



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL**

JONATHAS DA SILVA BARRETO

**IDADE E CRESCIMENTO DA TARTARUGA VERDE, *Chelonia mydas*,
NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

ARACRUZ

2017



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL

JONATHAS DA SILVA BARRETO

**IDADE E CRESCIMENTO DA TARTARUGA VERDE, *Chelonia mydas*,
NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Oceanografia Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. Jean-Christophe Joyeux
Coorientador: Dr. Robson Guimarães Santos

ARACRUZ

2017

JONATHAS DA SILVA BARRETO

**IDADE E CRESCIMENTO DA TARTARUGA VERDE, *Chelonia mydas*,
NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Oceanografia Ambiental.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Jean-Christophe Joyeux – Orientador
Universidade Federal do Espírito Santo / UFES

Prof. Dr. Agnaldo S. Martins – Examinador Interno
Universidade Federal do Espírito Santo / UFES

Dra. Cecília Baptistotte – Examinadora Externa
Instituto Chico Mendes de Conservação da
Biodiversidade / ICMBio

Às tartarugas marinhas de todas as espécies, sexos e idades.

AGRADECIMENTOS

Em nome do Dr. Thiony Emanuel Simon (*in memorian*) agradeço a toda equipe do professor Dr. Jean-Christophe Joyeux do Laboratório de Ictiologia do Departamento de Oceanografia e Ecologia – ICTIOLAB / UFES; e em especial ao meu amigo e professor Dr. Robson Santos do Laboratório de Biologia Marinha e Conservação – LAMARC / UFAL.

Agradeço o suporte oferecido pelo Laboratório de Nectologia do Departamento de Oceanografia e Ecologia – LABNECTON / UFES; do Laboratório de Histologia Molecular e Imunoistoquímica – LHMI / UFES; do Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha – ECOMEGA / FURG, especialmente à minha amiga Me. Luciana Medeiros; e do Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas – LAATAM / FURG, especialmente à Dra. Roberta Petitet.

Agradeço a confiança e disponibilidade da Fundação Centro Brasileiro de Proteção e Pesquisa das Tartarugas Marinhas – Fundação Pró-Tamar; e Centro TAMAR / ICMBio; e do Projeto Monitoramento de Praias (PMP-BC/ES), executado pela empresa CTA – Serviços em Meio Ambiente Ltda..

Agradeço também aos alunos, professores e funcionários do Programa de Pós-graduação em Oceanografia Ambiental – PPGOAm / UFES, especialmente aos da Base Oceanográfica de Santa Cruz.

Em nome do meu compadre Rodrigo Albornoz Pereira (*in memorian*), agradeço a todos os amigos que me incentivam nessa caminhada pela preservação da natureza. Sou grato, especialmente, à minha família, a qual, em nome do meu pai Paulo Roberto Barreto (*in memorian*) e minha mãe Edinei Rosane Silva Barreto, enalteço pela estrutura que me foi proporcionada para que a luta seja constante, efetiva, alegre e amorosa! Ao meu filho Gael e minha esposa Me. Amanda Di Giacomo, o meu mais profundo amor.

Com gratidão, Joe.

RESUMO

A tartaruga verde, *Chelonia mydas*, é uma espécie migratória e faz uso de uma grande variedade de habitats e localidades durante o seu ciclo de vida. Apesar de amplamente distribuída, a história de vida da tartaruga verde é pouco estudada em escala global e a maioria dos estudos de determinação de idade e taxa de crescimento com esta espécie utilizam somente indivíduos juvenis. O presente estudo, além de trazer informações sobre a idade que as tartarugas verdes recrutam para o ambiente nerítico, traz as primeiras informações sobre a idade de maturação sexual da espécie no Atlântico Sul Ocidental (ASO). Através da técnica de esqueletocronologia demonstramos que a duração da fase oceânica (*lost years*) nas tartarugas verdes é no mínimo 2 anos e a idade média de maturação sexual é 27 anos para as populações do ASO. A Hipótese de Proporcionalidade Corporal foi aplicada para os cálculos das taxas de crescimento. Os valores encontrados para as populações do Atlântico Sul foram próximos ao evidenciado no Atlântico Norte, porém maiores que os do Pacífico, sugerindo que condições locais podem influenciar na taxa de crescimento das tartarugas marinhas, bem como a origem genética.

Palavras-chave: *Chelonia mydas*; tartaruga verde; esqueletocronologia; determinação de idade; taxa de crescimento; maturação sexual; Atlântico Sul Ocidental.

ABSTRACT

The green turtle (*Chelonia mydas*) is a migratory species which dwells in very different and far reaching habitats and locations during its life cycle (from the Tropics to Temperate Zones). Despite its life history being geographically widely distributed, it does not receive much attention on a global scale. Most studies to determine age and growth rate evaluate juvenile individuals. This paper brings new information about the age at which green turtles recruit to a South Atlantic neritic environment, and introduces the first reports on the maturation age in the western South Atlantic Ocean. Through skeletocronology, it was shown that the 'lost years' duration for green turtles is at least 2 years. The average age of maturation is 27 years in the western South Atlantic Ocean population. The Body Proportionality Hypothesis was applied to calculate the growth rates. The values found in the South Atlantic population were close to those found in the North Atlantic, but bigger than those of the ones from the Pacific Ocean. This suggests that local conditions, as well as genetic determination, may interfere with marine turtles growth rates.

Key words: *Chelonia mydas*; green turtle; skeletocronology; age determination; growth rate; maturation; western South Atlantic Ocean.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 01:** *Ajustes dos modelos para identificação da melhor relação entre o número (x) e o diâmetro (y) da LAG _____* 25
- Tabela 02:** *Identificação do modelo de melhor ajuste para a determinação dos Comprimentos Curvilíneo de Carapaça (CCC) em idades anteriores _____* 27
- Tabela 03:** *Taxas de crescimento por classes de tamanho obtidas através de retrocálculo do CCC a partir do diâmetro do úmero _____* 31
- Tabela 04:** *Comparação das taxas de crescimento específicas para cada classe de tamanho _____* 36

LISTA DE FIGURAS

Figura 01:	<i>Indivíduo adulto de tartaruga verde (Chelonia mydas)</i> _____	13
Figura 02:	<i>Mapa da área de estudo</i> _____	15
Figura 03:	<i>Corte histológico do úmero da tartaruga verde</i> _____	17
Figura 04:	<i>Linhas de Arrasto de Crescimento (LAGs) analisadas na seção transversal do úmero de tartaruga verde</i> _____	20
Figura 05	<i>Diferença entre a annulus e outra LAG</i> _____	20
Figura 06:	<i>Relação entre a idade estimada (yr) e o Comprimento Curvilíneo da Carapaça (CCC) das tartarugas verdes do Atlântico Sul Ocidental (ASO)</i> _____	26
Figura 07:	<i>Relação entre o CCC das tartarugas verdes e o diâmetro do úmero</i> _____	28
Figura 08:	<i>Relação entre a taxa de crescimento (cm.ano^{-1}) das tartarugas verdes e o CCC</i> _____	29
Figura 09:	<i>Relação entre a taxa de crescimento (cm.ano^{-1}) das tartarugas verdes e a idade estimada</i> _____	30
Figura 10:	<i>Idade de maturação sexual para a tartaruga verde no ASO</i> _____	32

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO _____	11
2. METODOLOGIA _____	14
2.1. Amostragem e área de estudo _____	14
2.2. Esqueletocronologia _____	15
2.3. Determinação de idade _____	17
2.4. Taxa de crescimento _____	21
2.5. Idade de maturação _____	22
2.6. Análise estatística _____	23
3. RESULTADOS _____	24
3.1. Determinação de idade _____	24
3.2. Taxa de crescimento _____	26
3.3. Idade de maturação _____	31
4. DISCUSSÃO _____	33
5. BIBLIOGRAFIA _____	37

INTRODUÇÃO

A *Chelonia mydas*, a tartaruga verde, é uma das sete espécies de tartarugas marinhas e está amplamente distribuída em todos os oceanos, desde os trópicos até a zona temperada, sendo a espécie de tartaruga marinha que apresenta hábitos mais costeiros (Almeida *et al.*, 2011). No Brasil, as ocorrências não-reprodutivas de tartarugas verde distribuem-se ao longo de toda a costa, sobretudo dos indivíduos em estágio juvenil (Marcovaldi e Marcovaldi, 1999). Nos primeiros anos de vida, durante a fase pelágica, esta espécie apresenta uma dieta onívora, com tendência carnívora (Bjorndal, 1997). Quando ocorre o recrutamento para zona nerítica, com a carapaça entre 30 e 40 cm de comprimento (Balazs, 1995), a tartaruga verde torna-se herbívora, com uma dieta principalmente de macroalgas e fanerógamas (Mortimer, 1981; Borndal, 1997).

Devido a sua dieta herbívora, a tartaruga verde exibe uma taxa de crescimento particularmente lenta e uma maturidade tardia, sendo possivelmente a espécie de tartaruga marinha que necessita de mais tempo para alcançar a maturidade sexual (Hirth, 1997). Estas características representam um grande desafio para a conservação dessa espécie que é globalmente ameaçada, sendo atualmente classificada como Em Perigo pela *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources* (IUCN) (Seminoff, 2004).

A idade é um dos elementos que influenciam a dinâmica populacional de uma determinada população e essa informação é essencial para o cálculo de taxas de crescimento naturais e maturação sexual, que, por sua vez, são necessárias para o desenvolvimento de melhores planos de conservação para espécies de tartarugas marinhas (Bjorndal e Bolten, 1988; Zug *et al.*, 2002). A falta de dados referentes à idade e as dificuldades logísticas para a obtenção de taxas de crescimento, anteriormente adquiridas exclusivamente através de trabalho de marcação e recaptura (Bjorndal e Bolten, 1988; Chaloupka e Musick, 1997, Bjorndal *et al.*, 2000; Torezani *et al.*, 2010), foram contornadas com o uso da

esqueletocronologia, utilizada pela primeira vez em tartarugas marinhas por Zug *et al.*, 1986.

