origen parásitos de un teleosteo marino (véanse resultados). Como ya se señalado anteriormente, la dieta carnívora de *C. caretta* podría haber jugado un importante papel en estos cambios evolutivos de hospedador.

A la escala taxonómica de especie hospedadora, cada especie de tortuga marina podría funcionar como fuente y “destinataria” de un intercambio de parásitos con otras tortugas marinas. Aunque carecemos casi por completo de información sobre especificidad del hospedador a la escala de especie hospedadora, y nuestros resultados (Tabla 8.2) obviamente están sobreestimando la proporción real de elementos potencialmente compartidos en localidades particulares, podríamos esperar un cierto grado de intercambio de parásitos donde existen poblaciones simpátricas de distintas especies de tortugas marinas.

En definitiva, si adoptamos la escala taxonómica más inclusiva, es decir, considerar a las tortugas marinas en conjunto, sus comunidades de helmintos gastrointestinales pierden cualquier elemento ecológico significativo y puede decirse que son intrínsecamente predecibles (ver Kennedy y Bush, 1994). En otras palabras, podemos afirmar que dichas infracomunidades y comunidades componentes, para cualquier especie de tortuga en cualquier localidad, consistirán casi exclusivamente en digeneos y, quizás, nematodos y aspidogastros especialistas de tortugas marinas. La composición de dichas comunidades representa un legado histórico. Esta conclusión no es trivial: si adoptásemos la misma escala a nivel geográfico (distribución mundial) y taxonómico (dos familias de hospedadores), podríamos comprobar que las comunidades de helmintos gastrointestinales de muchos otros grupos vertebrados exhiben, a menudo, un componente ecológico del tipo “*supply-side*” (véase, p.e., Edwards y Bush, 1989; Kennedy y Bush, 1994), siendo por ello mucho más impredecibles. La segunda conclusión de este estudio es que, si consideramos la fauna helmíntica gastrointestinal al nivel habitual de especie de tortuga, el único factor ecológico clave para entender la riqueza y composición de especies es si existen otras especies de tortugas marinas coexistiendo en la misma localidad.

Los factores que operan a estas dos escalas (las tortugas marinas en conjunto, y las especies de tortugas marinas en particular) podrían explicar muchas de las características que hemos encontrado en nuestra muestra de *C. caretta*. A la escala más inclusiva, puede verse que las infracomunidades estaban compuestas por digeneos que habían sido citados exclusivamente en tortugas marinas, incluyendo otras poblaciones de *C. caretta* (Ernst y Ernst, 1977). A esta escala, tan sólo los hemiuroides podrían representar una adquisición ecológica, pero el hecho de que todos los especímenes fueran sexualmente inmaduros y estuvieran diseminados aleatoriamente a lo largo del tracto digestivo sugiere fuertemente que se trata de infecciones accidentales, sin ningún impacto potencial en la estructura. Lo mismo cabe decir de los ejemplares de *Anisakis* que se han citado raramente en la pared estomacal y la luz del intestino.

Al nivel de especie hospedadora, cabe señalar que la tortuga boba es la única especie abundante de tortuga marina en el Mediterráneo occidental (Camiñas y de la Serna, 1995). Por tanto, debido al aislamiento filogenético y geográfico, es probable que *C. caretta* sostenga su propia fauna gastrointestinal [véanse otros ejemplos en Olson y Nickol (1996)]. Esto produce una gran predecibilidad porque deberíamos esperar la misma composición taxonómica en cualquier localidad de esta región geográfica. De hecho, todas las especies halladas en este estudio, excepto Hemiuroidea spp., se habían citado en exámenes de *C. caretta* recolectadas en otras áreas del Mediterráneo occidental (Euzet y Combes, 1962; Euzet *et al.*, 1972) y central (Piccolo, 1995). Si se da el caso de que aparecen otros helmintos “inesperados”, es muy probable que los hospedadores donde se han encontrado provengan de otra región geográfica

(en el contexto de los epizoítos, véase el ejemplo del cirrípedo *Stomatolepas muricata* en el Capítulo 3).

Así pues, la riqueza de especies de la infracomunidad de la *C. caretta* mediterránea dependería, parcialmente, de la acción de las barreras filogenéticas del hospedador y de la ausencia de otras especies de tortugas marinas. Estos factores actúan como filtros a nivel de la comunidad componente (ver Holmes, 1990) y limitan considerablemente el valor máximo posible de riqueza de especies. Una vez atravesados estos filtros, la riqueza y predecibilidad de las infracomunidades dependería de los factores clásicos discutidos por Kennedy *et al.* (1986) y que se relacionan con las características fisiológicas y ecológicas del hospedador. Estos factores parecen conducir a infracomunidades depauperadas, con valores de diversidad y riqueza de especies bastante similares a las de *L. olivacea* en Méjico (Pérez Ponce de León *et al.*, 1996). En nuestro caso, la influencia real de muchos de estos factores es especulativa. Sin embargo, dos de los factores más importantes que operarían en *C. caretta* y, en general, en las tortugas marinas, serían los siguientes. En primer lugar, la ectotermia del hospedador reduciría, en general, las oportunidades de infección. Además, el comportamiento pelágico y errático de *C. caretta* (y de otras tortugas marinas) durante la mayor parte de su vida podría reducir una incorporación repetitiva de las pocas especies de helmintos disponibles (ver Holmes [1990] y Aznar [1995] para la discusión de la importancia de este factor en otros organismos marinos). De hecho, un patrón común para esta y otras tortugas marinas es que la mayoría de sus especies de helmintos presentan baja prevalencia e intensidad (ver, p.e., Sey, 1977; Pérez Ponce de León *et al.*, 1996). En consecuencia, las infracomunidades de *C. caretta* son, también, de probable carácter aislacionista (*sensu* Bush *et al.*, 1997) porque todas las especies de digeneos co-aparecen a niveles de muy baja intensidad para que cualquier interacción fuera significativa.

En resumen, en el presente capítulo hemos enfatizado la importancia de analizar las comunidades de parásitos a diferentes escalas taxonómicas del hospedador para entender los diferentes mecanismos que podrían modelar su estructura (Kennedy y Bush, 1994). En el siguiente capítulo investigaremos hasta qué punto las conclusiones obtenidas pueden aplicarse a una nueva muestra de *C. caretta*.

**9. CAMBIOS DE DIETA EN *CARETTA CARETTA* Y SU IMPACTO
SOBRE LA COMUNIDAD HELMÍNTICA GASTROINTESTINAL**

9.1. INTRODUCCIÓN

En el capítulo anterior planteamos la hipótesis de que las comunidades de helmintos gastrointestinales en *C. caretta* están determinadas en gran medida por constricciones que operan a un nivel filogenético superior, es decir, en las tortugas marinas como grupo. Básicamente, las tortugas marinas representarían un sistema aislado para el intercambio de parásitos a través de las redes tróficas. Así pues, las tortugas bobas del Mediterráneo occidental deberían poseer sólo aquellos parásitos que son específicos de esta especie, o específicos de tortugas marinas. Por tanto, el único factor relevante, además del propiamente histórico, sería la presencia de otras tortugas marinas en la misma región con las que intercambiar parásitos.

Esta hipótesis se vio corroborada por los escasos registros de helmintos no específicos de tortugas marinas en estos hospedadores, tanto a nivel mundial como en la primera muestra de tortugas bobas del Mediterráneo occidental que analizamos (las tortugas decomisadas). En este capítulo planteamos una contrastación mucho más completa de la hipótesis analizando una nueva muestra de tortugas de distinto origen, y con una dieta cuantitativamente diferente. Si la hipótesis propuesta en el capítulo anterior se cumple, la estructura de las comunidades en esta nueva muestra no debería diferir sustancialmente de la encontrada en la muestra previa, y debería contener el mismo tipo de especies (aunque no necesariamente en las mismas cantidades). Este es el objetivo principal del presente capítulo. Además, la comparación entre dos muestras de tortugas con dietas parcialmente diferentes permitió ahondar sobre el vínculo que podría existir entre la dieta y la composición de la fauna parasitaria en las tortugas individuales (infracomunidades).

9.2. MATERIALES Y MÉTODOS

9.2.1. Muestras

La nueva muestra de *C. caretta* estuvo compuesta por 44 individuos del grupo de tortugas varadas (véase el Cap. 2), con rango de LCC (media \pm D.T.) de 27 a 79cm ($55,7 \pm 11,2$). El tamaño medio difirió significativamente del de la muestra de tortugas decomisadas (49.6 ± 9.0) ($t= 3,0$; 96 g.l., $p= 0,003$). Las tortugas fueron generalmente congeladas tras recogerlas de la playa, y analizadas posteriormente.

El método de análisis parasitológico no difirió del descrito en el Capítulo 7. Para el análisis de la dieta se examinaron los estómagos e intestinos al mismo tiempo que se efectuaba el análisis parasitológico. El análisis de la dieta fue llevado a cabo por J. Tomás y E. Maison como parte de un proyecto sobre la ecología trófica de *C. caretta* en el área de estudio. Los resultados sobre las tortugas decomisadas pueden verse en Tomás *et al.* (2001), mientras que los de las tortugas varadas forman parte de un trabajo de investigación en espera de ser publicado (Maison, 2006). Todos los restos sólidos se conservaron en formol al 4% o en etanol al 70% (particularmente aquellos restos susceptibles de ser erosionados por el formol, como los otolitos) y después se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. En el caso de los restos de peces, se hizo una colección de referencia de otolitos, escamas y huesos de las especies más comunes del área para compararlas con los restos hallados en las tortugas. Cuando se encontró material gelatinoso no identificado, se hicieron preparaciones y se examinaron con un microscopio interferencial de Nomarski con el fin de comprobar si había nematocistos (Van Nierop y den Hartog, 1984).

9.2.2. Comparación de dietas

La comparación de dieta en las dos muestras de *C. caretta* se hizo con la muestra de 54 tortugas decomisadas y con 64 tortugas varadas (20 más de las que se analizaron parasitológicamente). No obstante, los análisis descritos a continuación se repitieron sólo con las 44 tortugas que también se había utilizado el análisis parasitológico, y los resultados fueron muy similares. Ofrecemos los análisis basados en la muestra global porque el tamaño muestral es mayor.

La comparación se hizo respecto al número de presas, y no respecto a la biomasa, volumen, o contenido energético de las presas por razones de tipo técnico, ya que existía una gran dificultad para obtener valores apropiados de estas últimas variables (Tomás *et al.*, 2001). En cualquier caso, desde un punto de vista parasitológico, una comparación basada en el número de presas tiene sentido porque el objetivo de este estudio era investigar si los posibles cambios de dieta afectaban a la composición y tasa de reclutamiento de especies de helmintos, y ambas variables dependen del tipo y número de posibles hospedadores intermediarios consumidos.

La gran variedad de taxones-presa (p.e., se hallaron 47 y 48 taxones animales pertenecientes a 8 filos en las tortugas decomisadas y varadas, respectivamente) y la dificultad de determinar la identidad específica de muchos de ellos (sólo se tuvo éxito en un 59,6% y 45,8% de todos los taxones de cada muestra) aconsejaron hacer agrupaciones más inclusivas

para la comparación. Así pues, las muestras se agruparon en las siguientes clases: teleósteos, tunicados pelágicos, cefalópodos, decápodos, gasterópodos, bivalvos y otros invertebrados. La comparación se llevó a cabo utilizando los datos de dieta de las tortugas individuales utilizando el Coeficiente de Similaridad de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994). La similaridad de la dieta en dos tortugas cualesquiera puede calcularse como sigue:

$$S = 100 \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n |x_{1j} - x_{2j}|}{\sum_{j=1}^n (x_{1j} + x_{2j})} \right)$$

Donde, x_{1j} y x_{2j} son los números del tipo de presa j en las tortugas 1 y 2, respectivamente, y n es el número total de tipos de presa. Si dos tortugas poseen idéntico número de presas de cada grupo, S será igual a 100, mientras que será 0 cuando ninguna presa coincida entre ambas tortugas. Las diferencias de similaridad entre muestras de tortugas se analizaron mediante un análisis ANOSIM (Clarke, 1993) utilizando el programa estadístico PRIMER (Clarke y Gorley, 2006). El procedimiento ANOSIM compara la similaridad entre grupos de muestras predefinidas con respecto a la similaridad media entre los grupos de muestras. En concreto, se genera un test estadístico para contrastar si los grupos son consistentes (es decir, si las muestras son más similares dentro de los grupos predefinidos que entre dichos grupos) de forma análoga a un procedimiento ANOVA. El procedimiento ANOSIM genera entonces un test estadístico R que puede tomar valores entre 0 y 1. Un valor de 1 significa que la dieta de todas las tortugas de cada muestra es más similar entre ellas que con cualquiera de otras muestra; un valor de 0 sugiere que la dieta en las tortugas de una muestra no es más parecida de la que podría obtenerse comparando tortugas al azar de las diferentes muestras (véase Clarke 1993 para más detalles sobre el cálculo de R). Para evaluar si el valor de R es significativo se lleva a cabo un test de randomización: las tortugas se asignan al azar a las muestras predeterminadas y se observa si el valor de R observado es significativamente diferente de la distribución de valores observada en la randomización.

El procedimiento ANOSIM puede emplearse con cualquier tipo de datos ecológicos entre muestras. En el caso de comparaciones del número de individuos de diferentes taxones, se aconseja hacer un pre-tratamiento de los datos antes de calcular la matriz de coeficientes de Bray-Curtis; de este modo puede rebajarse la influencia de taxones muy dominantes en las muestras (Clarke y Gorley, 2006). En nuestro caso, el número de colonias de tunicados pelágicos fue muy superior al de cualquier otro tipo de ítem (Tabla 9.1) y por ello se realizaron dos pre-tratamientos alternativos de los datos, una transformación de raíz cuadrada y de raíz cuarta. Ambos procedimientos ofrecieron resultados similares y, por ello, aquí sólo se presentarán los relativos a la transformación raíz cuadrada.

Unido al procedimiento ANOSIM se utilizó otra medida, la Similitud Percentual (SIMPER en el Programa PRIMER) para examinar la contribución relativa de cada tipo de presa a la *disimilaridad* promedio entre las dos muestras de tortugas (véase Clarke y Warwick, 1994; Clarke y Gorley, 2006 para más detalles). De forma análoga a un análisis discriminante, el análisis SIMPER permite reconocer la contribución relativa de cada especie para explicar las diferencias globales obtenidas mediante un ANOSIM.

También se hicieron comparaciones respecto a tipos de presas más específicas. Dado que la distribución de los datos se desviaba fuertemente de la distribución normal, se optó por utilizar un test no paramétrico. En este caso usualmente se emplea el test de Mann-Withney, pero el test es más restrictivo en sus asunciones que el de Brunner-Munzel (Reiczigel *et al.*, 2005). Éste último es un test de igual estocástica que compara la distribución de frecuencias de datos numéricos. En concreto, el test compara si, tomando pares al azar de valores de una y otra muestra existe una tendencia significativa a que los valores de una muestra sean más altos que los de otra (Neuhäuser y Poulin, 2004). Este test se llevó a cabo con el *software* de libre distribución “Quantitative Parasitology” v.4 (Reicziel y Rózsa, 2005).

