



UNIVERSITÀ DI PISA

Dipartimento di Biologia

Corso di Laurea Magistrale in Biologia Marina

Tesi di Laurea

**MODELLIZZAZIONE DI ROTTE MIGRATORIE DI TARTARUGHE
MARINE ADULTE PER VALUTARE LE STRATEGIE DI NAVIGAZIONE
IMPIEGATE**

Relatori: Prof. Paolo Luschi
Dott.ssa Giulia Cerritelli

Candidata: Valentina Pullara

ANNO ACCADEMICO 2014/2015

INDICE

RIASSUNTO	1
1. INTRODUZIONE	
1.1 Le migrazioni delle tartarughe marine adulte	4
1.2 I sistemi di orientamento e navigazione delle tartarughe	6
1.3 I programmi Spazio-Temporali	10
1.4 Ruolo delle correnti oceaniche nelle navigazioni in mare	12
1.5 Scopo della tesi	14
2. MATERIALI E METODI	
2.1 Tartarughe marine oggetto di studio	15
2.2 Elaborazione ed interpolazione dei dati satellitari Argos	18
2.3 Dati sulle correnti oceaniche	22
2.4 Quantificazione del contributo delle correnti sui movimenti delle tartarughe	24
2.5 Modello di simulazione delle migrazioni	25
3. RISULTATI	
3.1 Quantificazione del contributo delle correnti sui movimenti delle tartarughe	29
- Tartarughe del Mediterraneo	29
- Tartarughe di Ascensione	34
- Tartarughe di Mayotte	38
3.2 Simulazione delle migrazioni	42
- Tartarughe del Mediterraneo	42
- Tartarughe Ascensione	48

- Tartarughe Mayotte	53
4. DISCUSSIONE E CONCLUSIONI	
4.1 Discussione e conclusioni	67
APPENDICE	71
BIBLIOGRAFIA	77

RIASSUNTO TESI

Le tartarughe marine trascorrono lunghissimi periodi della loro vita in movimento, spesso spostandosi in ambiente oceanico. Lo sviluppo delle tecniche di telemetria satellitare ha permesso di ricostruire in modo dettagliato i movimenti delle tartarughe, soprattutto nelle femmine adulte durante la migrazione post-riproduttiva verso le aree di foraggiamento. I meccanismi di orientamento e navigazione impiegati in questi viaggi sono però poco noti e sono in gran parte oggetto di speculazioni. Una possibilità è che le tartarughe si affidino a sistemi di orientamento vettoriale, riferendosi essenzialmente ad una bussola e un orologio biologico (clock-and-compass). Un tale sistema, simile a quello noto nei giovani degli uccelli passeriformi, potrebbe consentire loro almeno di compiere la parte della migrazione effettuata in ambiente oceanico e di giungere nelle vicinanze dei loro obiettivi.

In questo lavoro di tesi ho saggiato questa ipotesi valutando quanto i tratti oceanici delle rotte migratorie ricostruite via satellite in femmine adulte di tartarughe, possano in effetti derivare da una navigazione vettoriale di questo tipo. A questo scopo, è stato messo a punto un metodo che ci ha permesso di simulare la rotta migratoria di una tartaruga virtuale che si muove impiegando una navigazione vettoriale e incontra le correnti incontrate dalle tartarughe reali nei loro viaggi. In questo modo è possibile comparare queste traiettorie virtuali con quelle realmente tenute dalle tartarughe seguite via satellite e valutare la corrispondenza tra le due.

Il lavoro da me svolto ha considerato le rotte migratorie post-riproduttive di 7 tartarughe verdi (*Chelonia mydas*) nidificanti sull'isola di Mayotte, nell'arcipelago delle Comore, di 6 tartarughe verdi nidificanti sull'isola di Ascensione, nell'Oceano Atlantico meridionale e di 5 tartarughe comuni (*Caretta caretta*) nidificanti sulle coste della Calabria. I dati di posizione delle tartarughe sono stati ottenuti tramite il sistema satellitare Argos, grazie ad apposite radiotrasmettenti

applicate sul carapace. Le rotte delle tartarughe seguite sono state confrontate con i dati ricavati da boe oceanografiche monitorate nell'area di studio e poi integrate con dati oceanografici sulla velocità assoluta delle correnti geostrofiche. Le localizzazioni così ottenute naturalmente hanno intervalli irregolari, dato che sono determinate solo quando la tartaruga emerge per respirare, per cui è stato necessario effettuare un'interpolazione dei dati stessi per ottenere una frequenza omogenea di localizzazione ogni quattro ore.

Le correnti presenti nelle aree oceaniche attraversate dalle tartarughe considerate sono state determinate riferendosi a modelli oceanografici disponibili in rete (Hycom per l'oceano Atlantico e Indiano; My Ocean per il mar Mediterraneo). Questi dati derivano dall'integrazione di varie misurazioni oceanografiche effettuate in una data area e forniscono stime quantitative della direzione e intensità delle correnti presenti in un dato momento in un dato punto dell'oceano, con una risoluzione di 1/13 di grado.

Tramite routine scritte con il programma R, abbiamo inizialmente integrato le rotte interpolate delle tartarughe con i dati di velocità e direzione delle correnti marine, in modo da associare i singoli fix con il vettore corrente corrispondente nello spazio e nel tempo. Visto che lo spostamento delle tartarughe rilevato via satellite deriva dalla somma tra l'azione del flusso delle correnti e la componente di nuoto attivo delle tartarughe stesse, questa rilevazione delle correnti ha reso possibile enucleare l'azione di deriva prodotta dalle correnti sugli spostamenti delle tartarughe e quindi determinare la reale velocità di spostamento derivante dal solo nuoto delle tartarughe.

Le informazioni così ottenute sono state inserite in una routine apposita in R per la simulazione delle rotte delle tartarughe virtuali. Queste simulazioni sono state effettuate applicando semplici regole per il moto delle tartarughe virtuali: i) mantenimento di una velocità costante simile alle velocità di nuoto determinata

con le procedure descritte sopra; ii) assunzione di una o due direzioni di movimento durante il percorso migratorio.

I risultati ottenuti finora indicano come in alcuni casi le rotte virtuali riescano a simulare molto accuratamente le rotte reali tenute dalle tartarughe, mentre in altre situazioni questa corrispondenza è meno evidente.

CAPITOLO 1

INTRODUZIONE

1.1 Le migrazioni delle tartarughe marine adulte

Il concetto di migrazione è tipicamente associato al movimento ad ampio raggio di animali terrestri, come nel caso, ad esempio, delle migrazioni di molte specie di passeriformi, come le Capinere (*Sylvia atricapilla*), che ogni autunno si spostano dal Nord Europa verso latitudini più basse dove si trovano le aree di svernamento (Berthold 1991). Un altro esempio è il Falco pescatore (*Pandion haliaetus*) che compie una migrazione autunnale dirigendosi dalle coste svedesi verso le zone di svernamento in Africa Occidentale ed una seconda migrazioni primaverile in cui ritorna dall’Africa verso le zone di nidificazione attraversando l’Europa (Alerstam et al. 2006). Le migrazioni possono, coinvolgere intere popolazioni anche di notevoli dimensioni, come nel caso del Granchio rosso (*Gecarcoidea natalis*), una specie terrestre endemica di Christmas Island in Indonesia. L’arrivo delle piogge monsoniche permette una maggiore attività di questi animali stimolandone la migrazione annuale dal centro dell’isola verso la costa per deporre le uova, un fenomeno particolarmente interessante più per le dimensioni della popolazione in movimento, stimata in oltre 40 milioni di granchi, che per la distanza che ricoprono (Hicks 1985; Adamczewska and Morris 2001).

Anche l’ambiente marino offre esempi sorprendenti di migrazioni a lunga distanza, con una varietà di animali che possono anche attraversare interi bacini oceanici al fine di raggiungere aree di foraggiamento o aree di accrescimento idonee (Luschi 2013). Un esempio sono gli elefanti marini settentrionali (*Mirounga angustirostris*), che in primavera migrano dalle coste della California verso l’arcipelago delle isole Aleutine e in autunno ritornano verso le coste californiane (Block et al. 2011).

Le migrazioni delle tartarughe marine sono state e continuano ad essere oggetto di molti studi, per ampliare le conoscenze sulle modalità con cui avvengono questi spostamenti e anche per indagare i meccanismi di orientamento e navigazione utilizzati per orientarsi in un ambiente aperto, come può essere l'oceano. Tutte le specie di tartarughe marine, per quanto siano differenziate nello stile di vita e nelle abitudini alimentari (Hendrickson 1980; Bjorndal 1997), hanno in comune gran parte del ciclo vitale (Carr et al. 1978; Musick and Limpus 1997). Le femmine adulte durante la stagione riproduttiva abbandonano l'ambiente marino per deporre le uova (da 50 a 170) su una spiaggia adatta dove scavano una buca profonda almeno 50–60 cm (Hays et al 1993), che funge da nido. La schiusa delle uova avviene generalmente dopo circa 50-60 giorni dalla deposizione. I piccoli di tartaruga marina (*hatchlings*) risalgono la camera incubatrice e, in genere durante la notte, attraversano rapidamente la spiaggia per raggiungere il mare, orientandosi verso la parte più luminosa dell'orizzonte (Mrosovsky and Shettleworth 1968). Nel successivo processo di allontanamento dalla spiaggia gli *hatchlings* nuotano tenendo una direzione perpendicolare a quella delle onde grazie alla loro capacità di percepirne la direzione anche quando sono sott'acqua ed alla capacità di utilizzare informazioni derivanti dal campo geomagnetico attraverso dei meccanismi di bussola (Lohmann et al. 1997). Una volta al largo gli *hatchlings* rimangono in zone pelagiche per un periodo di tempo variabile da 5 a 10 anni almeno. Dopo aver acquisito buone capacità di nuoto e dimensioni adeguate, le giovani tartarughe della maggior parte delle specie lasciano l'ambiente oceanico per dirigersi verso zone di foraggiamento circoscritte in ambiente neritico, dove porteranno a termine il loro ciclo di sviluppo e rimarranno per gran parte della loro vita. Raggiunta la maturità sessuale, le tartarughe di entrambi i sessi lasciano le aree di foraggiamento e compiono la prima migrazione riproduttiva verso le zone di riproduzione dove avviene l'accoppiamento e la successiva deposizione delle uova.

Nell'arco della stessa stagione riproduttiva le femmine di tartaruga depongono le uova più volte (da 3-4 fino a 9-10) con un intervallo variabile che va dai 10 ai 14

giorni. Al termine del periodo riproduttivo le tartarughe, sia maschi che femmine, ritornano ai propri quartieri di foraggiamento compiendo una migrazione post-riproduttiva tra le spiagge di nidificazione e le zone di foraggiamento neritiche.

La maggior parte delle informazioni disponibili sul comportamento spaziale delle tartarughe riguardano gli spostamenti nella fase post-riproduttiva del ciclo vitale delle tartarughe marine, grazie soprattutto ai risultati ottenuti con la telemetria satellitare (Godley et al. 2008). Il decorso e la portata delle migrazioni post-riproduzione degli adulti variano notevolmente tra le diverse specie di tartarughe, ma due modelli principali sono evidenti (Luschi et al. 2003; Godley et al. 2008). Il primo modello è stato osservato in specie pelagiche come ad esempio la tartaruga liuto (*Dermochelys coriacea*): queste tartarughe dopo la deposizione delle uova non si spostano in aree specifiche neritiche ma si trattengono in mare aperto coprendo vaste distanze senza una meta ben precisa, alla ricerca di aree in cui foraggiare predando macroplankton. Spesso questo comportamento non viene considerato come una migrazione vera e propria ma piuttosto viene definito come un movimento di “vagabondaggio” o soggiorno prolungato in aree di foraggiamento oceaniche (Luschi et al. 2003). Il secondo modello è stato osservato nella maggior parte delle specie di Chelonidi, come ad esempio le tartarughe verdi (*Chelonia mydas*), le quali compiono ben caratterizzate migrazioni post-riproduttive verso zone di foraggiamento precise e individualmente specifiche, che raggiungono compiendo viaggi migratori rapidi e altamente direzionati, anche attraversando estese aree oceaniche (Godley et al. 2008).

1.2 I sistemi di orientamento e navigazione delle tartarughe

Lo stile di vita altamente mobile delle tartarughe marine è dipendente dalla capacità di spostarsi in modo affidabile in ambiente oceanico (Lohmann et al. 2008). Alcuni interessanti risultati sono stati ottenuti sui sistemi di orientamento utilizzati dagli hatchling per muoversi in ambiente marino (Lohmann and

Lohmann 1996), però poco si sa sui sistemi di navigazione utilizzati dalle tartarughe adulte. Gli individui adulti devono affidarsi ad un metodo di orientamento preciso, che permetta di spostarsi anche in mare aperto dove non sembra essere presente nessun riferimento visivo per raggiungere le specifiche spiagge di nidificazione o le zone di foraggiamento in maniera veloce e con una certa precisione. Per far questo, si ritiene che le tartarughe si affidino ad un qualche meccanismo di navigazione, ovvero che siano in grado di orientarsi verso una meta definita e circoscritta in assenza di un contatto sensoriale con quest'ultima.

Nella maggior parte dei casi, la navigazione è un processo suddividibile in due fasi: una prima fase di mappa, che permette all'animale di determinare la propria posizione rispetto alla meta ed una successiva fase di bussola, in cui l'animale determina e mantiene la direzione nello spazio adatta per raggiungere la meta (Kramer 1961). La forma più efficiente di navigazione si ha quando un animale si riferisce a stimoli ottenuti sul luogo in cui si trova per navigare, utilizzando una mappa di navigazione che può essere estesa su aree anche molto grandi (prestazioni di vera navigazione o position-fixing; Papi 1992).

I sistemi di orientamento e navigazione delle tartarughe sono oggetto di studio da molto tempo (Lohmann et al. 2008) e sostanziali progressi sono stati compiuti grazie ad esperimenti di dislocamento e di alterazione del campo magnetico attorno all'animale, sia in condizioni di laboratorio o anche in condizioni naturali, tramite il posizionamento di un piccolo magnete sul capo o sul corpo delle tartarughe (Lohmann 1996; Papi et al. 2000; Lohmann et al. 2007; Luschi et al. 2007). Alcuni risultati ottenuti in questi esperimenti hanno indicato che le tartarughe possono fare uso di stimoli geomagnetici per navigare (Lohmann et al. 2004; Luschi et al. 2007), avendo la capacità di utilizzare un sistema di position-fixing almeno in alcune condizioni (Lohmann et al. 2004). Non è chiaro però se l'impiego di un tale sistema di navigazione sia utilizzato in tutti i movimenti oceanici: gli esperimenti di dislocamento in condizioni naturali hanno infatti spesso mostrato come le tartarughe dislocate non siano sempre in grado di navigare

accuratamente e di far ritorno velocemente all'isola di partenza (Luschi et al. 2001; Hays et al. 2003; Girard et al. 2006), come ci si aspetterebbe se impiegassero sempre un meccanismo di vera navigazione.

D'altra parte, sembra che l'impiego di una bussola da sola non sia sufficiente a spiegare alcune prestazioni di navigazione note nelle tartarughe, come il raggiungimento di isole oceaniche al termine di prolungati viaggi in alto mare. Individuare un bersaglio isolato durante una migrazione di centinaia di chilometri attraverso il mare aperto, infatti, sembra essere estremamente difficoltoso basandosi esclusivamente su un senso direzionale, che non consente la correzione di eventuali errori nei sistemi bussolari o di compensare l'azione di deriva delle correnti oceaniche (Lohmann et al. 2008; Luschi 2013). Ad esempio, nelle tartarughe che raggiungono l'isola di Ascensione, nell'oceano Atlantico meridionale, dopo una migrazione oceanica di circa 2200 km dalla costa brasiliana, è stato stimato che anche una piccola ma sistematica deviazione di pochi gradi dalla direzione prescelta causerà alla fine della migrazione un errore di parecchi chilometri rispetto al bersaglio costituito dall'isola stessa. Una deviazione sistematica di soli 5° rispetto alla direzione prescelta causa un errore di 192 km alla fine della migrazione (Lohmann et al. 2008). Il principale fattore ambientale a cui le tartarughe devono far fronte durante le migrazioni è senza dubbio costituito dalle correnti oceaniche la cui azione di deriva può indurre sostanziali deviazioni lungo una rotta prefissata. Si ritiene che la deriva delle correnti sia impossibile da percepire direttamente in assenza di riferimenti stabili, come in mare aperto (Luschi 2013), per cui, in presenza di deriva, le rotte delle tartarughe risulteranno deviate rispetto alla rotta originaria che avrebbero percorso in assenza di correnti, così come i venti (o i dislocamenti sperimentali) possono deviare la rotta migratoria degli uccelli. Di questa deriva un individuo che migri con un programma spazio-temporale non è cosciente fino a quando non termina la sua migrazione e quindi arriva in un luogo che risulterà essere diverso da quello previsto. L'effetto di deriva che hanno le correnti sulla rotta migratoria delle

tartarughe marine è quindi rappresentabile come un dislocamento naturale a cui gli animali sono soggetti durante i loro movimenti oceanici.

Il raggiungimento dell'obiettivo in queste condizioni potrebbe essere mediato da meccanismi di navigazione aggiuntivi che possano permettere una qualche correzione di questi errori. Una prestazione del genere potrebbe essere consentita attraverso un meccanismo di *beaconing*, cioè affidandosi a stimoli non orientanti che provengono dalla meta e che possono permettere di correggere la rotta una volta che la tartaruga giunga nelle relative vicinanze dell'obiettivo (Hays et al. 2003; Lohmann et al. 2008). Questi stimoli, che non permettono un orientamento diretto dell'animale verso la meta non fornendo un gradiente stimolatorio, sono utili solo se impiegati in combinazione con altri fattori direzionali come i venti o le correnti oceaniche che trasportano le informazioni lontano dalla meta e forniscono indicazioni direzionali.

Esperimenti di dislocamento effettuati sulle tartarughe nidificanti nell'isola di Ascensione (Hays et al. 2003) sono in accordo con questa ipotesi, evidenziando un ruolo di stimoli derivanti dalla meta. Le tartarughe vennero prelevate e dislocate in due punti opposti rispetto all'isola a circa 60 km di distanza: quelle dislocate a nord-ovest rispetto all'isola riuscirono a ritornarvi con più facilità rispetto alle tartarughe dislocate a sud-est, le quali raggiunsero l'isola solo dopo lunghi movimenti erratici (Hays et al. 2003). Questo risultato è stato interpretato come derivante dalla presenza nella zona in questione dei venti alisei, che soffiando da sud-est possono trasportare informazioni derivanti dall'isola stessa, formano una sorta di "piuma" sensoriale che avvantaggiava nel ritorno all'isola gli individui dislocati a nord-ovest rispetto agli altri (Luschi et al. 2001; Hays et al. 2003).

1.3 I programmi Spazio-Temporali

Studi effettuati su alcune specie di passeriformi per analizzarne le capacità di orientamento durante la migrazione (Berthold 1991), hanno portato ad avanzare alcune ipotesi che possono essere prese in considerazione anche per altri migratori a lungo raggio come le tartarughe. In questi esperimenti, eseguiti in condizioni controllate di laboratorio, giovani passeriformi alla loro prima migrazione (soprattutto capinere, *Sylvia atricapilla*) vennero mantenuti per settimane all'interno di gabbie con misuratori di attività per esaminare la durata della loro inquietudine migratoria. Allo stesso tempo, fu rilevato l'orientamento tenuto saggiandoli all'interno di speciali imbuto (imbuto di Emlen: contenitori a forma di imbuto le cui pareti sono tappezzate con carta assorbente o con materiale graffiabile dalle unghie degli animali), in modo da valutare l'orientamento esibito durante il periodo migratorio rispetto ad una direzione di riferimento, rappresentata dai luoghi di svernamento specie specifici (Berthold 1991). I dati ottenuti dagli individui saggiati in cattività sono stati confrontati con il comportamento dei conspecifici liberi in natura. In questi esperimenti i giovani passeriformi hanno dimostrato di mantenere all'interno degli imbuto lo stesso orientamento tenuto dai conspecifici in natura, ed anche la durata dell'inquietudine migratoria corrispondeva, a grandi linee, alla durata del viaggio migratorio affrontato dai conspecifici in natura (Berthold 1991). Anche i comportamenti pre-migratori, come ad esempio l'iperfagia ed il conseguente aumento di peso, seguivano gli stessi ritmi stagionali seguiti dagli individui in natura.

Sulla base di questi risultati è stato ipotizzato che i giovani Passeriformi siano geneticamente programmati a mantenere una determinata rotta migratoria e che queste informazioni genetiche specificino sia la durata del volo migratorio che la direzione (o le direzioni) da tenere durante la migrazione (Berthold 1991). Un tale programma spazio-temporale di migrazione (o meccanismo "clock-and-compass", derivando dall'impiego di un orologio e una o più bussole biologiche) consente ai giovani uccelli di raggiungere "automaticamente" le zone di svernamento specie

specifiche, che non hanno mai visitato in precedenza, anche viaggiando da soli. Il vantaggio di utilizzare una navigazione di questo tipo sta nell'aver a disposizione delle informazioni endogene che l'animale sfrutta già nella prima migrazione, ma questo tipo di navigazione non prevede la capacità dell'animale di correggere la sua direzione rispetto alla meta nel caso intervengano deviazioni o errori durante il viaggio. Ad esempio nell'esperimento di dislocamento di Perdeck (1958), gli storni giovani sottoposti a dislocamento sperimentale non furono in grado di modificare il proprio orientamento dopo il dislocamento, ma continuarono a mantenere quello previsto geneticamente senza correggere il dislocamento stesso (e quindi finendo in aree distanti dai luoghi di foraggiamento tipici della propria popolazione). Questi animali non hanno evidentemente un meccanismo di position-fixing, che altrimenti permetterebbe loro di individuare la loro nuova posizione rispetto alla meta e di raggiungerla elaborando un nuovo orientamento direzionale dopo il dislocamento.

Una forma di navigazione a clock-and-compass è stata recentemente ipotizzata anche per le farfalle monarca (*Danaus plexippus*), che sono note compiere delle migrazioni annuali a lunga distanza. La migrazione delle farfalle monarca è suddivisibile in una prima fase poligenerazionale che porta generazioni successive di farfalle dalle zone di svernamento nel Messico verso varie aree del nord America per la riproduzione, ed una seconda fase monogenerazionale con cui le farfalle nate nelle zone settentrionali ritornano verso le zone del Messico in cui svernano. Gli individui che migrano in questa fase sono, quindi, alla loro prima migrazione e non hanno mai visitato le aree di svernamento. Esperimenti di dislocamento effettuati su farfalle prelevate nelle aree di riproduzione hanno dimostrato che esse, come gli storni, non sono in grado di compensare lo spostamento dovuto al dislocamento sperimentale (Mouritsen et al. 2013). Ciò ha fatto ipotizzare che anche le farfalle monarca utilizzino un programma spazio-temporale per migrare, che in certe condizioni potrebbe anche permettere il ritrovamento di località specifiche e di limitata estensione come le zone di svernamento (Mouritsen et al. 2013).

1.4 Ruolo delle correnti oceaniche nelle navigazioni in mare

Le correnti sono un elemento fondamentale negli equilibri oceanici e possono avere un grande impatto sui movimenti degli animali che vivono e si spostano all'interno di questo ambiente. Ad esempio, le correnti possono disperdere piccoli animali o vegetali, che non hanno capacità e le caratteristiche fisiche adeguate a contrastare la forza della corrente, influenzando la loro abbondanza e distribuzione (Fossette et al. 2012). In un ambiente soggetto a queste forze, le rotte migratorie post-riproduttive ricostruite dai dati di tracking satellitare, saranno il risultato della somma tra il movimento attivo dell'animale (nuoto) e il drift o deriva dovuto all'azione delle correnti superficiali. La stima delle correnti oceaniche lungo le rotte migratorie può consentire deduzioni importanti sul contributo di questi fattori ambientali sul comportamento spaziale dell'animale (Luschi et al. 2003; Gaspar et al. 2006).

Per stimare le correnti possono essere applicati metodi diretti e indiretti. Generalmente si utilizzano 3 approcci: 1) l'uso di boe (misure dirette), permette di tracciare traiettorie che forniscono informazioni generali sull'andamento delle correnti superficiali; 2) le osservazioni satellitari (indirette) registrate a intervalli regolari, vengono usate quando le misurazioni in situ non sono possibili oppure 3) i Modelli di Circolazione Oceanica (OGCM) (indiretti). La scelta del metodo da applicare è correlata con il tipo di analisi e di risultati che si vogliono ottenere. Gli OGCM sono un tipo di modello matematico che tramite una equazione descrive i flussi di corrente grazie all'uso di informazioni come i venti presenti, i flussi di galleggiamento, le variazioni termiche. Per quanto possano avere una risoluzione spaziale e temporale maggiore, rispetto all'uso delle boe, le correnti simulate con questi metodi possono non rappresentare correttamente tutti i processi fisici (Fossette et al. 2012). Nell'esperimento condotto da Carr (1987) le traiettorie ricavate dalle boe sono state utilizzate per mostrare la variabilità dei flussi di corrente nel Nord Atlantico, suggerendo che gli hatchling di tartarughe marine appena nati sulle coste della Florida venivano passivamente trasportati dalle

correnti del Nord Atlantic gyre, verso le Azzorre. Quindi l'uso delle traiettorie delle boe può fornire informazioni generali sulla circolazione oceanica ma spesso queste traiettorie non ricoprono una superficie sufficiente a fornire stime attendibili, inoltre, il percorso di una singola boa potrebbe non seguire il percorso "tipo" di una tartaruga. Le osservazioni satellitari hanno un'ottima copertura spaziale e temporale, tuttavia la loro funzionalità è ridotta su analisi che prevedono l'uso di una scala spazio-temporale più piccola. Ognuno di questi metodi può essere utilizzato e si possono ottenere complessivamente dei risultati attendibili ma, per una analisi completa di tutti gli aspetti, se possibile, è consigliato utilizzare e confrontare un metodo diretto e indiretto all'interno dello stesso studio (Fossette et al. 2012).

Negli ultimi anni è aumentato l'interesse della comunità scientifica proprio sull'effetto che le correnti marine possono esercitare sul comportamento delle tartarughe durante i loro movimenti e soprattutto, se questi effetti (come la deriva) vengano percepiti e in qualche modo corretti dalle stesse. Nello studio condotto a Mayotte nelle isole Comore per testare il ruolo delle informazioni geomagnetiche nella navigazione delle tartarughe verdi (Luschi et al. 2007) condotto a Mayotte, il comportamento delle tartarughe in relazione alle correnti oceaniche presenti risultò variabile: in alcuni casi il movimento delle tartarughe era diretto contro il flusso di corrente mentre in altri casi il movimento era diretto nella solita direzione della corrente ma, in nessuna delle tartarughe analizzate venne individuata una compensazione della deriva prodotta dalle correnti. Non si può quindi, affermare con certezza l'esistenza di un comportamento specifico da parte delle tartarughe nei confronti delle correnti. Un altro esperimento condotto sulle tartarughe liuto dimostrò che queste tartarughe non mantenevano un orientamento preciso rispetto alla corrente, sia durante i movimenti migratori lineari (o *rettilinei*) che durante la permanenza in specifiche aree di foraggiamento oceanico e questo ha portato a pensare che gli animali non fossero in grado di determinare né la corrente né la sua direzione (Galli et al. 2012).