A esqueletocronologia consiste na análise das linhas de crescimento (*Lines of Arrested Growth - LAGs*) de ossos de répteis e anfíbios (Castanet e Smirina, 1990). Esta técnica tem sido aplicada e validada em tartarugas marinhas (Klinger e Musick, 1992; Parham e Zug, 1997; Snover e Honh, 2004), inclusive para as tartarugas verdes em regiões tropicais e temperadas (Zug e Glor, 1988; Snover *et al.*, 2011, Goshe *et al.*, 2016), permitindo acessar de forma rápida a idade através da análise de marcas de crescimento depositadas nos ossos à medida que os animais crescem e envelhecem (Avens e Snover, 2013).

A técnica de esqueletocronologia está sendo amplamente utilizada em tartarugas marinhas na última década (Avens e Snover, 2013) e alguns estudos de idade e crescimento foram conduzidos para *Chelonia mydas* (e.g.: Snover *et al.*, 2007, 2011; Goshe *et al.*, 2010, 2016; Avens *et al.*, 2012). As estimativas de idade variam de acordo com o oceano em ocupam. No Pacífico, a idade de recrutamento pode ocorrer a partir dos 6 anos de idade. No Atlântico Norte, apesar de haver registro de recrutamento no primeiro ano de vida (Goshe *et al.*, 2010), a maioria dos trabalhos estimam que tal idade varia entre os 3 e 6 anos (Zug e Glor, 1998; Reich *et al.*, 2007). Enquanto que no Atlântico Sul, Andrade *et al.* (2016) e Lenz *et al.* (2017), afirmam que a fase oceânica dura entre 2 e 6 anos.

Apesar de escassas, informações sobre as taxas de crescimento individuais e a idade em que ocorre a maturidade sexual são informações centrais no desenvolvimento de modelos ecológicos e populacionais (Snover e Hohn, 2004). O presente trabalho colabora com a expansão do conhecimento sobre a idade de recrutamento da tartaruga verde para do ambiente pelágico para o nerítico, utilizando-se de uma amostragem robusta que possibilita uma maior representatividade das populações do Atlântico Sul Ocidental (ASO). Além disso, fornece as primeiras informações sobre a idade de maturação sexual da espécie neste oceano, expandindo, portanto, os conhecimentos sobre a dinâmica de crescimento e fornecendo informações importantes para traçar estratégias locais e globais para a conservação das tartarugas marinhas.



Figura 01 – Indivíduo adulto de tartaruga verde (*Chelonia mydas*). Animal encontrado encalhado morto na praia de Regência, no município de Linhares, Espírito Santo.

METODOLOGIA

Amostragem e área de estudo

O estudo foi realizado ao longo da costa do Espírito Santo (ES), na região sudeste do Brasil (Figura 02). Os úmeros de 62 indivíduos com bom score corpóreo foram coletados entre 2009 e 2014, dissecados e macerados em água para a retirada do tecido mole, e secos em uma estufa a 60° C por uma semana. Após a secagem, os úmeros foram medidos com um paquímetro digital de acordo com a metodologia proposta por Zug *et al.* (1986). Natimortos de tartaruga verde foram coletados na Ilha de Trindade/ES para compor o retrocálculo com as medidas da carapaça e do úmero.

O CCC das 62 tartarugas analisadas variou de 26,1 cm a 114,6 cm de CCC (média 39,9 cm ± desvio padrão 15 cm). Além dos indivíduos imaturos (n = 60) e adultos (n = 2), outros sete (07) espécimes natimortos foram incorporados para compor a análise de retrocálculo, totalizando 69 tartarugas verdes. O tamanho dos filhotes recém-nascidos foi mensurado através do Comprimento Retilíneo de Carapaça (CRC), medidos com paquímetro (erro ± 0,1mm). Os CRCs foram convertidos em CCCs baseados na equação $CCC = 1,064 * CRC - 0,4579$, obtida para as tartarugas verdes da costa leste dos Estados Unidos (Goshe *et al.* 2010), (CCC médio dos filhotes: 4,9 cm ± desvio padrão 0,2 cm).

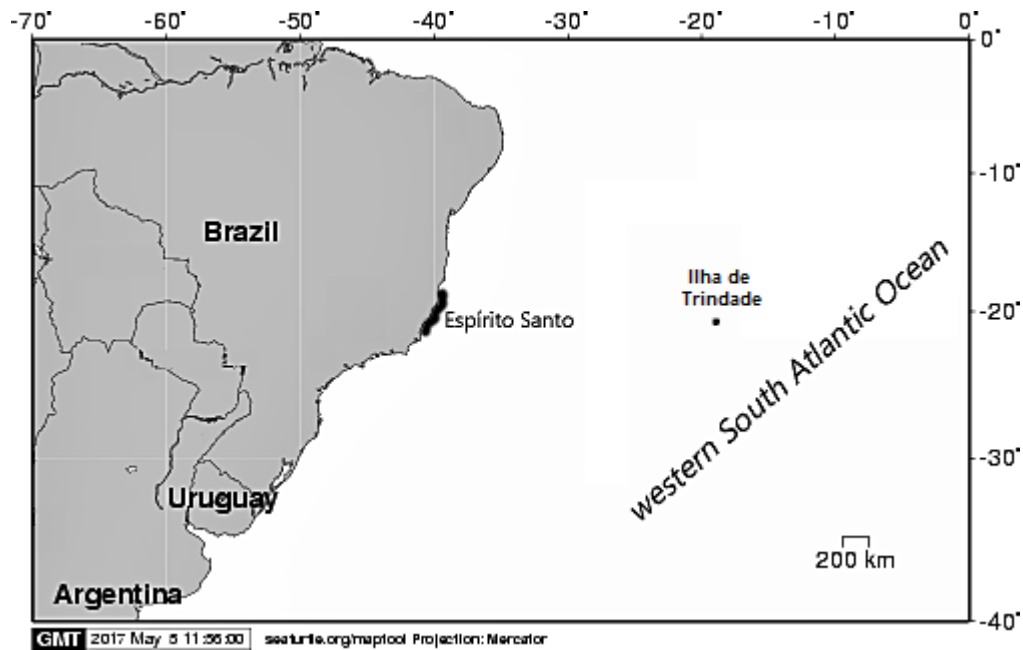


Figura 02 – Mapa da área de estudo. Destaque para o litoral do Espírito Santo, Brasil, local da amostragem das *Chelonia mydas*, representando as populações do Atlântico Sul Ocidental.

Esqueletocronologia

Segundo Chaloupka e Musick (1997), a técnica de esqueletocronologia assume que existe uma relação constante e proporcional entre o crescimento dos ossos e o crescimento somático, e que anéis de crescimento são depositados em intervalo de tempo regular e constante. O padrão de deposição anual de marcas de crescimento tem sido validado em tartarugas verdes através de marcação de indivíduos com tetraciclina (Goshe *et al.*, 2016), de marcação e recaptura (Avens *et al.*, 2012), e em indivíduos com idade conhecida (Goshe *et al.*, 2010), inclusive em regiões tropicais (Snover *et al.*, 2011). A relação proporcional entre crescimento somático e crescimento ósseo também já foi validada (Snover *et al.*, 2007; Goshe *et al.*, 2010, 2016; Avens *et al.*, 2012).

A metodologia histológica para os cortes dos ossos foi realizada conforme descrito por Avens e Goshe (2007). Inicialmente, com o auxílio de uma serra de Isomet de baixa velocidade foi feito um corte de 3 mm de espessura em seção transversal de cada úmero, perpendicular ao eixo longitudinal do osso,

utilizando-se a extremidade distal da cicatriz de inserção do músculo delto-peitoral como referência. As seções transversais dos úmeros foram fixadas por 3 horas em formol 10%; enxaguados em água por 10 minutos; e, posteriormente, descalcificados.

A descalcificação foi realizada por uma mistura de ácidos (4% ácido clorídrico e 4% ácido fórmico), segundo (Zug *et al.*, 1986), ou em RDO (*Rapid Decalcifier*). O primeiro método requereu uma duração de 4 a 10 dias e foi utilizado nos animais maiores, pois, possibilita uma descalcificação mais uniforme. Enquanto que com o RDO a duração foi de 4 a 15 horas em animais menores, o qual possibilitou a leitura das linhas de crescimento sem perder eficácia quando comparado à mistura de ácidos. Os ossos descalcificados foram embebidos em água destilada, durante 12 a 18 horas, para remover qualquer resíduo do produto descalcificador, após o qual seções finas (de 30µm de espessura) foram obtidas utilizando-se um Criostato de Congelamento a -23°C.

Os cortes foram corados com Hematoxilina de Ehrlich (Myrick *et al.*, 1983) com concentração 1:1 de corante e água destilada. Após 20 minutos embebidos em água destilada, para retirar os resquícios do corante, as seções coradas foram colocadas em glicerina com concentração de 50% e logo na concentração 100%. Posteriormente, a melhor seção foi escolhida para montagem da lâmina, na qual teve a lamínula vedada com esmalte transparente. Foram feitas fotos ampliadas em 5 vezes em porções sequenciais de cada lâmina, utilizando-se uma câmera fotográfica LAS V4.3 acoplada ao microscópio Leica DFC310FX. Em seguida as imagens foram unidas em forma de mosaico (Figura 03).



Figura 03 – Corte histológico do úmero de tartaruga verde, *Chelonia mydas*. Mosaico montado com as fotografias realizadas em microscópio óptico com aumento de 5x, após coloração com Hematoxilina de Ehrlich do indivíduo NQ 128 (31,8 cm / 3 anos).