9.2.3. Comparación de la estructura de las comunidades helmínticas

La estructura de las comunidades se comparó mediante el procedimiento ANOSIM descrito anteriormente, excluyendo las tortugas no infectadas. Como la mayoría de especies de parásitos eran de aparición muy rara, se optó por utilizar un coeficiente de Bray-Curtis ajustado para ceros (Clarke y Gorley, 2006). La forma más sencilla de ajuste es sumar 1 a todos los valores numéricos de cada especie de parásito en cada muestra (sería un procedimiento análogo a sumar cero cuando se lleva a cabo la transformación logarítmica de una variable). De este modo se amortigua el efecto de comparar tortugas con muy pocos parásitos (Clarke y Gorley, 2006).

Además del procedimiento ANOSIM llevamos a cabo comparaciones respecto al número de tortugas infectadas (test de Fisher), riqueza de especies (test de Brunner-Munzel) y abundancia de las 3 especies que aparecieron al menos en el 10% de individuos en alguna de las dos muestras (test de Brunner-Munzel).

9.2.4. Vínculo entre dieta y estructura de la comunidad

Obviamente, existe una relación entre la dieta y la fauna helmíntica gastrointestinal de las tortugas. Lo interesante, en el caso de estos parásitos, para los que se desconoce el modo de transmisión a las tortugas, es poder determinar relaciones significativas entre la presencia de

ciertas presas y ciertos parásitos. Sin embargo, la mayoría de restos alimenticios que pueden hallarse en las tortugas se encuentran en el estómago y, obviamente, su presencia puede ser contingente respecto a los parásitos ya establecidos, particularmente en el intestino. Esto significa que cualquier procedimiento que intente vincular la dieta con la fauna parasitaria encontrada es lógicamente asimétrico: la detección de vínculos significativos sería evidencia *prima facie* de ciertos parásitos son transmitidos con ciertas presas (asumiendo indirectamente que los parásitos han podido establecerse antes de que los restos de dicha presa desaparecieran del tracto digestivo); sin embargo, la ausencia de vínculos significativos dejaría la cuestión sin resolver. Esto es lo que tratamos de investigar en este apartado.

Clarke y Ainsworth (1993) idearon un procedimiento para vincular la estructura de datos de abundancia de especies en diferentes muestras con la variación en un conjunto de variables ambientales donde las muestras se recolectan (este procedimiento se conoce como BIOENV dentro de la rutina BEST en la última versión del Programa “PRIMER”, véase Clarke y Gorley, 2006). El método puede por tanto aplicarse para investigar si puede detectarse una relación significativa entre la estructura de las comunidades helmínticas en las tortugas y la dieta de éstas. La hipótesis nula es que no hay acuerdo (medido como la correlación de Spearman, r_s) entre dos matrices de similaridad entre tortugas (la de dieta y la de helmintos). En nuestro análisis utilizamos matrices de similaridad de Bray-Curtis ajustados para cero (véase más arriba) obtenidas sobre los datos numéricos transformados por la raíz cuarta, tanto en el caso de los datos de dieta como el de helmintos. Para este análisis empleamos los datos conjuntos de las tortugas decomisadas y las varadas. La distribución de valores nulos de r_s se obtuvo mediante una permutación simple. El procedimiento, que repetimos 10000 veces, fue el de permutar las “etiquetas” de la matriz de dieta, recalculando cada vez las correlaciones r_s con respecto a la matriz de helmintos (véase Clarke y Ainsworth, 1993, para más detalles). Obviamente, la distribución de valores de r_s se concentra alrededor de 0, y la hipótesis nula se rechaza si el valor observado de r_s es suficientemente grande. Nótese, sin embargo, que el procedimiento BIOENV identifica de por sí el mejor subconjunto de presas que exhibe la mejor correlación con la fauna de helmintos, de forma que el valor de r_s puede ser sustancialmente mayor que 0 simplemente por azar. Para generar una hipótesis nula apropiada, el programa PRIMER lleva a cabo el procedimiento antes descrito, pero repitiendo el procedimiento BIOENV para cada permutación al azar. Esto genera una distribución nula óptima de valores de r_s , que pueden ser mayores de 0 simplemente por azar, y que sirve para comparar de forma válida si el valor observado es estadísticamente significativo.

9.2.5. Criterios estadísticos

De acuerdo con los criterios de Rózsa *et al.*, (2000), es erróneo aplicar del error estándar o la desviación típica para estimar la amplitud de la variación de los valores muestrales en distribuciones fuertemente no normales, como fueron tanto las de la intensidad de la mayoría de especies parásitos como las de la abundancia de grupos de presas. En su lugar se asignaron intervalos de confianza (IC) del 95% empíricos, basados en 10000 réplicas *bootstrap*, con ayuda del programa “Quantitative Parasitology” v.3. En el caso de la frecuencia de presas y la prevalencia de helmintos, los IC se calcularon de acuerdo con el método exacto de Sterne (véase Reiczigel, 2003 para más detalles). En todas las comparaciones múltiples, los niveles de significación se corrigieron por el procedimiento secuencial de Bonferroni (Rice, 1989).

9.3. RESULTADOS

9.3.1. Comparación de dietas

En la Tabla 9.1 se presenta la información cuantitativa básica sobre los grupos de presas halladas en las tortugas varadas y decomisadas. Puede verse que los teleósteos, y especialmente los tunicados pelágicos, dominaron numéricamente en ambas nuestras. En términos globales, se hallaron diferencias significativas en la distribución de abundancias sólo en el caso de los tunicados pelágicos (decomisadas << varadas, Brunner-Munzel test, $p= 0,0005$), los teleósteos (decomisadas >> varadas, $p= 0,008$).

Tabla 9.1. Frecuencia, abundancia numérica media e intensidad media de los diferentes tipos de presas hallados en la muestra de tortugas bobas decomisadas (D) y varadas (V). La intensidad media se calculó como la abundancia media excluyendo las tortugas donde no apareció el tipo de presa en cuestión. Entre paréntesis aparece el IC 95% de todos los valores (véase el texto para más detalles).

		Tipos de presa					
		Teleósteos	Tunicados	Cefalópodos	Decápodos	Gasterópodos	Otros
D	Frecuencia (%)	57,4 (43,5-70,5)	42,6 (29,5-56,5)	20,4 (11,4-33,2)	37,0 (24,8-50,9)	25,9 (15,5-39,7)	42,6 (29,5-56,5)
	Abundancia media	3,8 (2,4-5,9)	43,5 (4,4-177,4)	0,5 (0,2-1,4)	0,7 (0,4-1,1)	0,5 (0,3-0,9)	1,1 (0,7-1,6)
	Intensidad media	6,7 (4,6-9,7)	102,1 (11,6-394,8)	2,4 (1,3-5,4)	1,80 (1,3-2,8)	1,9 (1,2-2,7)	2,6 (1,9-3,5)
V	Frecuencia (%)	39,1 (27,7-51,6)	75,0 (62,6-84,6)	32,8 (22,3-45,2)	18,8 (10,7-30,4)	35,9 (24,9-48,4)	32,8 (22,3-45,3)
	Abundancia media	5,3 (1,0-20,4)	81,9 (45,5-212,0)	0,7 (0,4-1,0)	0,91 (0,4-1,8)	2,27 (1,1-4,6)	1,8 (1,0-3,4)
	Intensidad media	13,5 (2,8-51,6)	109,2 (61,2-267,3)	2,0 (1,5-2,6)	4,83 (2,5-7,8)	6,3 (3,4-12,3)	5,6 (3,5-9,4)

En conjunto, las muestras difirieron muy significativamente en su nivel de similaridad (análisis ANOSIM, $R = 0,223$, $p = 0,0001$). Los resultados del análisis SIMPER se muestra en la Tabla 9.2. La similitud entre las dietas de las tortugas individuales dentro de cada muestra fue relativamente baja (36,5% entre las varadas y 28,1% entre las decomisadas). La contribución de diferentes grupos de presas para explicar la similaridad entre tortugas de la misma muestra fue desigual y estuvo más repartida en el caso de las tortugas decomisadas (Tabla 9.2). Los tunicados pelágicos (76,8%) y los teleósteos (42,3%) fueron los grupos de presas más importantes en cada muestra, respectivamente. Fueron precisamente estos dos grupos los que contribuyeron a generar disimilaridad entre muestras (Tabla 8.2). En conjunto, el nivel de disimilaridad media en la dieta de las dos muestras fue bastante alta, un 77,2%.

Tabla 9.2. Grado de similaridad y disimilaridad (medidas con el coeficiente de Bray-Curtis) en la dieta de muestras de tortugas bobas varadas y decomisadas. Se muestran los datos de similaridad y disimilaridad media de cada grupo de presas, y la contribución porcentual que dichos valores representan respecto a los valores de similaridad y disimilaridad global media.

Similaridad intramuestra	Grupo de presas	Similaridad media	Contribución (%)	Porcentaje acumulado
Varadas	Tunicados pelágicos	6,39	76,82	76,82
	Gasterópodos,	0,83	6,01	82,82
	Bivalvos			
	Teleósteos	0,91	5,59	88,42
	Otros invertebrados	0,76	5,16	93,57
Decomisadas	Teleósteos	1,49	42,28	42,28
	Tunicados pelágicos	2,32	17,99	60,27
	Otros invertebrados	0,74	16,46	76,73
	Crustáceos	0,54	13,68	90,41
	Decápodos			
Disimilaridad entre muestras	Grupo de presas	Disimilaridad media	Contribución (%)	Porcentaje acumulado
	Tunicados pelagicos	38,20	49,50	49,50
	Teleósteos	12,44	16,12	65,62
	Otros invertebrados	8,07	10,46	76,08
	Gasterópodos,	7,09	9,19	85,27
	Bivalvos			
	Crustáceos	5,82	7,54	92,80
	Decápodos			

9.3.2. Comparación de la estructura de las comunidades helmínticas

Las dos muestras de tortugas compartieron 4 especies de digeneos (Tabla 9.3). De ellos, 3 exhibían una prevalencia > 10% y los dos con mayor prevalencia y abundancia eran específicos de tortugas marinas (véase el Cap. 7). Las 6 especies que no fueron comunes aparecieron con prevalencias muy bajas; una de las especies, especialista de tortugas marinas, fue exclusiva de las tortugas decomisadas, y 5 lo fueron de las varadas (3 específicas de tortugas marinas y 2 de otro tipo de hospedadores).

No se detectaron diferencias significativas en la distribución de abundancias en las 3 especies con prevalencia > 10% entre las 3 muestras de tortugas (tests de Brunner-Munzel, todos con una $p > 0,35$). Por otra parte, la comparación de disimilaridades entre muestras tampoco reveló diferencias significativas (análisis ANOSIM, $R = 0,004$, $p = 0,38$). Por tanto, no fue necesario llevar a cabo el procedimiento SIMPER.

9.3.3. Vínculo entre dieta y estructura de la comunidad

La correlación global observada entre la matriz de similaridad de la fauna parasitaria y la matriz de grupos de presas fue claramente no significativa ($r_s = 0,01$, $p = 0,9$). No obstante, es remarcable que, de acuerdo con el análisis BIOENV, dicha correlación vino determinada sólo por el grupo de gasterópodos y bivalvos; cualquier otro grupo de presas, sola o en combinación, generó correlaciones más bajas.

9.4. DISCUSIÓN

El primer problema que cabe discutir respecto a la comparación de la dieta entre las tortugas varadas y decomisadas es hasta que punto dicha comparación está sesgada por cuestiones metodológicas. En primer lugar, el método de conservación de los estómagos e intestinos antes de su análisis fue distinto en cada caso. En las tortugas decomisadas, las vísceras se conservaron en formol 10% y se sabe que la acidez de este compuesto, a largo plazo, termina por deteriorar o incluso destruir los restos calcíticos, p.e., otolitos o conchas de moluscos (véase, p.e., Smale *et al.*, 1995, Hewitt y Martin, 2001). No obstante, aunque los análisis de dieta se llevaron a cabo de 1 a 2 años después de la conservación en formol, hay que tener en cuenta que los restos estaban dentro de la vísceras, por lo que no cabe pensar en un deterioro apreciable. De hecho, los otolitos hallados en dichas vísceras no mostraban, en general, signos de haber sido corroídos por el formol (J. Tomás, com. pers.). De forma inversa, el formol preserva especialmente bien ciertas estructuras, como las tunicas de los tunicados. No obstante, no se observaron diferencias pareciables en el estado de conservación entre las tortugas decomisadas y las varadas, que habían sido congeladas antes de su análisis. En definitiva, creemos que el método de preservación no habría afectado diferencialmente los restos alimenticios en cada muestra de forma significativa.

Un segundo factor potencial de sesgo es que las tortugas decomisadas fueron capturadas directamente, mientras que las varadas aparecieron en la playa por diversas causas (aunque más comúnmente fueron víctimas de interacción con el palangre). Es posible que algunas de las tortugas varadas murieran por otras causas, y la propia causa de la muerte alterara la posibilidad de encontrar restos en el estómago (p.e., un periodo prolongado de ayuno). No obstante, es difícil explicar el tipo de diferencias halladas en la composición de la dieta de acuerdo con este factor.

La diferencia fundamental en la dieta de las tortugas decomisadas frente a las varadas es que las primeras albergaban comparativamente más restos de teleósteos, y menos de tunicados pelágicos, que las varadas. El primer factor al que cabría atribuir una diferencia de dieta sería la diferente edad de las tortugas, ya que las tortugas varadas eran en promedio de mayor tamaño

que las decomisadas. En este sentido, se cree que existe un cambio de hábitat en los juveniles tardíos de *C. caretta* desde un ambiente pelágico-oceánico hasta otro béntico-nerítico; no obstante, existe una fase de transición en la que las tortugas parecen alimentarse tanto en el sustrato como en la columna de agua (Tomás *et al.*, 2001). Los datos de dieta y de tamaño sugieren claramente que tanto las tortugas decomisadas como las varadas explotaron el ambiente pelágico como el bentónico (Tomás *et al.*, 2001, Maison, 2006). Por tanto, las diferencias entre muestras deberían atribuirse más probablemente a las áreas de forrajeo y las estrategias de explotación de recursos en cada caso. Las tortugas decomisadas albergaban muchos restos de teleósteos de interés comercial, por lo que parece bastante seguro que explotaron descartes pesqueros frecuentemente antes de ser capturadas (Tomás *et al.*, 2001). Sin embargo, las tortugas varadas parecen provenir de áreas donde dichos descartes no son tan frecuentes, pero donde podrían existir una mayor frecuencia de “blooms” periódicos de tunicados pelágicos (véase, p.e., Andersen 1998, Licandro *et al.*, 2001).

Tabla 9.3. Prevalencia, abundancia media e intensidad media de los diferentes taxones helmínticos hallados en el estómago e intestino de la muestra de tortugas bobas decomisadas (D) y varadas (V). Entre paréntesis aparece el IC 95% de todos los valores (véase el texto para más detalles).