1.5 Scopo della tesi

Scopo del presente studio è saggiare l'ipotesi che le tartarughe marine adulte, come i giovani passeriformi, utilizzino un programma spazio-temporale per migrare, riferendosi cioè ad informazioni endogene sulla direzione da seguire e sulla durata del viaggio per raggiungere i vari. Le tartarughe potrebbero ad esempio migrare dal luogo di riproduzione verso le aree di foraggiamento mantenendo una determinata direzione per un certo periodo di tempo, in modo da giungere almeno nell'area generale in cui sono localizzate le zone di foraggiamento. Come descritto sopra, un tale sistema potrebbe essere però completamente dipendente dall'azione di agenti devianti come le correnti oceaniche, per cui, per valutare la potenziale funzionalità di un sistema clock-and-compass nelle migrazioni delle tartarughe, è cruciale stabilire quale sia l'effetto prodotto dalla deriva durante i viaggi migratori delle tartarughe. Una valutazione di questo tipo è oggi possibile grazie alle nuove tecnologie disponibili: i viaggi migratori compiuti dalle tartarughe adulte si possono ricostruire grazie alla telemetria satellitare (vedasi paragrafo 2.2 Materiali e Metodi, *Elaborazione ed interpolazione dei dati satellitari Argos*), mentre gli elaborati modelli oceanografici menzionati sopra (paragrafo 1.4) consentono di avere una stima affidabile e dettagliata delle correnti che erano presenti lungo la rotta delle tartarughe. In questo lavoro di tesi, ho impiegato queste due fonti di informazione per due scopi specifici: 1) stimare l'entità dell'effetto prodotto dalle correnti sui tratti oceanici di rotte migratorie di tartarughe adulte precedentemente ricostruite via satellite e 2) valutare se le rotte migratorie in questione possano in effetti derivare dall'affidamento ad un programma spazio-temporale o clock-and-compass.

Capitolo 2

MATERIALI E METODI

2.1 Tartarughe marine oggetto di studio

Nel presente lavoro sono state analizzate le rotte migratorie di gruppi di femmine adulte di tartarughe marine, appartenenti a 3 popolazioni differenti:

- Nove femmine di tartaruga comune (*Caretta caretta*) nidificanti lungo tra la costa ionica della Calabria e la Sicilia (Tabella 2.1) che migrano verso zone di foraggiamento lungo le coste tunisine (Figura 2.1).

- Sette tartarughe verdi (*Chelonia mydas*) nidificanti sulla spiaggia di Saziley, a Mayotte (Tabella 2.2), l'isola più orientale dell'arcipelago delle Comore, nell'oceano Indiano occidentale che migrano verso le coste continentali africane (Mozambico e Tanzania) (Figura 2.2).

- Cinque tartarughe verdi (*Chelonia mydas*) nidificanti sull'isola di Ascensione (Tabella 2.3), nell'Oceano Atlantico meridionale, che migrano verso luoghi di foraggiamento lungo le coste brasiliane (Luschi et al. 1998) (Figura 2.3).

Le rotte migratorie di queste tartarughe erano state ricostruite tramite telemetria satellitare (vedasi paragrafo 2.2, *Elaborazione ed interpolazione dei dati satellitari Argos*) dopo l'applicazione di apposite trasmettenti collegate al sistema Argos. Le trasmettenti erano state incollate al centro del carapace seguendo metodologie standard (Luschi et al. 2007), avvicinando le femmine sulle spiagge di nidificazione subito dopo la deposizione delle uova. Le localizzazioni ottenute dal sistema satellitare erano state opportunamente filtrate in precedenti studi (Luschi et al. 1998; Fratello 2006; Cerritelli 2014) applicando una soglia di velocità massima tra localizzazioni successive (Luschi et al. 1998), in modo da ottenere

una ricostruzione affidabile delle rotte tenute dalle tartarughe. Nel presente studio, delle intere rotte migratorie ricostruite è stato considerato solo il tratto percorso in mare aperto, escludendo quindi i movimenti a piccola scala pre e post-migratori. Per le tartarughe di Mayotte inoltre sono stati esclusi i movimenti compiuti tra isole vicine.

Anno	Tartaruga	Data inizio Migrazione	Giorni di Migrazione
2009	Esperia	29/07/2009	17
2010	Kalabria	31/07/2010	15
2010	Lacinia	19/07/2010	14
2011	Ellenia	08/07/2011	13
2011	Isodia	22/07/2011	21
2012	Kalabria	30/07/2012	16
2012	Lacinia	19/07/2012	16
2013	Eracleia	13/08/2013	11
2014	Ellenia	28/07/2014	19

Tabella 2.1 Tartarughe nidificanti nel Mediterraneo. Per tre tartarughe (Kalabria, Lacinia, Ellenia) è stato possibile studiare la rotta migratoria in due successive stagioni riproduttive.

Anno	Tartaruga	Data partenza dalle Comore	Giorni di Migrazione
2004	Canetton	14/08/2004	6
2004	Heloise	21/06/2004	7
2005	Cecile	04/07/2005	6
2005	Gwenadu	23/07/2005	4
2005	Leya	29/07/2005	6
2005	Lucette	04/07/2005	9
2005	Nyamba	20/06/2005	14

Tabella 2.2 Tartarughe nidificanti a Mayotte, le date riportate si riferiscono al tratto della rotta migratoria considerata.

Anno	N° PTT	Data inizio Migrazione	Giorni di Migrazione
1997	6611	13/05/1997	35
1997	6614	23/06/1997	39
1997	11682	02/07/1997	36
1998	4395	29/06/1998	31
1998	4394	03/06/1998	39

Tabella 2.3 Tartarughe nidificanti ad Ascensione, le date riportate si riferiscono al tratto della rotta migratoria considerata.

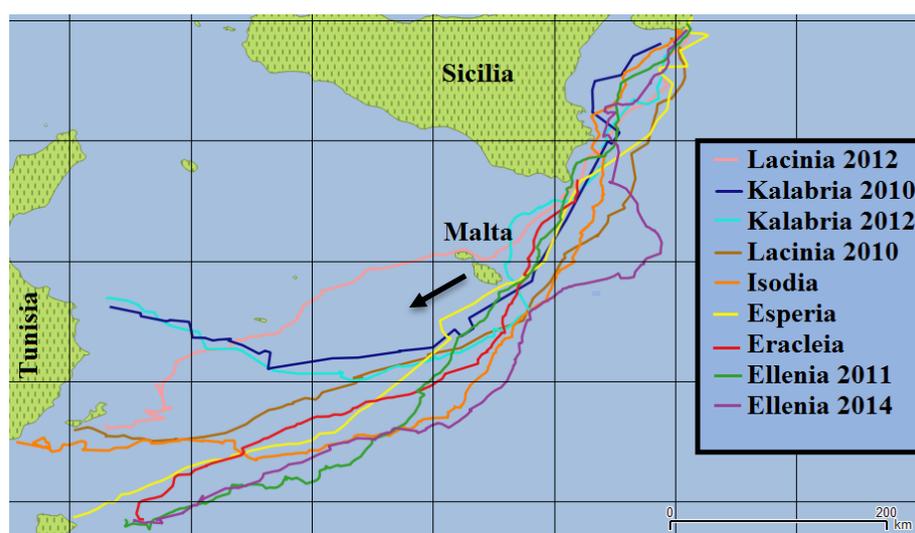


Figura 2.1 Rotte migratorie post riproduttive delle 6 tartarughe comuni nidificanti in Calabria e dirette verso i siti di foraggiamento situati lungo le coste tunisine.

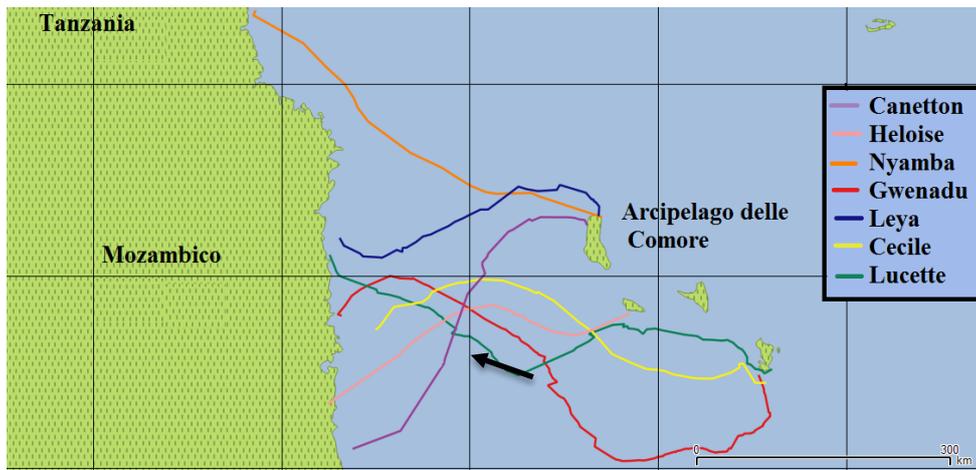


Figura 2.2 Rotte migratorie post riproduttive delle 7 tartarughe verdi nidificanti nell'isola di Mayotte e dirette verso le coste africane.

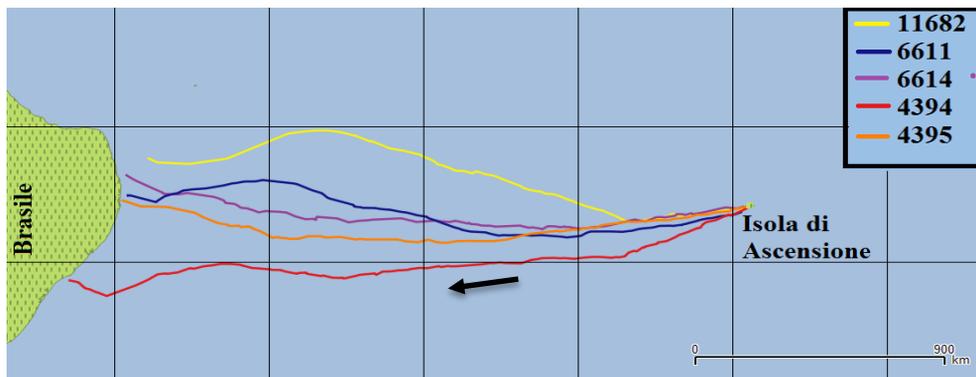


Figura 2.3 Rotte migratorie post riproduttive di 5 tartarughe verdi nidificanti nell'isola di Ascensione e dirette verso i loro siti di foraggiamento situati lungo le coste del Brasile.

2.2 Elaborazione ed interpolazione dei dati satellitari Argos

La telemetria animale include tutti i metodi che consentono di ottenere informazioni su un animale libero sfruttando sistemi remoti. Esistono diverse tecniche per conoscere la posizione dell'animale e nel caso delle tartarughe marine la più usata è la telemetria satellitare Argos (Luschi 2013).

La telemetria satellitare permette di ottenere in tempo reale informazioni sulla posizione dell'animale e quindi di ricostruire a posteriori i suoi spostamenti. Questo sistema, chiamato Argos, fu creato negli anni '70 dalla collaborazione tra il CNES (Centre National d'Etudes Spatiales, l'agenzia spaziale francese), la NASA (National Aeronautics and Space Administration, USA) e il NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration, USA) e oggi comprende 8 satelliti che si trovano in orbita polare ad una altezza di 850 km e coprono un'area di circa 5000 km di diametro sulla superficie terrestre. Ogni satellite impiega 101 minuti per compiere un giro completo della terra e, ad ogni rivoluzione, ruota la propria orbita di circa 25° rispetto alla precedente. Il sistema Argos funziona applicando una trasmittente, chiamata PTT (*Platform Transmitter Terminal*), sull'animale che invia un segnale radio ad alte frequenze (circa 401 MHz) ai satelliti in orbita ogni 40 - 50 secondi. Il segnale viene quindi ricevuto dai satelliti che ne registrano le caratteristiche (soprattutto la precisa frequenza del segnale in arrivo) e lo inviano alle stazioni riceventi regionali che sono dislocate in vari punti della terra. Queste stazioni convogliano poi le informazioni a due stazioni centrali (*ground stations*), una a Washington e una a Tolosa, dove le informazioni vengono raccolte, processate e infine inviate agli utenti (Figura 2.4).

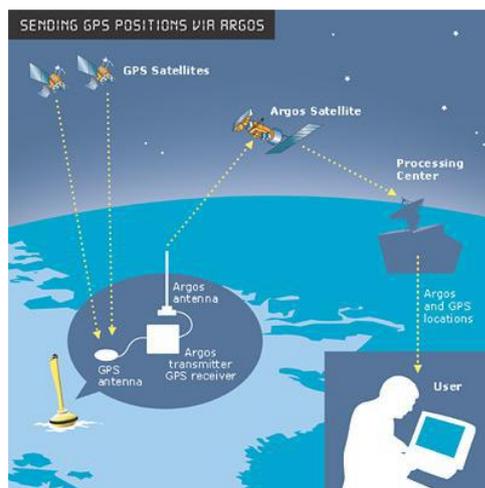


Figura 2.4 Schema riassuntivo funzionamento del sistema Argos. (fonte: *Argos user's manual*)

Il processo di localizzazione del sistema Argos è piuttosto complesso e si basa sulla misurazione dell'effetto Doppler dei segnali ricevuti dai PTTs. In questo modo il sistema satellitare compie il processo di localizzazione, elaborando i dati ricevuti dai satelliti e identificando così il punto sulla superficie terrestre in cui l'animale si trova (Luschi 2013). Questo processo può avvenire solo quando si hanno almeno due contatti successivi tra trasmittente e satellite, che devono essere avvenuti nell'arco di tempo in cui il satellite è in visibilità nella zona in cui si trova la trasmittente. Tutte le localizzazioni, o fixes, che i centri di elaborazione determinano vengono poi automaticamente suddivise in classi di accuratezza o Location Class (LC), in funzione di vari parametri e in particolare del numero di contatti tra satellite e PTT avvenuti durante lo stesso "overpass", circa 10 minuti (Tabella 2.4).

<i>CLASSE</i>	<i>TIPO</i>	<i>ERRORE STIMATO</i>	<i>NUMERO DI CONTATTI (tra il satellite e il PTT)</i>
<i>G</i>	<i>GPS</i>	<i><100m</i>	<i>1 Contatto o più</i>
<i>3</i>	<i>Argos</i>	<i><250m</i>	<i>4 Contatti o più</i>
<i>2</i>	<i>Argos</i>	<i>250m < <500m</i>	<i>4 Contatti o più</i>
<i>1</i>	<i>Argos</i>	<i>500m < <1500m</i>	<i>4 Contatti o più</i>
<i>0</i>	<i>Argos</i>	<i>>1500m</i>	<i>4 Contatti o più</i>
<i>A</i>	<i>Argos</i>	<i>Nessuna precisione stimata</i>	<i>3 Contatti</i>
<i>B</i>	<i>Argos</i>	<i>Nessuna precisione stimata</i>	<i>1 o 2 contatti</i>
<i>Z</i>	<i>Argos</i>	<i>Localizzazione non valida</i>	<i>---</i>

Tabella 2.4. Argos classi di accuratezza o Location Class (LC).

Questo sistema presenta vantaggi notevoli, tra cui quello di poter seguire quasi in tempo reale gli spostamenti dell'animale e di poterne ricostruire i percorsi compiuti. L'informazione principale fornita dal satellite è la posizione del PTT (latitudine, longitudine, data e ora del contatto con il PTT) con le relative classi di localizzazione, ma è possibile ricavare anche altre informazioni utilizzando

trasmettitori con particolari sensori integrati, come, ad esempio, sensori per misurare la temperatura dell'acqua o per registrare la profondità raggiunta dall'animale (Time Dept Recorders).

Allo stesso tempo ci sono svantaggi da non sottovalutare; uno di questi è la dimensione delle trasmittenti che non è trascurabile, pertanto è molto difficile utilizzare questo sistema con animali piccoli. Inoltre non sempre il PTT può trovarsi nella zona di copertura di un satellite, in questo caso tutte le informazioni che la trasmittente invierà non verranno ricevute dal satellite e saranno perse. Gli svantaggi più grandi si hanno quando si intende usare il sistema in ambiente acquatico; le trasmittenti non possono infatti inviare segnali quando sono immerse, quindi il sistema è adatto solo per animali che emergono per respirare o che fanno emergere almeno una parte del loro corpo, come una pinna. In secondo luogo l'animale dovrà rimanere emerso per un tempo sufficiente a garantire ripetuti contatti PTT - satellite nello stesso "overpass". Anche per questo motivo nelle tartarughe marine le trasmittenti sono applicate sulla parte centrale del carapace, in questo modo al momento dell'affioramento il PTT rimarrà per il maggior tempo possibile emerso. Un'ulteriore accorgimento utilizzato nei modelli di PTT per animali marini è l'aggiunta di speciali interruttori chiamati *salt water switch* che, chiudendo un circuito quando l'animale è in immersione, impediscono le trasmissioni al satellite, in modo da prolungare l'autonomia delle batterie.

I dati da cui è iniziato il mio lavoro consistevano in localizzazioni Argos precedentemente filtrate con una soglia di velocità. Questi sono stati poi interpolati per ottenere localizzazioni più omogenee temporalmente, che scandissero regolarmente la rotta. L'interpolazione è stata effettuata con il pacchetto "adehabitatLT" del programma R (*The R Project for Statistical Computing*, <http://www.r-project.org/>) scegliendo 4 ore come intervallo di interpolazione per la quantificazione del contributo delle correnti sui movimenti delle tartarughe, ottenendo così rotte con 6 localizzazioni al giorno. Questa scelta è stata mantenuta costante per tutte e tre i gruppi considerati.

I dati utilizzati per creare il modello di simulazione delle rotte migratorie sono stati interpolati a 24 ore, ottenendo così rotte con una localizzazione giornaliera. Per le tartarughe oggetto di studio a Mayotte, inoltre ho effettuato una seconda interpolazione a 6 ore così da ottenere 4 localizzazioni giornaliere. Dalla routine di R si ottengono file con i dati interpolati che ho poi adattato per le successive elaborazioni, conservando solamente le colonne relative alla latitudine, longitudine e data/ora. Ho quindi aggiunto una colonna "day", con il giorno del relativo fix, che è servita successivamente per l'estrapolazione dei punti corrente.

2.3 Dati sulle correnti oceaniche

Le informazioni sulle correnti oceaniche impiegate nella mia analisi sono state scaricate da 2 database differenti presenti in rete. Entrambi questi database forniscono stime della direzione e intensità delle correnti, superficiali e non, in una data area, derivanti da modelli oceanografici che assimilano varie osservazioni rese disponibili da satelliti e altri strumenti come boe, galleggianti o piattaforme. Le correnti presenti nel Mar Mediterraneo sono state ottenute dal programma Copernicus/MyOcean (<http://marine.copernicus.eu>), precedentemente conosciuto come GMES (Global Monitoring for Environment and Security). Copernicus è un programma spaziale Europeo per l'osservazione e il monitoraggio dell'ambiente marino, ed è stato progettato per rispondere ai problemi in campo ambientale. Copernicus utilizza informazioni satellitari e osservazioni in situ per fornire analisi e stime giornaliere, sia passate che future, dei principali fattori oceanografici, che offrono la possibilità di osservare e anticipare gli eventi dell'ambiente marino. Il modello OGCM (Ocean General Circulation Model) segue un programma NEMO-OPA versione 3.2 (Nucleus for European Modelling of the Ocean-Ocean Parallelise) ed è stato implementato nel Mediterraneo con una risoluzione della griglia orizzontale di 1/16 di grado e 72 livelli verticali distanziati in modo non uniforme con i quali si suddivide l'intero bacino. I dati previsti dal modello sono molteplici e comprendono, oltre alla velocità e direzione delle correnti, le anomalie

del livello del mare, la temperatura della superficie del mare, la concentrazione della clorofilla, profili di temperatura e salinità in situ e copertura dei ghiacci. Il modello permette di ottenere dati a partire dal 1987.

Nel nostro caso è stato utilizzato il database “Mediterranean Sea Physics Reanalysis (1987-2013)” l’unico tra quelli dell’area mediterranea, che fornisce dati di corrente giornalieri. L’area di interesse per la quale scaricare i dati è stata determinata in base alle rotte delle tartarughe, in modo tale che tutte le rotte fossero comprese. Tra le possibili variabili sono state scaricate solo le due componenti della corrente, meridionale (v) e zonale (u), espresse in m/s, stimate per il livello di profondità più superficiale disponibile (-1.47m) con risoluzione temporale di 1 giorno. Le correnti sono state stimate per il livello più superficiale tra quelli disponibili, visto che la tartarughe comuni sono note muoversi negli strati più superficiali della colonna d’acqua durante le fasi di moto attivo (Lutcavage and Lutz 1997; Hays et al. 2001; Hochscheid 1999)

Le informazioni sulle correnti nell’Oceano Atlantico e Indiano sono state ottenute considerando un altro modello, HYCOM (<https://hycom.org>). HYCOM utilizza il sistema NCODA (Navy Coupled Ocean Data Assimilation) per l’assimilazione dei dati. Il sistema NCODA utilizza il modello di previsione e assimila osservazioni disponibili dai satelliti altimetrici dando informazioni sulla temperatura superficiale del mare in situ. La risoluzione della griglia è di 1/12.5 di grado. Il modello permette di ottenere informazioni a partire dal 1995. Tra i possibili dataset disponibili è stato scelto “HYCOM + NCODA Global 1/12° Reanalysis” poiché conteneva i dati per tutti gli anni in cui le tartarughe oggetto di studio avevano compiuto la migrazione. Come nel caso precedente, sono state selezionate aree di interesse (contenenti tutte le rotte delle tartarughe), per cui sono stati scaricati dati sulle due componenti della corrente (zonale e meridionale) a risoluzione giornaliera per la profondità di 2 metri.

2.4 Quantificazione del contributo delle correnti sui movimenti delle tartarughe

Per valutare l'influenza delle correnti oceaniche sul moto effettivo delle tartarughe monitorate è stato necessario riferire i dati sulle correnti scaricati ad ogni singolo giorno della rotta migratoria di ogni tartaruga considerata, in modo da associare ciascuna localizzazione interpolata con il dato di corrente più vicino. Per fare questo è stata creata una routine apposita in R che, partendo dai fix interpolati della tartaruga, estraeva dai dati di corrente dell'area di interesse le due componenti del vettore di corrente, più vicino nello spazio e nel tempo. Da questa elaborazione si sono ottenuti una serie di punti corrente giornalieri contenenti i valori delle due componenti della corrente calcolate per ogni singolo giorno.

Come descritto in precedenza (vedasi paragrafo 1.4 *Ruolo delle correnti nelle navigazioni in mare*), il movimento della tartaruga rispetto al terreno che osserviamo dai dati di tracking satellitare (vettore G) è in realtà il risultato della somma del movimento attivo dell'animale (vettore S) e dell'azione delle correnti (vettore C). E' pertanto possibile determinare l'effettivo movimento attivo della tartaruga sottraendo ai vettori che descrivono il movimento rispetto al terreno i corrispondenti vettori di corrente (Figura 2.5).

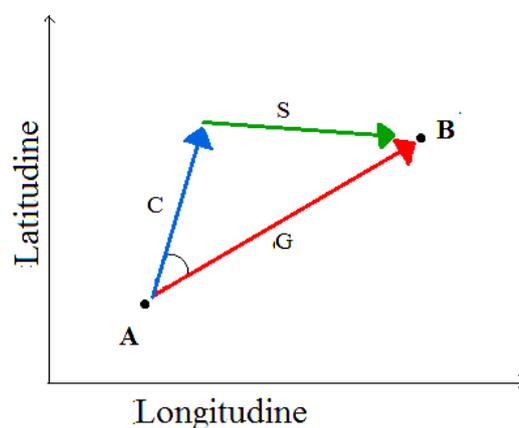


Figura 2.5 Il movimento della tartaruga (in rosso) è rappresentato dal vettore G e sarà dato dalla somma vettoriale tra il vettore C dato dall'azione della corrente (in blu) e il vettore S dato dal nuoto attivo della tartaruga (in verde). L'angolo rappresenta la deriva o drift

Questa sottrazione vettoriale è stata effettuata tramite un foglio di calcolo Microsoft Excel in cui sono stati inserite le localizzazioni interpolate delle tartarughe (latitudine, longitudine e data) e i corrispettivi dati sulla componente zonale e meridionale delle correnti ottenuti dai modelli oceanografici. In questo modo è stato possibile calcolare le componenti zonali e meridionali del vettore S che rappresenta il nuoto attivo di ciascuna tartaruga semplicemente sottraendo le corrispondenti componenti del vettore C da quelle del vettore G.

Le componenti del vettore S risultano quindi determinate come:

$$u(S) = u(G) - u(C)$$

$$v(S) = v(G) - v(C)$$

Alla fine della procedura, per ciascuna localizzazione (interpolata) di una tartaruga sono state quindi determinate le componenti u e v dei tre vettori G, C e S.

2.5 Modello di simulazione delle migrazioni

Per valutare la nostra ipotesi che anche le tartarughe marine utilizzino un programma spazio-temporale durante la migrazione post-riproduttiva, è stata sviluppata una routine R con la quale vengono simulate rotte migratorie seguite da tartarughe virtuali che migrano dalle zone di nidificazione ai siti di foraggiamento impiegando una navigazione vettoriale. In questo modello le tartarughe virtuali partono da un punto di partenza specifico in una data specifica corrispondenti a quelli delle tartarughe reali compiendo un movimento attivo, determinato da una velocità costante e da una o due direzioni di movimento. Abbiamo denominato questo vettore, che è corrispondente al vettore S calcolato nelle tartarughe reali, vettore M. Per ogni punto lungo la rotta simulata, questo vettore M viene sommato al vettore di corrente più vicino al punto in questione, ottenuto dalla griglia di

vettori determinati dal modello oceanografico HYCOM o MyOcean. In questo modo si ottiene un vettore che descrive il movimento ground-related della tartaruga virtuale in quelle condizioni. Il modello è così in grado di calcolare lo spostamento geografico della tartaruga virtuale che si muove con la velocità e la direzione codificata da questo vettore ground-related per un periodo di tempo di 24 ore (oppure 6 ore nel caso della seconda prova su Mayotte), determinando così la localizzazione successiva della tartaruga virtuale in cui il processo viene ripetuto daccapo (Figura 2.6).

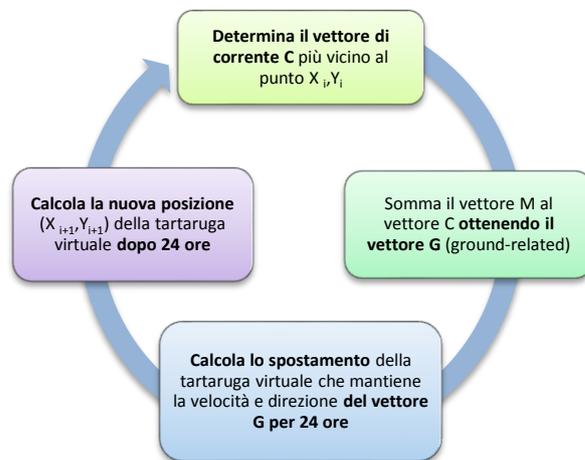


Figura 2.6 Schema del procedimento seguito dal modello per calcolare gli spostamenti di una tartaruga virtuale che si muove da un punto (X_i, Y_i) con una velocità a direzione definite dal vettore M (es. velocità di 2 km/h, direzione di 210°) verso un punto successivo (X_{i+1}, Y_{i+1})

Il modello sviluppato considerava la possibilità che la tartaruga virtuale mantenesse una singola direzione di movimento per tutto il percorso o la cambiasse dopo un certo numero di giorni. La scelta della direzione da tenere è soggetta ad un errore estratto a caso da una distribuzione di Von Mises con parametro di concentrazione k (mantenuto costante uguale a 10) centrata sulla direzione specificata. La velocità della tartaruga simulata, il numero di giorni totali di

migrazione e il numero di giorni in cui essa manteneva la prima direzione può essere specificato nel modello.