Determinação de idade

Uma marca de crescimento consiste em uma ampla área levemente manchada seguida por uma linha fina e escura, denominada *Line of Arrested Growth* (LAG) (Figura 04), onde cada linha representa um ano de vida (Zug *et al.*, 1986; Snover e Hohn, 2004). A primeira linha de crescimento em tartarugas marinhas, denominada *annulus*, é depositada mais no centro do osso, enquanto que as linhas de crescimento mais recentes se depositam externamente à linha mais antiga, ao longo da circunferência do mesmo (Zug *et al.*, 1986). Estes animais podem, ou não, apresentar a primeira linha de crescimento, pois, as linhas mais antigas são perdidas devido à reabsorção óssea durante o crescimento da tartaruga (Zug *et al.*, 1986).

As linhas de crescimento foram contadas e seus diâmetros medidos com o software ImageJ 1.46 (*Research Services Branch, National Institute of Mental Health, Bethesda, Maryland*). Levando em consideração que o crescimento ósseo é cíclico (Zug *et al.*, 1986) e que, para *Chelonia mydas*, cada marca de crescimento indica um ano de vida (Goshe *et al.*, 2016), a idade foi definida

como sendo o número de LAGs para aqueles indivíduos que ainda possuíam *annulus* (Figura 05), a qual é identificada como uma linha difusa localizada próxima à medula óssea (Snover e Hohn, 2004).

Para as tartarugas que não apresentavam a *annulus* a idade é equivalente ao número de linhas de crescimento observadas adicionada ao número de linhas perdidas. A fim de calcular a idade para essas tartarugas, o número de LAGs perdidos devido à reabsorção foi estimado utilizando um fator de correção adaptado por Parham e Zug (1997) para as tartarugas marinhas. Este fator de correção deriva de uma relação entre o número de camadas de crescimento (x) e os diâmetros da camada de crescimento correspondentes (y). Os diâmetros de cada LAG foram devidamente enumerados a partir do interior para a borda exterior do osso, resultando em pares (x, y).

Para esse cálculo foram ajustados dois modelos: regressão linear $y = a + bx$; regressão não-linear $y = ax^b$. Duas estruturas de erro foram assumidas, segundo Faraway (2006). A primeira estrutura, chamada 'naïve' (com três parâmetros a, b e σ), assume que:

$$y_i = a + bx_i + v_i \quad (1)$$

$$y_i = ax_i^b e^{v_i} \quad (2)$$

Onde v_i são variáveis aleatórias normais independentes com média zero (0) e variância σ^2 para o total de n pares de dados (y_i, x_i), $i = 1, \dots$, e $a = \ln A$.

A segunda estrutura de erro, denominada hierárquica, possui cinco parâmetros ($\mu_a, \mu_b, \sigma_a, \sigma_b$ e σ) e leva em conta a variabilidade inter- e intra-individual. Consequentemente, essa estrutura de erro assume que:

$$y_{ij} = a_i + b_i x_{ij} + v_{ij} \quad (3)$$

$$y_{ij} = a_i x_{ij}^{b_i} e^{v_{ij}} \quad (4)$$

Onde, dentro do indivíduo $i = 1, \dots, m$, as variáveis v_{ij} são variáveis aleatórias normais independentes com média zero (0) e variância σ^2 para o total de n_i pares de dados (y_{ij}, x_{ij}), $j = 1, \dots, n_i$ e $n = \sum_{i=1}^m n_i$. O par de parâmetros (a_i, b_i) são

individuais e modelados como variáveis aleatórias normais independentes com média e variância ($\mu_a\sigma_a^2$) e ($\mu_b\sigma_b^2$), respectivamente.

Nas tartarugas que não apresentaram *annulus* os diâmetros do núcleo de reabsorção foram medidos (y_{core}) e o número correspondente de linhas perdidas foi inferido pela previsão inversa (x_{core}). A estimativa da idade das tartarugas sem *annulus* foi calculada pelo número de LAGs observadas na seção transversal (x_{obs}) mais o número de linhas reabsorvidas ($x = x_{core} + x_{obs}$).

Outras duas formas de marcas morfológicas de crescimento foram observadas: as linhas duplas (*double line*) e divididas (*split line*) (Snover e Hohn, 2004; Goshe *et al.*, 2010). A primeira consiste em duas linhas escuras espaçadas que seguem a mesma direção ao longo de toda a circunferência do úmero e representam um (01) ano de idade. O segundo caso aparece como uma linha escura, que se divide em várias linhas em algumas áreas ao longo da circunferência do osso. Cada linha múltipla (dupla ou dividida) foi contada como um LAG. Cada seção foi interpretada por um (01) leitor que realizou três contagens de linhas de crescimento independentes com um intervalo mínimo de cinco dias entre as leituras (Medeiros, 2014). Quando as leituras não foram iguais, uma quarta contagem das LAGs foi realizada, e, somente aqueles indivíduos que obtiveram três das quatro leituras iguais foram considerados ($n = 62$).

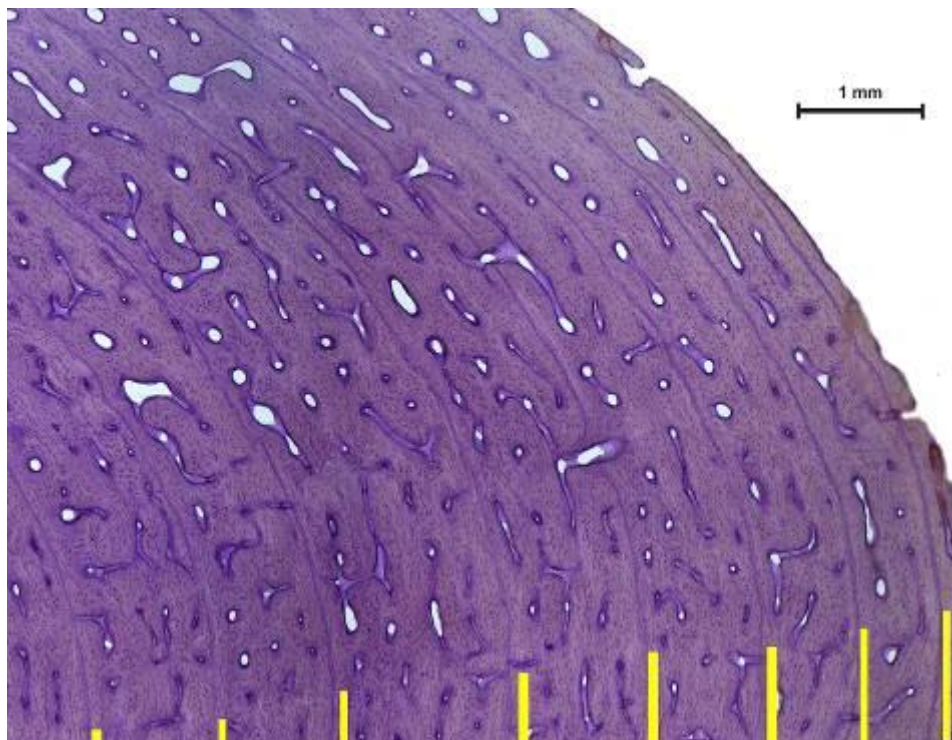


Figura 04 – Linhas de Arrasto de Crescimento (LAGs) analisadas na seção transversal do úmero de tartaruga verde, destacadas em amarelo no indivíduo denominado NQ 253 (65,1 cm / 17 anos).

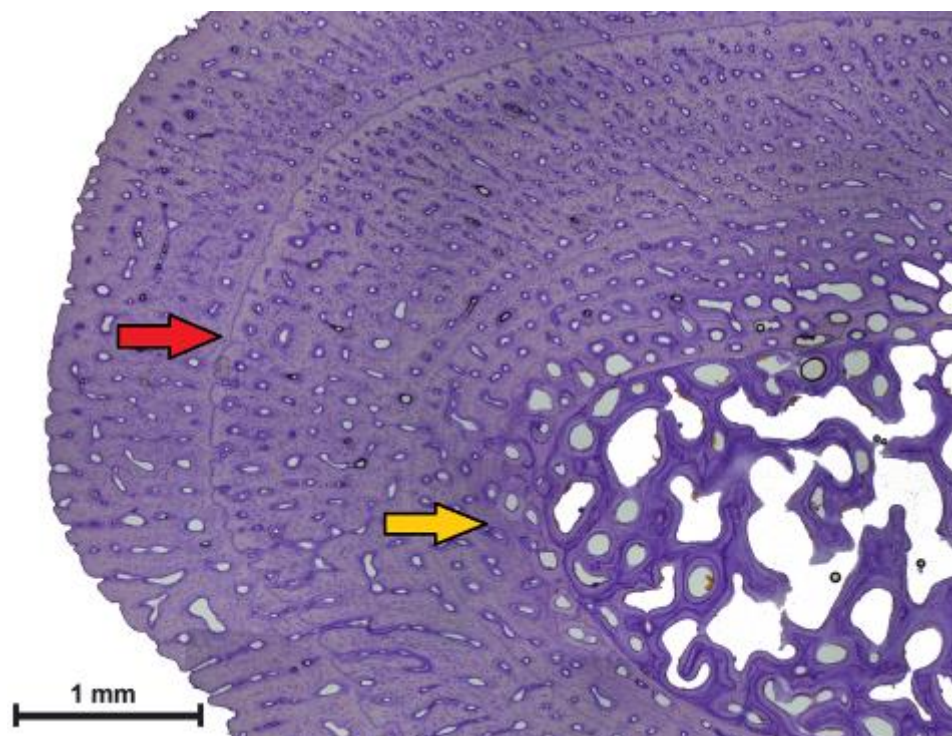


Figura 05 – Diferença entre a *annulus* (em amarelo) e outra Linha de Arrasto de Crescimento LAG (em vermelho) no indivíduo denominado NQ 128 (31,8 cm / 3 anos). Nos espécimes que apresentam *annulus* esta linha é considerada a LAG 01.