		Especie de helminto									
		<i>Enodiotrema megachondrus</i>	<i>Calycodes anthos</i>	Hemiuroidea spp.	<i>Rhytidodes gelatinosus</i>	<i>Pachypsolus irroratus</i>	<i>Plesiochorus cymbiformis</i>	<i>Pleurogonius trigonocephalus</i>	<i>Orchidasma amphiorchis</i>	<i>Kathlania leptura</i>	<i>Anisakis</i> sp.
D	Prevalencia (%)	96,3 (87,3-99,3)	46,3 (33,2-60,3)	27,8 (17,4-41,6)	5,6 (1,5-15,5)	5,6 (1,5-15,5)	-	-	-	-	-
	Abundancia media	121,9 (90,5-169,7)	8,7 (4,9-14,9)	0,41 (0,22-0,67)	0,06 (0,00-0,11)	0,44 (0,02-1,44)	-	-	-	-	-
	Intensidad media	126,6 (94,6-173,8)	18,7 (11,6-30,0)	1,5 (1,1-2,0)	1,0 (-)	8,0 (1,0-12,7)	-	-	-	-	-
V	Prevalencia (%)	79,5 (64,9-89,2)	45,5 (31,2-60,3)	15,9 (7,6-29,4)	2,3 (1,2-12,1)	-	4,5 (0,8-15,6)	4,5 (0,8-15,6)	2,3 (0,1-12,1)	2,3 (0,1-12,1)	6,8 (1,9-19,0)
	Abundancia media	75,8 (51,6- 122,7)	10,6 (4,9-21,1)	0,30 (0,11-0,68)	0,50 (0,00-1,50)	-	0,20 (0,00-0,61)	0,09 (0,00-0,32)	0,02 (0,00-0,07)	0,02 (0,00-0,07)	0,41 (0,02-1,50)
	Intensidad media	95,3 (67,2-151,2)	23,2 (11,6-42,6)	1,9 (1,0-3,0)	22,0 (-)	-	4,5 (3,0-4,5)	2,0 (1,0-2,0)	1,0 (-)	1,0 (-)	6,0 (1,0-9,7)

A pesar de las diferencias de dieta entre las tortugas decomisadas y varadas, no tuvieron un impacto apreciable en la estructura de las comunidades de helmintos. En primer lugar, la composición global de la fauna helmíntica gastrointestinal (la comunidad componente) en la nueva muestra de tortugas analizadas confirma claramente que existen constricciones sobre el tipo de parásitos que pueden colonizar a estos hospedadores: de nuevo, apareció un núcleo de 2 especies frecuentes y abundantes, especialistas de tortugas marinas, y 7 especies de muy escasa frecuencia (4 son nuevas citas para esta región), 4 de las cuales eran especialistas de tortugas marinas. Este resultado sugiere que los cambios de dieta no ejercen ningún impacto significativo sobre la composición de la fauna parásita. Podría argüirse que ello se debe simplemente a que los grupos de presas afectados no son intermediarios significativos para helmintos parásitos. Esto posiblemente se cumple en el caso de los tunicados pelágicos, pero definitivamente no es cierto en el caso de los teleósteos que, en los ecosistemas marinos, como hospedadores intermediarios o paraténicos de un gran número de especies de digeneos y nematodos. Esto sugiere que las tortugas bobas probablemente entran en contacto con diversos parásitos, algunos de ellos generalistas, pero en último término sólo adquieren infecciones estables cuando se trata de parásitos de tortugas marinas. El ejemplo probablemente más claro lo constituyen los nematodos del género *Anisakis* (Smith y Wooten, 1978). Estos parásitos son ubicuos entre los teleósteos, pero aparecieron sólo testimonialmente en las tortugas, a pesar de que su dieta era parcialmente piscívora. (Como se mencionó en el Capítulo 7, el papel de la tortuga parece ser semejante al de un hospedador paraténico típico). Por otra parte, resulta llamativo que muchas especies típicas de tortugas se encuentran con tan baja frecuencia (de a 1-3 hospedadores individuales). Como se indicó en el capítulo anterior, la tortuga boba es probablemente el único hospedador capaz de mantener la población de estos parásitos en el área de estudio. Así pues, las infecciones no parecen constituir un “préstamo” de otras especies de tortugas; una cuestión interesante es por tanto si dichas especies de parásitos se introducen en el área a través de los individuos de tortuga boba que migran desde otras áreas, o si el ciclo se completa regularmente en el área de estudio.

Dejando de lado las diferencias cualitativas menores en la composición de especies, los parámetros a nivel de infracomunidad fueron muy similares en las dos muestras de tortugas, y no se hallaron diferencias significativas en cuanto a la disimilaridad de la estructura de las comunidades. Este resultado sugiere que tasa de reclutamiento de parásitos es similar, lo que a su vez indicaría que las tortugas de ambas muestras consumen cantidades similares de hospedadores intermediarios. Desgraciadamente, no se pudo establecer un vínculo claro entre la dieta y la similitud en la estructura de las infracomunidades. Este resultado era hasta cierto punto esperable ya que, como se señaló, la presencia de determinados ítems alimenticios en el estómago no se relaciona necesariamente con los parásitos ya establecidos. El análisis sólo

señaló que los gasterópodos y bivalvos eran el grupo de presas que mostraba la mayor correlación (muy baja, no obstante). Esto sería esperable, ya que las comunidades helmínticas están compuestas casi exclusivamente por digeneos, un grupo que requiere generalmente un gasterópodo o un bivalvo para completar su ciclo vital (Gibson y Bray, 1994). Actualmente estamos trabajando en análisis de la dieta más finos para intentar hallar una asociación más clara entre ciertos tipos de presa y ciertas especies de parásitos.

En conclusión, este estudio confirma que las constricciones filogenéticas operan sobre la fauna helmíntica de las tortugas creando un filtro de compatibilidad, tal y como se sugirió en el capítulo anterior. Una vez atravesado este filtro, la estructura de infracomunidades de las tortugas decomisadas y varadas se parece porque los cambios de dieta probablemente no afectan al núcleo de especies que funcionan como hospedadores intermediarios directos (posiblemente gasterópodos y bivalvos).

10. CONCLUSIONES

Se ha realizado por primera vez un estudio ecológico y faunístico detallado de los metazoos parásitos y epizoítos de la tortuga boba, *Caretta caretta*, en el Mediterráneo occidental. Se analizaron 177 hospedadores (54 procedentes de un decomiso y 123 varados en las costas de la Comunidad Valenciana). Como consecuencia del trabajo realizado, llegamos a las siguientes conclusiones:

1. Se han hallado un total de 39 taxones de epizoítos pertenecientes a 5 phyla: 1 cnidario, 5 anélidos, 26 crustáceos, 6 moluscos y 1 hidrozoo. Cuatro especies, *Lepas pectinata*, *Bittium* sp., *Idotea* sp. y *Jassa* sp. se citan por primera vez como epizoítos de tortugas marinas a nivel mundial. Cinco especies, *Balaenophilus* sp., *Lepas anserifera*, *Stephanolepas muricata*, *Hiatella arctica* y *Musculus* sp. se citan por primera vez sobre tortugas marinas en el Mediterráneo.

2. Los análisis morfológicos y morfométricos de los ejemplares del copépodo harpacticóide *Balaenophilus* sp. encontrados en nuestro estudio sugieren que se trata de una especie diferente de la única descrita hasta ahora en tortugas marinas, *B. umigamecolus*. No obstante, se observa un gran conservatismo a nivel morfológico, a pesar de la gran distancia existente entre ambas localidades (Japón y el Mediterráneo).

3. Como resultado del estudio sobre la identidad taxonómica de los nuevos ejemplares del género *Balaenophilus* también se ha llevado a cabo una redescipción de *B. umigamecolus* basándose en material de la muestra original de esta especie. Dicha redescipción añade numerosos detalles y mejoras a la descripción original gracias al uso de microscopía electrónica.

4. El estudio sobre la estrategia vital y la dieta de *Balaenophilus* sp. y *B. unisetus* sugiere que las especies de este género son ectoparásitos que se alimentan de la queratina del hospedador. Esta conclusión está basada en las siguientes líneas de evidencia: (1) los bolos alimenticios de *B. unisetus* contenía restos de barbas de rorcual, su microhábitat natural; (2) la presencia de queratina en dichos bolos se confirmó mediante técnicas inmunohistoquímicas; (3) se encontraron individuos de *Balaenophilus* sp. con fragmentos de piel de tortuga entre las piezas bucales; (4) se hallaron individuos de *Balaenophilus* sp. asociados a heridas epidérmicas cuya descripción histopatológica es compatible con una erosión en el estrato córneo queratinizado. Esta estrategia trófica parece ser única en crustáceos. Evolutivamente, nuestra predicción es que

las especies de *Balaenophilus* tenderán a estar asociadas con tetrápodos que ofrezcan microhábitats permanentemente sumergidos con fuentes abundantes de queratina.

5. Este estudio demuestra que el método de análisis puede ejercer una influencia significativa en las estimaciones de diversidad de las comunidades de epizoítos en tortugas marinas. P.e., el hecho de lavar o no la superficie externa supone la posibilidad de detectar o no especies de epizoítos móviles de pequeño tamaño. Esta conclusión es muy importante de cara a homogeneizar futuros protocolos de muestreo de epizoítos en tortugas marinas. Por el momento, las metodologías son tan variadas que las comparaciones geográficas son poco fiables debido a los sesgos asociados.

6. El estudio de la comunidad de epizoítos sugiere que los siguientes factores influyen sobre su diversidad y composición: (1) la presencia de algas determina la presencia de un núcleo de 3 especies especialistas frecuentes; (2) la diversidad de especies se incrementa con el tamaño de la tortuga. Esta tendencia parece ser, no tanto un efecto de acumulación con la edad de la tortuga, como el resultado de un muestreo pasivo, de forma que las tortugas de mayor tamaño tienen una mayor probabilidad global de ser contactadas por los epizoítos; (3) hay un incremento en la diversidad de la fauna de epizoítos durante el verano, lo cual parece atribuible, al menos parcialmente, a una mayor presencia de larvas en el medio planctónico.

7. Las especies de epizoítos especialistas tienden a coaparecer juntas, mientras que las de epizoítos generalistas tienen a colonizar las tortugas de forma más independiente. En cualquier caso, las comunidades no parecen estar saturadas con especies, a diferencia de lo que se ha observado en otras localidades con la misma especie hospedadora. La diferencia podría estar causada, en parte, porque las tortugas de otras localidades son adultos que viven en zonas costeras.

8. Se han hallado un total de 10 especies de helmintos, correspondientes a 8 trematodos digéneos y dos nematodos. Excepto *Hemiuroidea* sp., todas las especies helmínticas habían sido citadas previamente en *C. caretta* y en el Mediterráneo.

9. La mayoría de las larvas de *Anisakis* sp. Tipo I que se hallaron en las tortugas se encontraron enquistadas en la pared del estómago, la superficie (serosa) del hígado y los mesenterios. Aunque las tortugas obviamente funcionan como una vía muerta para estos nematodos, resulta interesante constatar que las larvas se comportan en las tortugas como si fueran hospedadores paraténicos, y no como hospedadores definitivos accidentales. Esta observación es interesante

para conocer qué factores fisiológicos del hospedador determinan el tipo de conducta y la posibilidad de maduración.

10. El estudio sobre la diversidad de las comunidades helmínticas gastrointestinales en *C. caretta* revela que aquella viene determinada por filtros de compatibilidad fisiológica y, en menor medida, de probabilidad de encuentro, entre parásitos y hospedadores, operando a una escala filogenética del hospedador más inclusiva. En concreto, la evidencia indica que las tortugas marinas parecen funcionar como un sistema aislado para el intercambio de parásitos con otros vertebrados marinos. Por tanto, cabe predecir que cualquier especie de tortuga poseerá sólo sus propios parásitos especialistas, o los que pueda intercambiar con otras tortugas marinas. Estas predicciones se cumplen claramente en el caso de los ejemplares de *C. caretta* analizados en este estudio. Además, en el Mediterráneo occidental, la tortuga boba debe “sostener” su propia fauna parásita ya que no existen otras especies de tortugas que contribuyan a este mantenimiento.

11. Las comunidades en tortugas bobas individuales (es decir, las infracomunidades) son muy depauperadas, y están compuestas por especies que, a pesar de ser especialistas, generalmente aparecen con prevalencias muy bajas. Esta observación es bastante llamativa, y podría explicarse por el carácter ectotérmico de las tortugas, su gran vagilidad y su amplia dieta.

12. La comparación de la dieta en dos muestras de tortugas bobas de diferente origen (decomisadas y varadas) mostró diferencias significativas de abundancia en dos grupos de presas de gran importancia numérica, los tunicados pelágicos y los teleósteos. Sin embargo, esto no supuso ninguna diferencia en cuanto a la estructura de las comunidades de helmintos gastrointestinales. Creemos que ello se debe a que los dígeneos especialistas de tortugas utilizan gasterópodos y/o bivalvos como hospedadores intermediarios. De hecho, la única vinculación, aunque muy débil, de la fauna parasitaria con la dieta se dio precisamente con este grupo de presas. Los filtros de compatibilidad señalados en la Conclusión 10 haría irrelevante cualquier cambio de dieta que no afectase la tasa de reclutamiento de los parásitos específicos.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Adamson, M.L. y Caira, J.N. (1994). Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology*, 109: 85-95.
- Aguilar, R., Mas, J. y Pastor, X. (1995). Impact of Spanish swordfish longline fisheries on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* population in the western Mediterranean. Pp.1, en: Sea Turtle Biology and Conservation, 12th Annual Workshop., Feb. 25-29, 1992, Jekyll Island, Georgia.
- Alcaraz, M. y Dominguez, M. (1985). Larvas de moluscos lamelibranquios en la ría de Pontevedra (N. de España): ciclo anual. *Inv. Pesq.*, 49: 165-73.
- Alexander, N.J. (1970). Comparison of α and β keratin in reptiles. *Z. Zellforsch Mikrosk. Anat.*, 110: 153-165.
- Alibardi, L. y Thompson, M.B. (1999). Epidermal differentiation during carapace and plastron formation in the embryonic turtle *Emydura macquarii*. *J. Anat.*, 194: 531-545.
- Andersen, V. (1998). Salp and pyrosomid blooms and their importance in biogeochemical cycles, pp. 125-137. En: *The Biology of Pelagic Tunicates*, (ed.) Bone, Q. Oxford University Press, Oxford.
- Anderson, R.M. y May, R.M. (1978). Regulation and stability of host-parasite populations and interactions. I. Regulatory processes. *J Anim Ecol.*, 47: 219-247.
- Aoki, M. y Kikuchi, T. (1995). Notes on *Caprella andreae* Mayer, 1890 (Crustacea, Amphipoda) from the carapace of loggerhead sea turtles in the east China Sea and in Kyushu, Japan. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.*, 53: 54-61.
- Apathy, S.T. (1890). *Pseudobranchellion margoii* (Nova familia Hirudinearum). *Orvos-Termesztudomány Eresito*, 15: 122-127.
- Argano, R. y Baldari, F. (1983). Status of western Mediterranean sea turtles. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28:233-235.
- Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B. y Read, A.F. (1998). Host densities as determinants of abundance in parasite communities. 265: 1283-1289. En: *Proceedings of the Royal Society of London Series B*.
- Arvy, L. (1982). Phoresis and parasitism in cetaceans: a review. *Inv. Cetacea*, 14: 233-335.
- Aznar, F.J. (1995). Estudio biológico de la helmintofauna de la franciscana (*Pontoporia blainvillei*) (Cetacea) en aguas de Argentina. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, 181 pp.