Per ogni caso (corrispondente ad una tartaruga reale) venivano effettuate 500 simulazioni (200 per le tartarughe del Mediterraneo) con differenti combinazioni di parametri, variando la velocità e la/e direzione/i di movimento, e il numero di giorni dopo cui avveniva il cambiamento di direzione. Il valore della velocità veniva inizialmente impostata uguale a quella del vettore S della tartaruga reale (VelS) e, se necessario, era variata fino ad ottenere una rotta simulata il più possibile simile alla rotta reale. La direzione di movimento inizialmente scelta era corrispondente alla beeline tra punto di partenza e punto di arrivo oppure, nel caso delle tartarughe nel Mediterraneo, alle due direzioni che minimizzavano la distanza tra le aree di nidificazione e il sito di foraggiamento, circumnavigando la Sicilia ed evitando Malta. In quest'ultimo caso, avendo, quasi tutte, seguito una rotta reale che circumnaviga la Sicilia, è stato aggiunto nella routine di R l'opzione "Land" che valuta se ogni punto ottenuto nelle simulazioni cadeva su terraferma o meno, al fine di ottenere delle simulazioni che non attraversassero la Sicilia o Malta. Visto che l'introduzione di questo controllo rallenta enormemente l'esecuzione della routine, per queste 8 rotte sono state effettuate 200 (e non 500) simulazioni. Tutti questi parametri poi sono stati variati, a seconda del gruppo di tartarughe, in modo da far risultare le rotte simulate il più possibile simili a quelle percorse dalla tartarughe reali (Figura 2.7).

La bontà della simulazione, ovvero quanto le rotte simulate rappresentassero la rotta reale in questione, è stata valutata determinando per ogni combinazione di parametri un "indice di somiglianza" ottenuto nel seguente modo. Per ogni punto della rotta simulata, veniva calcolata la sua distanza dal corrispondente punto della rotta reale in modo da ottenere, per ogni simulazione, la distanza media lungo la rotta (ottenuta dalla divisione della somma delle distanze per il numero totale di localizzazioni della rotta simulata). Per ciascun insieme di simulazioni, è stato poi calcolato il valore medio di questa distanza (e la sua deviazione standard), che

rappresenta l'indice di somiglianza di una determinata combinazione di parametri. L'indice di somiglianza così determinato è stato impiegato per confrontare differenti combinazioni di parametri impiegate per simulare una determinata rotta: la combinazione che portava al valore minore di questo indice veniva considerata come più rappresentativa della rotta in questione.

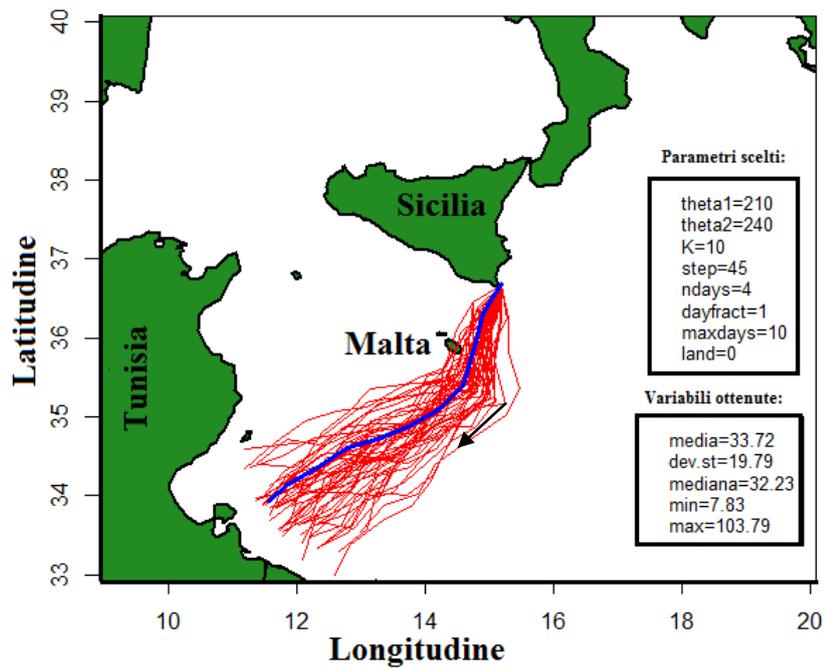


Figura 2.7 Esempio di simulazione del movimento di una tartaruga marina. In blu la rotta reale percorsa dalla tartaruga e in rosso le rotte simulate dalle tartarughe virtuali. In legenda sono riportati i parametri scelti e i valori ottenuti che permettono di avere una stima della bontà della simulazione.

Capitolo 3

RISULTATI

3.1 Quantificazione del contributo delle correnti sui movimenti delle tartarughe

Tartarughe del Mediterraneo

I dati analizzati hanno fornito risultati omogenei con poche eccezioni, mostrando che la velocità della corrente è in genere molto bassa, per cui l'andamento della velocità ground-related e della velocità effettiva della tartaruga risultano simili.

Lo stesso si può dedurre dalle medie delle tre velocità considerate per ogni tartaruga (Figura 3.1); la velocità della corrente ha infatti valori che variano da 0.3 km/h ad un massimo di 0.6 km/h, mentre le velocità di spostamento ground-related (vettore G) sono superiori a 1.7 km/h. In altri termini, il contributo della corrente al nuoto attivo della tartaruga sembra essere molto limitato.

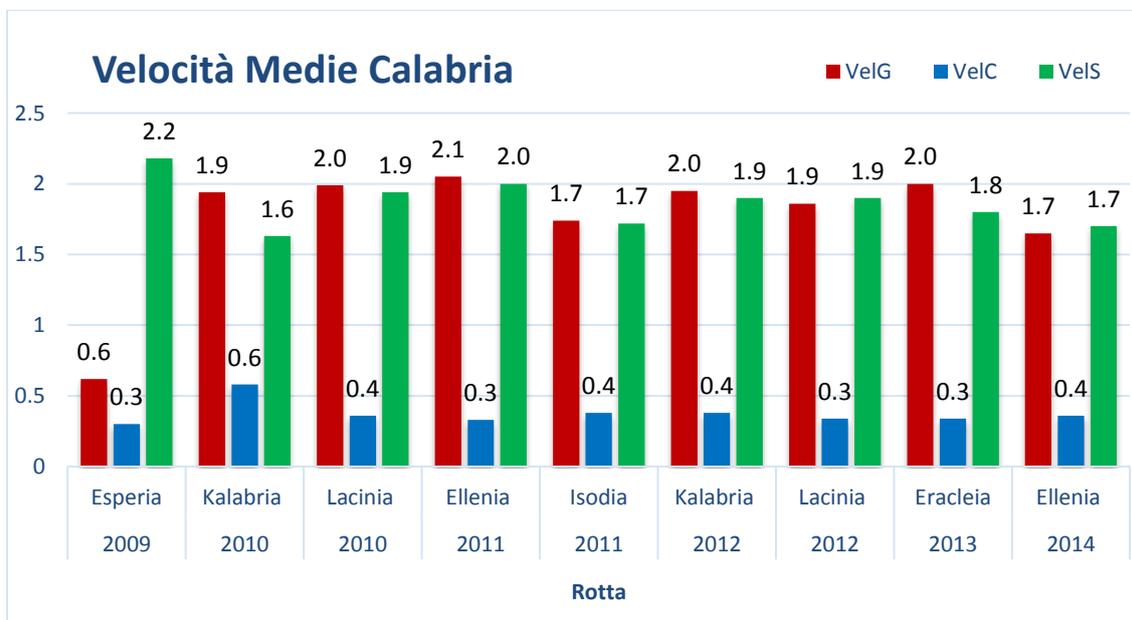
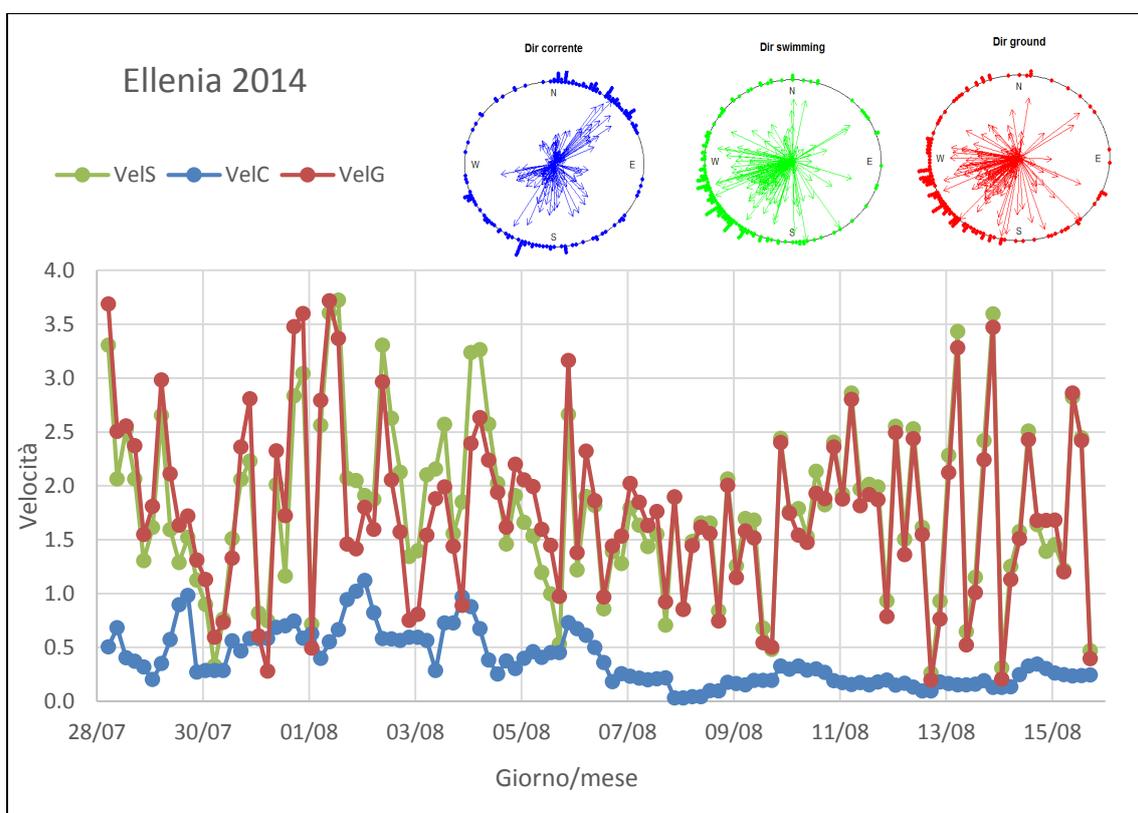


Figura 3.1. Medie delle velocità del vettore G (rosso), S (verde), e C (blu) calcolate per ogni tartaruga.

Di conseguenza, la distribuzione circolare delle direzioni della componente di nuoto attivo della tartaruga (vettore S), è molto simile alla distribuzione circolare delle direzioni del vettore G. Le distribuzioni circolari della direzione della corrente risultano in genere molto variabili, con i singoli vettori generalmente deboli in intensità (Figura 3.2, i restanti grafici si trovano in Appendice). Ad esempio, per la tartaruga Isodia, la distribuzione circolare dei vettori G e S mostra un orientamento verso sudovest molto simile, mentre la distribuzione circolare della corrente è molto più dispersa (Figura 3.2). Qualora lo spostamento complessivo della tartaruga fosse stato determinato dalla corrente più che dal movimento attivo della tartaruga, la distribuzione circolare dei vettori G risulterebbe più simile alla distribuzione circolare dei vettori C. Questi risultati dimostrano che, nello spostamento complessivo dell'animale il contributo maggiore è dato dal nuoto attivo della tartaruga.



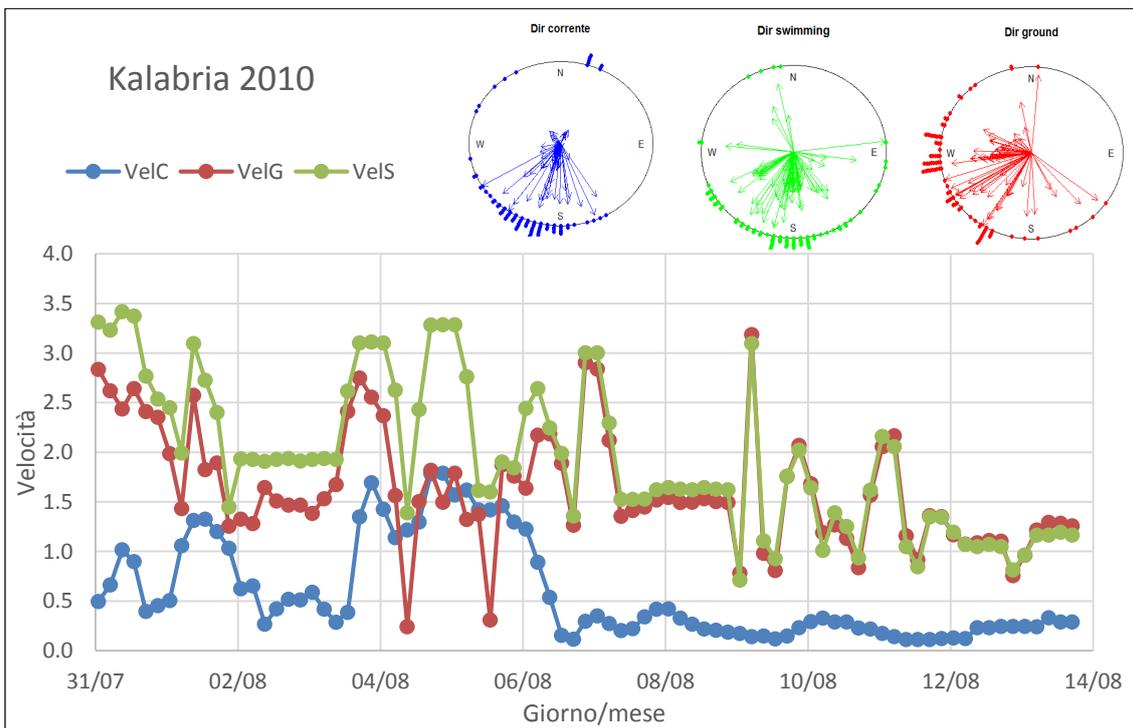
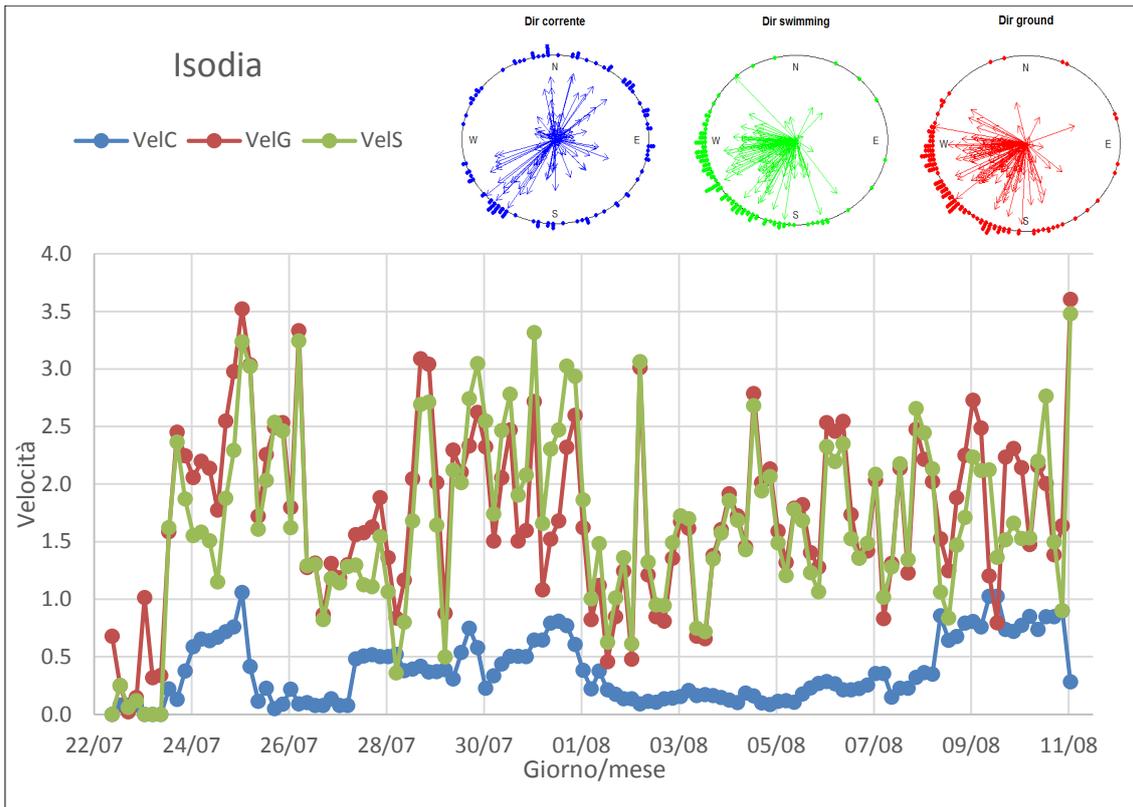


Figura 3.2. Andamento delle velocità nel periodo di tracking e distribuzioni circolari della direzione dei vettori G (in rosso), C (in blu) e S (in verde) per 3 rotte rappresentative: Kalabria 2010, Isodia ed Ellenia 2014. I grafici corrispondenti delle rimanenti rotte sono riportati in Appendice. Per le distribuzioni circolari la lunghezza delle frecce è proporzionale all'intensità delle correnti (lunghezza del vettore C).

I dati ottenuti risultano coerenti con la circolazione generale delle correnti nell'area di studio. Nella parte centrale del bacino del Mediterraneo le correnti sono infatti solitamente deboli e di direzione variabile. In particolare, il tratto di mare al largo delle coste della Sicilia orientale, è caratterizzato da correnti di intensità e direzione variabili, dovute alla presenza dello stretto di Messina, mentre esse possono risultare meno variabili nel canale di Sicilia verso la Tunisia. L'incontro in questa area dei due bacini, lo Ionio e il Tirreno, aventi acque con caratteristiche fisico-chimiche molto diverse, determina fenomeni idrodinamici unici. Per questa ragione le correnti presenti, anche in funzione della particolare geomorfologia dell'intera area, sono molto variabili. Il tratto della rotta migratoria maggiormente soggetto a intense correnti è quello tra la Sicilia e l'isola di Malta: i valori della velocità della corrente in questo tratto di mare risultano infatti avere valori superiori rispetto ai valori riscontrati nel tratto precedente o in quello successivo dall'isola di Malta alle coste tunisine (Figure 3.3, 3.4).

La presenza di queste variazioni nell'intensità della corrente è rilevabile anche dai grafici della figura 3.2, ad esempio nella rotta di Calabria dell'anno 2010. La velocità della corrente risulta generalmente limitata e costante, tranne che nell'attraversamento del tratto Sicilia - Malta corrispondente al periodo che va dal 4/08 al 7/08. In questo periodo la velocità della corrente risulta avere valori maggiori rispetto agli altri giorni, ed è comparabile a quella del moto attivo della tartaruga (Figura 3.2). Come evidenziato in figura 3.3, la direzione del vettore corrente in questo tratto è trasversale rispetto alla rotta di Calabria, così come risulta evidente anche per altre rotte migratorie in quel tratto (Figura 3.4).

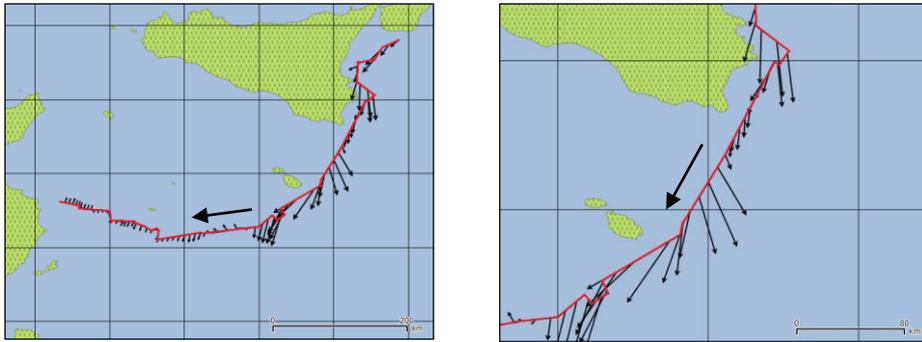


Figura 3.3. Correnti presenti lungo la rotta migratoria di Calabria (anno 2010). Le frecce in nero indicano il vettore corrente. A destra particolare della rotta durante l'attraversamento del tratto Sicilia - Malta.

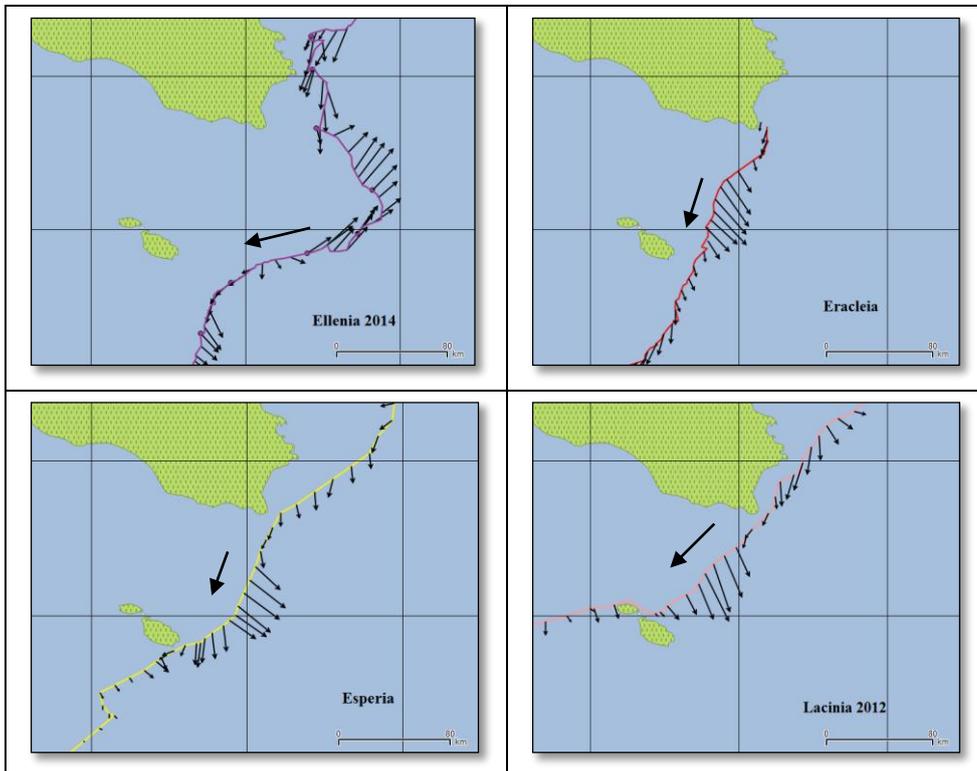


Figura 3.4. Particolare delle correnti lungo le rotte migratorie di 4 tartarughe: Ellenia 2014, Eracleia, Esperia e Lacinia 2012 durante l'attraversamento del tratto Sicilia - Malta. Le frecce nere indicano i vettori corrente.

Tartarughe di Ascensione

La distanza tra le coste del Brasile e l'isola di Ascensione è di circa 2200 km. Trovandosi poco più a sud dell'equatore e quasi a metà strada tra l'America e il continente africano, le rotte migratorie delle tartarughe che nidificano su quest'isola e che migrano verso il Brasile sono soggette a due importanti correnti oceaniche: la corrente equatoriale del Sud Atlantico che si muove verso Sudovest e la corrente del Brasile, che procedendo dall'equatore verso sud lungo le coste brasiliane si ricongiunge, successivamente, alla più nota corrente del Benguela.

Anche in questo caso la velocità della corrente determinata dai modelli oceanografici risulta essere in genere bassa e l'andamento delle velocità del vettore G e S sono quindi molto simili tra loro (Figure 3.5, 3.6). Per tutte le tartarughe, il maggior contributo sulla velocità complessiva dell'animale è dato dal nuoto attivo della tartaruga, con un limitato contributo della corrente: la velocità media della corrente varia tra 0.7 km/h e 1.4 km/h mentre le velocità della tartarughe sono generalmente sopra i 2 km/h (Figura 3.5).

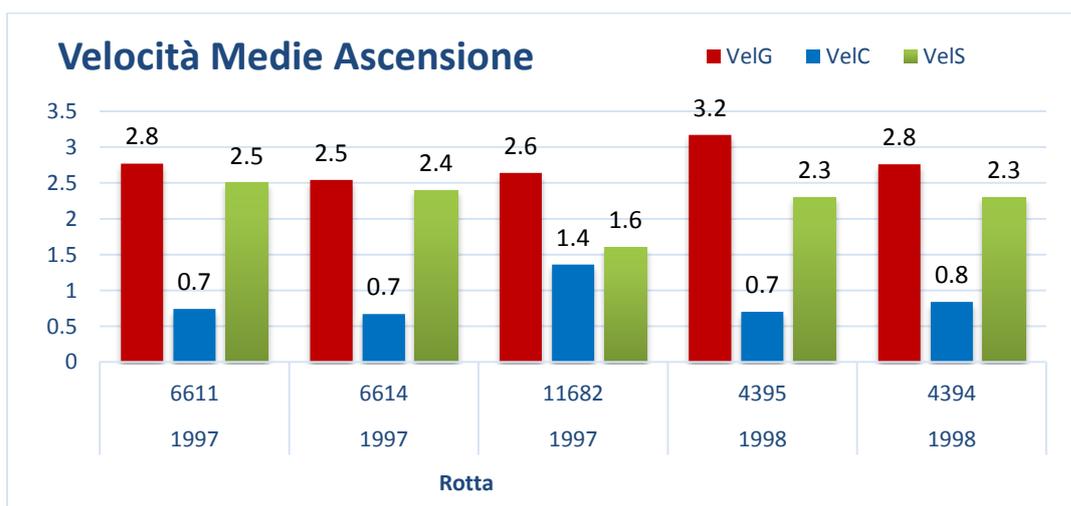
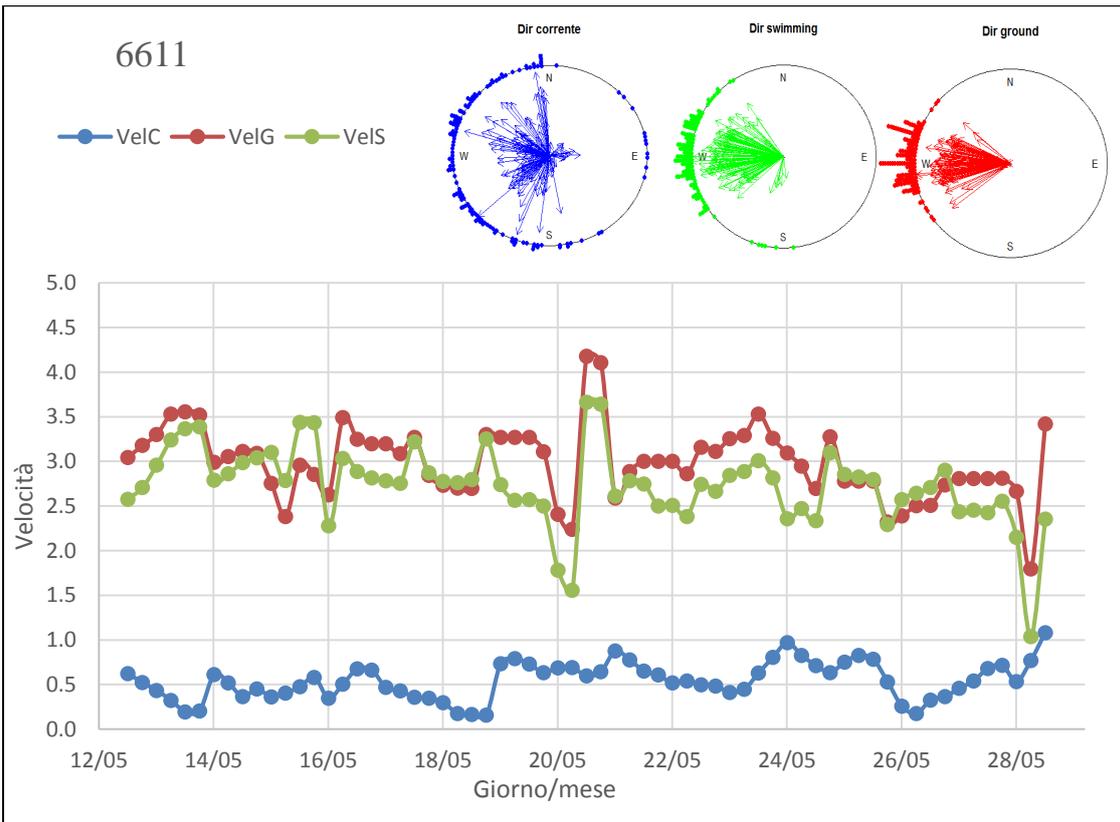
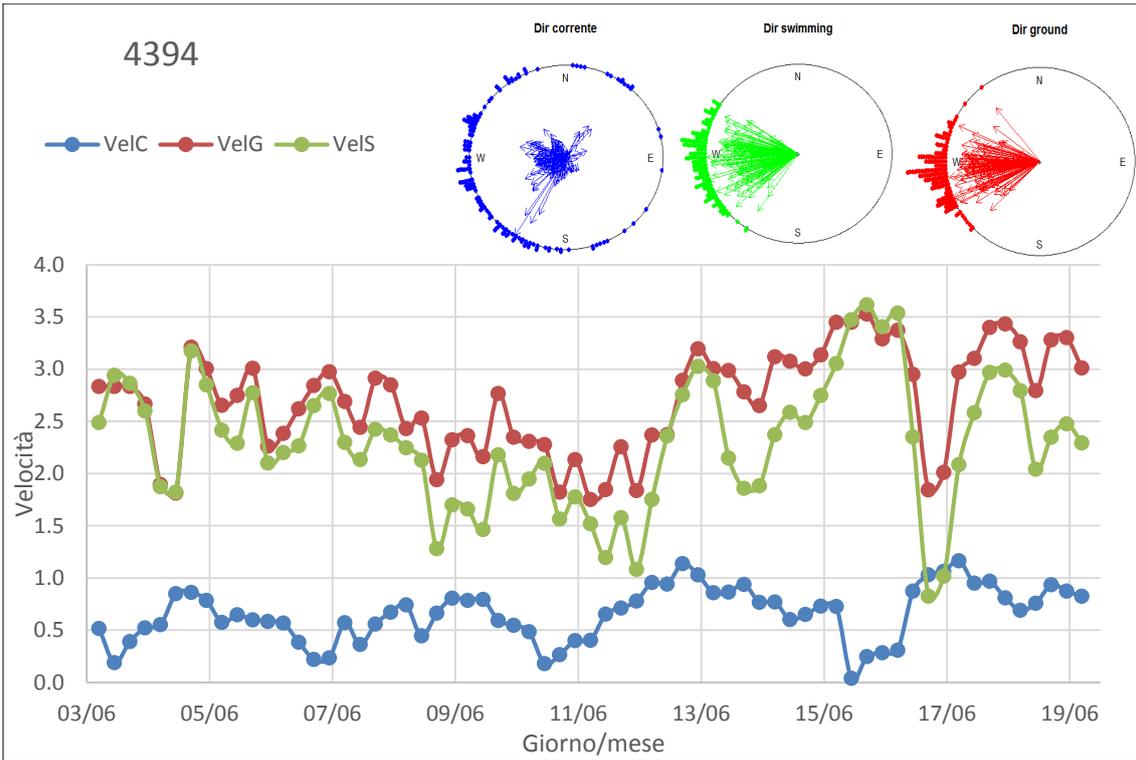


Figura 3.5. Medie delle velocità del vettore G (rosso), S (verde) e C (blu) calcolate per ogni tartaruga oggetto di studio ad Ascensione.