Taxa de crescimento

A taxa de crescimento dos indivíduos foi calculada a partir da aplicação da técnica de retrocálculo, onde as larguras das linhas de crescimento são utilizadas para estimar os comprimentos anteriores do casco das tartarugas marinhas. Esta técnica baseia-se na premissa de que há uma taxa constante de deposição de marcas de crescimento e que há uma proporcionalidade previsível entre o diâmetro do úmero (D) e o tamanho corporal (CCC). Em tartarugas marinhas, essa técnica tem sido aplicada e validada para as espécies *Caretta caretta* (Snover *et al.*, 2007) e *Chelonia mydas* (Goshe *et al.*, 2010; Avens *et al.*, 2012; Goshe *et al.*, 2016).

Para possibilitar a predição do comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) a partir dos diâmetros das linhas de crescimento, a relação entre o tamanho corporal e diâmetro da seção do úmero foi modelada pelos quatro modelos propostos por Snover *et al.* (2007), que utilizaram a regressão dos mínimos quadrados para determinar se a relação é alométrica (não-linear) ou isométrica (linear):

$$CCC = CCC_f + b(D - D_f)^c \quad (5)$$

$$CCC = CCC_f + b(D - D_f) \quad (6)$$

$$CCC = a + bD^c \quad (7)$$

$$CCC = a + bD \quad (8)$$

Onde: CCC = comprimento curvilíneo da carapaça do indivíduo (cm); CCC_f = comprimento médio curvilíneo da carapaça de filhotes recém-nascidos (cm); D = diâmetro da seção do úmero (mm); D_f = diâmetro médio da seção de úmero de filhotes recém-nascidos (mm); c = coeficiente alométrico.

Após a aplicação dos quatro modelos, obtêm-se os valores de b e c , sendo possível aplicar o modelo de retrocálculo (9) para estimar o CCC do indivíduo em cada linha de crescimento, ou seja, em cada ano de vida. Este modelo é conhecido como *Body Proportional Hypotesis* (BPH), foi desenvolvido por

Francis (1990) e adaptado para a utilização em tartarugas marinhas por Snover *et al.* (2007):

$$CCC_{est} = [f(D_b)][CCC_{final}][f(D_{final})]^{-1} \quad (9)$$

Onde: CCC_{est} = comprimento curvilíneo da carapaça estimado, ou seja, o retrocálculo calculado para um dado diâmetro da linha em questão D_b ; CCC_{final} = comprimento curvilíneo da carapaça da tartaruga no momento da morte; $f(D_{final})$ é o retrocálculo do comprimento curvilíneo da carapaça baseado no diâmetro do úmero no momento da morte. Após obter-se o CCC estimado do indivíduo para cada linha de crescimento, foi possível calcular as taxas anuais de crescimento através da diferença entre pares adjacentes de comprimento curvilíneo da carapaça estimado (Avens *et al.*, 2012).

Idade de maturação

Para estimativa da idade de maturação sexual das tartarugas verdes, foi ajustada a seguinte regressão linear:

$$CCC = a + bx \quad (10)$$

Os valores dos CCC das fêmeas que desovam na ilha de Trindade (90 a 143,5 cm) a mais importante área de desova da espécie no Brasil e uma das áreas de desova mais importantes do Atlântico (Almeida *et al.*, 2011), foram utilizadas nessa análise. A distribuição de idade estimada baseou-se no pressuposto de que este intervalo tem uma distribuição normal aproximada com média igual a 115,6 cm e que a regressão linear é aceitável até o tamanho máximo do CCC. Para calcular a distribuição de idade foram feitas 30.000 simulações (sendo as primeiras 15.000 descartadas) pelo método *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC). A incerteza nas estimativas dos parâmetros da relação linear entre o tamanho e a idade foi incluída com o uso da distribuição posterior.

Análise estatística

As inferências foram realizadas dentro de um quadro estatístico bayesiano. Na análise bayesiana, estimativas de parâmetros desconhecidos são dadas como distribuições de probabilidade, denominadas de posteriores (Gelman *et al.*, 2003). Estas distribuições posteriores são obtidas pela integração da função de verossimilhança dos dados com informações prévias, sintetizadas em uma distribuição de probabilidade denominada *priori*, usando o Teorema de Bayes (Gelman *et al.*, 2003). Em todos os modelos foram realizadas as simulações de Monte Carlo por Cadeia de Markov (MCMC). A seleção do modelo foi baseada no *Deviance Information Criterion* (DIC; Spiegelhalter *et al.*, 2002). As análises foram realizadas com software R (*R Core Team 2014*) e *OpenBugs* (Thomas *et al.*, 2006) através de bibliotecas do R *R2WinBUGS* (Sturtz *et al.*, 2005) e *BRugs* (Thomas *et al.*, 2006). As amostras posteriores simuladas foram verificadas quanto à convergência utilizando a biblioteca *CODA* (Plummer *et al.*, 2006). Ajustes de comprimento e afinamento *burn-in* foram realizados até bons diagnósticos de convergência serem alcançados.

RESULTADOS

Determinação de idade

Dos 62 úmeros analisados, 41 retinham o *annulus*, que representa o primeiro ano de vida desses indivíduos (Snover e Hohn, 2004). A idade dos indivíduos que retiveram a primeira LAG é igual ao número de linhas observadas, a qual variou entre dois (02) e nove (09) anos. Os tamanhos do CCC variaram entre 26,1 cm e 42,4 cm (média 34,7 cm \pm 4,16 cm). Com base no Critério de Informação de Desvio (DIC), o modelo que forneceu o melhor ajuste ao nosso conjunto de dados foi a função não-linear hierárquica (Tabela 01). A seguinte regressão não-linear foi ajustada à relação entre o diâmetro e o número de LAG para as tartarugas que retinham o *annulus*, com posteriores como estimativas pontuais de parâmetros; a equação do fator de correção assumiu a forma:

$$LAG_{diameter} \text{ (mm)} = 2,1(LAG_{number})^{0.34}$$

Para os indivíduos que não apresentavam a *annulus*, o diâmetro (y) da LAG foi substituído pelo diâmetro do núcleo de reabsorção (y_{core}), e o resultado desta equação determina o número de LAGs perdidos. O CCC das tartarugas sem *annulus* variou entre 33 cm a 114,6 cm (média 41,1 cm \pm desvio padrão 22,7 cm) e as idades estimadas entre 6 e 40 anos de idade. A Figura 06 mostra a idade estimada para as tartarugas verdes em relação ao CCC das tartarugas, com e sem *annulus*.

Tabela 01 – Ajustes dos modelos para identificação da melhor relação entre o número (x) e o diâmetro (y) da Linha de Arrasto de Crescimento (LAG). Quanto menor o DIC (*Deviance Information Criteria*), melhor ajustado está o modelo. a , b e σ representam a média posterior; os valores entre parênteses são os intervalos com 95% de confiança.

Estrutura de Erro		Naïve		Hierárquico	
Modelo	$y = a + bx$	$y = ax^b$	$y = a + bx$	$y = ax^b$	
Parâmetro					
a	11,650 (11,179 – 12,121)	2,332 (2,231 – 2,433)	7,167 (6,948 – 7,386)	2,103 (2,082 – 2,124)	
			$\sigma_a = 1,150$ (0,989 – 1,311)	$\sigma_a = 0,121$ (0,105 – 0,137)	
b	0,001 (-0,011 – 0,013)	0,028 (-0,001 – 0,057)	1,490 (1,432 – 1,548)	0,338 (0,328 – 0,348)	
			$\sigma_b = 0,246$ (0,197 – 0,295)	$\sigma_b = 0,038$ (0,026 – 0,050)	
σ	2,798 (2,647 – 2,949)	0,247 (0,234 – 0,26)	0,621 (0,578 – 0,664)	0,061 (0,057 – 0,065)	
DIC	917,1	14,5	413,3	-461,3	

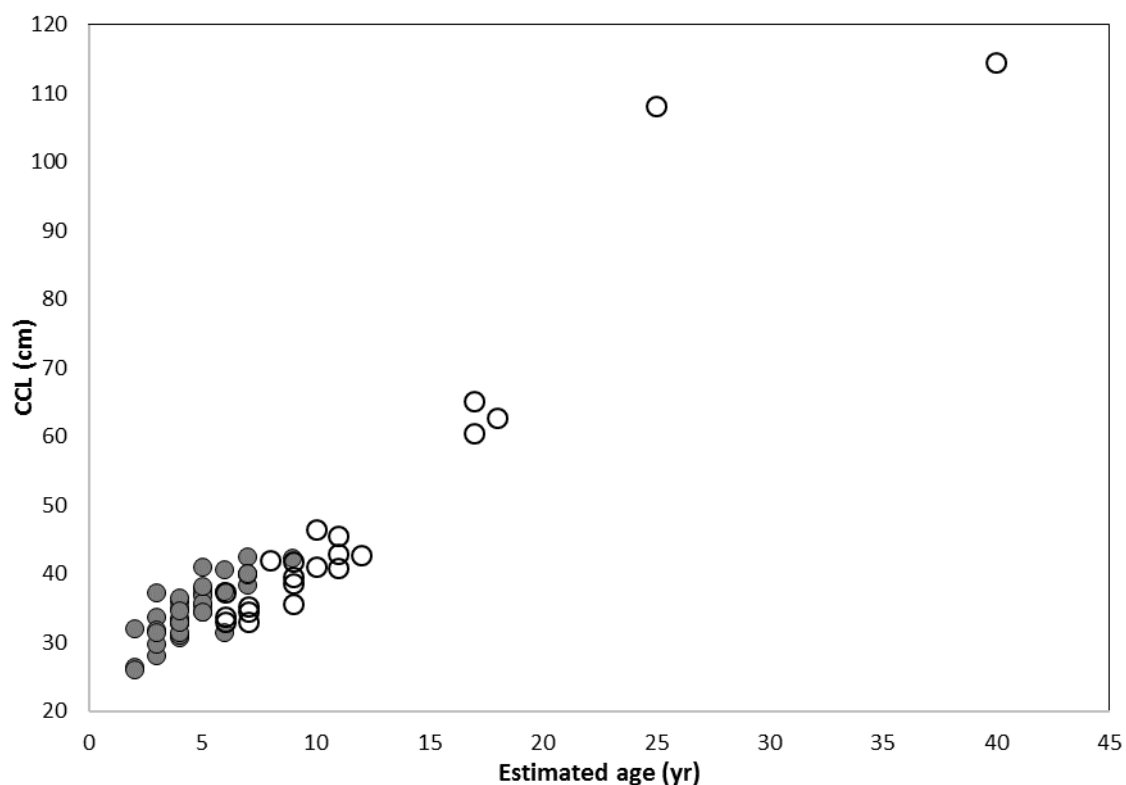


Figura 06 – Relação entre a idade estimada (*Estimated age*, yr) e o comprimento curvilíneo da carapaça (*Curve Carapace Length* – CCL, cm) das tartarugas verdes (n = 62). Círculos cinza são os indivíduos que apresentaram a *annulus*, enquanto os brancos não.