- Aznar FJ, Balbuena JA, Fernández M & Raga JA (2001). Living together: the parasites of marine mammals, pp. 385-423. En: *Marine mammals: biology and conservation*, P.G.H. Evans y J.A. Raga (eds). Kluwer/Plenum, New York.
- Aznar, F.J., Balbuena, J.A., Fernandez, M. y Raga, J.A. (2001). Establishing the relative importance of sympatric definitive hosts in the transmission of the sealworm, *Pseudoterranova decipiens*: a host-community approach, pp. 161-171. En: *Sealworms in the North Atlantic: ecology and population dynamics*, (eds) Desportes, G. y McClelland, G. North Atlantic Marine Mammal Commission, Tromso.
- Bacchiocchi, F. y Airoidi, L. (2003). Distribution and dynamics of epibiota on hard structures for coastal protection. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 56: 1157-1166.
- Badillo, F.J. (1996). Estudio taxonómico y ecológico de los helmintos de la tortuga boba, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) en el Mediterráneo occidental. Tesis de licenciatura. Universidad de Valencia, 74 pp.
- Badillo, F.J. y Raga, J.A. (1995). Preliminary data on the helminth communities of the Loggerhead Turtle, *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), in the Western Mediterranean, pp. 280-284. En: *Scientia Herpetologica*, (eds.) Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X. y Carretero, M.A. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Badillo, F.J., Raga, J.A. y Aznar, F.J. (en revisión). Occurrence of *Balaenophilus Aurivillius*, 1879 (Copepoda: Harpacticoida) on wild loggerhead sea turtles, *Caretta caretta* (Linnaeus), from the Mediterranean Sea, with an amended description of *B. umigamecolus* Ogawa, Matsuzaki and Misaki, 1997. *Zool. Sci.*
- Báez, J.C., Camiñas, J.A. y Flores-Moya, A. (2005). La tortuga boba: todo un ecosistema marino. *Spin Cero*, 9: 39-41.
- Baker, M.R. (1987). Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. *Ocasional Papers in Biology 11*. Memorial University of Newfoundland, Newfoundland, Canadá, 325 pp.
- Balazs, G.H. (1979). Loggerhead turtle recovered from a tiger shark at Kure Atoll 'Elepaio'. *J. Hawaii Audubon Soc.*, 39: 145-147.
- Balazs, G.H. (1980). Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian Islands. *NOAA Tech. Memo. NMFS*, Honolulu, Hawai, 141 pp.
- Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1993). Intestinal helminth communities of the long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) off the Feroe Islands. *Parasitology*, 106: 327-333.
- Baldinger, A.J. (2000). Notes on *Podocerus chelonophilus* (Chevreux y de Guerne, 1888) (Crustacea: Amphipoda: Podoceridae) from a sea turtle off the coast of Ecuador. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 47: 441-455.

- Baldwin R, Hughes, G.R. y Prince, R.I.T. (2003). Loggerhead Turtles in the Indian Ocean. Pp. 218-232, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, A.B. y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington DC.
- Barker, F.D. (1922). The parasitic worms of the animals of Bermuda. *Proc. Am. Acad. Arts. Sci.*, 57: 215-236.
- Barnard, J.L. y Karaman, G.S. (1991). The families and genera of marine gammaridean amphipoda (except marine gammaroids). *Records of the Australian Museum*, 13: 1-418.
- Barnard, K.H. (1962). New records of marine crustacea from the east african region. *Crustaceana*, 3: 239-245.
- Baylis, H.A. (1923). Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from Egypt. Part I. Ascaridae and Heterakidae. *Parasitology*, 15: 1-13.
- Baylis, H.A. (1928). Records of some parasitic worms from British vertebrates. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1: 329-345.
- Bellingham, O. (1844). Catalogue of Irish Entozoa, with observations. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13: 335-340.
- Bentivegna, F., Cirino, P. y Toscano, A. (1993). Care and treatment of loggerhead sea turtles from Gulf of Naples, Italy. *Mar. Turtle. Newsltr.*, 61: 6-7.
- Berland, B. (1961). Nematodes from some norwegian marine fishes. *Sarsia*, 2:1-50.
- Berry, G.N. y Cannon, L.R.G. (1981). Life history of *Sulcascaaris sulcata* (Nematoda: Ascaridoidea), a parasite of marine molluscs and turtles. *Int. J. Parasitol.*, 11:43-54.
- Bilqees, F.M. (1974). Two species of trematodes of *Chelonia mydas* from Karachi coast, Pakistan. *Acta Parasit. Pol.*, 22: 295-303.
- Bjorndal, K.A. (1985). Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia*, 1985: 736-751.
- Bjorndal, K.A. (1997). Foraging ecology and nutrition in sea turtles. Pp. 199-232, en: *The Biology of Sea Turtles*, (Eds.) Lutz, P.L. y Musick, J.A., CRC Press, Boca Raton.
- Blair, D. (1983). Paramphistomes (Digenea: Paramphistomidae) parasitic in marine turtles (Reptilia: Chelonia). *Aust. J. Zool.*, 31: 851-867.
- Blair, D. (1984). *Elytrophallus carettae* sp. n. (Digenea: Hemiuridae) from the stomach of Loggerhead turtles (*Caretta caretta* (L.)) from Australia. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 51: 135-139.
- Blair, D. (1986). A revision of the subfamily Microscaphidiinae (Platyhelminthes: Digenea: Microscaphidiidae) parasitic in marine turtles (Reptilia: Chelonia). *Aust. J. Zool.*, 34: 241-277.
- Blair, D. (1987). A revision of the subfamily Octangiinae (Platyhelminthes: Digenea: Microscaphidiidae) parasitic in marine turtles (Reptilia: Chelonia). *Aust. J. Zool.*, 35: 75-92.

- Blair, D. y Limpus, C.J. (1982). Some digeneans (Platyhelminthes) parasitic in the Loggerhead Turtle, *Caretta caretta* (L.), in Australia. *Aust. J. Zool.*, 30: 653-680.
- Blanchard, R. (1894). Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, 9 (192): 1-84.
- Boero, F. y Bouillon, J. (1993). *Fraseroscyphus sinuosus* n. gen. (Cnidaria, Hydrozoa, Leptomedusae, Sertulariidae), an epiphytic hydroid with a specialized clinging organ. *Can. J. Zool.*, 71: 1061-1064.
- Boero, J.J. y Led, J.E. (1974). Los parásitos de la fauna autóctona. *Rev. Agron. Vet.*, 3: 16-17.
- Bosence, D.W.J. (1979). The factors leading to aggregation and reef formation in *Serpula vermicularis* L., pp 299-318. En: *Biology and Systematics of Colonial Organisms*, (eds.) Larwood, G. Rosen, B.R.. Academic Press, London & New York.
- Boxshall, G.A. y Halsey, S.H. (2004). *An introduction to copepod diversity*. The Ray Society, London.
- Bowen, B.W., Kamezaki, N., Limpus, C.J., Hughes, G.R., Meylan, A.B. y Avise, J.C. (1994). Global phylogeography of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) as indicated by mitochondrial DNA haplotypes. *Evolution* 18:1820-1828.
- Bowen, B.W. (2003). What is a loggerhead turtle? The genetic perspective. Pp. 7-27, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) A.B. Bolten y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington, DC.
- Branch, G.M y Steffani, C.N. (2004). Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Journal of Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 300: 189-215.
- Braun, M. (1899a). Trematoden der Dahl'schen Sammlung aus Neu-Guinea nebst Bemerkungen über endoparasitisch Trematoden der Cheloniden. *Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Abt. I Orig.*, 25: 714-725.
- Braun, M. (1899b). Weitere Mitteilungen über endoparasitische Trematoden der Chelonier. *Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Abt. I Orig.*, 26: 627-633.
- Braun, M. (1901). Trematoden der Chelonier. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 2: 20-56.
- Brongersma, L.D. (1972). European Atlantic turtles. *Zool. Verh.*, 121: 1-318.
- Brooks, D. R. y McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, Ecology and Behaviour*. A Research Program in Comparative Biology. University of Chicago, Chicago. Illinois 434p.
- Brooks, D.R., O'Grady, R.T. y Glen, D.R. (1985). Phylogenetic análisis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptative radiation. *Can. J. Zool.*, 63: 411-443.
- Bucklin, A. y Allen, L.D. (2003). MtDNA sequencing from zooplankton after long-term preservation in buffered formalin. *Mol. Phyl. Evol.*, 30: 879-882.

- Bugoni, L., Krause, L., Oliveira de Almeida, A. y De Pádua Bueno A.A. (2001). Commensal barnacles of sea turtles in Brazil. *Mar. Turtle Newsl.*, 94: 7-9.
- Burke, J.B. y Rodgers, L.J. (1982). Gastric ulceration associated with larval nematodes (*Anisakis* sp. Típe I) in pen reared green turtles (*Chelonia mydas*) from Torres Strait. *J. Wild. Dis.*, 18: 41-46.
- Bush, A.O. y Aho, J.M. (1990). Concluding remarks, pp. 321-325.. En: *Parasite communities: patterns and processes*, (eds.) Esch, G.W., Bush, A. y Aho J. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Bush, A.O., Fernández, J.C., Esch, G.W. y Seed, J.R. (2001). *Parasitism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. y Shostak, A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *J. Parasitol.*, 83: 575-583.
- Caballero y Caballero, E. (1954). Helmintos de la República de Panamá. X. Algunos Tremátodos de *Chelone mydas* (L.) tortuga marina comestible del Océano Pacífico del Norte. 1ª Parte. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.*, 8: 31-58.
- Caballero y Caballero, E. (1962). Trematodos de las tortugas de México. X. Presencia de *Orchidasma amphiorchis* (Braun, 1899) Looss, 1900 en una tortuga marina, *Chelone mydas* de las costas del estado de Tamaulipas, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Mex.*, 33: 47-55.
- Caballero y Caballero, E. y Zerecero, M.C. (1950). Trematodos de las tortugas de Mexico. VI. *Rev. Med. Vet. Paras. Caracas*, 9: 123-132.
- Caballero y Caballero, E., Zerecero, M.C. y Grocott, R.G. (1955). Helmintos de la República de Panamá. XV. Tremátodos de *Chelone mydas* (L.), tortuga marina comestible del Océano Pacífico del Norte. 2ª Parte. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Méx.*, 26: 149-191.
- Caballero-Rodriguez, G. (1960). Estudio de trematodos digeneos de algunas tortugas comestibles de Mexico. Tesis doctoral. Universidad Nacional autónoma de México.
- Caine, E.A. (1986). Carapace epibionts of nesting loggerhead sea turtles: Atlantic coast of USA. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95: 15-26.
- Calbet, A., Garrido, S., Saiz, E., Alcaraz, M. y Duarte, C.M. (2001). Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: The importance of the smaller size fractions. *J. Plankton Res.*, 23(3): 319-331.
- Camiñas, J.A. y De la Serna, J.M. (1995). The loggerhead distribution in the western Mediterranean Sea as deduced from captures by the Spanish long line fishery, pp. 316-323. En: *Scientia Herpetologica*, (eds.) Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X. y Carretero, M.A. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Carman, K.R. y Thistle, D. (1985). Microbial food partitioning by three species of benthic copepods. *Mar. Biol.*, 88: 143-148.

- Carranza, A., Domingo, A., Verdi, A., Forselledo, R. y Estrades A. (2003). First report of an association between *Planes cyaneus* (Decapoda:Grapsidae) and loggerhead sea turtles in the southwestern Atlantic Ocean. *Mar. Turtle Newsltr.*, 102: 5-7.
- Carreras, C., Cardona, L. y Aguilar, A. (2004). Incidental catch of the loggerhead turtle *Caretta caretta* off the Balearic Islands (western Mediterranean). *Biol. Conserv.*, 117:321-329.
- Carriol, R.P. y Vader, W. (2002). Occurrence of *Stomatolepas elegans* (cirripeda: Balanomorpha) on a leatherback turtle from Finmark, northern Norway. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 82: 1033-1034.
- Cary, L.R. (1930). Report on Investigations at Tortugas. Studies on Miracidia. *Yearb. Carnegie Inst. Wash.*, 29: 325-329.
- Ceccherelli, V.U. y Rossi, R. (1984). Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 173-184.
- Cellini, A., Soto, J.M.R. y Serafini, T.Z. (2002). First record of *Ozobranchus margo* (Apathy, 1890) (Annelida, Hirudinea) ectoparasitizing *Chelonia mydas* and *Caretta caretta* in the southwest Atlantic, p. 299. En: *Proceedings of the 22nd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, 503. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC, Miami, 308 pp.
- Chace, F.A. (1951). The Oceanic crabs of the genera *Planes* and *Pachygrapsus*. *Proc. U. S. Natn. Mus.*, 101: 65-101.
- Chattopadhyaya, D.R. (1970). Studies on the trematode parasite of reptiles found in India. (Digenetic flukes from the marine turtles, from the Gulf of Manar, South India). *Helminthologia*, 11: 63-74.
- Chattopadhyaya, D.R. (1972). Studies on the trematode parasite reptiles found in India. Contribution to our knowledge of the family Pronocephalidae Looss, 1902. *Rev. Parasitologia*, 33: 99-124.
- Chevreaux, E. (1900). Amphipodes provenant des campagnes de l'Hirondelle (1885-1888). En: *Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies sur son Yacht, par Albert I, Prince Souverain de Monaco*, 16: 1-195.
- Chevreaux, E. y De Guerne, J. (1888). Sur un amphipode nouveau (*Cyrtophium chelonophilum*) commensal de *Thalassochelys caretta* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 106: 625-628.
- Chevreaux, E. y De Guerne, J. (1893). Crustacés et cirrhipèdes des tortues marines de la Méditerranée. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 116: 443-445.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R. y Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 205-219.

- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: User manual/tutorial. *PRIMER-E*, Plymouth, 192pp. (Disponible en <http://www.primer-e.com/>. Último acceso 09/2006)
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Plymouth Marine Laboratory, Natural Environment Research Council*, Swindon, 144 pp.
- Connell, S.D. (2000). Floating pontoons create novel habitats for subtidal epibiota. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 247: 183-194.
- Cordero, E.H. (1929). Notes sur les Hirudinées. I. Quelques observations sur la morphologie externe d'*Ozobranchus margo* (Apathy). *Ann. Parasitol.*, 7: 209-217.
- Cornelius, P.F.S. (1995). North-west European thecate hydroids and their medusae. Part 1. Introduction, Laodiceidae to Haleciidae, pp. 1-347. Part 2. Sertulariidae to Campanulariidae, pp. 1-386. En *Synopses of the British Fauna New Series, Vol 50*. R.S.K. Barnes y J.H. Crothers (eds). Field Studies Council for Linnean Society of London and Estuarine and Coastal Sciences Association, Shrewsbury.
- Costa, O.G. (1836). Fauna del regno di Napoli, ossia, enumerazione di tutti gli animali: crostacei ed Aracneidi. Napoli.
- Costa, O.G. (1838). Di alcuni Balanidi appartenenti al Regno di Napoli. *Atti. Accad. Sci. Napoli.*, 5(2).
- Crane, J. (1937). The Templeton Crocker expedition. III. Brachygnathous crabs from the Gulf of California and the west coast of lower California. *Zoologica New Cork*, 22: 47-78.
- Crisp, D.J. (1965). Observations of the effects of climate and weather of marine communities, pp 63-67. En: *The biological significance of climatic change in Britain*. Johnson C.G. y Smith, L.P. (eds). London Academic Press.
- Dahms, H.U. y Qian, P.Y. (2004). Life histories of the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea): a comparison with meiofauna and macrofauna. *J. Nat. Hist.*, 38: 1725-1734.
- Dailey, M.D., Fast, M.L. y Balazs, G.H. (1992). A survey of the Trematoda (Platyhelminthes: Digenea) parasitic in green turtles, *Chelonia mydas* (L.) from Hawaii. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 91: 84-91.
- Davenport, J. (1994). A cleaning association between the oceanic crab *Planes minutus* and the loggerhead sea turtle *Caretta caretta*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 74: 735-737.
- Davies, R.W. (1978). The morphology of *Ozobranchus margo* (Apathy) (Hirudinoidea), a parasite of marine turtles. *J. Parasitol.*, 64 (6): 1092-1096.
- Davies, R.W., y Chapman, C.G. (1974). First record in North America of the piscicolid leech, *Ozobranchus margo*, a parasite of marine turtles. *J. Fish. Res. Board Canada*, 31: 104-106.
- Dellinger, T., Davenport J. y. Wirtz, P. (1997). Comparisons of social structure of Columbus crabs living on loggerhead sea turtles and inanimate flotsam. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 77: 185-194.