Le distribuzioni circolari delle direzioni dei 3 vettori (Figura 3.6, i restanti grafici si trovano in Appendice) evidenziano che, come nelle tartarughe del Mediterraneo, la direzione complessiva di moto (vettore G, in rosso) è sempre molto simile alla distribuzione circolare delle direzioni del vettore S (in verde). Le distribuzioni circolari riferite delle direzioni del vettore corrente (in blu) risultano invece molto variabili, con vettori di lunghezza limitata. L'unica eccezione a questo pattern è rappresentata dalla tartaruga 11682 (Figure 3.6, 3.7) in cui sono stati riscontrati valori della velocità della corrente superiori rispetto all'andamento generale, soprattutto nella fase finale della rotta migratoria (tra il 12/07 e il 18/07). In questa fase l'intensità della corrente risulta paragonabile alla velocità del nuoto attivo della tartaruga (Figura 3.6). La rotta migratoria della tartaruga 11682 (Figura 3.7) mantiene un andamento generalmente rettilineo verso ovest- nordovest che proprio nel tratto finale in questione devia verso sudovest, probabilmente a seguito dell'azione di deriva della corrente più intensa.



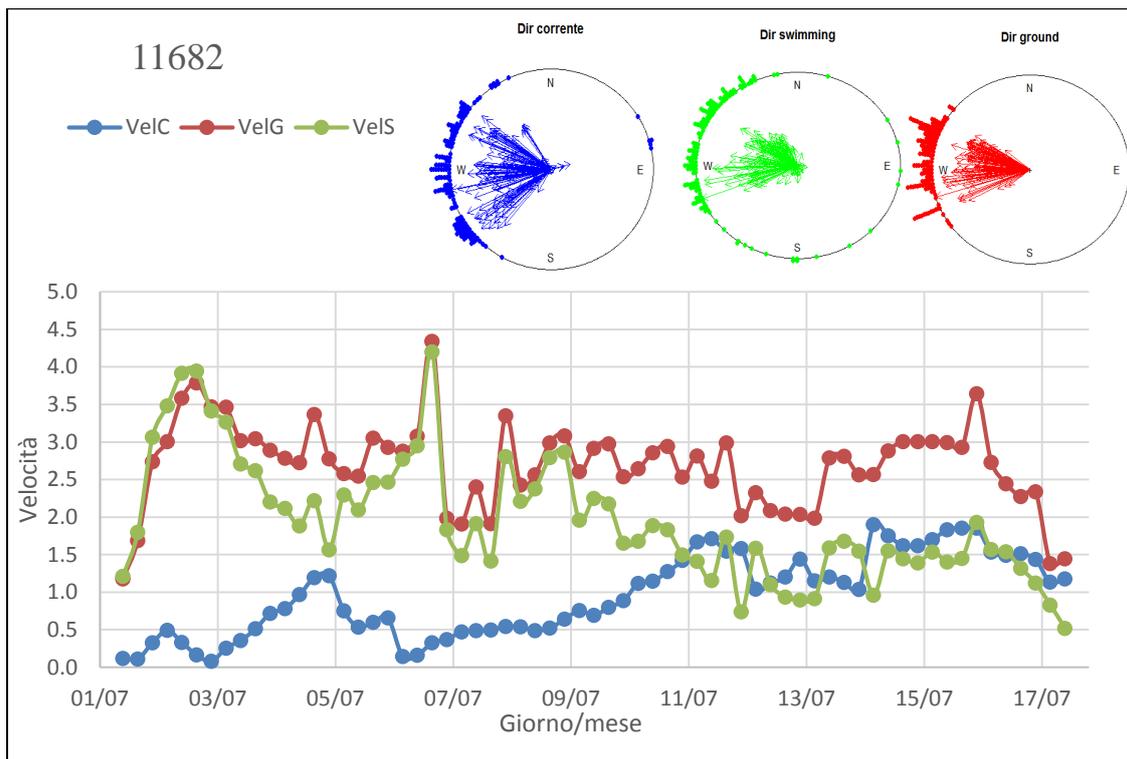


Figura 3.6. Andamento delle tre velocità e distribuzioni circolari dei vettori G (in rosso), C (in blu) e S (in verde) per 3 tartarughe rappresentative: 11682, 4394 e 6611. I grafici corrispondenti delle rimanenti rotte sono riportati in Appendice. Per le distribuzioni circolari la lunghezza delle frecce è proporzionale all'intensità delle correnti (lunghezza del vettore C).

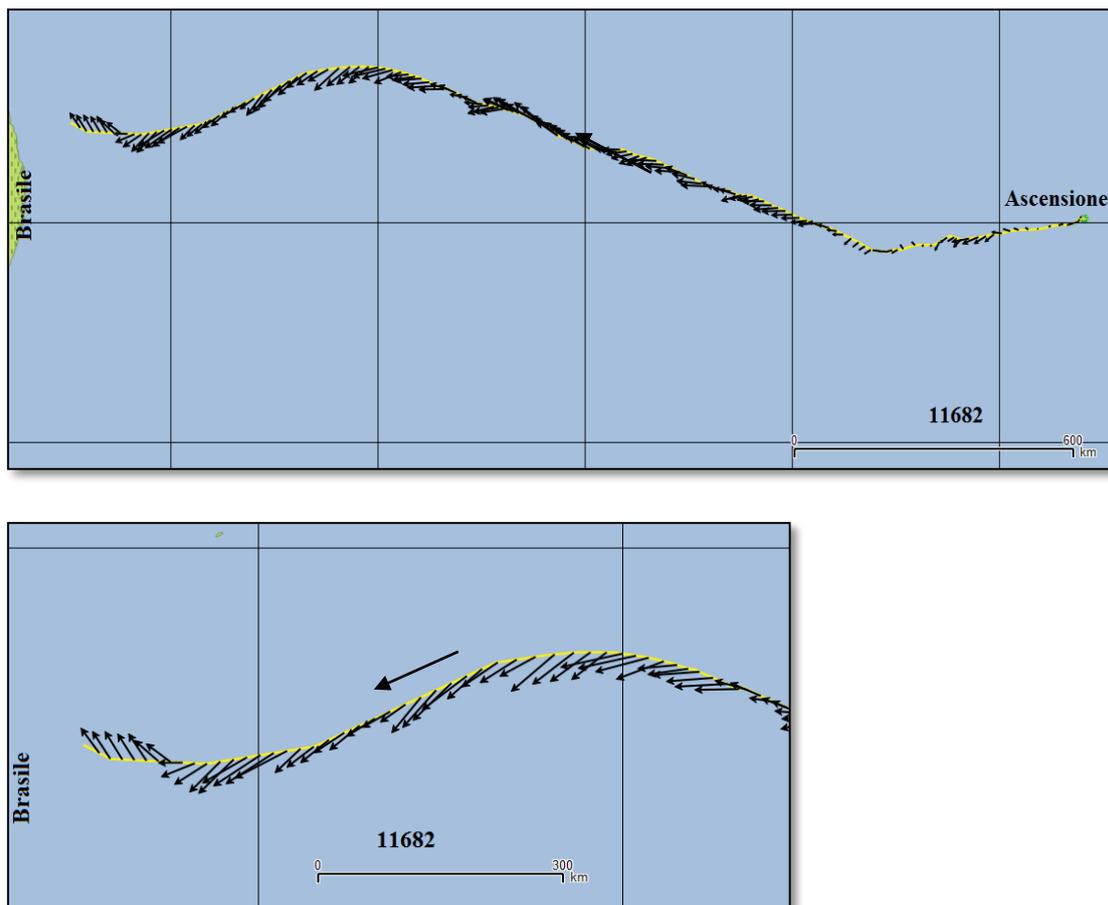


Figura 3.7 Correnti lungo la rotta migratoria della tartaruga 11682. Le frecce nere indicano la direzione del vettore corrente. In basso particolare della parte finale della rotta in cui la velocità della corrente assume valori maggiori.

Tartarughe di Mayotte

Mayotte è un'isola appartenente all'arcipelago delle Comore, posto all'estremità settentrionale del Canale del Mozambico, nell'Oceano Indiano occidentale. Il canale del Mozambico settentrionale è caratterizzato da un campo di correnti molto variabile, derivante dalla presenza di grandi vortici anticiclonici di corrente associati a anomalie geostrofiche che si succedono nel tempo spostandosi in

direzione nord-sud (DeRuijter et al. 2002). Le correnti associate a questi vortici sono generalmente piuttosto intense e di direzione variabile dipendendo dalla rotazione anticiclonica dei vortici stessi.

In effetti, si può subito notare una maggiore velocità delle correnti lungo la rotta delle tartarughe rispetto ai casi precedenti (Figura 3.8), che raggiungono velocità comparabili a quelle dei vettori S e G.

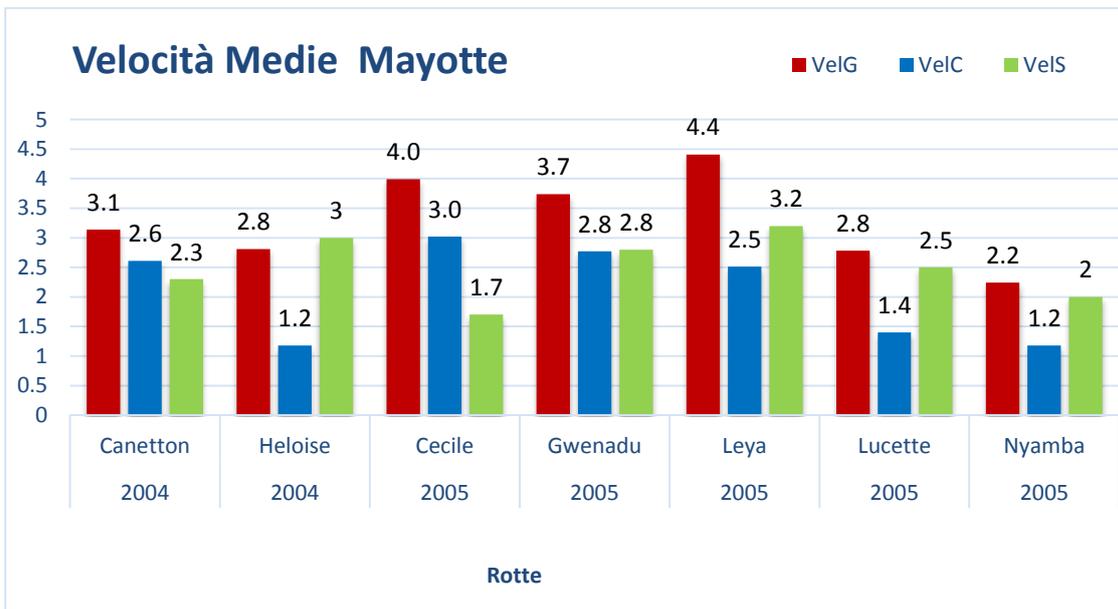
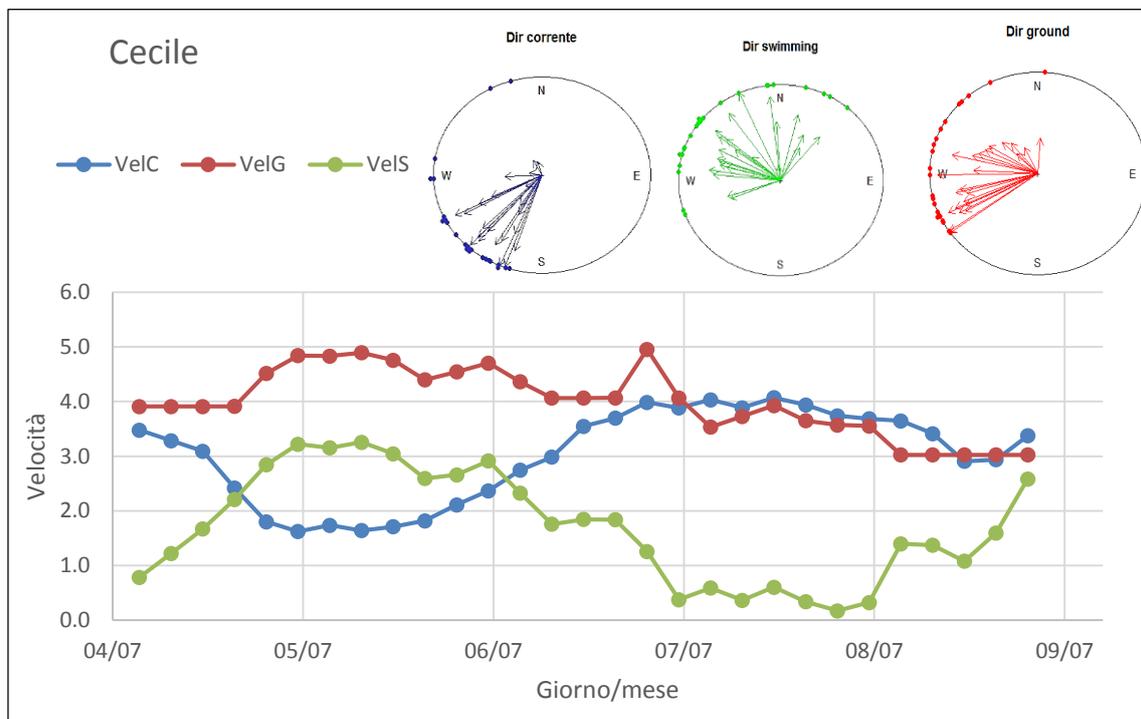


Figura 3.8. Velocità medie del vettore G (rosso), C (blu) e S (verde) calcolate per ogni tartaruga oggetto di studio a Mayotte.

Analizzando il decorso delle tre velocità lungo la rotta (Figura 3.9), si nota come in genere le correnti abbiano velocità simili a quelle degli altri vettori, contribuendo quindi sostanzialmente allo spostamento complessivo dell'animale. In nessun caso risulta che la velocità della corrente abbia costantemente valori inferiori alle altre due velocità e in tutti i grafici si possono individuare periodiche variazioni in cui la velocità della corrente risulta superiore alla velocità del nuoto attivo della tartaruga (Figura 3.9). Nel grafico riferito alla tartaruga Cecile, si può notare come per quasi tutta la rotta migratoria i valori della velocità della corrente

risultino superiori ai valori del vettore S. Nella parte finale della rotta di questa tartaruga, la velocità del vettore G è quasi completamente corrispondente a quella del vettore C, evidenziando come in questa fase il movimento ground-related dell'animale derivi soprattutto dall'azione della corrente.

Le distribuzioni circolari ottenute per questo gruppo di tartarughe rispecchiano questa situazione (Figura 3.9,). Le correnti non hanno in genere una direzione prevalente comune a tutte le tartarughe, proprio per la presenza di flussi anticiclonici lungo le rotte migratorie. A differenza delle tartarughe appartenenti agli altri due gruppi oggetto di studio, la direzione dello spostamento complessivo di moto (vettore G) non corrisponde alla direzione del nuoto attivo della tartaruga (vettore S), ma è influenzata pesantemente dalla direzione della corrente.



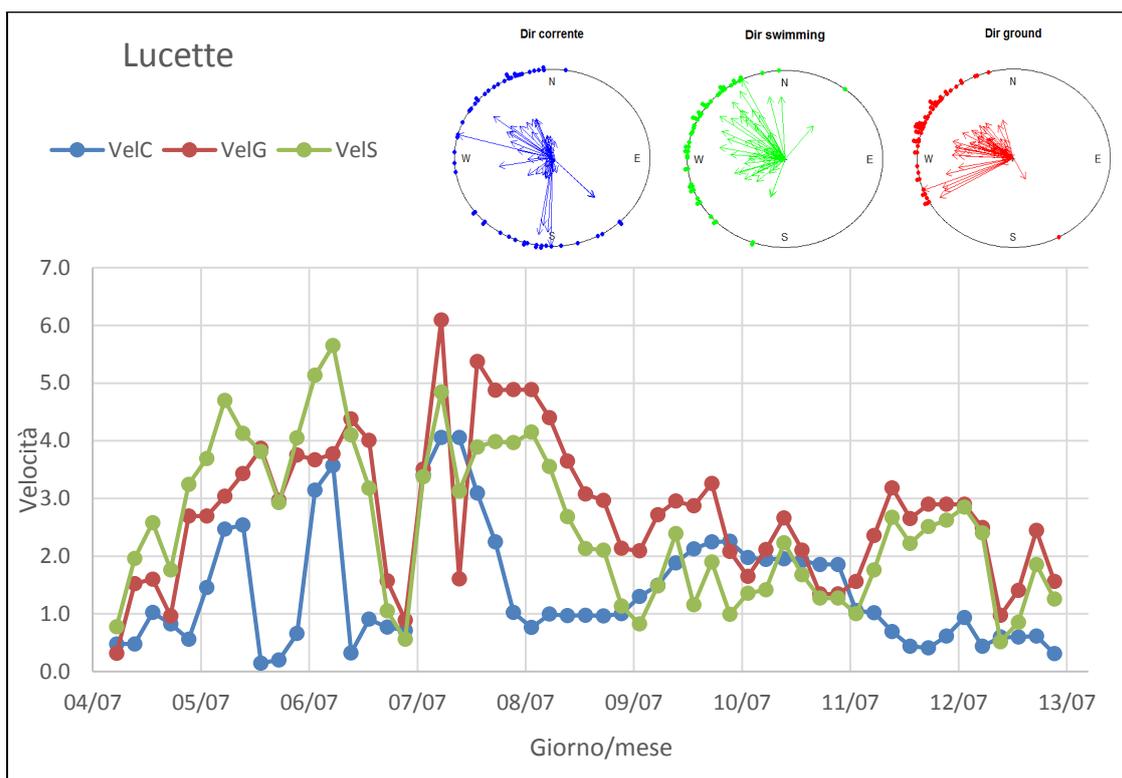
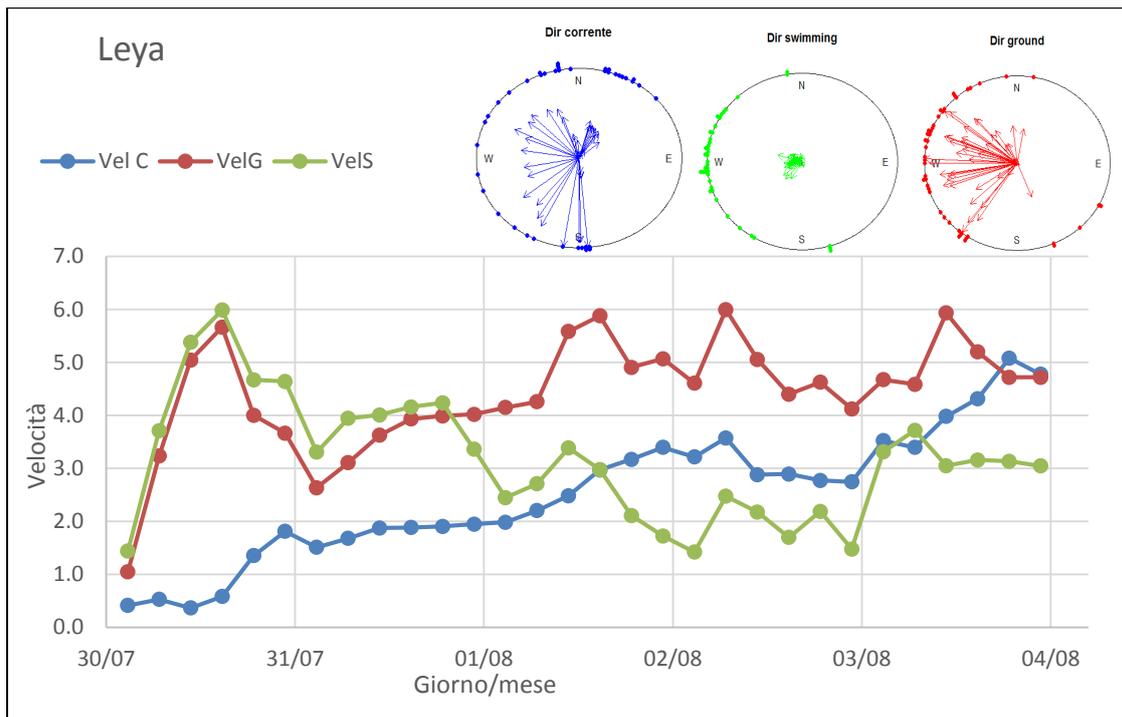


Figura 3.9. Andamento delle tre velocità e distribuzioni circolari dei vettori ground-related (in rosso), corrente (in blu) e nuoto attivo (in verde) per 3 tartarughe rappresentative: Gwenadu, Leya e Lucette. I grafici corrispondenti delle rimanenti rotte sono riportati in Appendice. Per le distribuzioni circolari la lunghezza delle frecce è proporzionale all'intensità delle correnti (lunghezza del vettore C).

3.2 Simulazione delle migrazioni

Come già descritto precedentemente, in questo modello le tartarughe virtuali partono da un punto di partenza specifico in una certa data, corrispondenti a quelli delle tartarughe reali, e compiono un movimento attivo in una data direzione di movimento. La direzione inizialmente la scelta era quella corrispondente alla beeline tra punto di partenza e punto di arrivo.