Taxa de crescimento

O modelo alométrico não linear, na Equação (5), proporcionou o melhor ajuste, o qual incorporou os interceptos biológicos (CCC_f e D_f) e a constante c ($CCC_f = 4,88 \text{ cm} \pm 0,16 \text{ cm}$ e $D_f = 2,88 \text{ cm} \pm 0,16 \text{ cm}$; Tabela 02; Figura 07). Com base no ajuste do modelo, observamos uma relação negativa significativa entre as taxas de crescimento e os CCCs ($r = -0,45$; Figura 08), assim como a relação entre a idade estimada e as taxas de crescimento ($r = -0,57$; Figura 09), sugerindo que as taxas de crescimento das tartarugas são menores à medida que as tartarugas aumentam seu tamanho ou envelhecem (Tabela 03).

Tabela 02 – Identificação do modelo de melhor ajuste (alométrico ou isométrico) para a determinação dos comprimentos curvilíneo de carapaça (CCC) em idades anteriores. Os parâmetros estimados são médias posteriores. D é o diâmetro do úmero, CCC_i é o comprimento da carapaça na eclosão, D_i é o diâmetro do úmero na eclosão. Quanto menor o DIC (*Deviance Information Criteria*) melhor ajuste do modelo; os valores entre parênteses são os intervalos de credibilidade de 95%.

Modelos	Parâmetros				DIC
	a	b	c	σ	
$CCC = CCC_i + b(D - D_i)^c$	-	0,988 (0,917 – 1,059)	0,989 (0,961 – 1,017)	0,063 (0,057 – 0,069)	-159,2
$CCC = CCC_i + b(D - D_i)$	-	2,664 (2,642 – 2,686)	-	2,519 (2,286 – 2,752)	293,6
$CCC = a + bD^c$	3,404 (-1,144 – 7,952)	1,290 (0,847 – 1,733)	1,226 (1,11 – 1,342)	2,682 (2,44 – 2,924)	288,4
$CCC = a + bD$	-7,987 (-8,943 – -7,031)	2,970 (2,917 – 3,023)	-	2,894 (2,634 – 3,154)	326,8

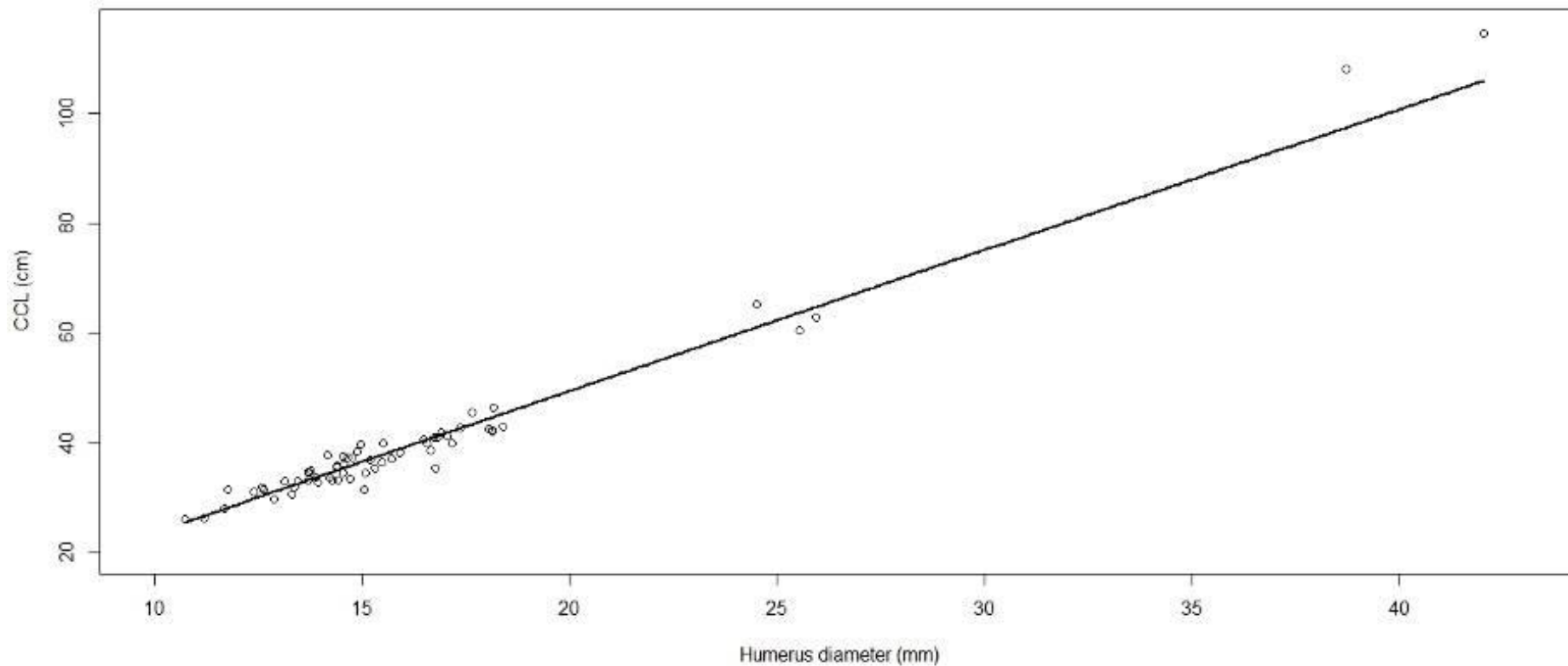


Figura 07 – Relação entre o comprimento curvilíneo da carapaça (*Curve Carapace Length* – CCL, cm) e o diâmetro do úmero (*Humerus diameter*, mm). Linha contínua: modelo ajustado ($CCC = CCC_f + b (D - D_f)^c$) ao conjunto de dados das tartarugas verdes enalhadas; CCC_f é comprimento da carapaça do filhote na eclosão, D_f é o diâmetro do úmero na eclosão, b é a inclinação da linha e c é o coeficiente alométrico ($n = 62$).

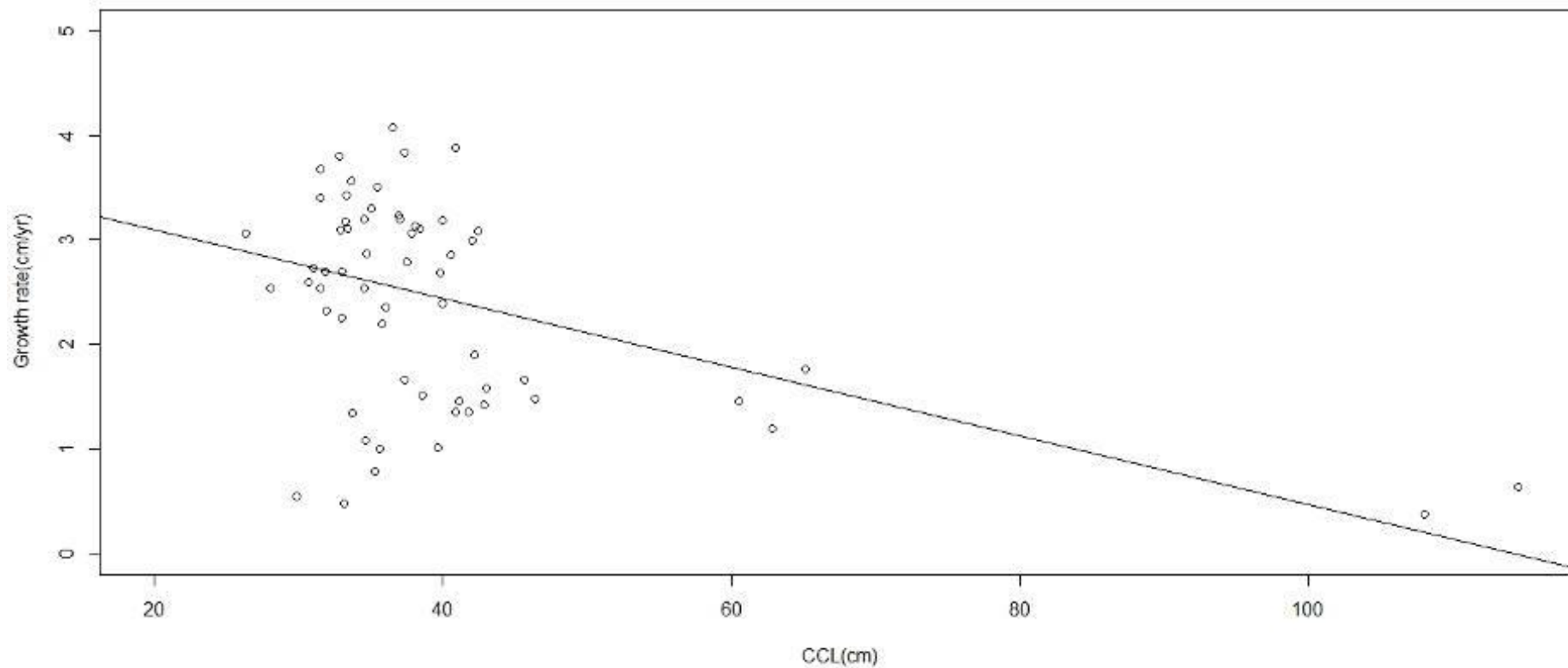


Figura 08 – Relação entre a taxa de crescimento (*Growth rate*, cm.ano⁻¹) das tartarugas verdes e o comprimento curvilíneo da carapaça (*Curve Carapace Length* – CCL, cm) ($r = -0,45$). A linha contínua é o modelo alométrico não linear ($CCC = CCC_f + b(D - D_f)^c$) ajustado; CCC_f é comprimento da carapaça do filhote na eclosão, D_f é o diâmetro do úmero na eclosão, b é a inclinação da linha e c é o coeficiente alométrico ($n = 62$).