- Demetropoulos, A. y Hadjichristophorou, M. (1995). Manual on Marine Turtle Conservation in the Mediterranean. IUCN/Cyprus Wildl. Soc., MANRE, Cyprus. 77 p.
- Deraniyagala, P.E.P. (1943). Subspecies formation in loggerhead turtles (Carettidae). *Spolia Zeylan.*, 23:79-92.
- Deraniyagala, P.E.P. (1945). Some subspecific characters of the loggerhead *Caretta caretta*. *Spolia Zeylan.*, 24:95-98.
- Diesing, K.M. (1850). Systema Helminthum. Vol. 1. *Braumüller: Vindobonae*.
- Dodd, C.K. (1988). Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). *U.S. Fish Wild Ser. Biol. Rep.*, 88, 110 pp.
- Dole-Olivier, M.J., Galassi, D.M.P., Marmonier, P. y Creuzé des Châteliers, M. (2000). The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biol.*, 44: 63-91.
- Dollfus, A. (1898) Campagnes de la Melita. Tanaidae recoltés par M. ed. Chevreux dans l'Atlantiqueet dans la Méditerranée. *Med. Soc. Zool. Fr.*, 11: 35-47.
- Dollfus, R.Ph. (1927). Monorchisme accompagné ou non d'anomalies multiples chez des Distomes normalement diorchides. *Compt. Rend. Soc. Biol. Paris*, 96 (17): 1349-1352.
- Dollfus, R.Ph. (1937). Parasitologia Mauritanica. Helmintha. III. Trematodes de Sélaciens et de Chéloniens. *Bull. Com. Etud. Hist. Sci. Afr. Occid. Fr.*, 19: 397-519.
- Duron-Dufrenne, M. (1986). Fréquentation de la tortue Luth *Dermochelys coeriacea* L. en Méditerranée Occidentale de juin 1985 à juillet 1986. *Mesogée*, 46: 63-65.
- Dyer, W.G., E.H. Williams y Bunkley-Williams, L. (1991). Some Digeneans (Trematoda) of the Green Turtle, *Chelonia mydas* (Testudines: Cheloniidae) from Puerto Rico. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 58: 176-180.
- Dyer, W.G., Williams, E.H. y Bunkley-Williams, L. (1995a). *Angiodictyum mooreae* n. sp. (Digenea: Microscaphidiidae) and other Digeneans from an Atlantic Hawksbill Turtle *Eretmochelys imbricata imbricata* from Puerto Rico. *J. Aquat. Animal Health*, 7: 38-41.
- Dyer, W.G, Williams, E.H. y Bunkley-Williams, L. (1995b). Digenea of the Green Turtle (*Chelonia mydas*) and the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*) from Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.*, 31: 269-273.
- Dyer, W.G., Williams, E.H., Bunkley-Williams, L. y D. Moore. (1995c). Some Digeneans (Trematoda) of the Atlantic Hawksbill Turtle, *Eretmochelys imbricata imbricata* (Testudines: Cheloniidae) from Puerto Rico. *Journal of the Helminthol. Soc. Wash.*, 62: 13-17.
- Eckert K.L y Eckert S.A (1988). Pre-reproductive movements of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in the Caribbean. *Copeia*, 1988: 400-406.
- Eckert, K.L. y Eckert, S.A. (1987). Growth rate and reproductive condition of the barnacle *Conchoderma virgatum* on gravid leatherback sea turtles in Caribbean waters. *J. Crust. Biol.*, 7 (4): 682-690.

- Edwards, D.D. y Bush, A.O. (1989). Helminth communities in avocets: Importance of the compound community. *J. Parasitol.*, 75: 225-238.
- Ekaratne, K., Burfitt, A.H., Flowerdew, M.W. y Crisp, D.J. (1982). Separation of the two Atlantic species of *Pomatoceros*, *P. lamarckii* and *P. triqueter* (Annelida: Serpulidae) by means of biochemical genetics. *Mar.Biol.*, 71: 257-264.
- Ehrhart, L.M., Bagley, D.A. y Redfoot, W.E. (2003). Loggerhead turtles in the Atlantic Ocean: geographic distribution, abundance, and population status. Pp. 157-174 , en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, A..B. y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington, DC.
- Ernst, E.M. y Ernst, C.H. (1977). Synopsis of helminths endoparasitic in native turtles of the United States. *Bul. Md. Herpetol. Soc.*, 13: 1-75.
- Euzet, L. y Combes, C. (1962). Deux trématodes digènes de *Thalassochelys caretta* (L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 87: 15-22.
- Euzet, L. y Combes, C. (1980). Les problemes de l'especes chez les animaux parasites, pp.: 239-285. En: *Les problemes de l'especes dans le regne animal*, 3, (eds.) Bocquet, Ch., Génarmont, J. y Lamotte, M. Société Zoologique de France, Paris.
- Euzet, L., Combes, C. y Triquell, A. (1972). Sur deux trématodes de *Caretta caretta* (L.) des côtes méditerranéennes françaises. *Vie Milieu*, 23: 157-167.
- Fauchald, K. (1977). The polychaete worms, Definitions and keys to the orders, families, and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series*, 28: 1-190.
- Fischthal, J.H. y Acholonu, A.D. (1976). Some Digenetic trematodes from the Atlantic Hawksbill Turtle, *Eretmochelys imbricata imbricata* (L.), from Puerto Rico. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 43: 174-185.
- Foster, B. (1987). Barnacle ecology and adaptation, pp. 113-133. En: *Barnacle biology*. (ed.) Southward, A.J y Balkema, A.A.. Rotterdam, 443 pp.
- Frazier J. y Margaritoulis D. (1990). The occurrence of the barnacle, *Chelonibia patula* (Ranzani, 1818), on an inanimate substratum (Cirripedia, Thoracica). *Crustaceana*, 59: 213-218.
- Frazier, J. (1971). Observations on sea turtles at Aldabra Atoll. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 260: 373-410.
- Frazier, J. (1989). Observations on stranded green turtles, *Chelonia mydas*, in the Gulf of Kutch Gujarat India. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 86:250-252.
- Frazier, J., Margaritoulis, D., Muldoon, K., Potter, C.W., Rosewater, J., Ruckdeschel, C. y Salas, S. (1985). Epizoan communities on marine turtles I. Bivalve and gastropod mollusks. *Mar. Ecol.*, 6(2): 127-140.
- Frazier, J., Goodbody, I. y Ruckdeschel, C.A. (1991). Epizoan communities on marine turtles: II. Tunicates. *Bull. Mar. Sci.*, 48:763-765.

- Frazier, J., Winston, J.E. y Ruckdeschel, C.A. (1992). Epizoan communities on marine turtles. III. Bryzoa. *Bull. Mar. Sci.* 51: 1-8.
- Frick, M.G., Mason, P.A., Williams, K.L., Andrews, K. y Gerstung, H. (2003a). Epibionts of hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in a Caribbean nesting ground: A potentially unique association with snapping shrimp. *Mar. Turtle Newsltr.*, 99:8-11.
- Frick, M.G., Ross, A., Williams, K.L., Bolten, A.B., Bjorndal, K.A. y Martins, H.R. (2003b). Epibiotic associates of oceanic-stage loggerhead turtles from the southeastern North Atlantic. *Mar. Turtle Newsl.*, 101: 18-20.
- Frick, M.G., Williams, K.L., Bolten, A.B., Bjorndal, K.A. y Martins, H.R. (2004a). Diet and fecundity of Columbus crabs, *Planes minutus*, associated with oceanic-stage loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, and inanimate flotsam. *J. Crust. Biol.*, 24: 350-355.
- Frick, M.G., Williams, K.L., Markesteyn, E.J., Pfaller, J.B, y Frick, R.E. (2004b). New records and observations of epibionts from loggerhead sea turtles. *Southeast. Nat.* 3: 613-620.
- Frick, M.G., Williams, K.L., y Robinson M. (1998). Epibionts associated with nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, USA. *Herp. Rev.* 29: 211-214.
- Frick, M.G., y Ross, A. (2002b). Happenstance or design: an unusual association between a sea turtle, octocoral and barnacle. *Mar. Turtle Newsl.* 97: 10-11.
- Frick, M.G., Williams, K.L, y Veljacic, D.C. (2000a). Additional evidence supporting a cleaning association between epibiotic crabs and sea turtles: How will the harvest of Sargassum seaweed impact this relationship? *Mar. Turtle Newsl.*, 90: 11-13.
- Frick, M.G., Williams, K.L y Veljacic, D.C. (2002a). New records of epibionts from loggerhead sea turtles *Caretta caretta* (L.). *Bull. Mar. Sci.* 70: 953-956.
- Frick, M.G., Williams, K.L, Veljacic, D.C., Jackson, J.A. y Knight S.E. (2005). Epibiont community succession on nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) from Georgia, USA, pp. 280-282. En: *Proceedings of the 20th Symposium of Sea Turtle Biology and Conservation, 2000. Orlando, FL.*
- Frick, M.G., Williams, K.L y Veljacic, D.C, Pierrard, L., Jackson, J.A, y Knight, S.E. (2000b). Newly documented epibiont species from nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, USA. *Mar. Turtle Newsl.*, 88: 3-5.
- Gaffney, E. S., Hutchison, J. H., Jenkins, F. A. Jr., y Meeker, L. J. (1987). Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science*, 237: 289-291.
- George, R. H. (1997). Health problems and diseases of sea turtles, Pp. 363-385, en: *The biology of sea turtles*, (Eds.) Lutz, P. L. y Musick, J. A., CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Gerard, P.J. (2002). The digestive system of the keratin-feeding larvae of *Hofmannophila pseudospretella* (Lepidoptera: Oecophoridae). *New Zeal. J. Zool.*, 29: 15-22.
- Gibson, D.I. y Bray, R.A. (1994). The evolutionary expansion and host-parasite relationships of the Digenea. *Int. J. Parasitol.*, 24: 1213-1226.

- Glazebrook, J.S. y Campbell, R.S.F. (1990). A survey of the diseases of marine turtles in northern Australia. II. Oceanarium-reared and wild turtles. *Dis. Aquat. Org.*, 9: 97-104.
- Goetze, E. (2003). Cryptic speciation on the high seas, global phylogenetics of the copepod family Eucalanidae. *Proc. R. Soc. Lond.*, 270: 2321-2331.
- Gohar, N. (1934). Liste de trématodes parasites et des leurs hôtes vertébrés signalés dans la vallée du Nil. *Annal. Parasitol.*, 12: 324-333.
- Gómez de Segura, A., Tomás, J., Pedraza, S.N., Crespo, E.A. y Raga, J.A. (2006). Abundance and distribution of the endangered loggerhead turtle in Spanish Mediterranean waters and the conservation implications. *Anim. Conserv.*, 9:199-206.
- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. (2006). EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. (Disponible en <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>. Último acceso 09/2006)
- Govindaraj, A.F., Halanych, K.M. y Cunningham, C.W. (2005). Mitochondrial evolution and phylogeography in the hydrozoan *Obelia geniculata* (Cnidaria). *Mar. Biol.*, 146: 213-222.
- Gramentz, D. (1988). Prevalent epibiont sites on *Caretta caretta* in the Mediterranean Sea. *Natur. Sicil.*, Ser. 4, 12(1-2): 33-46.
- Green, D. (1998). Epizoites of Galapagos green turtles, p. 63. En: *Proceedings of the 16th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, 1996. Hilton Head, South Carolina.
- Greenblatt, R.J., Work, T.M., Balazs, G.H., Sutton, C.A., Casey, R.N. y Casey, J.W. (2004). The *Ozobranchus* leech is a candidate mechanical vector for the fibropapilloma-associated turtle herpesvirus found latently infecting skin tumors on Hawaiian green turtles (*Chelonia mydas*). *Virology*, 321: 101-110.
- Guidi, L.D. (1984). The effect of food composition on ingestion, development, and survival of a harpacticoid copepod, *Tisbe cucumariae*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 84: 101-110.
- Hendrickson, J.R. (1958). The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.) in Malaya and Sarawak. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 130: 455-535.
- Hernández, S. y Valadez, C. (1998). Observations of the epizoa found on the turtle *Lepidochelys olivacea* at La Gloria, Jalisco, Mexico. *Ciencias Marinas*, 24 (1): 119-25.
- Hewitt, C.L. y Martin, R.B. (2001). Revised protocols for baseline port surveys for introduced marine species: survey design, sampling protocols and specimen handling. *CRIMP Technical Report*, 22. Centre for Research on Introduced Marine Pests - CSIRO Marine Research, Hobart.
- Hiro, F. (1936). Occurrence of the cirriped *Stomatolepas elegans* on a loggerhead turtle found at Seto. *Annot. Zool. Jap.*, 15: 312-320.

- Hirth, H.F. (1997). Synopsis of the biological data on the green turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus 1758). *U.S. Fish Wild Ser. Biol. Rep.*, 97.
- Ho, J.S. (2001). Why do symbiotic copepods matter?. *Hydrobiologia*, 453/454: 1-7.
- Hoberg, E.P. (1987). Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): Implications for the origin of tapeworms in marine homeotherms. *Can. J. Zool.*, 65: 997-1000.
- Holmes, J.C. (1990). Helminth communities in marine fishes. Pp. 101-130, en: *Parasite communities: Patterns and processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush y J.M. Aho. Chapman and Hall, London.
- Holthius, L.B. (1969). Enkele interessante Nederlandse Crustacea. *Bijd. Tot Faunistick Nederlands*, 1: 34-48.
- Hughes, G.R. (1970). Further studies on marine turtles in Tongaland, III. *Lammergeyer*, 12: 7-25.
- Hughes, G.R. (1974) The sea turtles of South-east Africa- II The biology of the Tongaland loggerhead turtle *Caretta caretta* L. With comments on the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* L. and the green turtle *Chelonia mydas* L. in the study region. *Ocean. Res. Inst. Invest. Rep.*, 35, 144 pp.
- Hughes, G.R., Bass, A.J, y Mentis, M.T. (1967). Further studies on marine turtles in Tongaland, I. *Lammergeyer*, 7: 5-54.
- Humes, A.G. (1964). *Harpacticus pulex*, a new species of copepod from the skin of a porpoise and a manatee in Florida. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 14: 517-528.
- Huys, R. y Boxshall, G.A. (1991). *Copepod Evolution*. The Ray Society, London.
- Inglis, W.G. (1957). A revision of the nematode genera *Kathlania* and *Tonaudia*. *Ann. Mag. Nat. His.*, 12(X): 785-800.
- Inchausti, P. (1994). Reductionist Approaches to Community Ecology. *Am Nat*, 143(2): 201-21.
- Insacco, G., Violani, C. y Zava, B. (2000). New records of *Ozobranchus margo* (Apathy, 1890) on *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) for the Mediterranean Sea, p 28. *Actas del 3º Congresso Nazionale Societas Herpetologica Italica*. Pavia.
- Johnson, J. B., y Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 101-108.
- Johnston, T.H. (1912). A census of Australian reptilian Entozoa. *Proc. R. Soc. Queensl.*, 23: 233-249.
- Junoy, J. y Castelló J. (2003). Catálogo de las especies ibéricas y baleares de isópodos marinos (Crustacea: Isopoda). En: *XII Simposio ibérico de estudios del bentos marino*. (eds.) García-Gómez, J.C. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 19: 293-325.
- Karl, S.A. y Bowen, B.W. (1999). Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conserv. Biol.*, 13: 990-999.