Tartarughe del Mediterraneo

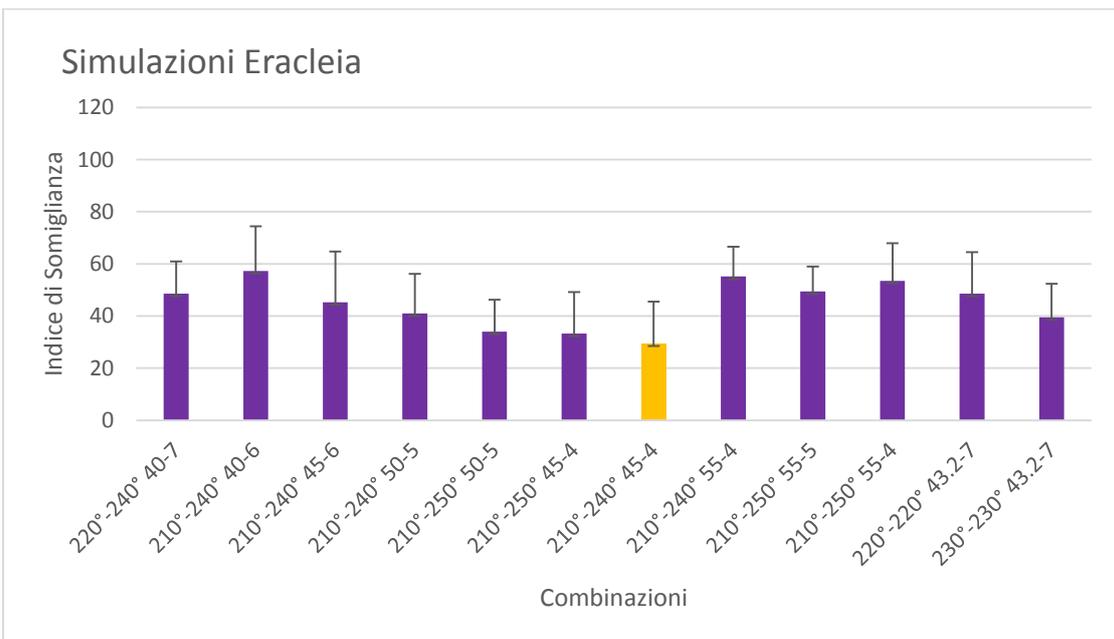
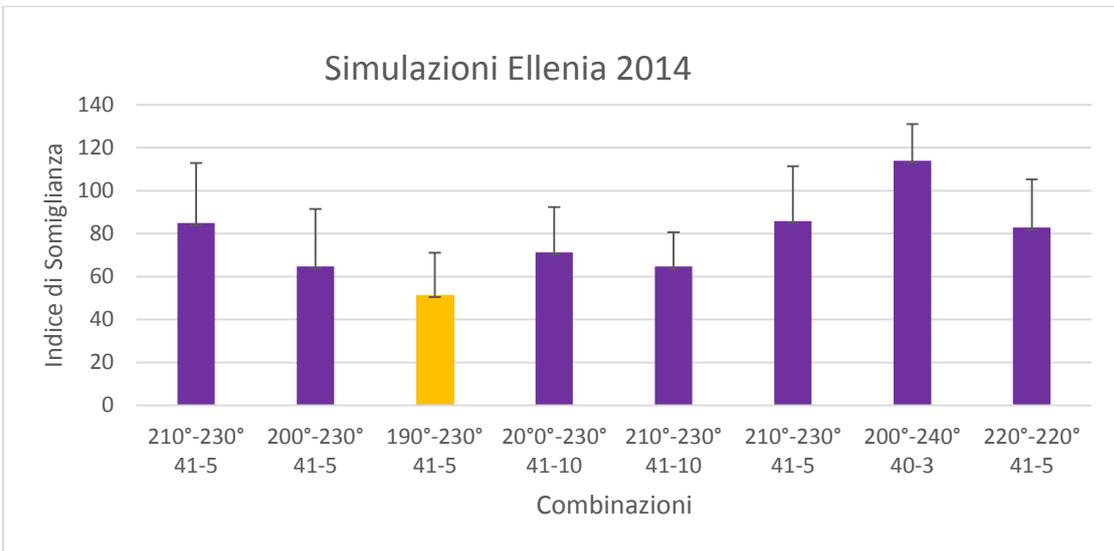
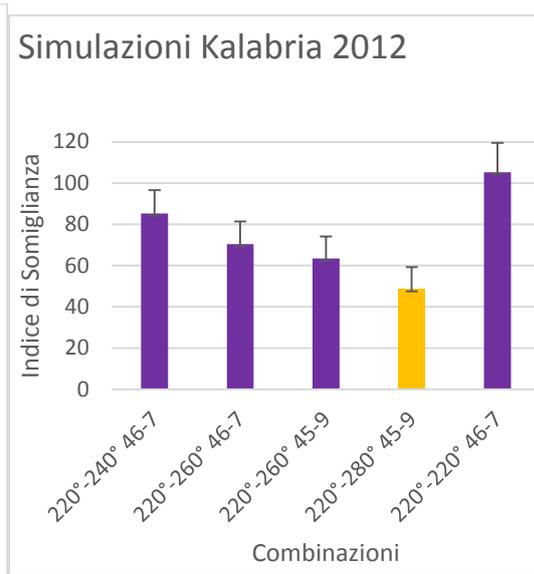
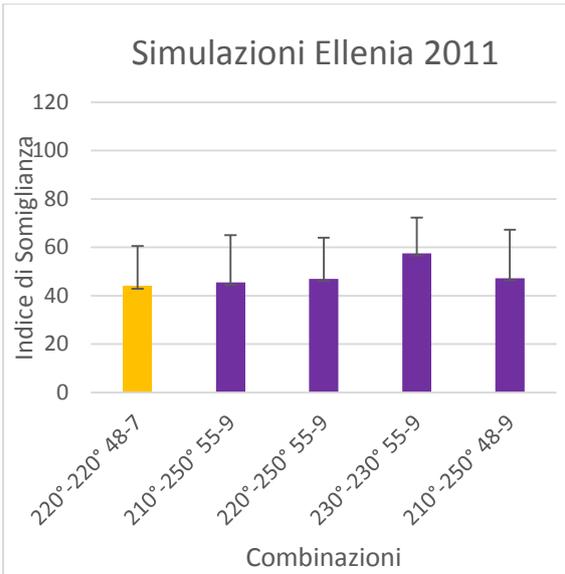
Per le tartarughe analizzate nel Mediterraneo, sono state effettuate 200 simulazioni con differenti combinazioni di parametri, e per 8 delle tartarughe in questione è stato impiegata l'opzione LAND (Vedi paragrafo 2.5 Materiali e Metodi, *Modello di simulazione delle migrazioni*). In figura 3.10 sono mostrati i valori degli indici di somiglianza ottenuti per le varie combinazioni di parametri per ogni singola rotta, mentre la tabella 1 riporta le combinazioni che hanno prodotto i valori minori di questo indice. In figura 3.11 sono riportate come esempio le rotte simulate con la migliore combinazione di parametri e la rotta reale di Isodia ed Ellenia del 2014, da cui si può apprezzare come le rotte simulate risultino effettivamente piuttosto somiglianti a quelle reali. Nel complesso, le simulazioni che prevedono due direzioni di movimento lungo la rotta e un valore di velocità uguale a quello della velocità di nuoto attivo stimato nell'analisi precedente (VelS), sono risultate quelle più simili alla rotta reale (valori più bassi di indice di somiglianza) in 7 rotte su 9 (Tabella 3.1; Figura 3.10).

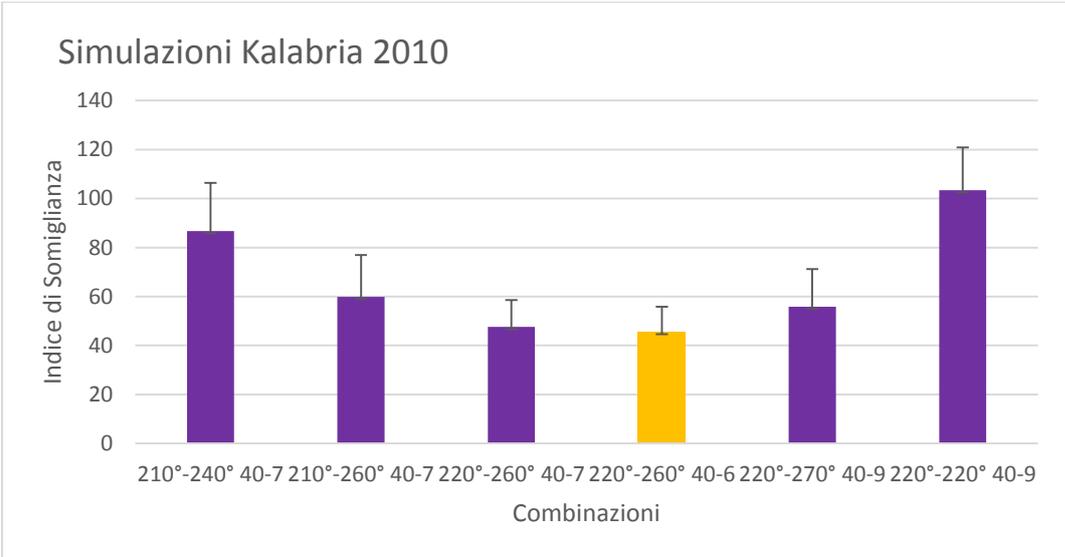
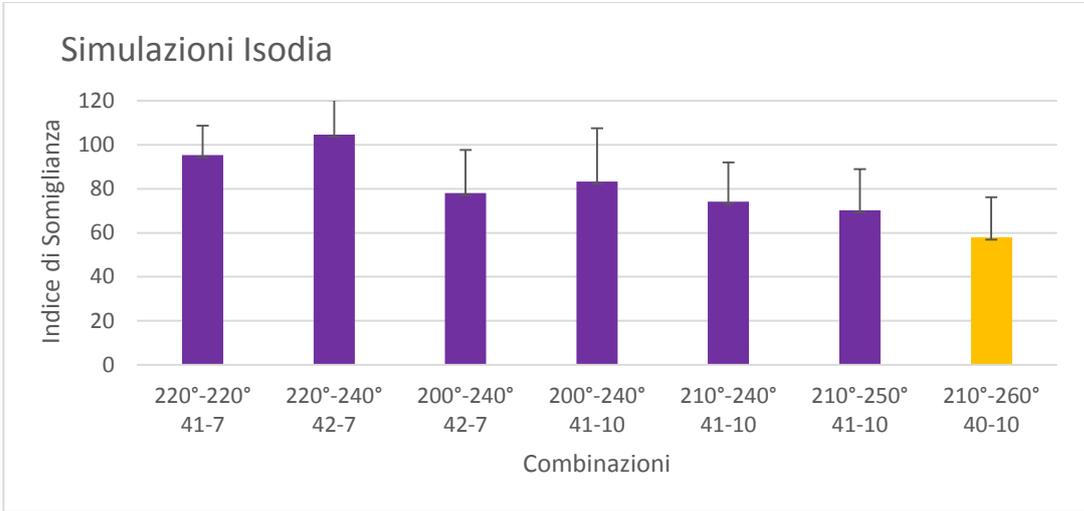
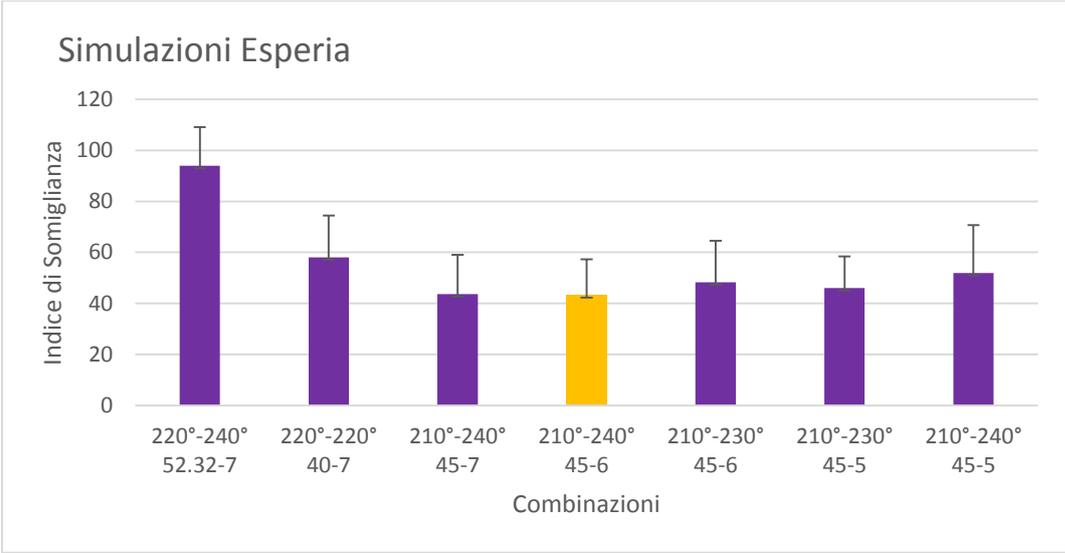
Per la rotta della tartaruga Esperia la velocità del vettore S è risultata invece troppo elevata, e la simulazione migliore è stata ottenuta diminuendo di circa il 20% questo valore. Per la rotta simulata della tartaruga Ellenia del 2011, si è ottenuto il valore minore di indice di somiglianza utilizzando invece una sola direzione di movimento (220°) mantenuta per tutta la rotta, invece che due come per tutte le altre simulazioni. Per le altre rotte, le simulazioni migliori si sono avute mantenendo angoli abbastanza simili nelle differenti tartarughe e compresi tra i 190° - 220° per la prima parte e tra 220° e 280° per la seconda parte. La differenza

tra i due angoli nell'ambito della stessa rotta è compresa tra i 20° della rotta del 2012 di Lacinia e i 60° della rotta del 2012 di Calabria. Il valore di ndays (numero di giorni in cui viene variata la prima direzione) della combinazione migliore, non risultato omogeneo tra le tartarughe virtuali, variando tra 4 e 10. Non è stato quindi possibile individuare una combinazione specifica di parametri migliore per tutte le tartarughe. Per due delle tre tartarughe che sono state seguite in anni successivi (Kalabria e Lacinia), la combinazione migliore di parametri è risultata simile in anni successivi (Tabella 3.1). La tartaruga Ellenia sembra invece aver impiegato due strategie differenti, mantenendo la stessa direzione per tutto il viaggio nel 2011 e variandola nel 2014, quando ha in effetti tenuto una rotta piuttosto anomala rispetto alle altre (Figura 2.1, Materiali e Metodi).

Tartaruga	Theta 1	Theta 2	Step (km/d)	Ndays	Indice di somiglianza	DS
Ellenia 2011	220°	220°	48	---	43.8	16.7
Ellenia 2014	190°	230°	41	5	51.4	19.6
Eracleia	210°	240°	45	4	29.4	16.0
Esperia	210°	240°	45 (52)	6	43.3	14.0
Isodia	210°	260°	40	10	57.9	18.2
Kalabria 2010	220°	260°	40	6	45.5	10.2
Kalabria 2012	220°	280°	45	9	48.4	10.7
Lacinia 2010	200°	240°	46	4	42.6	11.3
Lacinia 2012	220°	240°	45	3	66.6	13.2

Tabella 3.1 Per ogni rotta di tartaruga analizzata, è riportata la combinazione dei parametri del modello che ha determinato la rotta più somigliante a quella reale (valore minimo dell'indice di somiglianza) e l'indice di somiglianza corrispondente ottenuto. Theta 1 e 2: angoli di movimento impostati, Step: velocità di movimento della tartaruga virtuale calcolata in km/d (in grassetto sono evidenziati i valori mantenuti uguali al valore di VelS, quando il valore di Step è diverso la VelS iniziale è indicata tra parentesi), ndays: numero di giorni in cui è mantenuto theta1 prima di essere variato a theta2.





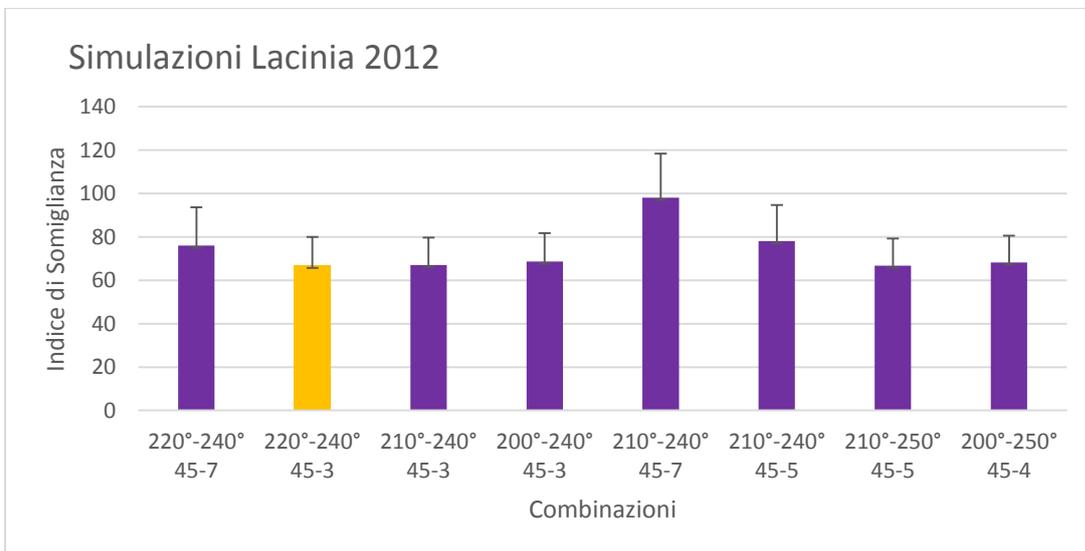
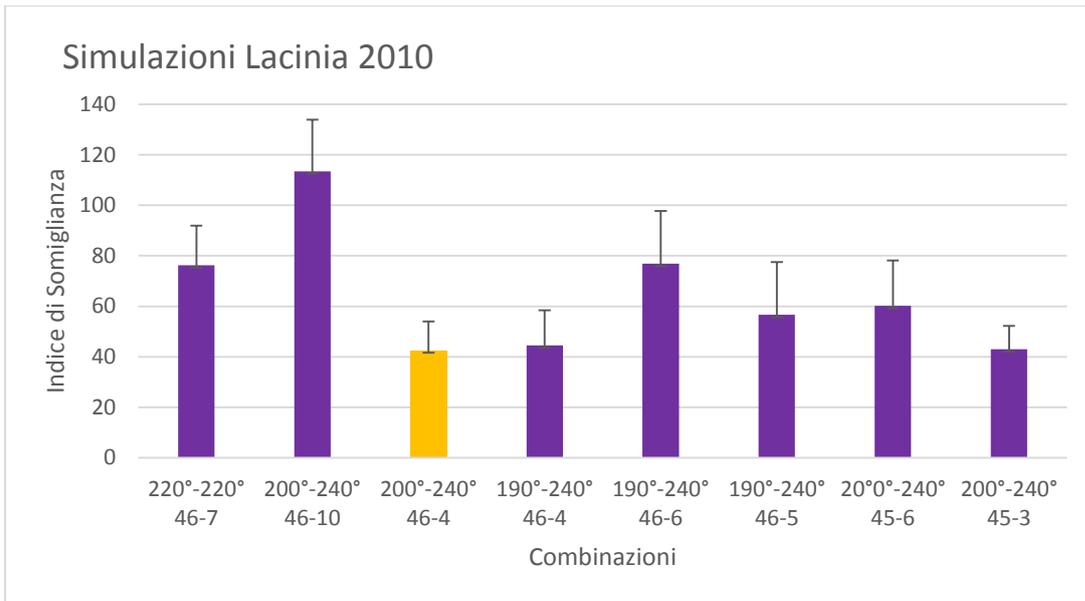


Figura 3.10. Indice di somiglianza ($\pm DS$) per ogni combinazione di parametri utilizzati per ogni singola rotta analizzata. Per ogni combinazione sono riportati i valori impostati per la direzione (in gradi) e la velocità di movimento (in km al giorno) e dopo quanti giorni si aveva il cambio di direzione (in giorni). In giallo è evidenziata la serie di parametri più rappresentativi.

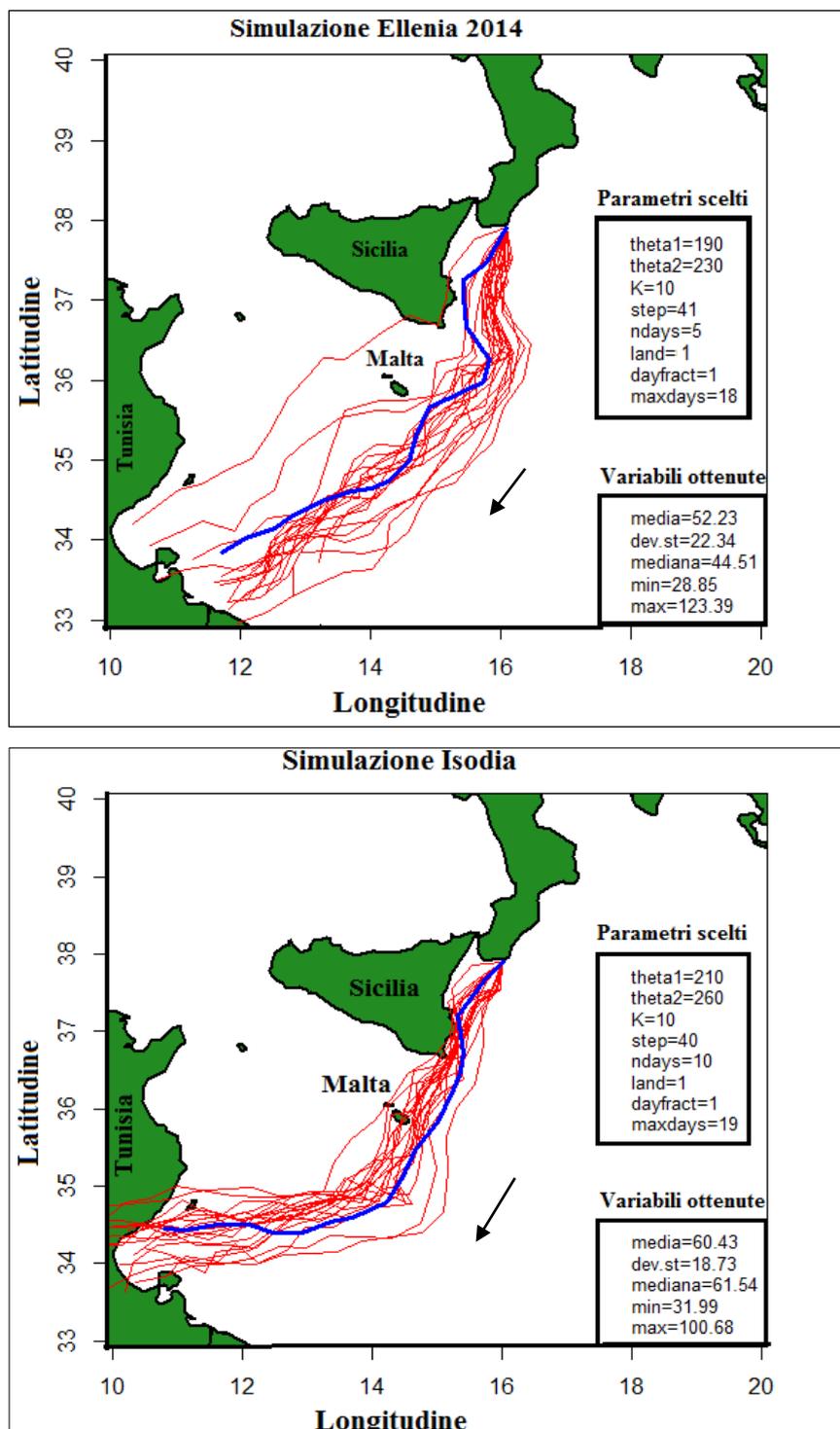


Figura 3.11. Esempio di simulazione per le rotte di Isodia ed Elenia del 2014. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 20 simulazioni, anziché 200 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*).

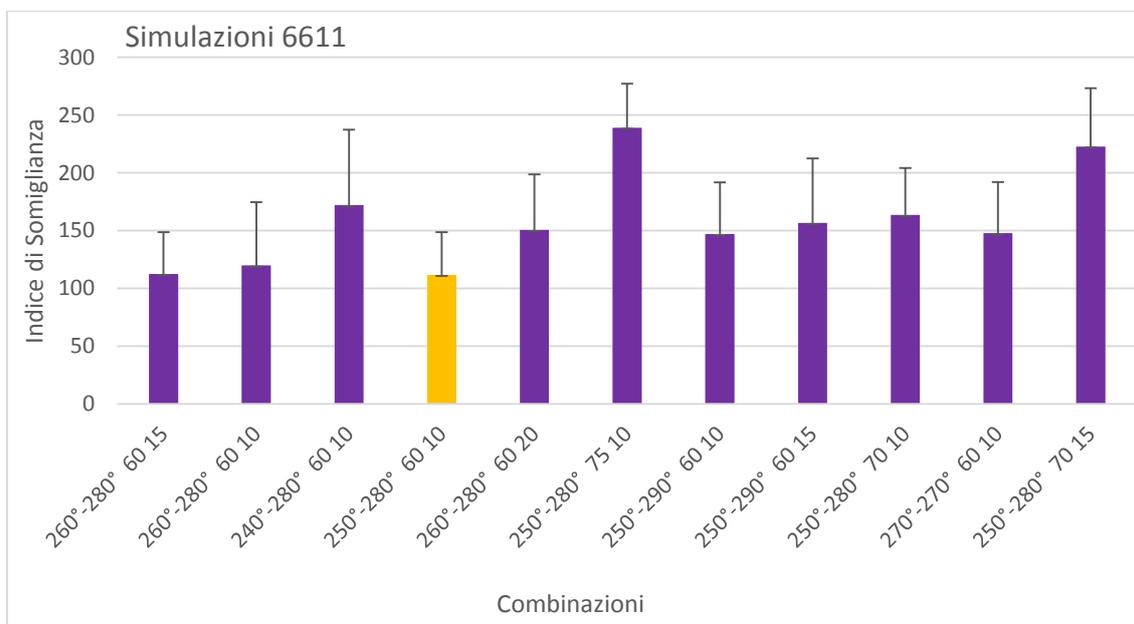
Tartarughe di Ascensione

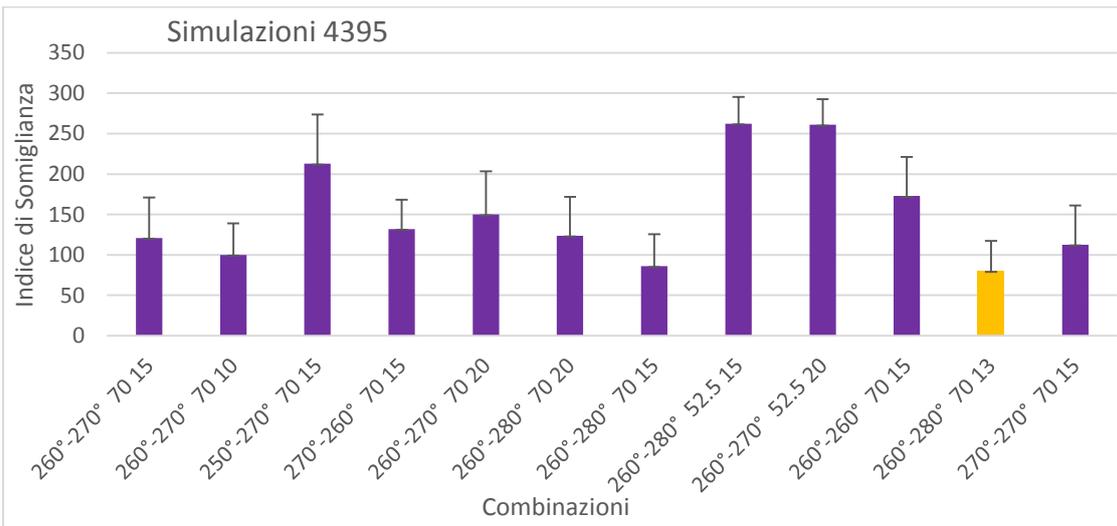
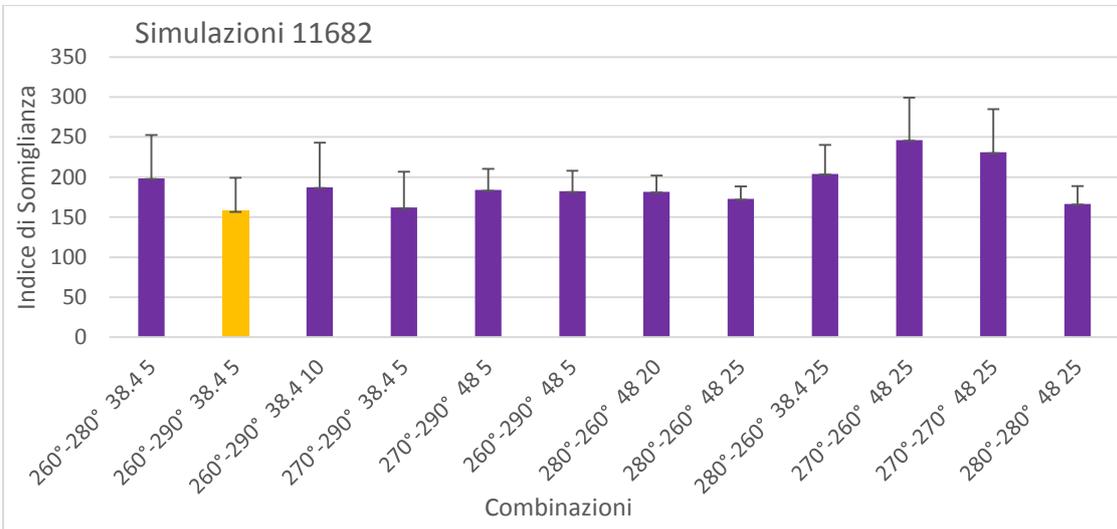
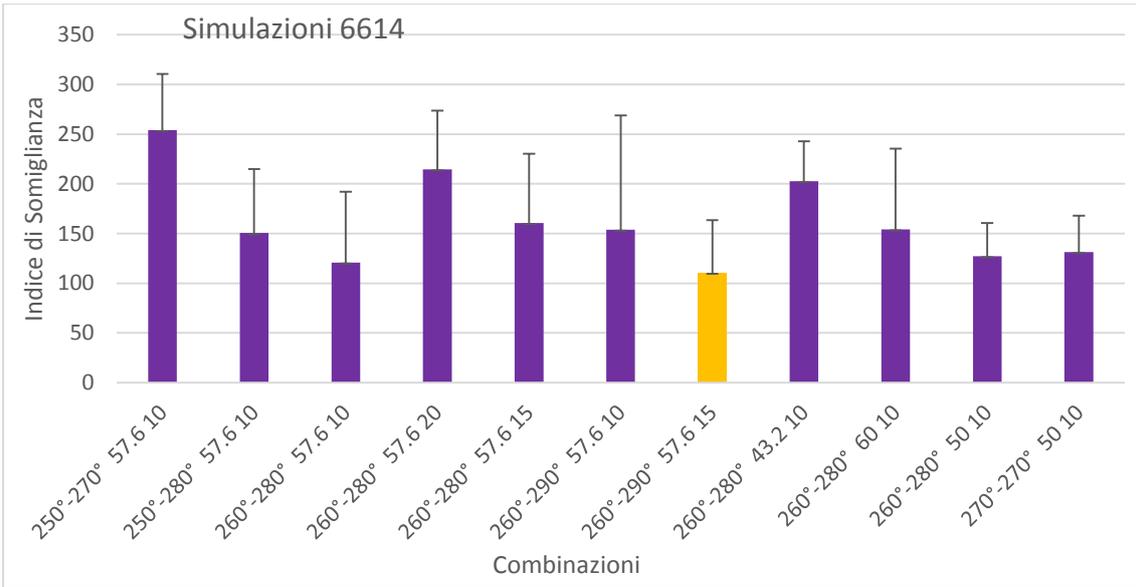
Per ogni rotta di tartaruga reale sono state effettuate 500 simulazioni. In figura 3.12 sono riportati i valori dell'indice di somiglianza ottenuti dalle simulazioni delle varie combinazioni saggiate nelle singole tartarughe, mentre la tabella 3.2 riassume le combinazioni che hanno portato i risultati migliori. I risultati ottenuti sono alquanto uniformi: in tutti i casi, la combinazione di parametri che ha prodotto gli indici inferiori, rappresentando quindi meglio la rotta reale, prevede due direzioni di movimento e non una sola ed una velocità di movimento corrispondente a VelS (Tabella 3.2).