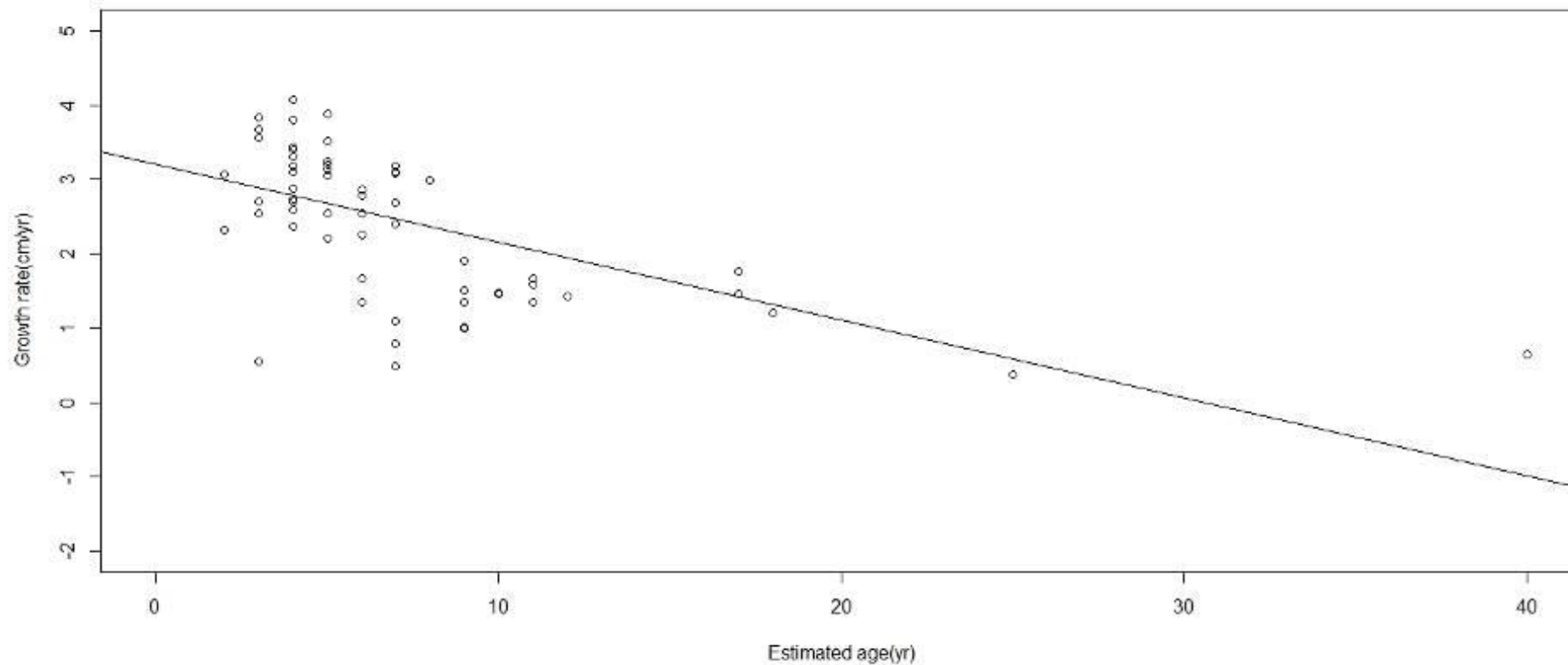


Figura 09 – Relação entre a taxa de crescimento (*Growth rate*, cm.ano⁻¹) das tartarugas verdes e a idade estimada (*Estimated age*, yr) ($r = -0,57$). A linha contínua é o modelo alométrico não linear ($CCC = CCC_f + b(D - D_f)^c$) ajustado; CCC_f é comprimento da carapaça do filhote na eclosão, D_f é o diâmetro do úmero na eclosão, b é a inclinação da linha e c é o coeficiente alométrico ($n = 62$).

Tabela 03 – Taxas de crescimento por classes de tamanho obtidas através de retrocálculo do comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) a partir do diâmetro do úmero (284 intervalos de crescimento) de 62 tartarugas verdes. SD = desvio padrão; n = tamanho amostral.

Classe de tamanho (CCC, cm)	Número de intervalos (n)	Taxa de crescimento (cm.ano ⁻¹)			
		Média	SD	Mínimo	Máximo
010-19,9	05	3,09	2,07	1,46	6,38
020-29,9	85	3,80	1,99	0,79	12,52
030-39,9	108	3,53	2,21	0,35	13,07
040-49,9	29	2,62	1,43	0,49	5,76
050-59,9	14	2,15	0,83	0,99	3,78
060-69,9	05	1,65	0,50	1,22	2,32
080-89,9	01	1,11	-	1,11	1,11
090-99,9	10	1,21	0,50	0,50	2,31
100-109,9	24	0,79	0,42	0,10	1,71
100-119,9	03	0,74	0,51	0,20	1,21

Idade de maturação

Foi ajustada uma regressão linear ($CCC = a + bx$) para estimar a idade de maturação sexual das tartarugas verdes do Atlântico Sul Ocidental, levando em consideração o tamanho médio para a população reprodutiva da Ilha de Trindade, ES ($x = 115,6$ cm, segundo Almeida *et al.* 2011). Através das simulações realizadas pelo método MCMC resultou em uma idade média de maturação para a população de tartarugas verdes de $27,2 \pm$ e desvio padrão de 1,5 anos (intervalo de confiança de 95%: 22,5 – 34,1 anos; Figura 10).

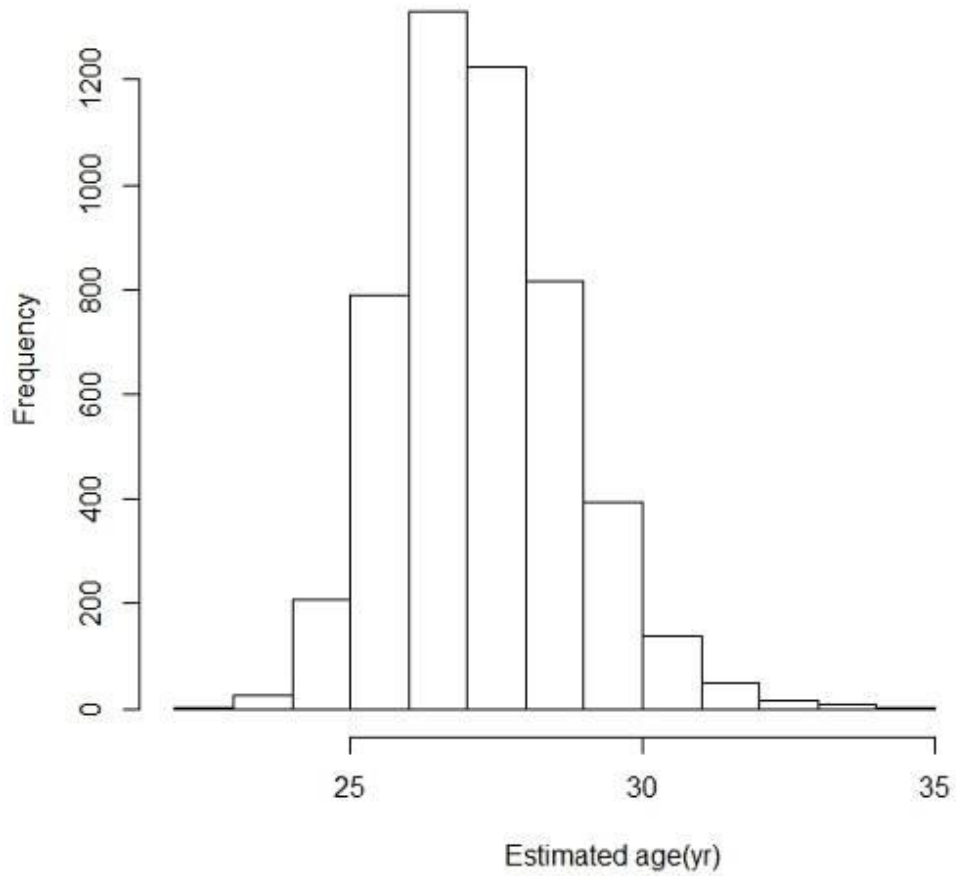


Figura 10 – Idade de maturação sexual para a tartaruga verde no Atlântico Sul Ocidental. Número de indivíduos simulados (*Frequency*) para as idades de maturação estimadas (*Estimated age, yr*).