- Keinath, J.A., Musick, J.A. y Swingle W.M. (1991). First verified record of the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Virginia waters. *Catesbeiana*, 11: 37-38.
- Kennedy, C.R. y Bush, A.O. (1994). The relationship between pattern and scale in parasite communities: A strange in a strange land. *Parasitology*, 109: 187-196.
- Kennedy, C.R., Bush, A.O. y Aho, J.M. (1986). Patterns in helminth communities: Why are birds and fish different?. *Parasitology*, 93: 205-215.
- Kim, I.H. (1991). A new species of *Namakosiramia* Ho and Perkins parasitic on holothurians from Korea (Copepoda: Harpacticoida), pp. 429-435. En: Uye, S.I., Nishida, S, y Ho, J.S. (eds.). *Proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda. Bull. Plankton. Soc. Jpn.*, Special Vol..
- Kitsos, M.S. y Koukouras, A. (2003). Effects of a tidal current of graded intensity on the midlittoral hard substratum peracaridan fauna in the Aegean Sea. *Crustaceana*, 76: 295-306.
- Kitsos, M.S., Christodoulou, M., Arvanitidia, C., Mavidis, M., Kirmizoglou, I. y Koukouras, A. (2005). Composition of the organismic assemblage associated with *Caretta caretta*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 85: 257-261.
- Kitsos, M.S., Christodoulou, M., Kalpakis, S., Noidou, M. y Koukouras, A. (2003). Cirripedia Thoracica associated with *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) in the northern Aegean Sea *Crustaceana*, 76: 403-409.
- Knowlton, N. (1993). Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 189-216.
- Knowlton, N. (2000). Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia*, 420: 73-90.
- Kocataş, A., Katağan, T., Sezgin, M., Kirkim, F. y Koçak, C. (2004). Crustacean diversity among the *Cystoseira* facies of the Aegean Coast of Turkey. *Turk. J. Zool.*, 28: 309-316.
- Koukouras, A. y Matsa, A. (1998). The thoracian cirriped fauna of the Aegean Sea: new information, check list of the mediterranean species, faunal comparisons. *Senckenb. Marit.*, 28: 133-142.
- Koyama, T., Kobayashi, A., Kumada, M., Komiya, Y., Oshima, T., Kagei, N., Ishii, T., Machida, M. (1969). Morphological and Taxonomical studies on Anisakidae larvae found in marine fishes and squids. *Jpn. J. Parasitol.*, 18: 466-487.
- Krapp-Schickel, T. (1993). The Amphipoda of the Mediterranean. Suborder Caprellidea, pp. 773-809. En: *Mémoires de l'Institut Oceanographique*, (ed) Ruffo, S., Mónaco.
- Kupriyanova, E. K. (1999). The taxonomic status of *Serpula* cf. *columbiana* Johnson, 1901 from the American and Asian coasts of the North Pacific Ocean. *Ophelia* 50: 21-34.
- Landman, L. (1986). The skin of Reptiles: epidermis and dermis, pp. 150-187. En: *Biology of the integument, Vol 2: Vertebrates*, (eds.) J. Bereiter-Hahn, A.G. Matoltsy y K. Sylvia-Rychards. Springer, Berlin Heidelberg.

- Lane, C. (1914). Suckered round-worms from India and Ceylon. *Indian J. Med. Res.*, 2: 555-559.
- Lanfranco, G. (1979). *Stomatolepas elegans* (Crustacea, Cirripeda) on *Dermochelys coriacea* Linn., taken in Maltese waters. *Central. medit.*, 1: 24.
- Laubitz, DR. (1970). Studies on the Caprellidae (Crustace, Amphipoda) of the American North Pacific. *National Museums of Canada, Publications in Biological Oceanography*, 1: 1-89.
- Lauckner, G. (1985). Diseases of Reptilia, pp. 553-626. En: *Diseases of marine animals, Vol IV, part 2*, (eds) Kinne, O. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, Germany.
- Laurent, L. (1988). Observations pélagiques de la caouanne, *Caretta caretta* Linnaeus (Chelonii, Cheloniidae) en Méditerranée occidentale. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 45: 9-16.
- Laurent, L., Casale, P., Bradai, M.N., Godley, B.J., Gerosa, G., Broderick, A.C., Schroth, W., Schierwater, B., Levy, A.M., Freggy, D., Abd El-Mawla, E.M., Hadoud, D.A., Gomati, H.E., Domingo M., Hadjichristophorou, M., Kornaraky, L., Demiraayak, F. y Gautier, C. (1998). Molecular resolution of marine turtle stock composition in fishery bycatch: a case study in the Mediterranean. *Mol. Ecol.*, 7: 1529-1542.
- Le Guellec, D., Morvan-Dubois, G. y Sire J.I. (2004). Skin development in bony fish with particular emphasis on collagen deposition in the dermis of the zebrafish (*Danio rerio*). *Int. J. Dev. Biol.*, 48: 217-231.
- Lee, C.E. (2000). Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations". *Evolution*, 54: 2014-27.
- Lester, R.J., D. Blair y and Heald, D. (1980). Nematodes from scallops and turtles from Shark Bay, Western Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 31: 713-717.
- Licandro, P., Braconnot, J.C., Carré, C., Dallot, S., Etienne, M., Ibanez, F., Moitié, M. (2001). Interannual variations of some species of gelatinous zooplankton (Siphonophora and Thaliacean) in a coastal long-term series in the North-Western Mediterranean. *CIESM Workshop Report*, 14: 51-52.
- Limpus, C.J., Reed, P., y Miller, J.D. (1983). Islands and turtles: the influence of choice of nesting beach on sex ratio, pp.397-402. En: *Proc. Inaugural Great Barrier Reef Conf* (eds.) Baker, J.T, Carter, R.M., Sammarco, P.W., y Stark, K.P.. James Cook Univ.Press, Townsville, Qld., Australia.
- Limpus, C.J. y Limpus, D.J. (2003). Loggerhead turtles in the Equatorial and Southern Pacific Ocean: a species in decline. Pp. 199-209, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, A.B. y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington, DC.
- Linton, E. (1910). Helminth fauna of the Dry Tortugas. II. Trematodes. *Pap. Tortugas Lab.*, 4:11-98.

- Looss, A. (1899). Weitere Beiträge zur Kenntniss der trematoden-fauna aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gleiderung des genus *Distomum* Retzius. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, 12: 521-784.
- Looss, A. (1900). Nachträgliche Bemerkungen zu den Namen der von mir vorgeschlagenen Distomodengattungen. *Zoologischer Anzeiger*, 23: 601-608.
- Looss, A. (1901a). Natura doceri, eine Erklärung und Begründung einiger Grundsätze, welche mich bei meinem "Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius" geleitet haben. *Zentralb. Bakteriolog. Parasitenkd. Abt. I Orig.*, 29: 191-210.
- Looss, A. (1901b). Notizen zur Helminthologie Egyptens. IV. Ueber Trematoden aus Seeschildkröten der ägyptischen Küsten. *Zentralb. Bakteriolog. Parasitenkd. Abt. I Orig.*, 30: 555-69; 618-25.
- Looss, A. (1902). Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Nebst Erörterungen zur Systematik und Nomenclatur. *Zool. Jb. (Syst. Ökol. Geogr. Tiere)*, 16: 411-894.
- López, G.W. (1982). Short-term population dynamics of *Tisbe cucumariae* (Copepoda: Harpacticoida). *Mar. Biol.*, 68: 333-341.
- López-González, P.J., Bresciani, J., Huys, R., González, A.F., Guerra, A. y Pascual, S. (2000). Description of *Genesis vulcanoctopusi* gen. et sp. nov. (Copepoda: Tisbidae) parasitic on a hidrothermal vent octopod and a reinterpretation of the life cycle of cholidynid harpacticoids. *Cah. Biol. Mar.*, 41: 241-253
- Losey, G.S., Balazs, G.H. y Privitera, L.A. (1994). Cleaning symbiosis between the wrasse, *Thalassoma duperry*, and the green turtle, *Chelonia mydas*. *Copeia*, 1994: 684-690.
- Lotz, J. M. y Font, W.F. (1991). The role of positive and negative interspecific associations in the organization of communities of intestinal helminths of bats. *Parasitology*, 103: 127-138.
- Luhman, M. (1935). Two new trematodes from the Loggerhead Turtle (*Caretta caretta*). *Journal of Parasitology*, 21: 274-276.
- Lutcavage, M. y Lutz, P.L. (1997). Diving physiology. Pp. 277-296 en: *The Biology of Sea Turtles*, (Eds) P.L. Lutz y Musick, J.A., CRC Press, Boca Raton, FL. 432 p.
- Lutcavage, M. y Music, J. A. (1985). Aspects of the biology of sea turtles in Virginia. *Copeia* 1985: 449-456.
- Lutcavage, M., Plotkin, P., Witherington, B. y Lutz, P.L. (1996). Human impacts on sea turtle survival. Pp. 387-409, en: *The Biology of Sea Turtles*, (Eds.) P.L. Lutz y Musick, J.A., CRC Press, Boca Raton, FL.
- Lutz, P.L. (1997). Salt, water and pH balance in sea turtles. Pp. 343-362, en: *The Biology of Sea Turtles* (Eds.) P.L. Lutz y J. Musick. C.R.C. Press.
- Llorente, G.A., Carretero, M.A., Pascual, X. y Perez, A. (1993). New record of a nesting loggerhead turtle *Caretta caretta* in western Mediterranean. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 42:14-17.

- MacArthur, R. (1962). Patterns of Terrestrial Bird Communities. En *Avian Biology. Vol 1*, ed. D. Farmer, J. King y K. Parkes. New York, Academic Press
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, Princeton.
- Maison, E. (2006). L'écologie alimentaire des tortees caouannes (*Caretta caretta* Linnaeus, 1758) en Méditerranée occidentale et les menaces anthropogéniques associées. Rapport de stage a la Université de Valencia, Master 2 : 'Océanographie, spécialité Biologie et Ecologie Marines'. Université de Marseille, 40 pp.
- Manfredi, M.T., Piccolo,G., Meotti,C. (1998). Parasites of Italian sea turtles. II. Loggerhead turtles (*Caretta caretta* [Linnaeus, 1758]). *Parassitologia*, 40: 305-308.
- Manfredi, M.T., Piccolo,G., Prato,F., Loria,G.R. (1996). Parasites in Italian sea turtles. I. The leatherback turtle *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766). *Parassitologia*, 38: 581-583.
- Mangum, D.C., Shepherd, B.P. y Williams, J.C. (1972). Methods of controlling marine fouling in desalination plants, pp: 357-364. En: *Proceedings Third International Congress On Marine Corrosion and Fouling*.
- Manter, H.W. (1931). Further studies on trematodes of Tortugas Fishes. *Yearb. Carnegie Inst. Wash.*, 30: 386-388.
- Manzella, S.A., Fontaine, C.T. y Schroeder, B.A.. (1988). Loggerhead sea turtle travels from Padre Island, Texas to the mouth of the Adriatic Sea. *Mar. Turtle Newsl.*, 42:7.
- Margaritoulis, D. (1985). Preliminary observations on the breeding behaviour and ecology of *Caretta caretta* in Zakynthos, Greece. *Biol. Gallo-hellenica*, 10: 323-332
- Margaritoulis, D., Argano, R., Baran, I., Bentivegna, F., Bradai, M.N., Camiñas, J.A., Casale, P., De Metro, G., Demetropoulos, A., Gerosa, G., Godley, B.J., Haddoud, D.A., Houghton, J., Laurent, L. y Lazar, B. (2003). Loggerhead turtles in the Mediterranean Sea: present knowledge and conservation perspectives. Pp. 175-198, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, A.B. y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington, DC.
- Martín, A., Díaz, J. (2003). La fauna de anfípodos (Crustacea: Amphipoda) de las aguas costeras de la región oriental de Venezuela. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 19(1-4): 327-344
- Matsuura, I. y Nakamura, K. (1993). Attachment pattern of the turtle barnacle *Chelonibia testudinaria* on carapace of nesting loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59: 1803.
- Mattiucci, S., Nascetti, G., Cianchi, R., Paggi, L., Arduino, P., Margolis, L., Bratney, J., Webb, S.C., D'Amelio, S., Orecchia, P. & Bullini, L. (1997) Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *J. Parasitol.*, 83, 401-416.