A differenza delle tartarughe del Mediterraneo, in quasi tutte le tartarughe le migliori simulazioni si ottengono variando la direzione di movimento a circa metà del percorso complessivo e solo per la simulazione della rotta migratoria della tartaruga 11682, la direzione di movimento è stata variata nella parte iniziale (5 giorni dopo l'inizio della simulazione). In figura 3.13 sono mostrate le rotte migratorie simulate e le rotte reali di due delle cinque tartarughe analizzate (4395 e la 6611). Gli angoli con i quali si sono ottenute le simulazioni migliori sono compresi tra 240° - 260° per la prima parte della migrazione e tra 270° - 290° per la seconda e la differenza tra il primo e il secondo angolo per ciascuna tartaruga è limitata, essendo compresa tra 20° e 30° (Tabella 3.2). Le velocità impostate per ottenere le simulazioni migliori sono risultate uguali a VelS calcolata per ogni tartaruga reale, ed in tutte le tartarughe questa velocità è risultata sufficiente a compiere l'intera rotta, in alcuni casi determinando rotte leggermente più lunghe di quelle reali (Figura 3.13).

Tartaruga	Theta1	Theta2	Step Km/d	Ndays	Indice di somiglianza	DS
6611	250	280	60	10	111.7	36.9
6614	260	290	57.6	15	110.4	53.1
11682	260	290	38.4	5	157.6	41.6
4395	260	280	60	13	80.1	37.0
4394	240	270	55.22	10	81.5	29.8

Tabella 3.2. Per ogni rotta di tartaruga analizzata, è riportata la combinazione dei parametri del modello che ha determinato la rotta più somigliante a quella reale (valore minimo dell'indice di somiglianza) e l'indice di somiglianza corrispondente ottenuto. Theta 1 e 2: angoli di movimento impostati, Step: velocità di movimento della tartaruga virtuale calcolata in km/d (in grassetto sono evidenziati i valori mantenuti uguali al valore di VelS), ndays: numero di giorni in cui è mantenuto theta1 prima di essere variata a theta2.





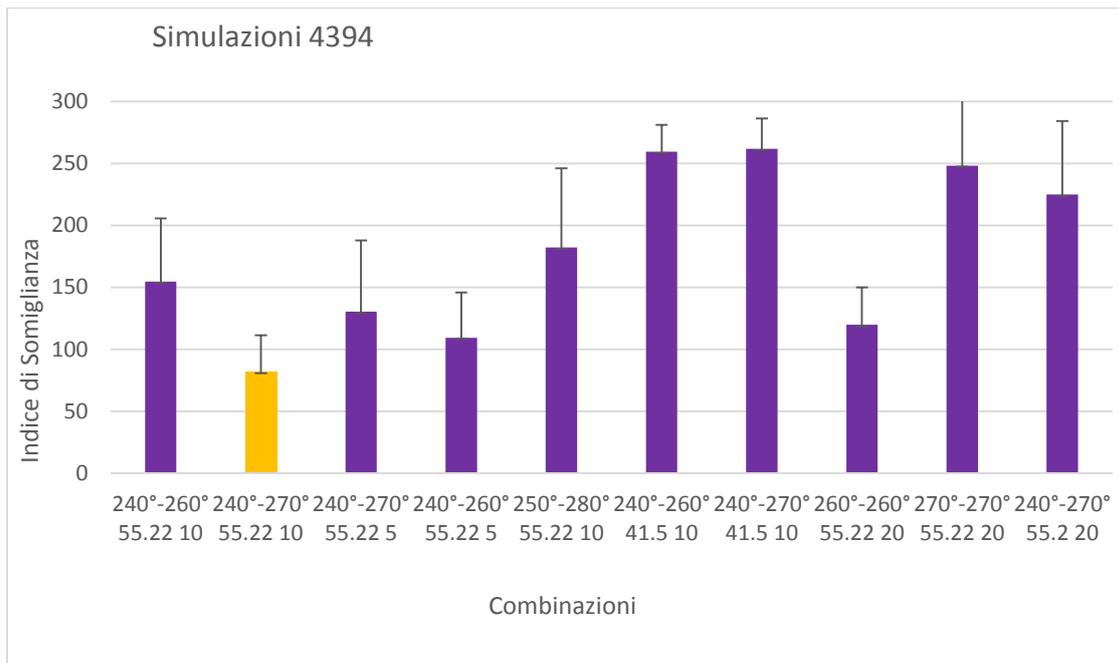


Figura 3.12 Indice di somiglianza ($\pm DS$) per ogni combinazione di parametri utilizzati per ogni singola rotta analizzata. Per ogni combinazione sono riportati i valori impostati per la direzione (in gradi) e la velocità di movimento (in km al giorno) e dopo quanti giorni si aveva il cambio di direzione (in giorni). In giallo è evidenziata la serie di parametri più rappresentativi.

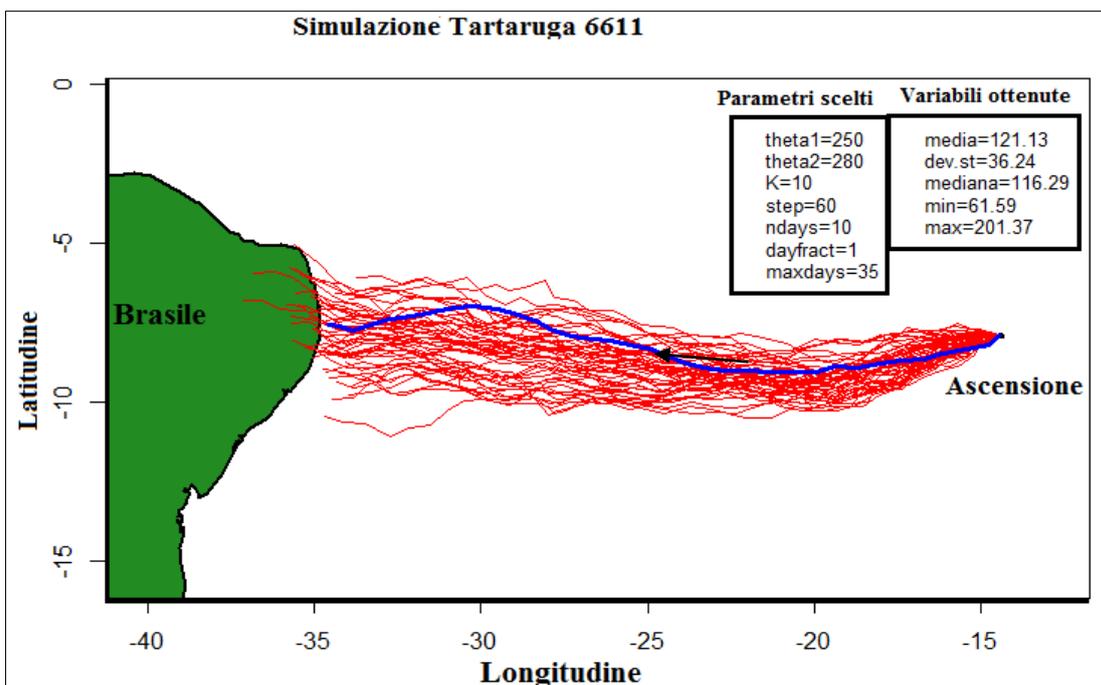
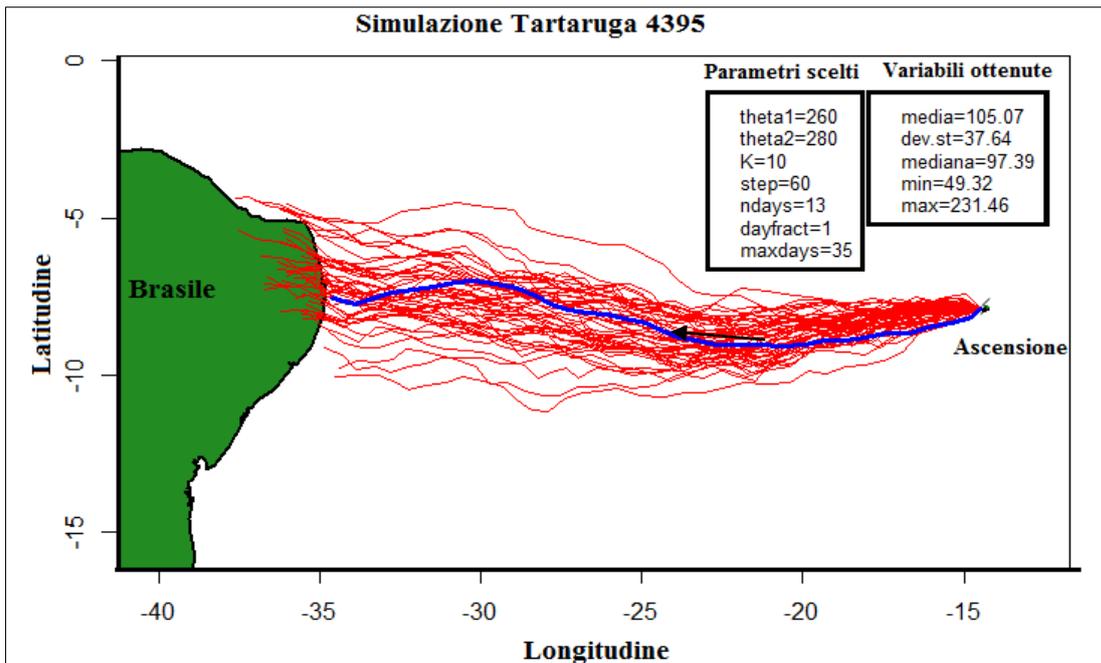


Figura 3.13. Esempio di simulazione per le rotte della tartaruga la 4394 e 6611. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 50 simulazioni, anziché 500 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*).

Tartarughe di Mayotte

Per le tartarughe di Mayotte sono state effettuate due serie di simulazioni di rotte migratorie, facendo variare la stessa serie di parametri ma facendo aggiornare il modello non solo ogni 24 ore come negli altri casi, ma anche ogni 6 ore, in modo da ottenere rotte simulate più dettagliate temporalmente e quindi spazialmente. Questa doppia procedura si è resa necessaria in quanto le simulazioni con aggiornamenti ogni 24 ore hanno prodotto risultati poco realistici e quindi insoddisfacenti. È inoltre importante tenere in considerazione che, come precedentemente descritto (vedi paragrafo *Materiali e Metodi*), le rotte migratorie delle tartarughe considerate a Mayotte sono state compiute in 7 giorni circa, esclusa la tartaruga Nyamba che è l'unica a concludere la migrazione in 14 giorni.

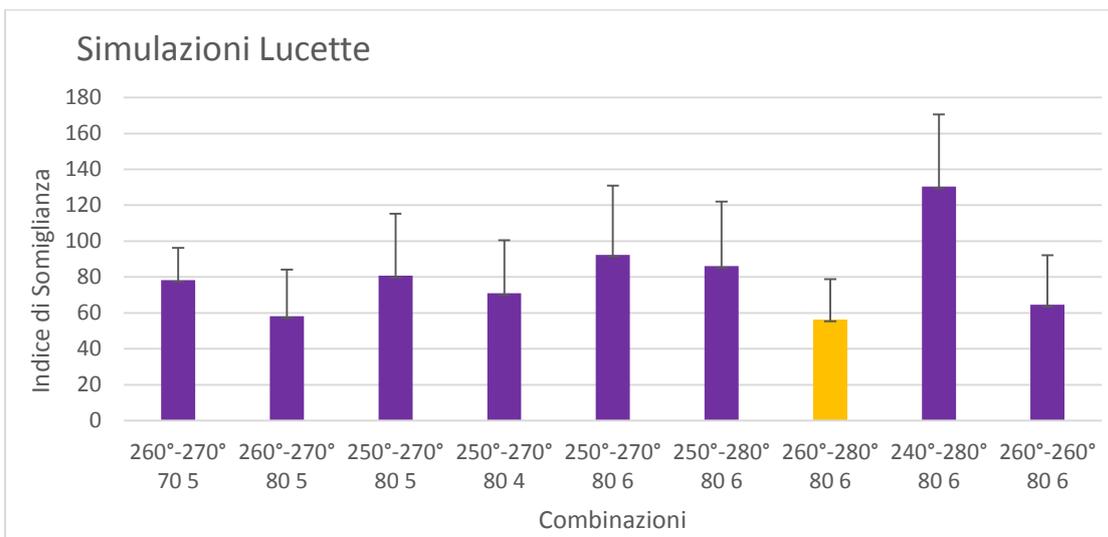
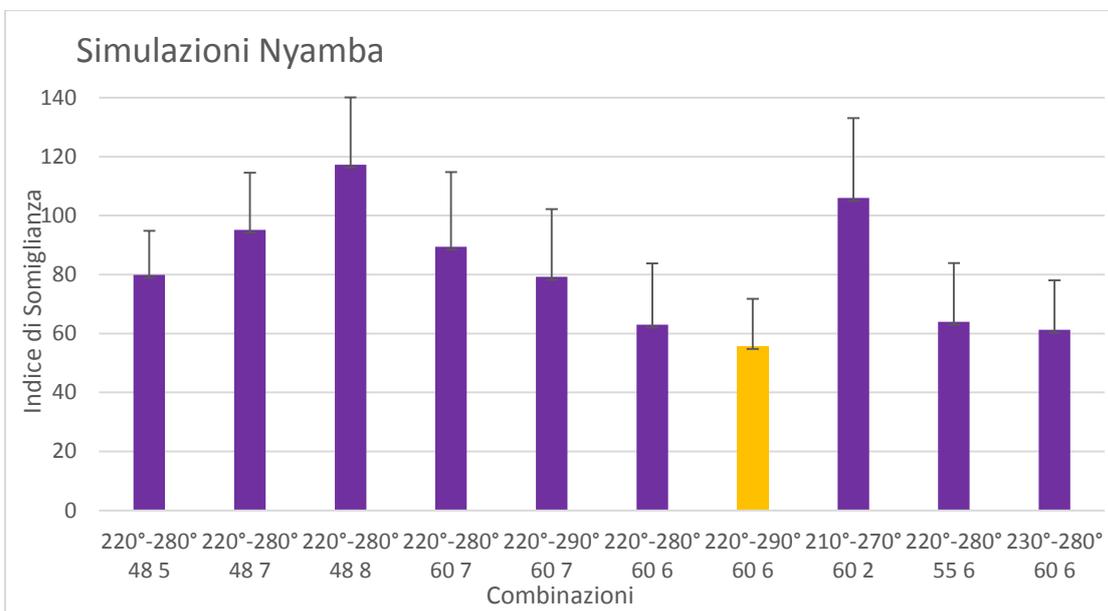
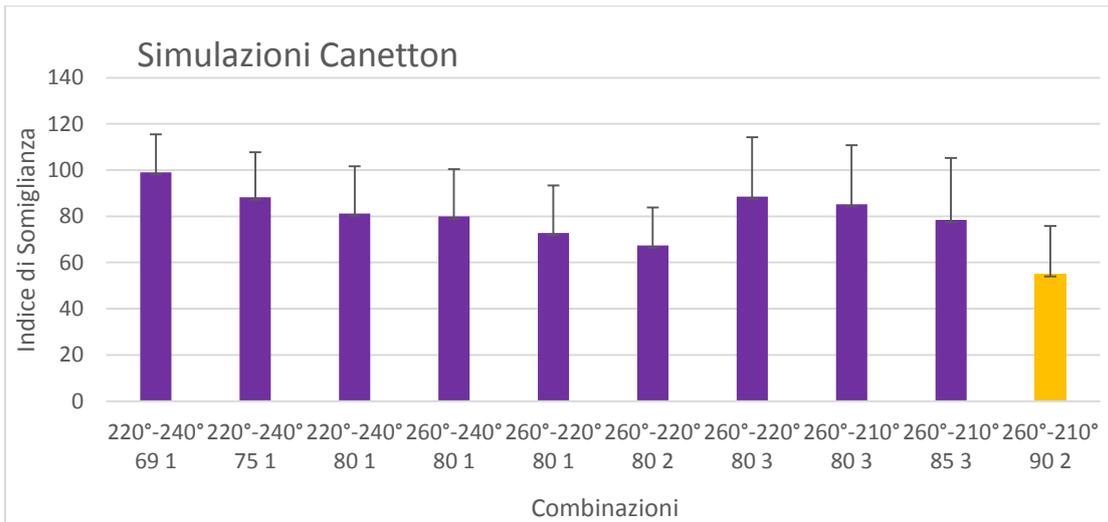
Per tutte e due le serie di simulazioni, l'impostazione di due direzioni di movimento in successione lungo la rotta ha dato i risultati migliori. Per la prima serie è stato utilizzato il modello impiegato negli altri casi, cioè determinando una localizzazione simulata ogni 24 ore. Gli angoli con i quali si sono ottenuti valori minori dell'indice di somiglianza sono compresi tra 220° - 280° per la prima parte della migrazione e tra 210° - 290° per la seconda (Tabella 3.3, Figura 3.14). Questo modello ha però prodotto rotte simulate poco realistiche e alquanto dissimili da quelle reali (Figure 3.15, 3.17), come evidente anche dagli alti valori assoluti dell'indice di somiglianza delle simulazioni migliori (Tabella 3.3), indice di una non buona corrispondenza tra rotte simulate e rotta reale. In particolare, impiegando come velocità di movimento delle tartarughe virtuali il valore calcolato di VelS, le rotte simulate sono risultate molto più corte di quelle reali in quasi tutte le tartarughe, per cui è stato necessario aumentare tali velocità fino ad un massimo del 100% rispetto alla VelS per ottenere una simulazione il più attendibile possibile (Figura 3.16, Tabella 3.3). Nelle figure 3.16 e 3.17 sono riportate le rotte migratorie simulate e le rotte reali di tre delle sette tartarughe analizzate. Per Cecile e Lucette le VelS iniziali sono state insufficienti a coprire l'intera rotta e sono state aumentate. Per la tartaruga Cecile il valore della VelS è

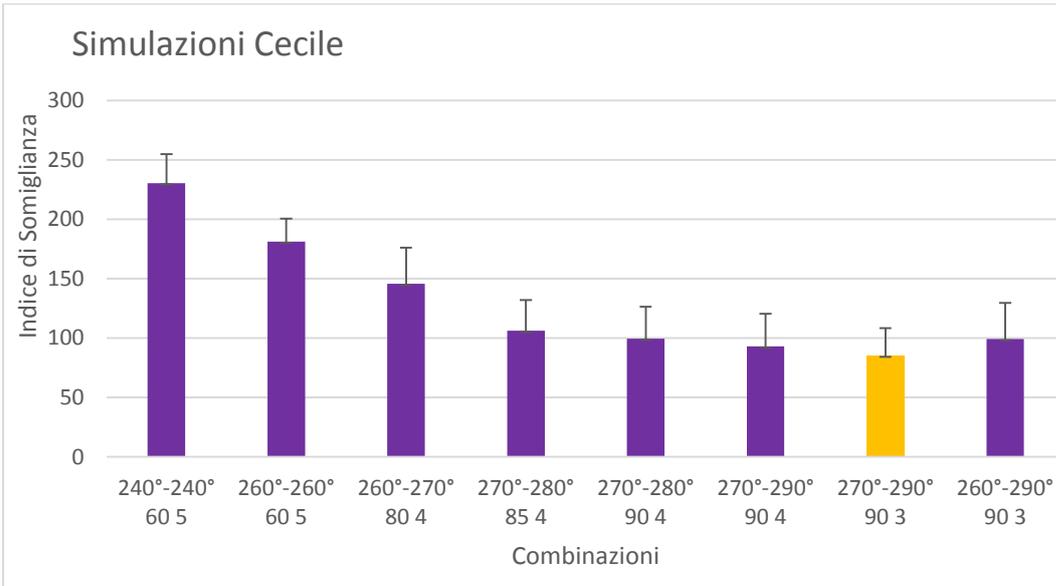
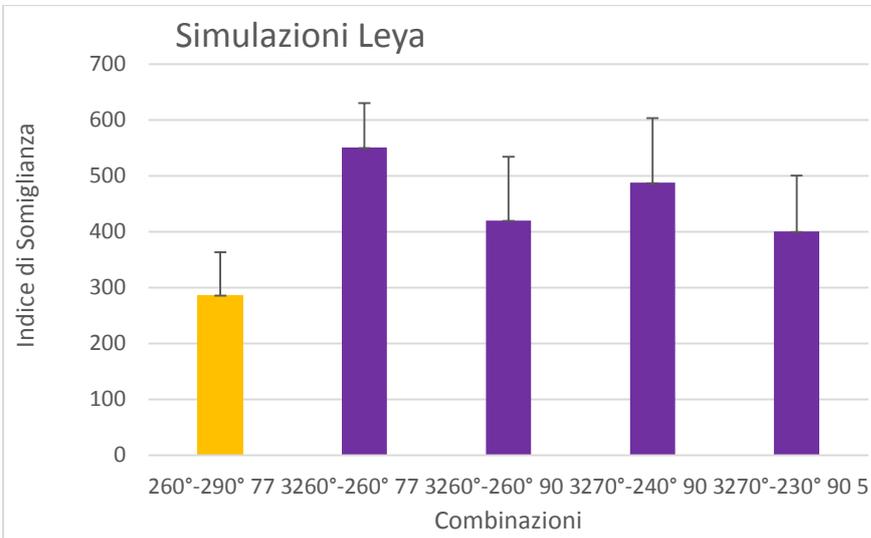
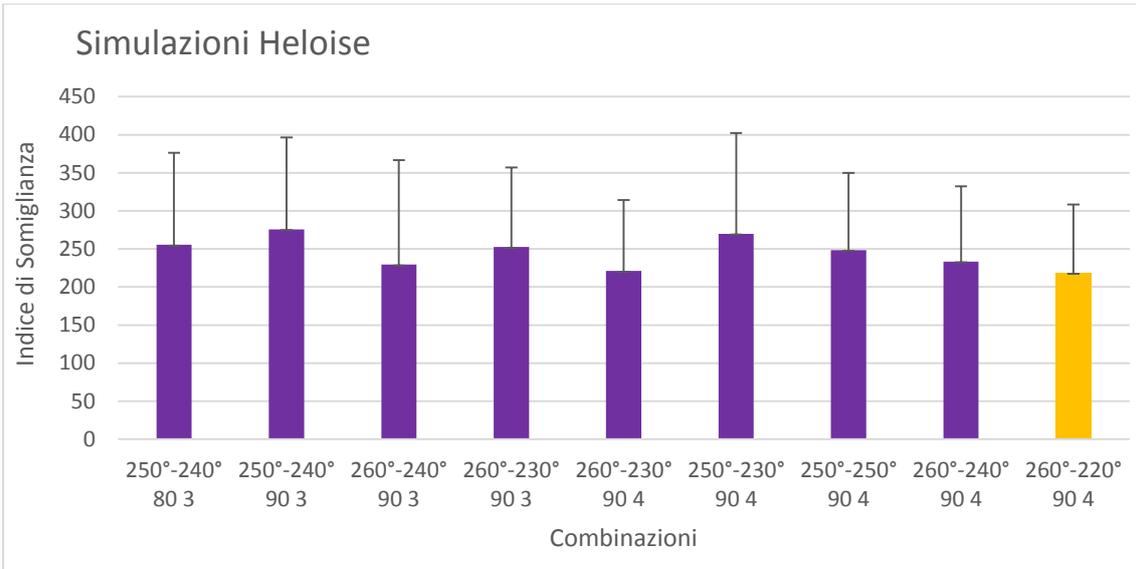
stato inizialmente impostato uguale a 41 km al giorno, ed è stata poi aumentata di oltre il doppio, fino al valore di 90 km al giorno. Nonostante questo aumento, la rotta reale (in blu in Figura 3.17) risulta comunque più lunga delle rotte simulate. Per la tartaruga Lucette l'aumento della velocità di movimento da 60 km/d a 80 km/d ha permesso alla tartaruga virtuale di coprire l'intera rotta e di produrre risultati più simili alla rotta migratoria realmente percorsa.

Solo per le simulazioni riferite alla tartaruga Leya (Figura 3.15), l'uso della VelS iniziale ha portato al miglior indice di somiglianza rispetto a tutte le altre simulazioni effettuate (Figura 3.14) anche se la migliore rotta simulata ha avuto un valore assoluto di indice di somiglianza molto elevato (Tabella 3.3) indice di una cattiva corrispondenza con la rotta reale e le rotte della tartaruga virtuale non raggiungono le coste del Mozambico ed a completare la migrazione.

Tartaruga	Theta1	Theta2	Step Km/d	Ndays	Indice di Somiglianza	DS
Canetton	260°	210°	90 (55)	2	55	20.7
Nyamba	220°	290°	60 (48)	6	55.7	16.0
Lucette	260°	280°	80 (60)	6	56.3	22.3
Heloise	260°	220°	90 (72)	4	218.3	89.9
Leya	260°	290°	77	3	286.6	76.8
Cecile	270°	290°	90 (41)	3	85.0	23.2
Gwenadu	280°	250°	75 (68)	2	61.7	12.5

Tabella 3.3 Risultati della prima serie di simulazioni. Per ogni rotta, è riportata la combinazione dei parametri del modello che ha determinato la rotta più somigliante a quella reale (valore minimo dell'indice di somiglianza) e l'indice di somiglianza corrispondente ottenuto. Theta 1 e 2: angoli di movimento impostati, Step: velocità di movimento della tartaruga virtuale calcolata in km/d (in grassetto sono evidenziati i valori mantenuti uguali al valore di VelS, quando il valore di Step è diverso la VelS iniziale è indicata tra parentesi), ndays: numero di giorni in cui è mantenuto theta1 prima di essere variata a theta2.