DISCUSSÃO

Com intuito de auxiliar no entendimento da história de vida das tartarugas marinhas, a esqueletocronologia produz estimativas confiáveis de comprimentos de carapaça anteriores e fornece validação da deposição anual de LAG para tartarugas verdes (Goshe *et al.* 2016). A partir dos diâmetros das linhas de crescimento foi possível retrocalcular o CCC das tartarugas para cada ano de vida, permitindo a avaliação do crescimento dos indivíduos. O tamanho alcançado no primeiro ano de vida, inferido através de retrocálculo ($19,5 \pm 3,0$ cm), mostra um crescimento acelerado dos indivíduos neste período, assim como o encontrado por Lenz *et al.* (2017) para as tartarugas verdes do sul do Brasil ($22,2 \pm 2,7$ cm).

Os resultados obtidos neste trabalho sugerem uma duração mínima de 2 anos da fase oceânica para a população estudada. Valores semelhantes foram encontrados em outros estudos conduzidos na porção sul do ASO, (e.g. Andrade *et al.*, 2016; Lenz *et al.*, 2017). O tamanho de recrutamento registrado no presente trabalho (26,1 cm), é ligeiramente inferior aos valores anteriormente encontrados para o ASO (29 cm, Andrade *et al.*, 2016; 30 cm, Lenz *et al.*, 2017). Porém, quando comparado aos outros trabalhos realizados com a espécie no Atlântico Norte (CCC = 19,8 cm – Goshe *et al.*, 2010; CCC = 18,8 cm – Avens *et al.*, 2012), percebe-se que as tartarugas verdes do Atlântico Sul recrutam com maiores tamanhos de carapaça. Quando avaliamos as populações do Pacífico, evidencia-se um recrutamento mais tardio (CCC = 37,8 cm – Zug *et al.*, 2002; CCC = 36,8 cm – Balazs e Chaloupka, 2004), onde os indivíduos recrutam para a zona nerítica em torno dos 6 anos (Tabela 04).

As diferentes idades encontradas em indivíduos da mesma classe de tamanho devem-se ao fato de que fatores fisiológicos e biológicos afetam o crescimento das tartarugas verdes, principalmente quando ocupam diferentes latitudes (Balazs, 1982). Coletivamente, os dados disponíveis para *C. mydas* apontam para uma considerável variabilidade interpopulacional nas taxas crescimento, o que pode estar influenciado por flutuações ambientais específicas e/ou

variações intraespecíficas relacionadas aos comportamentos de forrageamento e uso de áreas (Andrade *et al.*, 2016). Os indivíduos amostrados no presente estudo apresentaram taxas de crescimento bastante diferentes dentro de uma mesma classe de tamanho (Figura 09). Esta variação pode ser devido aos itens alimentares disponíveis em cada área, pois, os indivíduos estudados são provenientes de diferentes áreas de alimentação: recifes, estuários e áreas com diferentes níveis de degradação (Santos *et al.*, 2015).

As variações latitudinais nas taxas de crescimento são mais evidentes devido às diferenças climáticas e na disponibilidade de alimento entre as áreas (Kubis *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2015), o que pode justificar as diferentes taxas de crescimento em determinadas classes de tamanho das populações de *C. mydas* do ASO (Tabela 4). Em um estoque genético misto, como é o caso das populações em áreas de alimentação do litoral brasileiro (Proietti *et al.*, 2012), tartarugas verdes com o mesmo tamanho ou idade podem crescer a diferentes taxas, mesmo compartilhando a mesma área de forrageio (Bjorndal *et al.*, 2000). Além disso, considerando que não há tendências hemisféricas claras entre as taxas de crescimento, a influência dos vários parâmetros importantes é provavelmente bastante específica do estoque (Andrade *et al.*, 2016).

Todavia, a variação dos fatores locais pode levar a médias regionais semelhantes. As tartarugas verdes apresentam, por exemplo, uma taxa de crescimento mais próximas entre as populações do Atlântico Sul e Norte (em torno de 3 e 4 cm.ano⁻¹) do que com as do Pacífico, onde as taxas de crescimento são menores (1,7 cm.ano⁻¹, Limpus e Chaloupka, 1997). No ASO as taxas de crescimento registrada em juvenis de *C. mydas* varia de 3,1 cm.ano⁻¹ (presente estudo) a 3,7 cm.ano⁻¹ (Lenz *et al.*, 2017). Contudo, ao analisarmos separadamente os indivíduos adultos dos imaturos, percebemos que as taxas de crescimento são maiores nos juvenis (imaturos: 3,39 ± 1,97 cm.ano⁻¹; adultos: 0,8 ± 0,42 cm.ano⁻¹). Tal fato pode justificar as maiores taxas encontradas por Lenz *et al.* 2017, já que utilizam somente animais menores que 60 cm de CCC. Evidenciando a necessidade da incorporação de taxas de crescimentos de indivíduos em idade reprodutiva para o completo entendimento da dinâmica de crescimento da espécie.

A idade de maturação sexual das tartarugas verdes é bastante variável dentro e entre as populações reprodutivas, dependendo em grande parte das taxas de crescimento realizadas durante o estágio juvenil em habitats de desenvolvimento (Goshe *et al.*, 2010). A idade estimada nesse estudo para as populações do Atlântico Sul alcançarem a maturação reprodutiva (22 a 34 anos) é ligeiramente inferior ao encontrado por Goshe *et al.* (2010) no Atlântico Norte (de 28 a 44 anos). Apesar de tardia, a idade reprodutiva das populações de tartaruga verde do Atlântico é inferior as do Pacífico, já que a espécie pode demorar até 50 anos na Austrália (Chaloupka *et al.*, 2004) e ultrapassa dos 35 anos para atingir a maturação sexual no arquipélago havaiano (Balazs e Chaloupka, 2004).

A análise esqueletocronológica é uma poderosa ferramenta para fornecer dados para caracterizar a dinâmica da população de tartarugas marinhas em todo o mundo (Petitet *et al.*, 2012). O recrutamento determina um período de mudança na dieta das tartarugas verdes, as quais passam a desenvolver-se e alimentar-se em áreas ricas em algas e gramas marinhas (Musick e Limpus, 1997). A alimentação, por sua vez, influencia nas taxas de crescimento, as quais são utilizadas como indicadores de saúde de um ecossistema, ou promovem informações sobre a história de vida de uma população (Bell e Pike, 2012).

Para determinar o tamanho de uma geração é necessário o conhecimento da idade de maturação de uma espécie (Pianka, 1974). Para gerir as populações exploradas faz-se necessário o conhecimento das estruturas etárias e de crescimento (Lotze *et al.*, 2011). Este estudo colabora, portanto, com informações essenciais para a definição das estratégias de conservação das tartarugas. Os efeitos da qualidade ambiental, da latitude e do sexo sobre as taxas de crescimento da *C. mydas* serão tema de um futuro estudo.

Tabela 04 – Comparação das taxas de crescimento específicas para cada classe de tamanho. Tamanho de recrutamento do Pelágico para o Nerítico expresso em *cm* e idade em *anos*. Valores obtidos através de estudos esquelocronológicos em *Chelonia mydas*, realizados em populações do Atlântico Sul, Atlântico Norte e Pacífico. *a* = CCC (Comprimento Curvilíneo da Carapaça); *b* = CRC (Comprimento Retilíneo da Carapaça).

	População	Referência	Tamanho mínimo de Recrutamento (cm)	Idade de Recrutamento (anos)	Média da Taxa de Crescimento (cm.ano ⁻¹) por Classe de Tamanho										
					15-19,9	20-29,9	30-39,9	40-49,9	50-59,9	60-69,9	70-79,9	80-89,9	90-99,9	100-109,9	110-119,9
Atlântico Sul	Brasil - Rio Grande do Sul	Lenz <i>et al.</i> 2017	29 ^b	2 a 7	-	4,3	3,5	2,5	4,7	-	-	-	-	-	-
	Brasil - Paraná	Andrade <i>et al.</i> 2016	30 ^a	2 a 4	-	-	1,4	2,2/3,5**	3,8	-	-	-	-	-	-
	Brasil - Espírito Santo	Presente estudo	26,1 ^a	2 a 6	3,09	3,8	3,53	2,62	2,15	1,65	-	1,11*	1,21	0,79	0,74
Atlântico Norte	Golfo do México	Avens <i>et al.</i> 2012	18,1 ^b	2 a 5	2,7	3,1	3,5	4	3,7	3,2	2,6	-	-	-	-
	Flórida	Zug e Glor 1998	28 ^b	3 a 6	-	3,1	4,4	4,8	5,3	4,1	1,3*	-	-	-	-
	Costa Leste EUA	Goshe <i>et al.</i> 2010	19 ^b	1 a 7	3,3	3	2,1	2,5	2,7	3,3	2,4	2,6	1,4	0,3	-
Pacífico	Arquipélago Havaí	Zug <i>et al.</i> 2002	35 ^b	6 a 9 / 4 a 10***	-	4,4	3,5	2,1	2,3	2,2	2,1	1,3	0,6	-	-

* n = 1

** avaliado em duas Classes de Tamanho (40-44,9 / 45-49,9)

*** calculado por dois métodos diferentes

BIBLIOGRAFIA

- Almeida, A. P., Santos, A. J., Thomé, J. C., Belini, C., Baptistotte, C., Marcovaldi, M. A., Santos, A. S., Lopez, M. 2011. Avaliação do Estado de Conservação da Tartaruga Marinha *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**. 1(1): 18-25.
- Andrade, M. F., Domit, C., Broadhurst, M. K., Tolhurst, D. J., Silva-Souza, A. T. 2016. Appropriate morphometrics for the first assessment of juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) age and growth in the south-western Atlantic. **Marine Biology**. 163:254.
- Avens, L., Goshe, L. R. 2007. Comparative skeletochronological analysis of Kemp's ridley (*Lepidochelys kempi*) and loggerhead (*Caretta caretta*) humeri and scleral ossicles. **Marine Biology**. 152(6): 1309-1317.
- Avens L., Goshe L. R., Harms C. A., Anderson E. T. and others. 2012. Population characteristics, age structure, and growth dynamics of neritic juvenile green turtles in the northeastern Gulf of Mexico. **Marine Ecology Progress Series**. 458: 213–229.
- Avens L., Snover M. L. 2013. Age and age estimation in sea turtles. In: Wyneken J., Lohmann K. J., Musick J. A. (eds.). The Biology of Sea Turtles, Vol III. **CRC Press**, Boca Raton, Florida, pp. 97–134.
- Balazs, G. H. 1995. Growth rates of immature Green turtle in the Hawaiian Archipelago. In: Bjorndal, K. A. (ed.). Biology and Conservation of Sea Turtles. **Smithsonian Institution Press**. pp. 489-511.
- Bjorndal, K. A. 1997. Foraging ecology and nutrition of Sea Turtles. In: Lutz, P. L., Musick, J. A. (eds.). The Biology of Sea Turtles. **CRC Press**. Boca Raton, Florida, pp. 199 – 231.