- Mattiucci, S., Paggi, L., Nascetti, G., Portes Santos, C., Costa, G., Di Benedetto, A. P., Ramos, R., Argyrou, M., Cianchi, R. y Bullini, L. (2002). Genetic markers in the study of *Anisakis typica* (Diesing, 1860): larval identification and genetic relationships with other species of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Anisakidae). *Syst. Parasitol.*, 51:159-170, 2002.
- Mattiucci S., Nascetti G., Dailey M., Webb S.C., Barros N.B., Cianchi R., Bullini L. 2005. Evidence for a new species of *Anisakis* Dujardin, 1845: morphological description and genetic relationships between congeners (Nematoda: Anisakidae). *Systematic Parasitology*, 61, 157–171.
- McCann, C. (1969). First southern hemisphere record of the platylepadine barnacle *Stomatolepas elegans* (Costa) and notes of the host *Dermochelys coriacea* (Linne). *N. Z. Jl. Mar. F. W. Res.*, 3: 112-118.
- McGrath, D.y Myers, A.A. (1989). The drift amphipod *Hyale grimaldii* in Irish and British waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 69(4): 913-918.
- McGuinness, K.A. y Underwood, A.J. (1986). Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 97–123.
- Mehra, R.K. (1939). New monostomes of the family Pronocephalidae, Looss, 1902. *Proc. Natl. Acad. Sci. India*, 9: 155-167.
- Meylan, A.B. (1988). Spongivory in hawksbill turtles: A diet of glass. *Science*, 239: 393-395.
- Meylan, A. y Meylan, P. (1999). Introduction to the Evolution, Life History and Biology of Sea Turtles. Pp. 3-5, en: Eckert K.L., Björndal, A., Abreu-Grobois, F.A., Donnelly, M. (Eds) *Research and Management Techniques for the Conservation of sea Turtles*. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Pub. 4. 235 pp.
- Mikkelson, G. M. (2005). Niche-based vs. neutral theories of ecological communities. *Biol. Phil.*, 20:557–566.
- Miller, J. (1997). Reproduction in Sea Turtles. Pp. 52-81, en: *The Biology of Sea Turtles*, (Eds) Lutz, P. y Musick, J.A., CRC, Boca Ratón, Florida.
- Miller, J.D., Limpus, C.J. y Godfrey, M.H. (2003). Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead turtles. Pp. 125-143, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, B.A. y Witherington, B.E. Smithsonian Books, Washington, DC.
- Milne-Edwards, A. y Bouvier, E.L. (1899). Crustaces decapods provenant de campagnes l'Hirondelle (supplement) et de la Princess-Alice (1891-1897). *Res. Camp. Sci. Monaco.*, 13: 1-106.
- Miranda, L. y Moreno, R.A. (2002). Epibiontes de *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) (Reptilia: Testudinata: Cheloniidae) en la región centro-sur de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.*, 37: 145-146

- Monroe, R. y Limpus, C.J. (1979). Barnacles on turtles in Queensland waters with descriptions of three new species. *Mem. Qd. Mus.*, 19: 197-223.
- Monticelli, F.S. (1892). Notizia preliminare intorno ad inquilini degli Holothuroidea del Golfo di Napoli. *Monitore Zool. Ital.*, 3: 249-256.
- Moore, H.F. (1894). *Tanais robustus*, a new species of Anisopoda. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 46: 90-94.
- Moore, J., y Simberloff, D. (1990). Gastrointestinal helminth communities of bobwhite quail. *Ecology*. 71: 344-359.
- Moore, J.W., Ruesink, J.L, y McDonald, K.A. (2004). Impact of supply-side ecology on consumer-mediated coexistence. *Am. Nat.*, 163: 480-487.
- Moore, P.G. (1995). *Podocerus chelonophilus* (Amphipoda: Podoceridae) associated with epidermal lesions of the loggerhead turtle, *Caretta caretta* (Chelonia). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 75(1):253-255.
- Muxagata, E., Williams, J.A. y Shearer, M. (2004). Composition and temporal distribution of cirripede larvae in Southampton Water, England, with particular reference to the secondary production of *Elminius modestus*, *ICES Journal of Marine Science*, 61: 585-595.
- Myers, A.A. (1989). The Amphipoda of the Mediterranean. Gammaridea (Haustoriidae to Lysianassidae). Part 2(13): 365. En: *Mémoires de l'Institut Océanographique*. (ed.) Ruffo, S. Monaco, 576 pp.
- Nascetti, G., Paggi, L., Orecchia, P., Smith, J. W., Mattiucci, S. & Bullini, L. (1986). Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* complex (Ascaridida: Anisakidae) from the Mediterranean and North East Atlantic. *Int. J. Parasitol.*, 16: 633-640.
- Naylor, E. (1972). British Marine Isopods. Key and notes for the identification of the species, 3: 86. En: *Synopses of the British Fauna (New Series)*. Academic Press, The Linnean Society of London. Londres, Nueva York.
- Neuhäuser, M. y Poulin, R. (2004). Comparing parasite numbers between samples of hosts. *J. Parasitol.*, 90: 689-691.
- Newman, W.A. y Ross, A. (1976). A revision of the balanomorph barnacles, including a catalogue of the species. *Mem, San Diego Soc. Nat. Hist.*, 9: 1-108.
- Nigrelli, R.F. (1941). Observation on trematodes of the marine turtle (*Chelonia mydas* L.) with special reference to the rediscovery of trematodes described by Looss from his host species. *J. Parasitol.*, 27: 15-16.
- Nilsson-Cantell, C.A. (1930a). Results scientific du voyage aux Indies Orientales Neerlandaises de H.R.H. The Prince and Princess Leopold de Belgique: Cirripedes. *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 3(3): 1-24.

- Nilsson-Cantell, C.A. (1930b). Diagnosis of some new cirripedes from the Netherlands Indies collected by the expedition of His Royal highness the Prince Leopold of Belgium in 1929. *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 6: 1-2
- Nogata, Y. y. Matsumura, K. (2006). Larval development and settlement of a whale barnacle. *Biology Letters*, 2: 92-93.
- Ogawa, K., Matsuzaki, K. y Misaki, H. (1997). A new species of *Balaenophilus* (Copepoda, Harpacticoida), an ectoparasite of a sea-turtle in Japan. *Zool. Sci.*, 14: 691-700.
- Oguro, Y. (1936). Einige neue und bekannte Pronocephaliden aus japanischen Seeschildkröten. *J. Sci. Hiroshima Univ., Serv. B. Zool.*, 5: 1-27.
- Oguro, Y. (1942). Short report of trematodes of chelonians. *Zool. Mag. (Tokio)*, 54: 164.
- Oka, A. (1927). Sur la presence de l'*Ozobranchus margo* au Japon, et description de cette hirudineé. *Proc. Imp. Acad.*, 3: 470-473.
- Olson, P.D. y Nickol, B.B. (1996). Comparison of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala) recruitment into green sunfish and largemouth bass populations. *J. Parasitol.*, 82: 702-706.
- Orós, J., Torrent, A., Calabuig Miranda, P., y Déniz, S. (2005). Diseases and causes of mortality among sea turtles stranded in the Canary islands, Spain (1998-2001). *Dis. Aquat. Org.*, 63:13-24, 2005.
- Orós, J., Tucker, S., Fernández, L. y Jacobson, E.R. (2004). Metastatic squamous cell carcinoma in two loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Dis. Aquat. Org.*, 58: 245-250.
- Ortiz, M., Lalana, R. y Torres, O. (1992). Un nuevo género y una nueva especie de copépodo Harpacticoida asociada al manatí *Trichechus manatus* en aguas cubanas. *Rev. Invest. Mar.*, 13: 117-127.
- Osman, R.W. (1977). The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.*, 47: 37-63.
- Palumbi, S.R. (1992). Marine speciation on a small planet. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 114-118.
- Palumbi, S.R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 547-572.
- Parenzan, P. (1970). Carta d'identitá delle conchiglie del Mediterraneo, pp. 1-283. En: *Vol 1: Gasteropodi*. Bios Taras Editrice, Taranto.
- Parenzan, P. (1974). Carta d'identitá delle conchiglie del Mediterraneo, pp. 1-280. En: *Vol 2: Bivalvi 1 parte*. Bios Taras Editrice, Taranto.
- Parenzan, P. (1974). Carta d'identitá delle conchiglie del Mediterraneo. Pp 280-546. En: *Vol 2: Bivalvi 2 parte*. Bios Taras Editrice, Taranto.
- Parra, R.L. (1983). Estudio de algunos monogeneos y trematodos parásitos de reptiles de México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Paterson, S. y Lello, J. (2003). Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends Parasitol.*, 19:370-375.

- Peake, A.J. y Quinn, G.P. (1993). Temporal variation in species-area curves for invertebrates in clumps of an intertidal mussel. *Ecography.*, 16: 269–277.
- Pearse, A.S. (1949). Observations on flatworms and nemerteans collected at Beaufort, N.C. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 100: 25-38.
- Pereira, S., Lima, E.H.S.M., Ernesto L., Mathews, H. y Ventura, A. (2006). Epibionts associated with *Chelonia mydas* from Northern Brazil. *Mar. Turtle Newsltr.*, 111: 17-18.
- Pérez-Ponce de León, G. y Brooks, D.R. (1995a). Phylogenetic relationships of the genera of the Pronocephalidae Looss, 1902 (Digenea: Paramphistomiformes). *J. Parasitol.*, 81: 267-277.
- Pérez-Ponce de León, G. y Brooks, D.R. (1995b). Phylogenetic relationships among the species of *Pyelosomum* Looss, 1899 (Digenea: Pronocephalidae). *J. Parasitol.*, 81: 278-280.
- Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L. y León-Règagnon, V. (1996). Gastrointestinal Digenetic Trematodes of Olive Ridley's Turtle (*Lepidochelys olivacea*) from Oaxaca, Mexico. Taxonomy and Infracommunity Structure. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 63: 76-82.
- Pérez-Vigueras, I. (1955). Contribucion al conocimiento de la fauna helmintologica cubana . *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. 'Felipe Poey'*, 22: 21-71.
- Perkins, M. (1928). A review of the telorchinae, a group of distomid trematodes. *Parasitology*, 20: 336-356.
- Piccolo, G. (1995). Indagini parassitologiche su tartarughe marine spiaggiate lungo le coste italiane. Tesis de licenciatura. 53 pp.
- Piccolo, G. Y Manfredi, M.T. (2003). New reports on parasites of marine turtles stranded along the Italian coasts, pp. 207-211. En: *Proceedings of the First Mediterranean Conference on Marine Turtles - Bern Convention - Bonn Convention (CMS)*. (eds.) Margaritoulis, D.y .Demetropoulos, A. Nicosia, Cyprus, 270 pp.
- Pigulevskii, S.V. (1953). Family Gorgoderidae, 8: 253-615. En: *Trematodes of animals and Man*. (Ed) Skrjabin, K.I. Akademii Nauk, Moscow.
- Pilsbry, H.A. (1910) *Stomatolepas*, a barnacle commensal in the throat of the loggerhead turtle. *Am. Nat.*, 44: 304-306.
- Poore, G.C.B. (2002). Crustacea: Malacostraca: Syncarida, Peracarida: Isopoda, Tanaidacea, Mictacea, Thermosbaenacea, Spelaeogriphacea, 19: 1-434. En: *Zoological Catalogue of Australia*. (Eds) Houston, W.W.K. y Beesley, P.L. CSIRO Publishing, Melbourne, 434 pp.
- Poulin, Y. (1995). Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecol. Monogr.*, 65: 283-302.
- Poulin, R. (1997) Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 341-358.
- Poulin, R. y Morand, S. (2004). *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Books, Washington, DC, 216 pp.

- Pratt, H.S. (1914). Trematodes of the Loggerhead Turtle (*Caretta caretta*) of the Gulf of Mexico. *Arch. Parasitol.*, 16: 411-427.
- Prazzi, E., Piovano, S., Pesan, D., Comparetto, G. y Giacoma, C. (2005). Preferential position of cirripeds epibiont on specimens of *Caretta caretta* captured in Linosa and Lampedusa waters (Pelagie Islands, Sicily, Italy). En: *2nd Mediterranean Conference on Marine Turtles*, Antalya, Turkey.
- Pritchard, P.C.H., Bacon, P., Berry, F., Carr, A., Fletemeyer, J., Gallagher, R., Hopkins, S., Lankford, R., Marquez R., Ogren, L., Pringle, W. Jr., Reichart, H., y Witham, R. (1983). Manual of sea turtle research and conservation techniques, Second edition. K.A. Bjorndal and G.H. Balazs (eds.). Center for Environ. Education, Washington, D.C., 126 pp.
- Pritchard, P. C. H. (1997). Evolution, phylogeny, and current status. Pp. 1-28. en: Lutz, P.L. y Musick, J. A. (Eds.). *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press, New York.
- Prudhoe, S. (1944). Two new Pronocephalid Trematodes from Australia. *Annals and Magazine of Natural History*, 11: 481-486.
- Raga, J.A. y Sanpera, C. (1986). Ectoparásitos y epizoitos de *Balaenoptera physalus* (L., 1758) en aguas atlánticas ibéricas. *Invest. Pesq.*, 50: 489-498.
- Ranzani, C. (1818) Osservaxioni su i Balanidi. *Opusc. Sci.*, 2: 63-93.
- Rao, S.L. (1973). A new species of *Orchidasma*, *O. vitelloconfluens* (Trematoda: Telarchiidae) from the intestine of *Chelone mydas* found in India. *Riv. Parassitol.*, 34: 181-4.
- Rawson, P.D., Macnamee, R., Frick, M.G. y Williams, K.L. (2003). Phylogeography of the coronulid barnacle, *Chelonibia testudinaria*, from loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Mol. Ecol.*, 12: 2697-2706.
- Redlich, A. (1993). Untersuchungen zum vorkommen und zur biologie der unechten kaettschildkröte (*Caretta caretta*) in Südgriechenland (Peloponnes) unter besonderer berücksichtigung endoparasitärer helminthen. Tesis Doctoral. Ludwig-Maximilians Universität München, 180 pp.
- Reiczigel, J. (2003). Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Stat. Med.*, 22: 611-621.
- Reiczigel, J. y Rózsa, L. (2005). Quantitative Parasitology 3.0. Budapest. Distribuido por los autores (Disponible en <http://bio.univet.hu/qp/qp.htm> Último acceso 09/2006).
- Reiczigel, J., Zakariás, I. y Rózsa, L. (2005). A bootstrap test of stochastic equality of two populations. *The Amer. Stat.*, 59: 156-161.
- Relini, G, Tixi, F., Relini, M.y Torchia G. (1998) The macrofouling on offshore platforms at Ravenna. *Int. Biodeterior. Biodegrad.*, 41: 41-55.
- Relini, G. (1968). Segnalacione di due cirripedi nouvi per l'Adriatico. *Boll. Soc. Adriat. Sci. nat., Trieste*, 56: 218-225.

- Relini, G. (1980). 'Cirripedi Toracici'. Guide per il riconoscimento delle specie animali acque lagunari e costiere italiane. *Consiglio Nazionale delle Recherche*, Genova. 112 pp.
- Rice, D.W. (2002). Baleen. Pp. 61-62, en: *Encyclopaedia of Marine Mammals*, (eds.) Perrin, W.F., Würsig, B. y Thewissen, J.G.M. Academic Press, San Diego.
- Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225
- Ricklefs, R.E. y Schluter, D. (1993). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 414 pp.
- Rield, R. (1986). *Fauna y Flora del Mar Mediterráneo*. Omega, Barcelona, 858 pp.
- Rieper, M. (1978). Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol.*, 45: 337-345.
- Rieper, M. (1982). Feeding preferences for marine harpacticoid copepods for various species of bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 303-307.
- Riggio, S. (1975). Dati preliminari sui Tanaidacei (Crostacei Peracaridi) delle coste tirreniche e mediterranee italiane. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39: 128.
- Ritchie, J. (1924). The loggerhead turtle in Scotland. *Scottish Nat.* 148: 9-103.
- Rocha-Olivares, A., Fleeger, J.W. y Foltz, D.W. (2001). Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. *Mol. Biol. Evol.*, 18: 1088-1102.
- Ross, A. y Jackson, C.G. (1972). Barnacle fouling of the ornate diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin macrospilota*. *Crustaceana.*, 22(2): 203-205.
- Ross, A. y Newman, W.A. (1967) Eocene Balanidae of Florida, including a new genus and species, with a unique plan of "Turtle-barnacle" organization. *Am. Mus. Nov.* 2288: 1-21.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G. (2000). Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol.*, 86: 228-232.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G. (2000). Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol.*, 86: 228-232.
- Rudolphi, C. A. (1819). 'Entozoorum Synopsis cui Accedunt Mantissa duplex et Indices locupletissimi'.
- Ruesink, J.L., Lehiham, H.S., Trimble, A.C., Heiman, K.W., Micheli, F., Byers, J.E. y Kay, M. (2005). Introduction of non-native oysters: ecosystems effects and restoration implications. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 643-689.
- Ruffo, S. (1975). Studi sui crostacei anfipodi. Novi Lisianassidi e Stegocefalidi del Mediterraneo. *Boll. Mus. Civico stor. Nat. Verona*, 13: 1-364.
- Ruffo, S. (1982). "The Amphipoda of the Mediterranean, Part 1, Gammaridea (Acanthonotozomatidae to Gammaridae). *Mem. Inst. Océanogr. (Mónaco)*, 13: 1-364.
- Ruffo, S. (1993). The Amphipoda of the Mediterranean. Part 3. Gammaridea (Melphidippidae to Talitridae), Ingolfiellidea, Caprellidea. *Mem. Inst. Océanogr. (Mónaco)*, 13: 577-813.