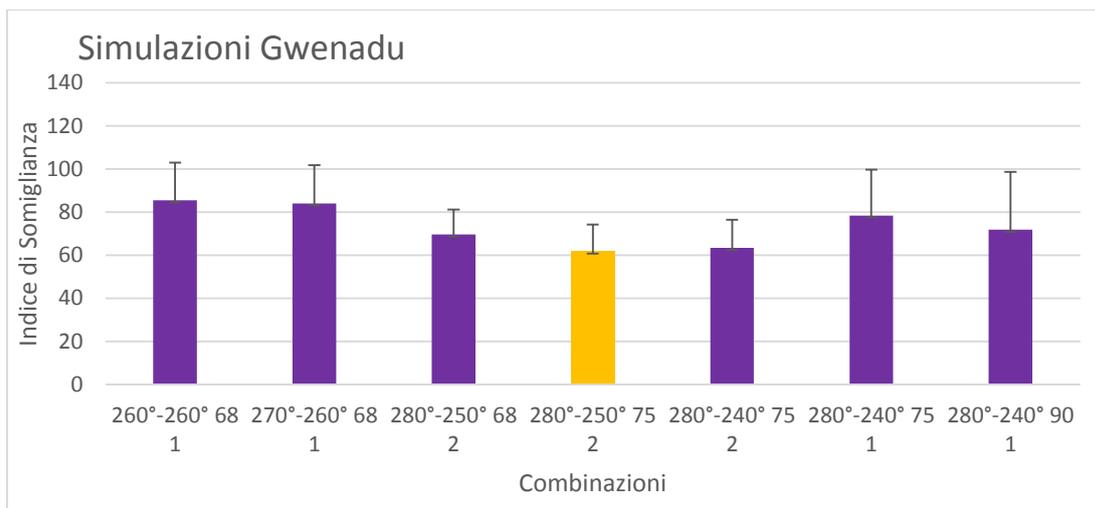


Figura 3.14. Indice di somiglianza ($\pm DS$) per ogni combinazione di parametri utilizzati per ogni singola rotta analizzata per la prima serie. Per ogni combinazione sono riportati i valori impostati per la direzione (in gradi) e la velocità di movimento (in km al giorno) e dopo quanti giorni si aveva il cambio di direzione (in giorni). In giallo è evidenziata la serie di parametri più rappresentativi

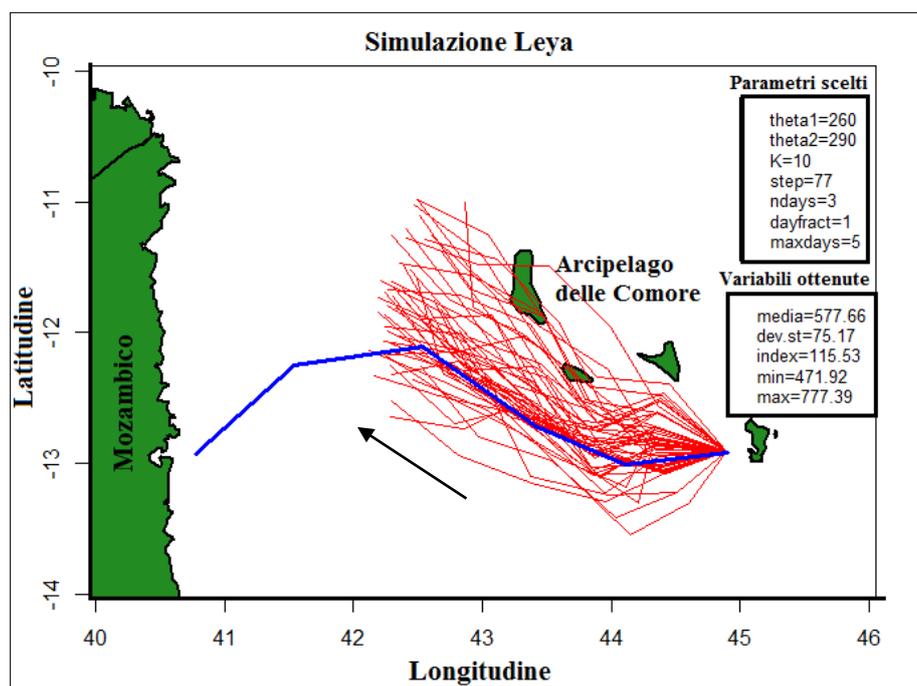


Figura 3.15 Simulazione della rotta della tartaruga Leya con dati aggiornati una volta al giorno. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati (Step=VelS) ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 50 simulazioni, anziché 500 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*). Si noti come le rotte simulate (in rosso) risultano più corte rispetto alla rotta reale (in blu).

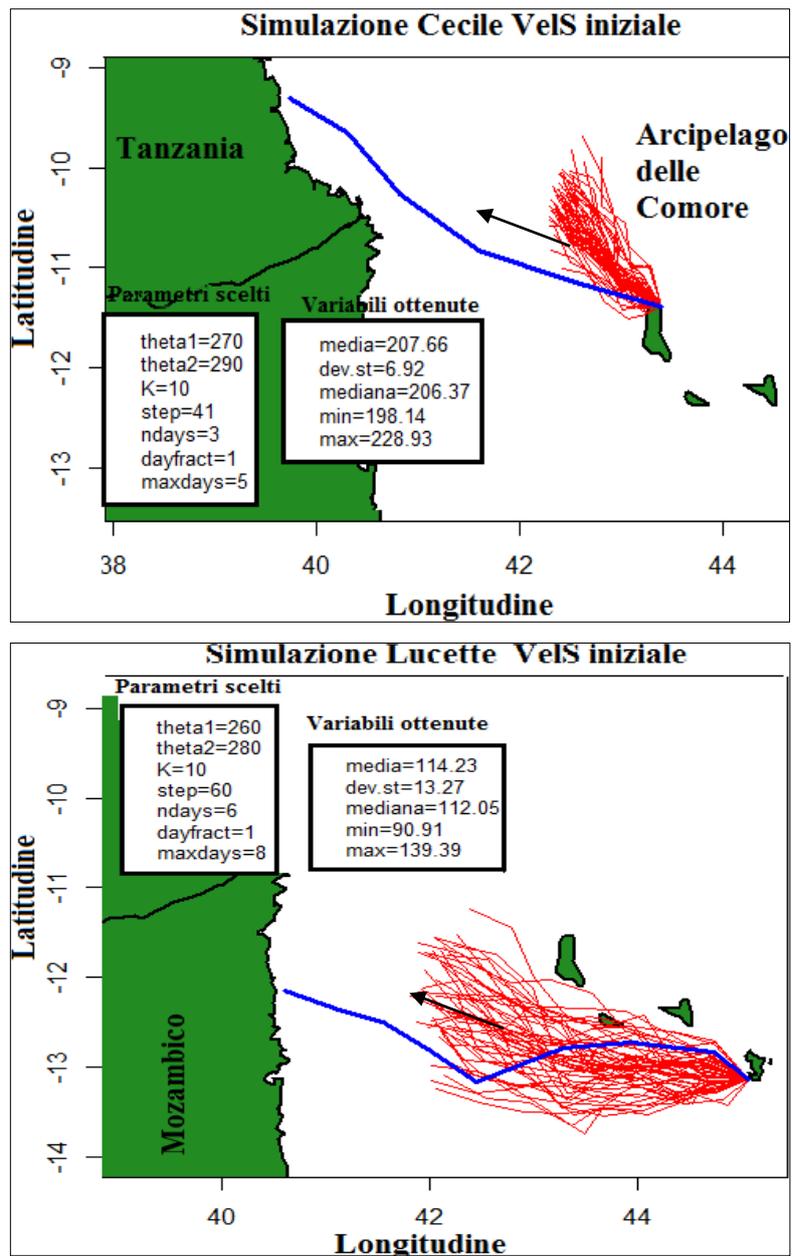


Figura 3.16 Simulazioni delle tartarughe Cecile e Lucette utilizzando come velocità di spostamento (Step) la VelS iniziale (Step=VelS) stimata nelle precedenti analisi.

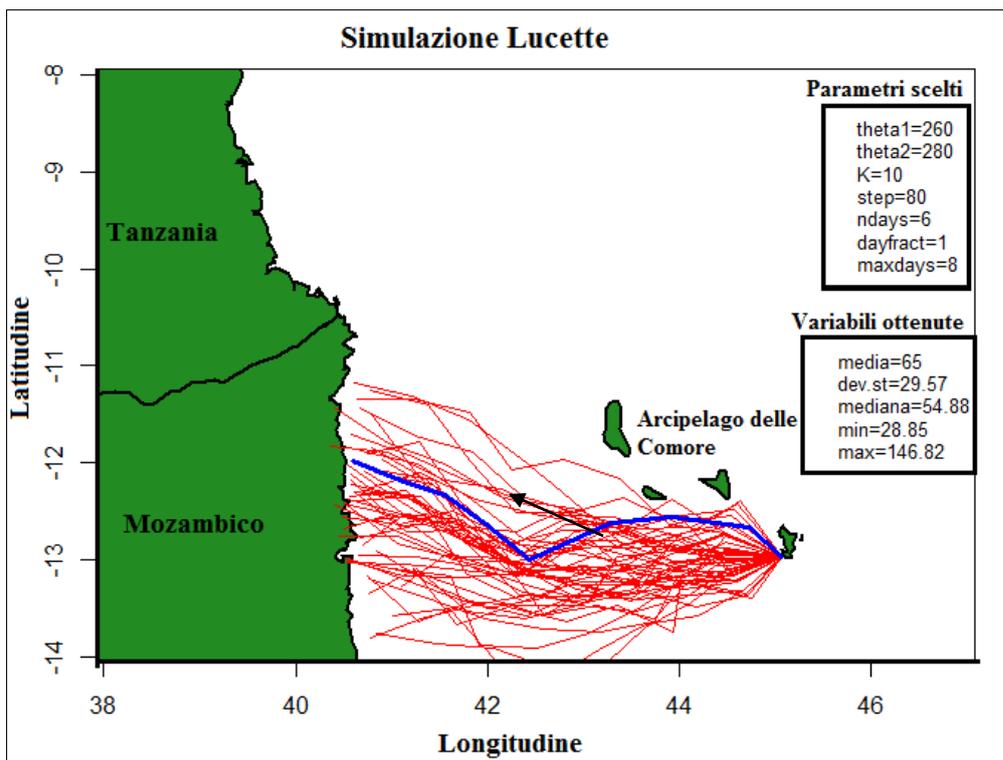
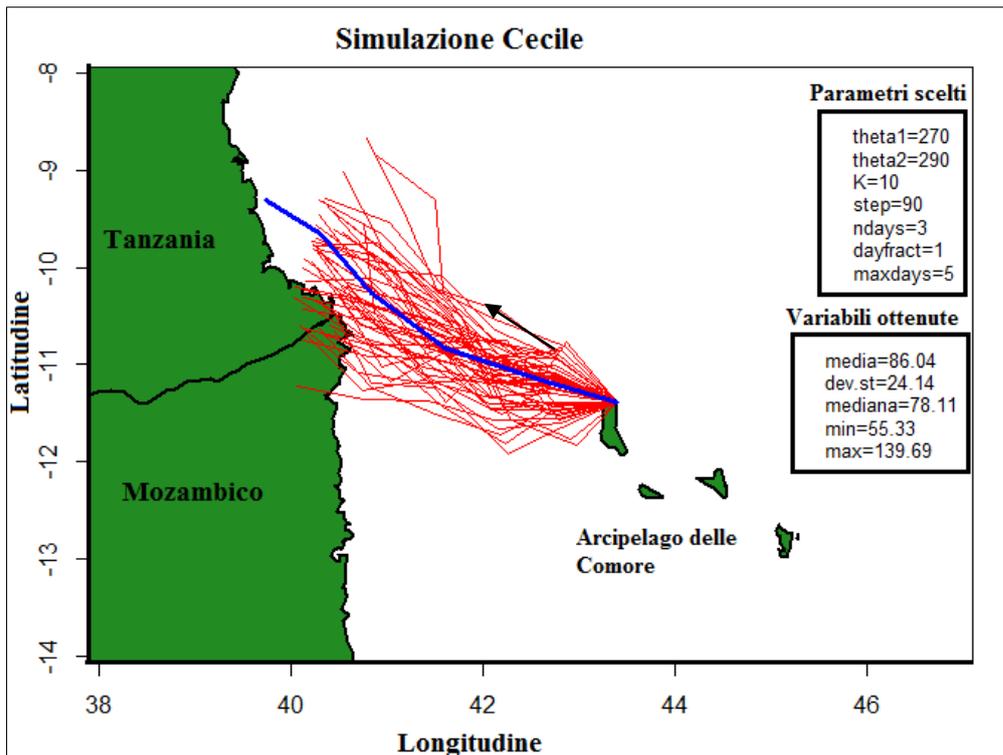


Figura 3.17. Simulazione delle rotte delle tartarughe Cecile e Lucette con dati aggiornati una volta al giorno. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati (VelS aumentata) ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 50 simulazioni, anziché 500 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*).

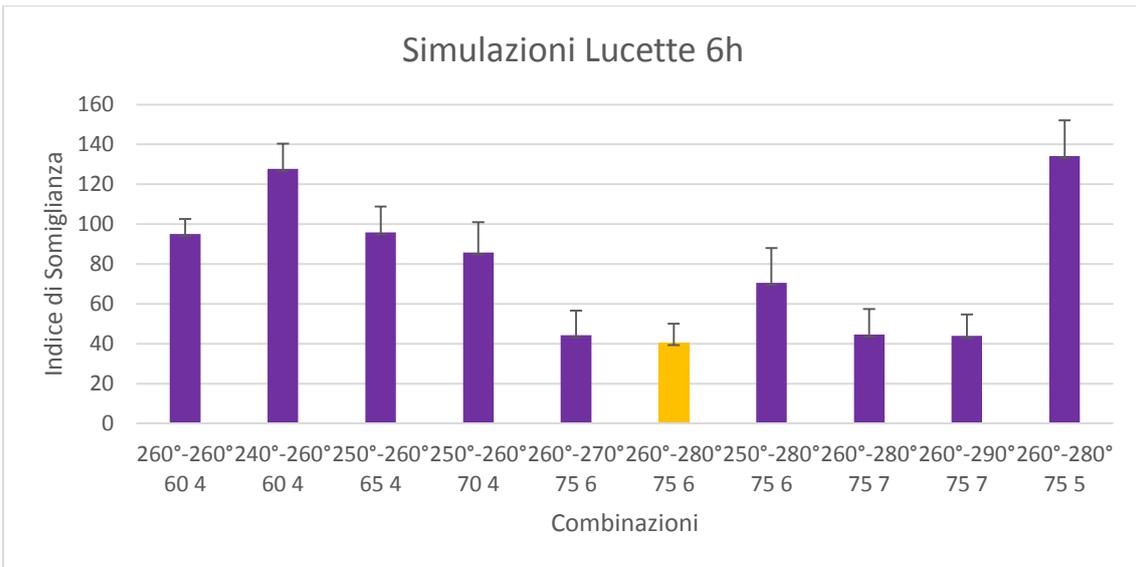
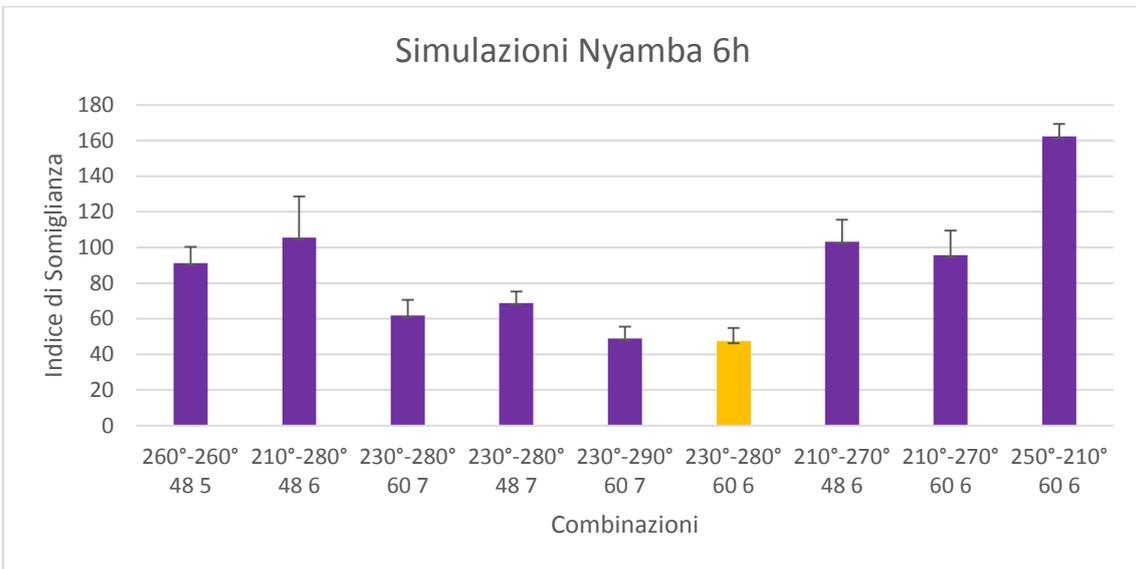
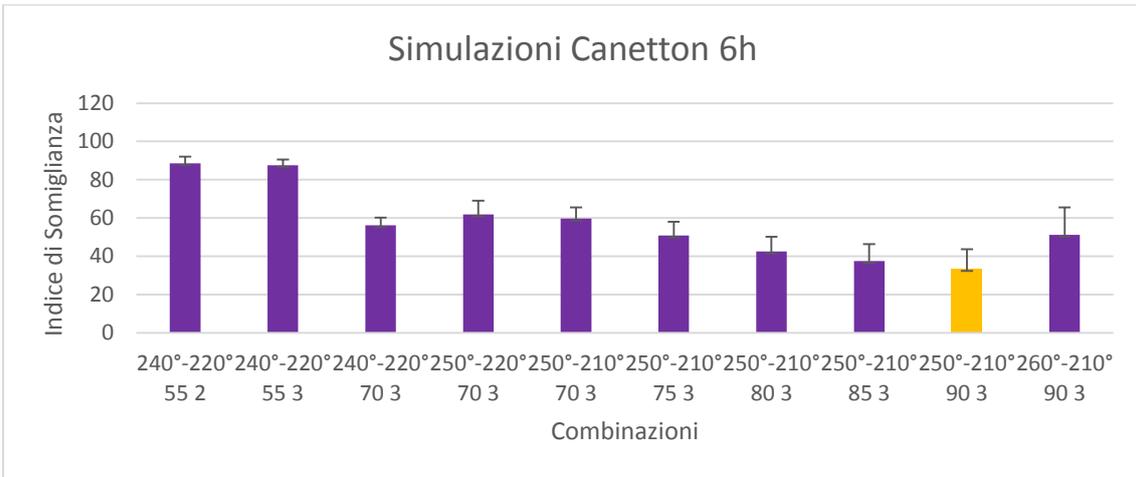
Vista la scarsa bontà delle simulazioni effettuate con una sola localizzazione giornaliera, è stato deciso di utilizzare un modello che si aggiornava ogni 6 ore, in modo da aumentare il dettaglio temporale e quindi spaziale delle simulazioni. E' infatti possibile che, in presenza di correnti variabili nel tempo e nello spazio come quelle del canale del Mozambico, un aggiornamento delle simulazioni ogni 24 ore non sia sufficiente a far 'incontrare' alle tartarughe virtuali le correnti realmente presenti lungo la rotta delle tartarughe reali.

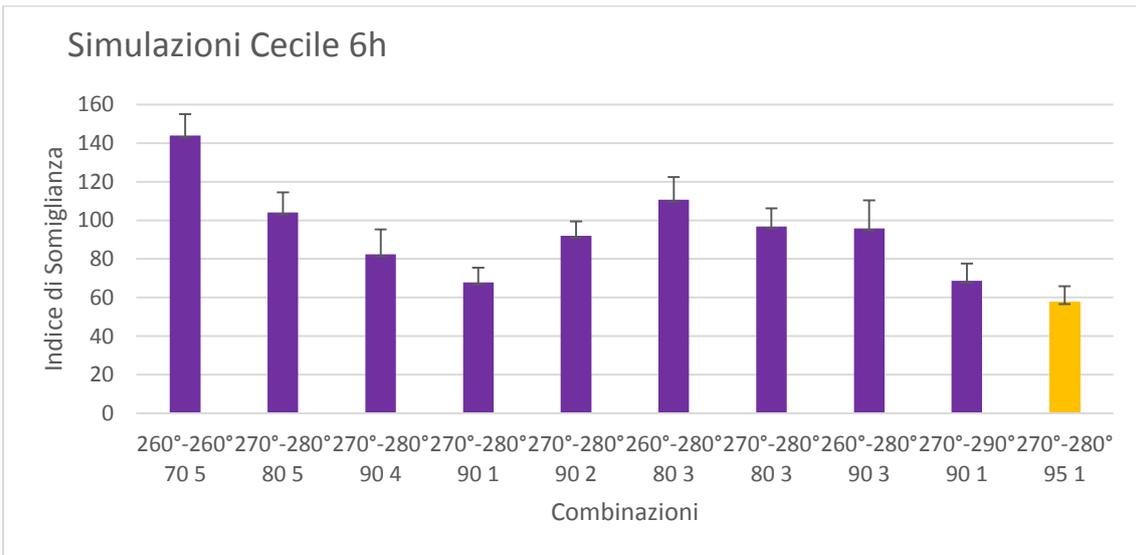
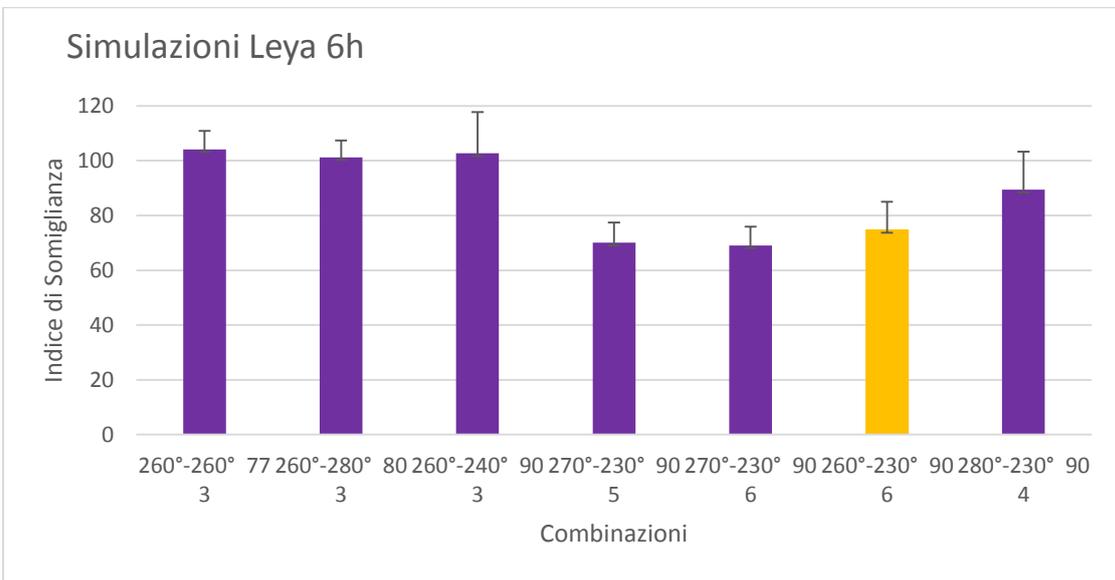
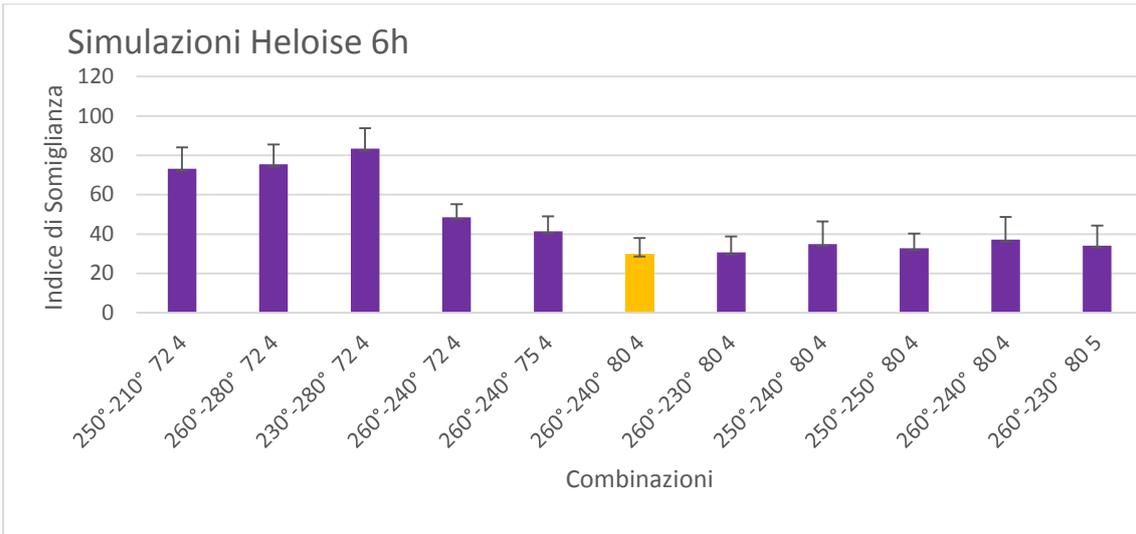
Per la seconda serie sono stati quindi compiute simulazioni con 4 localizzazioni al giorno. Anche in questo modo, però, le simulazioni ottenute non risultano pienamente soddisfacenti (Tabella 3.4; Figura 3.18). Per nessuna tartaruga, infatti, una velocità di movimento uguale a VelS è stata sufficiente a ottenere rotte migratorie simulate complete, fino a raggiungere le coste del Mozambico (Figura 3.19). Le combinazioni di parametri migliori sono state ottenute aumentando tali velocità del 30-100%, arrivando a impostare velocità di 90 chilometri giornalieri (Tabella 3.4). Con questo aumento della velocità di movimento le simulazioni delle rotte migratorie di 4 tartarughe (Heloise, Nyamba, Lucette e Leya) sono risultate abbastanza corrispondenti alla rotta reale, producendo una rotta che giunge a destinazione, mentre nelle restanti 3 tartarughe, le rotte simulate non sono complete. Ad esempio, nella simulazione riferita a Lucette (Figura 3.20), si è dovuto aumentare il valore di velocità, inizialmente impostato uguale a 60 km al giorno, fino a 75 km al giorno, per far sì che le rotte simulate risultassero corrispondenti all'intera rotta tenuta dalla tartaruga reale. Per la tartaruga Cecile (Figura 3.20), invece, si è dovuto aumentare il valore della VelS, inizialmente impostato uguale a 40 km al giorno, fino a 95 km al giorno, per ottenere rotte simulate abbastanza simili a quella reale (Figura 3.20). Come si può notare in Figura 3.20, però, anche con questo aumento di velocità, però, la rotta reale risulta più lunga delle rotte simulate.

In ogni caso, le simulazioni con aggiornamento ogni 6 ore sono risultate generalmente migliori di quelle ogni 24 ore, come evidenziato anche dal fatto che gli indici di somiglianza delle combinazioni migliori hanno un valore assoluto non particolarmente elevato (Tabella 3.4; Figura 3.18). Per tre tartarughe si è ottenuta la miglior combinazione di parametri facendo variare l'angolo di orientamento dopo 6 giorni dall'inizio della migrazione. Gli angoli con i quali si sono ottenuti valori minori di indice di somiglianza sono compresi tra 230°-280° per la prima parte della migrazione e 210°-280° per la seconda (Tabella 3.4; Figura 3.18).

Tartaruga 6h	Theta1	Theta2	Step Km/d	Ndays	Indice di Somiglianza	DS
Canetton	250	210	90 (55)	3	33.3	10.3
Nyamba	230	280	60 (48)	6	47.3	7.5
Lucette	260	280	75 (60)	6	40.3	9.6
Heloise	260	240	80 (72)	4	29.5	8.5
Leya	260	230	95 (77)	6	66.4	12.2
Cecile	270	280	95 (40)	1	57.5	8.3
Gwenadu	280	240	90 (67)	2	40.2	5.3

Tabella 3.4. Per ogni rotta di tartaruga analizzata con dati interpolati a 6 ore, è riportata la combinazione dei parametri del modello che ha determinato la rotta più somigliante a quella reale (valore minimo dell'indice di somiglianza) e l'indice di somiglianza corrispondente ottenuto. Theta 1 e 2: angoli di movimento impostati, Step: velocità di movimento della tartaruga virtuale calcolata in km/d (in grassetto sono evidenziati i valori mantenuti uguali al valore di VelS, quando il valore di Step è diverso, la VelS iniziale è indicata tra parentesi), ndays: numero di giorni in cui è mantenuto theta1 prima di essere variata a theta2.