- Bjorndal, K. A., Bolten A. B., Martins H. R. 2000. Somatic growth model of juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*: duration of pelagic stage. **Marine Ecology Progress Series**. 202: 265-272.
- Bjorndal, K. A., Bolten, A. B. 1988. Growth rates of juvenile loggerheads, *Caretta caretta*, in the southern Bahamas. **Journal of Herpetology**. 22 (4): 480-482.
- Balazs G. H. 1982. Growth rates of immature green turtles in the Hawaiian Archipelago. In: Bjorndal K. A. (ed.) Biology and conservation of sea turtles. **Smithsonian Institution Press**, Washington, DC, pp. 117–125.
- Balazs G. H. e Chaloupka M. Y. 2004. Spatial and temporal variability in somatic growth of green sea turtles (*Chelonia mydas*) resident in the Hawaiian Archipelago. **Marine Biology**. 145: 1043–1059.
- Bell I., Pike A. 2012. Somatic growth rates of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* in a northern Great Barrier Reef foraging area. **Marine Ecology Progress Series**. 446: 275–283.
- Bolten A. B., Bjorndal K. A., Grumbles S., Owens D. W. 1992. Sex ratio and sex-specific growth rates of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Southern Bahamas. **Copeia**. pp. 1098–1103.
- Boulon R. H., Frazer N. B. 1990. Growth of wild juvenile Caribbean green turtles, *Chelonia mydas*. **Journal of Herpetology**. 24: 441–445.
- Castanet J., Smirina E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. **Ann Sci Nat Zool Biol Anim**. 13: 191–196.
- Chaloupka, M. Y., Musick, J. A. 1997. Age, growth, and population dynamics. In: Lutz, P.L., Musick, J.A. (eds.). The Biology of Sea Turtles. **CRC Press**. Boca Raton, Florida, pp. 233– 276.
- Chaloupka, M., Limpus, C., Miller, J. 2004. Green turtle somatic growth dynamics in a spatially disjunct Great Barrier Reef metapopulation. **Coral Reefs**. 23: 325.

- Faraway, J. J. 2006. Repeated Measures and Longitudinal Data. In: Faraway J. J. (ed.). *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. **Chapman & Hall/CRC**. Boca Raton, Florida, USA, Chap. 9: 185-199.
- Francis R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. **J Fish Biol.** 36: 883–902.
- Gelman A., Carlin J. B., Stern H. S., Rubin D. B. 2003. Bayesian data analysis. **Chapman & Hall**. London. 2nd ed.
- Goshe, L. R., Avens, L., Scharf, F. S., Southwood A. L. 2010. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. **Marine Biology**. doi: 10.1007/s00227-010-1446-0.
- Goshe L. R., Snover M. L., Hohn A. A., Balazs G. H. 2016. Validation of back-calculated body lengths and timing of growth mark deposition in Hawaiian green sea turtles. **Ecol Evol.** 6: 3208–3215.
- Green D. 1993. Growth rates of wild immature green turtles in the Galapagos Islands, Ecuador. **J Herpetol.** 27: 338–341.
- Hirth, H. 1997. Synopsis of the biological data on the green turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus 1758). **US Fish and Wildlife Service**. Biological Report 97(1).
- Klinger, R. C., Musick J. A. 1992. Annular growth layers in juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*). **Bulletin of Marine Science**. 51(2): 224-230.
- Kubis S., Chaloupka M., Ehrhart L., Bresette M. 2009. Growth rates of juvenile green turtles *Chelonia mydas* from three ecologically distinct foraging habitats along the east central coast of Florida, USA. **Marine Ecology Progress Series**. 389: 257–269.
- Lenz, A. J., Avens, L., Borges-Martins, M. 2017. Age and growth of juvenile green turtles *Chelonia mydas* in the western South Atlantic Ocean. **Marine Ecology Progress Series**. 568: 191-201.

- Limpus C., Chaloupka M. 1997. Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). **Marine Ecology Progress Series**. 149: 23–34.
- Lotze H. K., Coll M., Magera A. M., Ward-Paige C., Airoldi L. 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. **Trends Ecol Evol**. 26: 595–605.
- Marcovaldi, M. A., Marcovaldi, G. G. 1999. Marine turtles of Brazil: the history and structure of Projeto Tamar-Ibama. **Biological Conservation**. 91: 35-41.
- Medeiros, L. 2014. Mudanças ontogenéticas na dieta e no uso de habitat e estimativa de idade e crescimento da tartaruga-de-pente, *Eretmochelys imbricata*. **FURG**. Rio Grande, 132p.
- Mortimer, J. A. 1981. Feeding ecology of sea turtles. In: Bjorndal, K. A. (eds.) *Biology and Conservation of Sea Turtles*. **Smithsonian Institution Press**. pp. 103-109.
- Musick J. A., Limpus C. J. (1997) Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: Lutz P. L., Musick J. A. (eds.). *The Biology of Sea Turtles*. **CRC Press**. Boca Raton, Florida, pp. 137–164.
- Myrick, M. C., Hohn, A. A., Sloan, P. A., Kimura, M., Stanley, D. D. 1983. Estimating age of spotted and spinner dolphins (*Stenella attenuata* and *Stenella longirostris*) from teeth. **NOAA Tech. Memo**. NOAA-TM-NMFS-SWFSC-30.
- Parham, J. F., Zug, J. R. 1997. Age and growth of loggerhead sea turtles of coastal Georgia: an assessment of skeletochronological age-estimates. **Bulletin of Marine Science**. 61(2): 287-304.
- Petit R., Secchi E. R., Avens L., Kinas P. G. 2012. Age and growth of loggerhead sea turtles in southern Brazil. **Marine Ecology Progress Series**. 456: 255–268.

- Pianka, E. R. 1974. Evolutionary ecology. **Harper & Row**. New York. 356p.
- Plummer M., Best N., Cowles K., Vines K. 2006. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. **R News**. 6:7–11.
- Proietti M. C., Reisser J. W., Kinas P. G., Kerr R., Monteiro D. S., Marins L. F., Secchi E. R. 2012. Green turtle *Chelonia mydas* mixed stocks in the western South Atlantic, as revealed by mtDNA haplotypes and drifter trajectories. **Marine Ecology Progress Series**. 447: 195–209.
- R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**. Vienna. www.R-project.org.
- Reich K. J., Bjorndal K. A., Bolten A. B. 2007. The 'lost years' of green turtles: using stable isotopes to study cryptic life - stages. **Biol Lett**. 3: 712–714.
- Santos, R. G., Martins, A. S., Batista, M. B., Horta, P. A. 2015. Regional and local factors determining green turtle *Chelonia mydas* foraging relationships with the environment. **Marine Ecology Progress Series**. 529: 265–277.
- Seminoff, J. A. (Southwest Fisheries Science Center, U.S.) 2004. *Chelonia mydas*. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 07 July 2015.
- Snover, M. L., Avens, L., Hohn, A. A. 2007. Back-calculating length from skeletal growth marks in loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. **Endangered Species Research**. 3(1): 95-104.
- Snover, M. L., Hohn, A. A. 2004. Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. **Fisheries Research**. 102: 682–692.
- Snover, M. L., Hohn, A. A., Goshe, L. R., Balazs, G. H. 2011. Validation of annual skeletal marks in green sea turtles *Chelonia mydas* using tetracycline labeling. **Aquatic Biology**. 12(3): 197–204.

- Spiegelhalter, D. J., Best, N. J., Carlin, B. P., van der Linde, A. 2002. Bayesian measure of model complexity and fit. **J R Stat Soc B Stat Methodol** 64:583–639.
- Thomas A., O’Hara, B., Ligges, U. e Sturtz, S. 2006. Making BUGS Open. **R News**. 6: 12-17.
- Torezani E., Baptistotte C., Mendes S. L., Barata P. C. R. 2010. Juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in the effluent discharge channel of a steel plant, Espírito Santo, Brazil, 2000–2006. **J Mar Biol Assoc**. UK 90: 233–246.
- Zug, G. R., Balazs, G. H., Wetherall, J. A., Parker, D. M., Murakawa, S. K. K. 2002. Age and growth of Hawaiian green sea turtles (*Chelonia mydas*): an analysis based on skeletochronology. **Fishery Bulletin**. 100: 117–127.
- Zug, G. R., Glor, R. E. 1998. Estimates of age and growth in a population of green sea turtles (*Chelonia mydas*) from the Indian River lagoon system, Florida: a skeletochronological analysis. **Canadian Journal of Zoology** 76(8): 1497–1506.
- Zug, G. R., Wynn, A. H., Ruckdeschel, C. A. 1986. Age Determination of Loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. **Smithsonian Contributions to Zoology**. 427: 1-34.