- Ruiz, J.M. (1944). Considerações sobre a classificação das famílias Pronocephalidae Looss, 1902 e Notocotylidae Luehe, 1909. *Rev. Brasil. Biol.*, 4: 215-228.
- Ruiz, J.M. (1946). Pronocephalidae (Trematoda). Estudo das espécies brasileiras e revisao da familia. *Memorias do Instituto Butantan*, 19: 249-372.
- Sagoff, M. (2003). The plaza and the pendulum: Two concepts of ecological science. *Biol. Phil.*, 18:529-552.
- Sawyer, R.T., Lawler, A.R. y Overstreet, R.M. (1975). Marine leeches of the eastern United States and the Gulf of Mexico with a key to the species. *J. Nat. Hist.*, 9: 633-667.
- Scaravelli, D., Affronte, M., Costa, F., (2001). Epibionti su *Caretta caretta* dell'Adriatico settentrionale. Poster al 5° Convegno Nazionale sui Cetacei e sulle tartarughe marine, Monte Argentario, Italy.
- Scaravelli, D., Affronte, M., y Costa, F. (2003). Analysis of epibiont presence on *Caretta caretta* from Adriatic Sea, pp. 221-225. En: *Proceedings of the First Mediterranean Conference on Marine Turtles - Bern Convention - Bonn Convention (CMS)*, (eds.) Margaritoulis D. y Demetropoulos A. Nicosia, Cyprus. 270 pp.
- Schärer, M.T. (2001). A survey of the Epibiota of Hawksbill Sea Turtles (*Eretmochelys imbricata*) of Mona Island, Puerto Rico.. Tesis doctoral. University of Puerto Rico, Mayaguez 96 pp.
- Schärer, M.T. (2003). A survey of the Epibiota of *Eretmochelys imbricata* (Testudines: Cheloniidae) of Mona Island, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.*, 51: 87-89.
- Schell, D.M., Rowntree, V.J. y Pfeiffer, C.J. (2000). Stable-isotope and electron-microscopic evidence that cyamids (Crustacea: Amphipida) feed on whale skin. *Can. J. Zool.*, 78: 721-727.
- Schluter, D. (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65 (3):998-1005.
- Schluter, D. y Ricklefs, R. E. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. En: *Species diversity in ecological communities*. R. E. Ricklefs y D. Schluter. (eds.) University of Chicago Press, Chicago: 1-10
- Schroeder, B.A., Folley, A.M. y Bagley, D.A.(2003). Nesting patterns, reproductive migrations, and adult foraging areas of loggerhead turtles. Pp. 114-124, en: *Loggerhead Sea Turtles*, (Eds.) Bolten, A.B. y Witherington, B.E., Smithsonian Books, Washington, DC.
- Schwartz, F.J. (1960). The barnacle, *Platylepas hexastylus*, encrusting a green turtle, *Chelonia mydas mydas*, from Chincoteague Bay, Maryland. *Chesapeake Sci.*, 1: 116-117.
- Schwartz, F.J. (1974). The marine leech *Ozobranchus margo* (Hirudinea: Piscicolidae), epizootic on *Chelonia* and *Caretta* sea turtles from North Carolina. *J. Parasitol.*, 60: 889-890.

- Schwartz, F.J. (1992). Algal-diatom growths associated with the marine fish sheepshead, *Archosargus probatocephalus*, and loggerhead, *Caretta caretta*, and green, *Chelonia mydas*, sea turtles held in captivity in North Carolina. *Bull. Mar. Sci.*, 51: 466-474.
- Seifried, S. y Dürbaum, J. (2000). First clear case of carnivory in marine copepoda Harpacticoida. *J. Nat. Hist.*, 34: 1595-1618.
- Seilacher, A., (2005). Whale Barnacles: exaptational access to a forbidden paradise. *Paleobiology*, 31: 27-35.
- Sey, O. (1977). Examination of the helminth parasites of the marine turtles caught along the egyptian coast. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 23: 387-394.
- Shimwell, D. W. (1971). The description and classification of vegetation. University of Washington Press, Seattle.
- Simberloff, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fenn.*, 19: 241–253.
- Simha, S.S. y Chattopadhyaya, D.R. (1969). Studies on the family Rhytidodidae Odhner, 1926, with a description of a new species *Rhytidodes indicus*, from the intestine of *Eretmochelys squamosa*, from Rameswaram, India. *Rivista di Parassitologia*, 30: 95-100.
- Simha, S.S., Rao, C.R. y Chattopadhyaya, D.R. (1971). Studies on the trematode parasites of marine turtles. *Proc. 58th Indian Sci. Congr. Part IV*: 22.
- Skrjabin, K.I. (1991). Key to parasitic nematodes. Vol 4. E.J. Brill. N.Y. 1097 pp.
- Skrjabin, K.I., Shikhobalova, N.P. y Mozgovoi, A.A. (1991). Suborder Ascaridata Skrjabin, 1915. Pp. 423-595, en: Key to parasitic nematodes, vol II. Oxyurata and Ascaridata, (Ed.) Skrjabin K.I., E.J. Brill., Leiden.
- Skrjabin, K.I. (1991). Key to parasitic nematodes. Vol 4. E.J. Brill. N.Y. 1097 pp.
- Smaldom, G. y Lister, I.H.J. (1976). *Stomatolepas elegans* (Costa, 1840) (Cirripeda): new records and notes. *Crustaceana*, 30: 317-318.
- Smale, M.J., Watson, G. y Hecht, T. (1995). Otolith Atlas of Southern African Marine Fishes. *Ichthyological Monograph 1*, 235 pp.
- Smith, J.W. (1997) The blood flukes (Digenea; Sanguinicolidae and Spirorchidae) of cold blooded vertebrates: Part 1. A review of the literature published since 1971, and bibliography. *Helminthol. Abstr.*, 66: 255-294.
- Smith, J.W. y Wootten, R. (1978). *Anisakis* and anisakiasis. *Adv. Parasitol.*, 16: 93-163.
- Smith, S.H. (1988). Cleaning of the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, by adult french angelfish, *Pomacanthus paru*. *Herpetol. Rev.*, 19: 55.
- Sonsino, P. (1890). Studi e notizie elmintologiche. *Atti. Soc. Toscana Sci. Nat. Pisa, P.V. Mem.* 7: 99-114.
- Sonsino, P. (1893). Trematodi di rettili e di anfibi della collezione del Museo di Pisa. *Atti. Soc. Toscana Sci. Nat. Pisa, P.V. Mem.*, 8: 183-190.

- Soto, J.M.R. y Vega, S.S. (1996). Primeiras observações do epizoário *Conchoderma auritum* (Crustacea: Cirripedia) e do ectoparasito *Ozobranchus margo* (Annelida: Hirudinea) em *Pontoporia blainvillei* (Cetacea: Pontoporiidae), p. 113. En: *Resúmenes de la 7ª Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur y I Congreso de la Sociedad Latinoamericana de Especialistas en Mamíferos Acuáticos, MNHN, SOLAMAC*. Viña del Mar, Santiago.
- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.
- Spivak, E.D. y Bass, M.C. (1999). First finding of the pelagic crab *Planes marinus* (Decapoda: Grapsidae) in the southwestern Atlantic. *J. Crust. Biol.*, 19: 72-76.
- Spotila, J.R., O'Connor, M.P. y Paladino, F.V. (1997). Thermal biology. Pp 297—314. En: *The Biology and Conservation of Sea Turtles*. (Eds). Lutz, P.L y. Musick, J.A. Boca Raton: CRC Press.
- Stebbing, T.R.R. (1888). Report on the amphipoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. Challenger 1873-76, Zool.* 29: 1-1713.
- Stork, N.E. y C.H.C. Lyal. (1993) Extinction or 'coextinction' rates? *Nature*, 366: 307
- Stossich, M. (1895a). Notizie elmintologiche. *Boll. Soc. Adriatic. Sci. Trieste*, 16: 33-46.
- Stossich, M. (1895b). I distomi dei Rettili. *Boll. Soc. Adriatic. Sci. Trieste*, 16: 213-239.
- Stossich, M. (1898). Saggio di una fauna elmintologiche di Trieste e provincie contermini. *Program. Civ. Scuola r. Sup. Trieste*, 1-162.
- Stubbings, H.G. (1965). West African Cirripedia in the collections of the Institut Français d'Afrique Noire, Dakar, Senegal. *Bulletin de l'Institut Française d'Afrique Noire, Series A*, 27: 876-907
- Sutherland, J.P. y Karlson, R.H. (1977). Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 47: 425-446.
- Taylor, D.J., Finston, T.L. y Hebert P.D.N. (1998). Biogeography of a widespread freshwater crustacean: pseudocongruence and cryptic endemism in the North American *Daphnia laevis* complex. *Evolution*, 52: 1648-1670.
- Teixeira de Freitas, J.F. y Lent, H. (1938). Sobre alguns trematodeos parasitos de *Chelone mydas*(L.), principalmente Paramphistomoidea. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 33: 79-88.
- Teixeira de Freitas, J.F. y Lent, H. (1941). Contribuição ao conhecimento da sub-familia Kathlaniinae Lane, 1914 (Nematoda: Subuluroidea). *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 3: 13-42.
- Thiel, M., Guerra-García, J.M., Lancellotti, D.A., Vásquez, N., (2003). The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 76: 297–312.

- Thomas, J.D. y J.L. Barnard. (1992). *Podocerus kleidus*, new species from the Florida keys (Crustacea, Amphipoda, Dulichiidae). *Bull. Mar. Sci.*, 51: 309-314.
- Tomás, J., Aznar, f. J. y Raga, J. A. (2001). Feeding ecology of the loggerhead turtle *Caretta caretta* in the western Mediterranean. *Jour. Zool.*, 255: 525-532.
- Travassos, L. (1917). Alguns helminthos da coleção do Instituto Bacteriologico de S. Paulo. *Brazil Med.*, 31: 99-102.
- Travassos, L. (1918). Informações sobre a familia Kathlanidae, n. nom. *Rev. Soc. Brazil Sci.*, 2: 83-88.
- Travassos, L., Teixeira de Freitas, J.F. y Kohn, A. (1969). Trematódeos do Brasil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J.*, 67: 1-886.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. y Connell, S.D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250: 97-115.
- Van Nierop, M.M. y Den Hartog, J.C. (1984). A study on the gut contents of five juvenile loggerhead turtles, *Caretta caretta* (Linnaeus) (Reptilia, Cheloniidae), from the south-eastern part of the North Atlantic Ocean, with emphasis on coelenterate identification. *Zool. Meded.*, 59: 35-54.
- Vervoort, W. y Tranter, D. (1961). *Balaenophilus unisetus* P.O.C. Aurivillus (Copepoda: Harpacticoida) from the Southern Hemisphere. *Crustaceana*, 3: 70-74.
- Viana, L. (1924). Tentativo de catalogação das especies brasileiras de trematodeos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz rio de J.*, 17: 95-227.
- Viéitez Martín, J.M. (2004). *Fauna Ibérica vol. 25: Annelida Polychaeta I*. Centro Superior Investigaciones científicas, Madrid, 530 pp.
- Wahl, M. (1989). Marine epibiosis. I. Fouling and anti-fouling: some basic aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 175-189.
- Williams, C., Ponten, F., Moberg, C., Soderkvist, P., Uhlen, M., Ponten, J., Sitbon, G. y Lundeberg, J. (1999). A high frequency of sequence alterations is due to formalin fixation of archival specimens. *Am. J. Pathol.*, 155: 1467-71.
- Williams, K.L, Frick, M.G. y Pfaller, J.B. (2006). First report of green, *Chelonia mydas*, and kemp's ridley, *Lepidochelys kempii* turtle nesting on Wassaw Island, Georgia, USA. *Mar. Turtle Newsltr.*, 113: 8.
- Witzell, W.N. (1983). Synopsis of biological data on the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766). FAO Fisheries Synopsis No. 137. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*, 78 pp.
- Woods Hole Oceanographic Institution (1952). Marine fouling and its prevention. Contribution No. 580. *Prepared for Bureau of Ships, Navy Department*. U.S. Naval Institute, Annapolis, Maryland.

- Wyneken, J. (2003). The external morphology, musculoskeletal system, and neuro-anatomy of sea turtles. Pp. 39-77 en: *The biology of sea turtles, volume 2. CRC Marine Biology Series, 4.* (Eds.) Lutz, P.L.; Musick, J.A. y Wyneken, J., CRC Press: Boca Raton, FL (USA).
- Yamaguti, S. (1934). Uber *Orchidasma amphiorchis* (Braun, 1899) Looss, 1900. *Z. Parasitenkd.*, 6: 649-650.
- Yamaguti, S. (1963). *Monogenea and Aspidocotylea. Systema helminthum.* Interscience Publishers. New York, 699 pp.
- Yamaguti, S. (1971). *Synopsis of the digenetic trematodes of vertebrates.* Vols. I y II. Keigaku Publ. Co.. Tokyo, Japan. 1074 pp.
- Yamato, S. (1992). A new species of *Podocerus* (Amphipoda: Podoceridae) from carapace of the loggerhead sea turtle in Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 35: 281-288.
- Yan, Y., Chan, B.K.K. y Williams, G.A. (2006). Reproductive development of the barnacle *Chthamalus malayensis* in Hong Kong: implications for the life history patterns of barnacles on seasonal, tropical shores. *Marine Biology*, 148: 875-887.
- Yodzis, P. (1993). Environment and trophodiversity, Pp. 26-38, en: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, (eds) Rickleffs, R.E. y Schluter, D. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Yonge, C.M. (1966). *Oysters.* 2nd Edition, Collins, London.
- Young, P.S. (1991). The Superfamily Coronuloidea Leach (Cirripeda, Balanomorpha) from the Brazilian coast, with redescription of *Stomatolepas* species. *Crustaceana*, 61: 190-212.
- Zardus, J.D. y Hadfield, M.G. (2004). Larval development and complemental males in *Chelonibia testudinaria*, a barnacle commensal with sea turtles. *J. Crustacean Biol.*, 24: 409-21.
- Zariquiey Alvarez, R. (1968). Crustáceos Decápodos Ibéricos. *Inv. Pesq., Barcelona*, 32: 1-510.
- Zibrowius, H. (1971). Les espèces Méditerranéennes du genre Hydroides (Polychaeta Serpulidae): Remarques sur le prétendu polymorphisme de *Hydroides uncinata*. *Tethys*, 2: 691-746.
- Zibrowius, H. W. (1977). Review of Serpulidae from depths exceeding 2000 metres, Pp. 289-306. En: *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr Olga Hartman. Allan Hancock Foundation.* (eds) Reish, D. J. y Fauchald, K. Los Angeles
- Zullo, V.A. (1992). *Balanus trigonus* Darwin (Cirripeida, Balaninae) In The Atlantic Basin: An Introduced Species? *Bull. Mar. Sci.*, 50: 66-74.
- Zullo, V.A. y Bleakney, J.S. (1992). The cirripede *Stomatolepas elegans* (Costa) on leatherback turtles from Nova Scotia waters. *Can. Field Nat.*, 80: 162-165.
- Zwerner, D.E. (1967). *Neoscutellidium yeatmani* n.g., n.sp. (Copepoda: Harpacticoida) from the Antarctic fish *Rhizophila dearborni* Dewitt, 1962. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 86: 152-157.