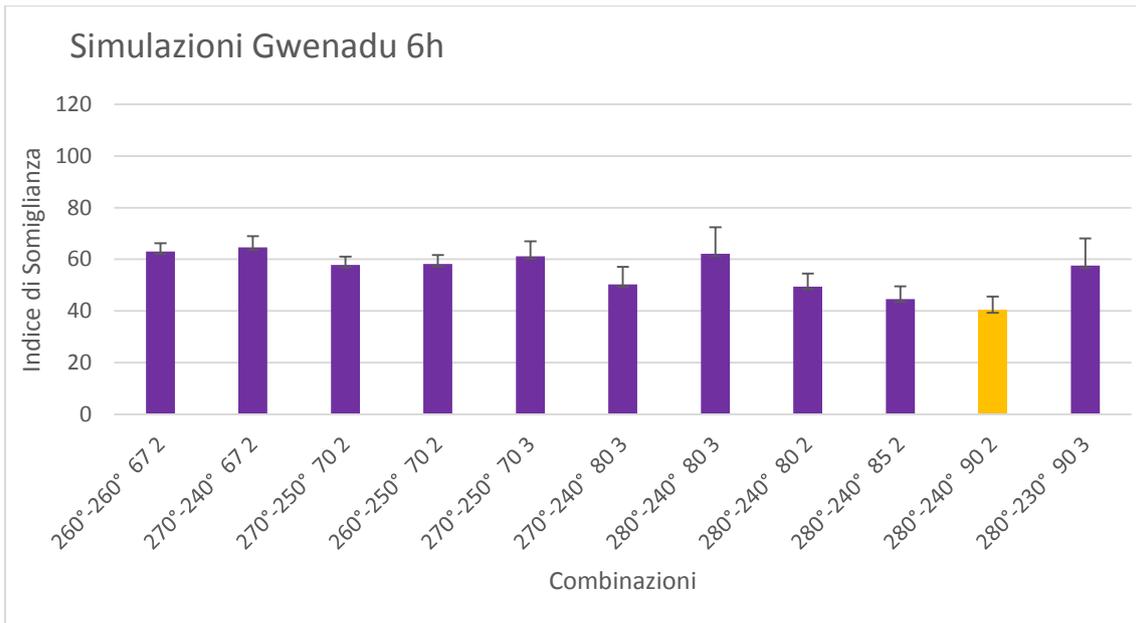


Figura 3.18. Indice di somiglianza ($\pm DS$) per ogni combinazione di parametri utilizzati per ogni singola rotta analizzata. Per ogni combinazione sono riportati i valori impostati per la direzione (in gradi) e la velocità di movimento (in km al giorno) e dopo quanti giorni si aveva il cambio di direzione (in giorni). In giallo è evidenziata la serie di parametri più rappresentativi.

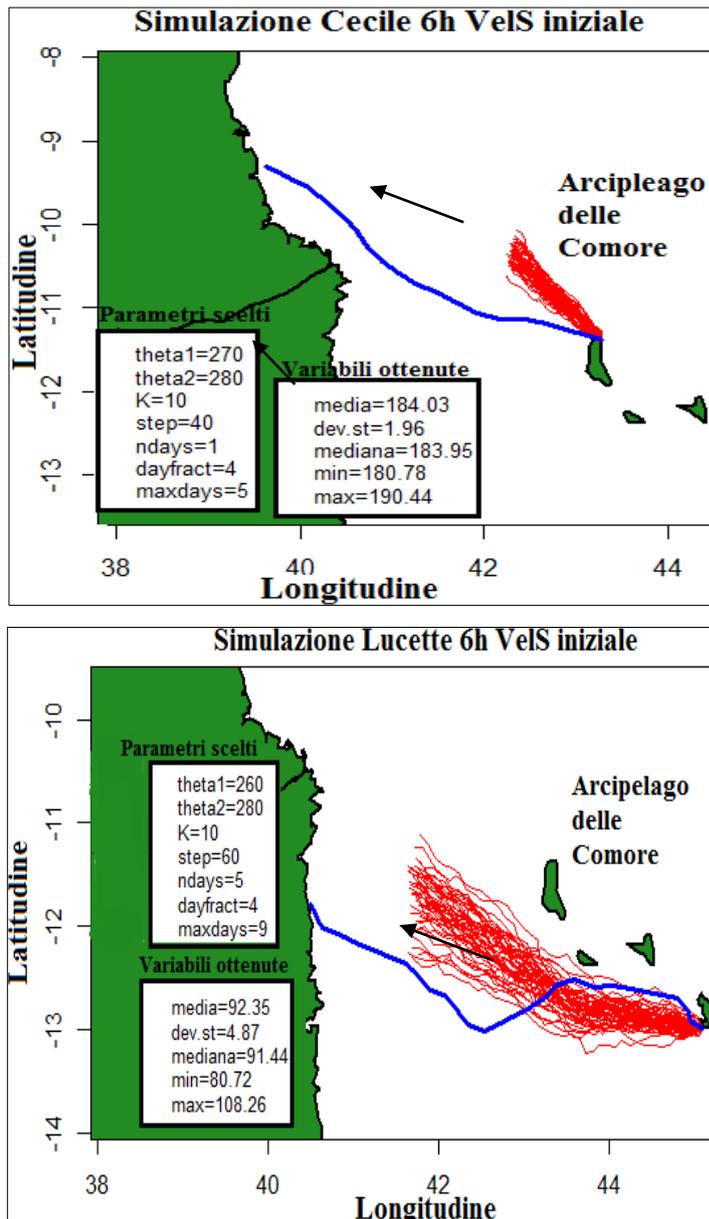


Figura 3.19 Simulazione delle rotte delle tartarughe Cecile e Lucette con dati interpolati a 6 ore il parametro Step è stato impostato uguale alla VelS iniziale. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 50 simulazioni, anziché 500 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*).

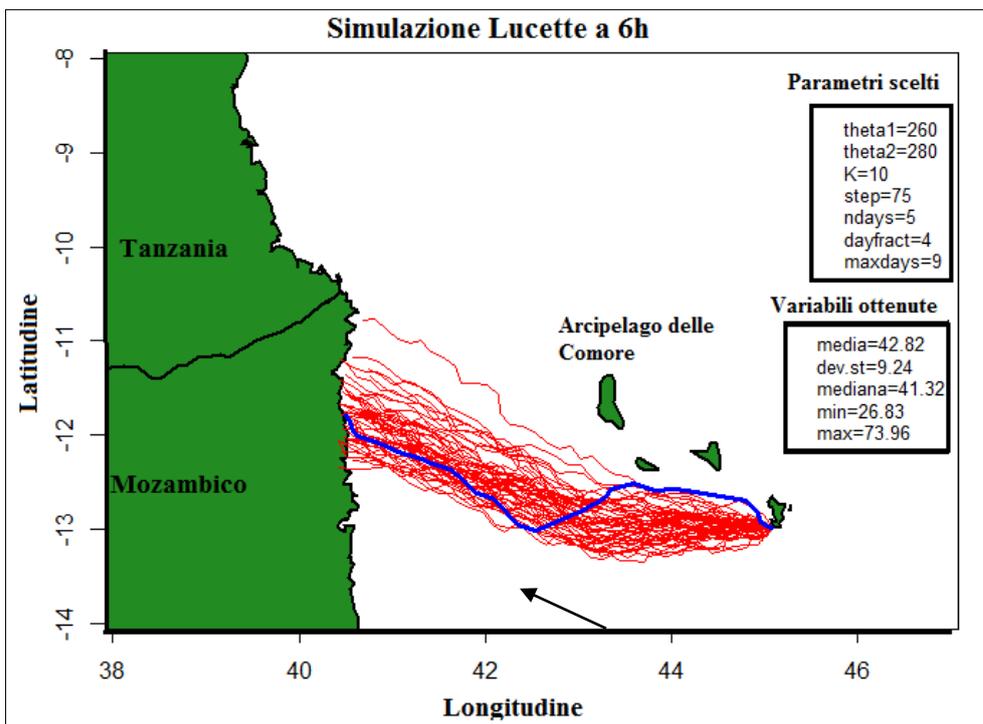
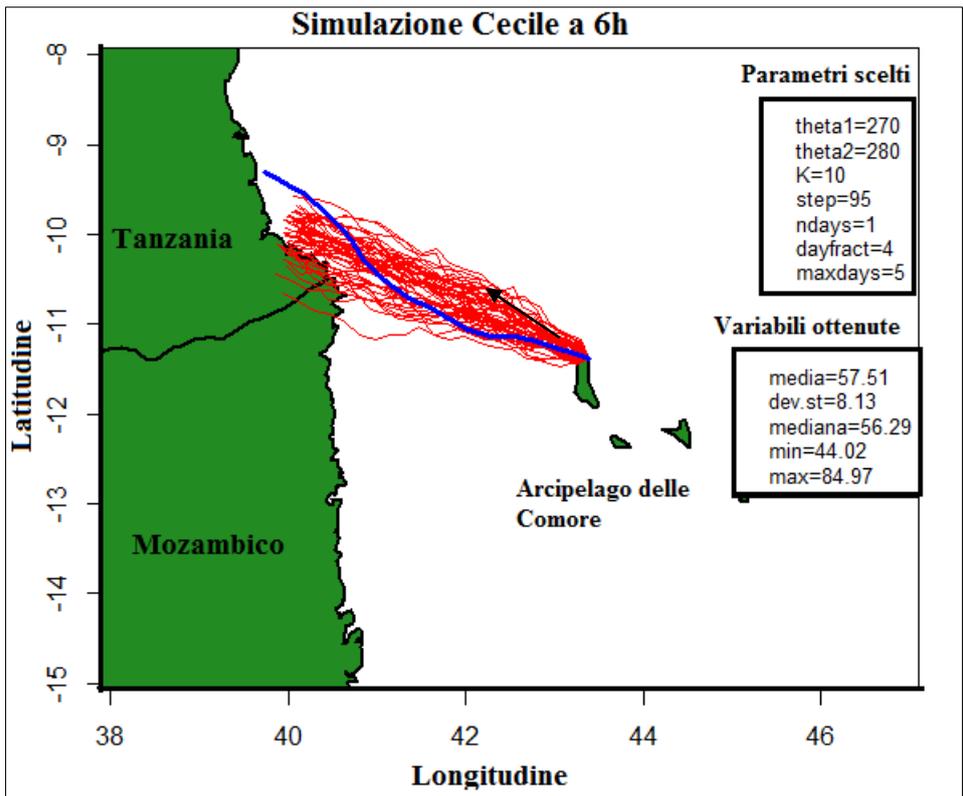


Figura 3.20. Simulazione delle rotte delle tartarughe Cecile e Lucette con dati interpolati a 6 ore e il parametro Step aumentato rispetto alla VelS. In rosso le rotte delle tartarughe virtuali, in blu la rotta reale. A lato sono riportati i parametri impostati ed il valore delle variabili ottenute per la combinazione rappresentata. Per una maggiore chiarezza dell'immagine, sono rappresentate solo 50 simulazioni, anziché 500 (vedi paragrafo 2.5, *Materiali e Metodi*).

Capitolo 4

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

I risultati ottenuti dall'analisi del contributo delle correnti e dalle simulazioni delle migrazioni, hanno evidenziato una netta distinzione tra il caso delle tartarughe di Mayotte e gli altrui gruppi di tartarughe analizzate.

Sia per le tartarughe comuni del Mediterraneo che per le tartarughe verdi di Ascensione, il maggior contributo sulla velocità complessiva dell'animale è risultato essere quello del nuoto attivo della tartaruga, con un limitato contributo della corrente (Figure 3.1, 3.5). Il movimento complessivo delle tartarughe risulta quindi determinato, principalmente dal movimento attivo delle stesse, e infatti le simulazioni effettuate prevedendo l'impiego di un sistema a clock-and-compass, senza l'intervento di sistemi di navigazione più raffinati, hanno prodotto rotte virtuali in buon accordo con le rotte reali. In entrambi i casi, le migliori simulazioni sono state ottenute con le combinazioni che prevedevano due direzioni di movimento, tenute successivamente lungo la rotta migratoria, ed un valore di velocità uguale a quello della componente di nuoto attivo stimato nell'analisi precedente (VelS) (Tabella 3.1; Figura 3.10). Nelle tartarughe della Calabria, per quanto non siano state identificate combinazioni di parametri uguali e applicabili a tutte le tartarughe, questo cambiamento di direzione sembra avvenire dopo pochi giorni dalla partenza e determina un percorso piuttosto simile che quasi tutti gli individui seguono (tranne Lacinia nella migrazione del 2012): circumnavigare la Sicilia e l'isola di Malta e successivamente dirigersi a sudovest verso le coste Tunisine (Figura 3.11). Per due delle tre tartarughe che sono state seguite in anni successivi (Kalabria e Lacinia), la combinazione migliore di parametri è risultata simile in anni successivi a conferma di un probabile schema utilizzato continuamente da queste tartarughe.

Nelle tartarughe di Ascensione, il cambiamento di direzione ottimale avviene a circa metà del loro percorso migratorio, e le due direzioni successive sono risultate poco differenti tra loro (20-30°; Tabella 3.2), portando a rotte solo leggermente incurvate (Figura 3.13). Questi risultati sono quindi in sostanziale accordo con l'ipotesi di partenza: per quanto riguarda le tartarughe del Mediterraneo e di Ascensione, le rotte migratorie ricostruite sono compatibili con l'affidamento ad un semplice programma spazio temporale o a clock-and-compass, che consente loro di compiere le loro migrazioni post-riproduttive o almeno per attraversare il tratto in mare aperto e giungere almeno nelle vicinanze delle specifiche zone di foraggiamento individuali che potrebbero essere poi raggiunte tramite altre modalità di navigazione agenti a più breve scala (vedasi sotto). Secondo questa ipotesi, quindi, le tartarughe adulte compirebbero le loro migrazioni oceaniche avvalendosi di un sistema di orientamento analogo a quello proposto per i giovani Passeriformi alla prima migrazione (Berthold 1991) o nelle migrazioni successive (Mouritsen 1998) e per la migrazione autunnale delle farfalle monarca (Mouritsen et al. 2014). Anche l'impiego di due direzioni di movimento assunte in successione lungo la rotta migratoria, sarebbe analogo a quanto proposto per alcune specie di Passeriformi che seguono rotte di migrazione comprendenti detour (Berthold 1991). Non è comunque da escludere, che durante le loro migrazioni queste tartarughe facciano affidamento anche ad altri sistemi per orientarsi e navigare verso i loro obiettivi, come ad esempio, meccanismi di beaconing che consentano una navigazione a medio-corta scala (Hays et al. 2003), sistemi di pilotaggio basati su informazioni familiari (probabilmente visive) raccolte una volta raggiunta la costa o anche su informazioni derivanti dal campo magnetico terrestre (Lohmann et al. 2004; Luschi et al. 2007; Benhamou et al. 2011). Queste informazioni potrebbero avere un ruolo nel caso in cui una tartaruga possa eventualmente trovarsi dislocata molto fuori rotta (Lohmann et al. 1998; Luschi 2013), a seguito magari di errori sistematici nei meccanismi bussolari di orientamento o in presenza di azioni derivate dalle correnti particolarmente importanti.

I risultati ottenuti dalle analisi effettuate sulle tartarughe verdi di Mayotte hanno delineato un quadro meno chiaro e più difficile da comprendere. Le tartarughe marine oggetto di studio hanno percorso le rotte migratorie post-riproduttive nel tempo più breve riscontrato nei tre gruppi oggetto di studio, impiegando in media 7 giorni di migrazione. Le velocità medie delle correnti incontrate nel tragitto in mare aperto, che variano da 1.2 km/h a 2.8 km/h, sono risultate essere più elevate rispetto agli altri due casi analizzati, contribuendo quindi sostanzialmente allo spostamento complessivo dell'animale, in alcuni casi più del nuoto attivo delle tartarughe stesse (Figura 3.8). Allo stesso tempo le simulazioni delle rotte migratorie post-riproduttive di queste tartarughe hanno dato risultati poco soddisfacenti, producendo rotte virtuali poco simili alle rotte reali, anche impiegando modellizzazioni più definite temporalmente (facendo aggiornare il modello ogni 6 ore) e spazialmente. In particolare, queste simulazioni hanno mostrato come modellizzazioni che impieghino una velocità di movimento corrispondente al vettore di nuoto attivo (VelS) non portano a rotte virtuali che raggiungono il continente africano, meta della migrazione in alto mare, e che anche un aumento del 100% di tali velocità non produca dei risultati pienamente soddisfacenti (Figura 3.20).

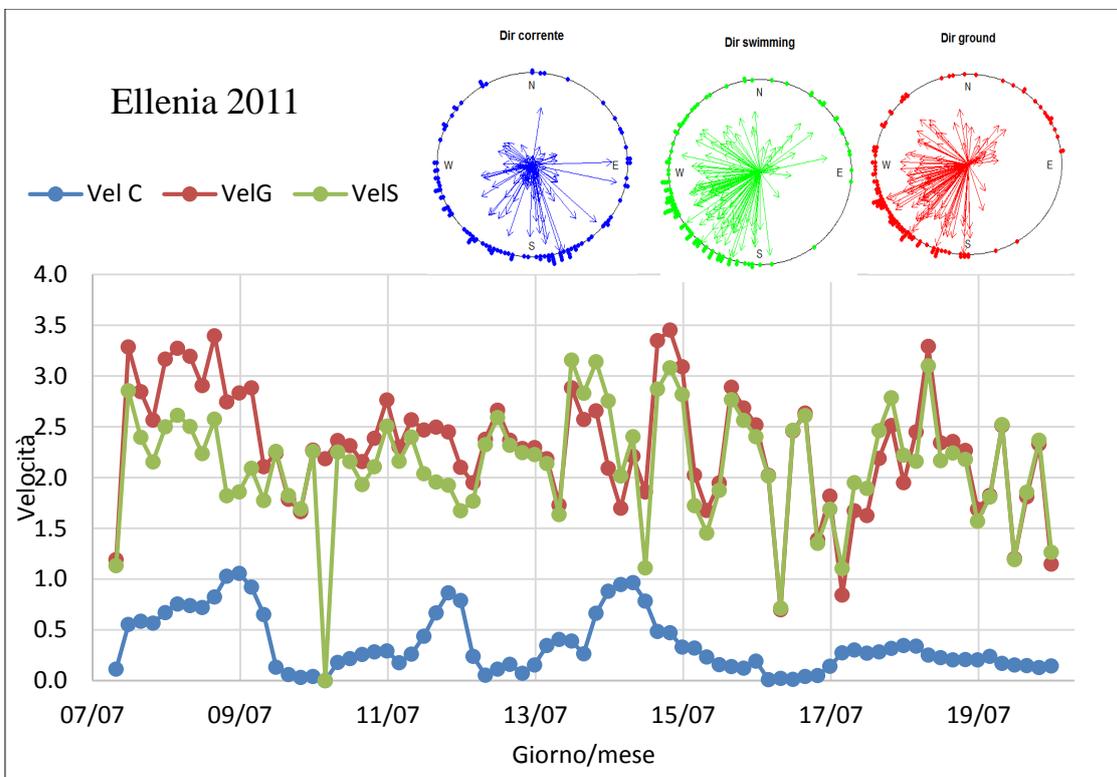
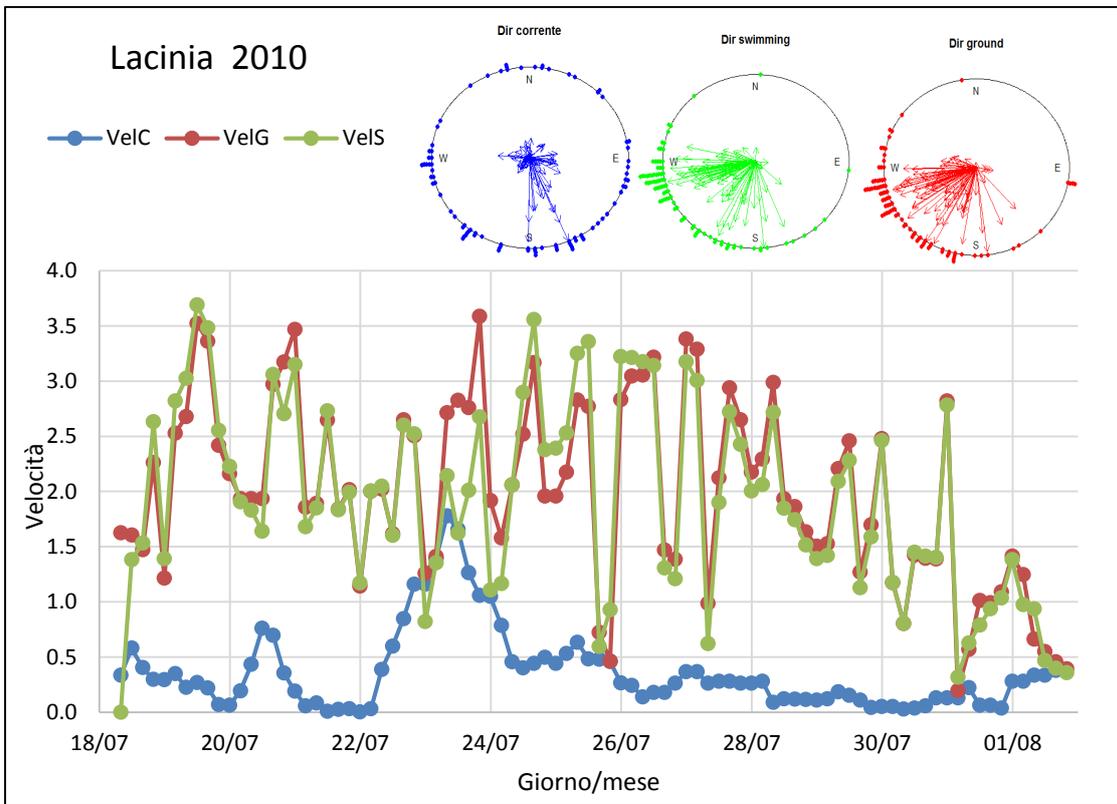
Le cause di questi risultati non sono chiare. Probabilmente il particolare sistema oceanografico dell'area di studio, costituito da correnti variabili anche intense, associate alla presenza di numerosi vortici che si muovono soprattutto in senso nord-sud, rende più difficoltosa la simulazione delle rotte.

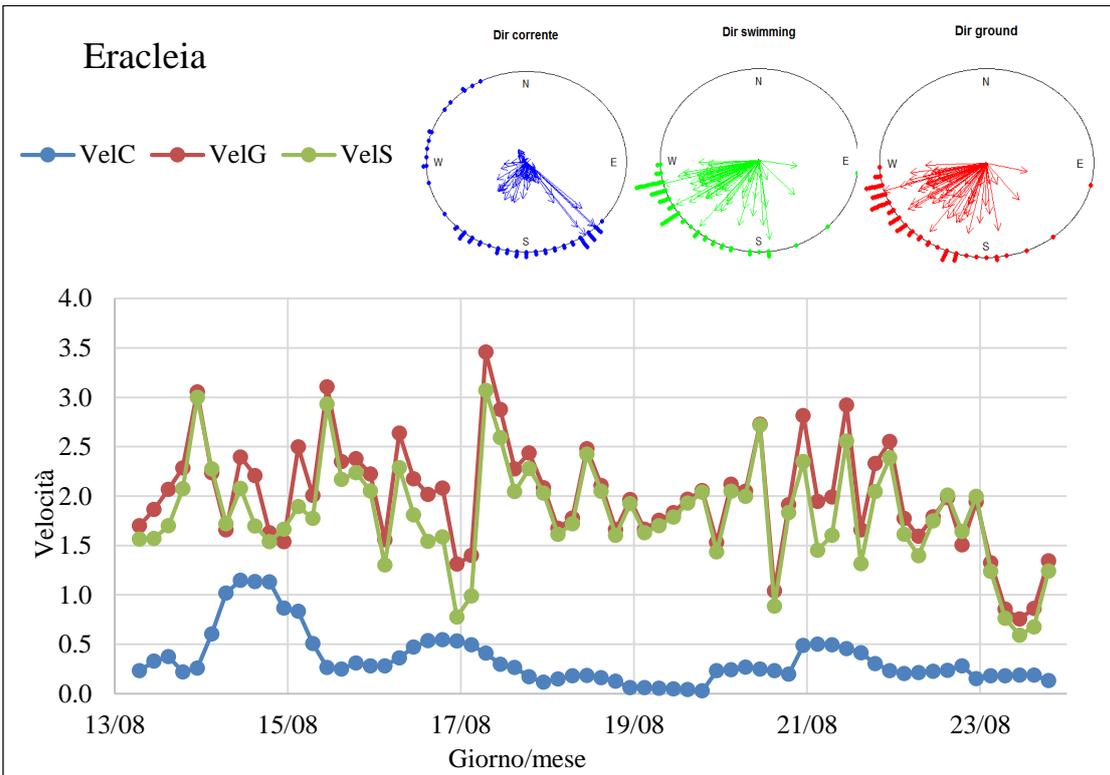
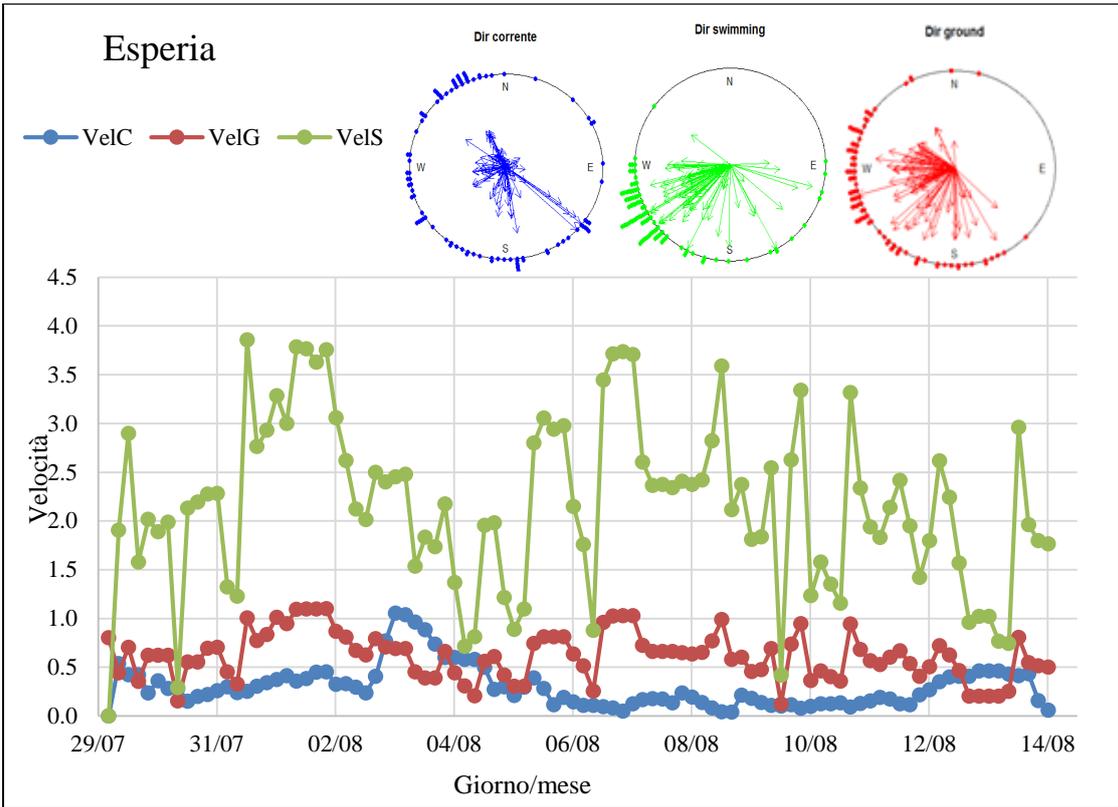
In ogni caso, questi risultati non sono in accordo l'ipotesi che anche queste tartarughe facciano affidamento ad un programma spazio-temporale per migrare dalle isole Comore alla costa del continente africana orientarsi e navigare in mare aperto. Questa differenza con le conclusioni ottenute negli altri casi non sembra essere riconducibile a differenze specie-specifiche nei sistemi di navigazione, poiché si tratta della stessa specie di tartaruga marina oggetto di studio ad Ascensione, e per cui è stato ipotizzato un affidamento a sistemi a clock-and-

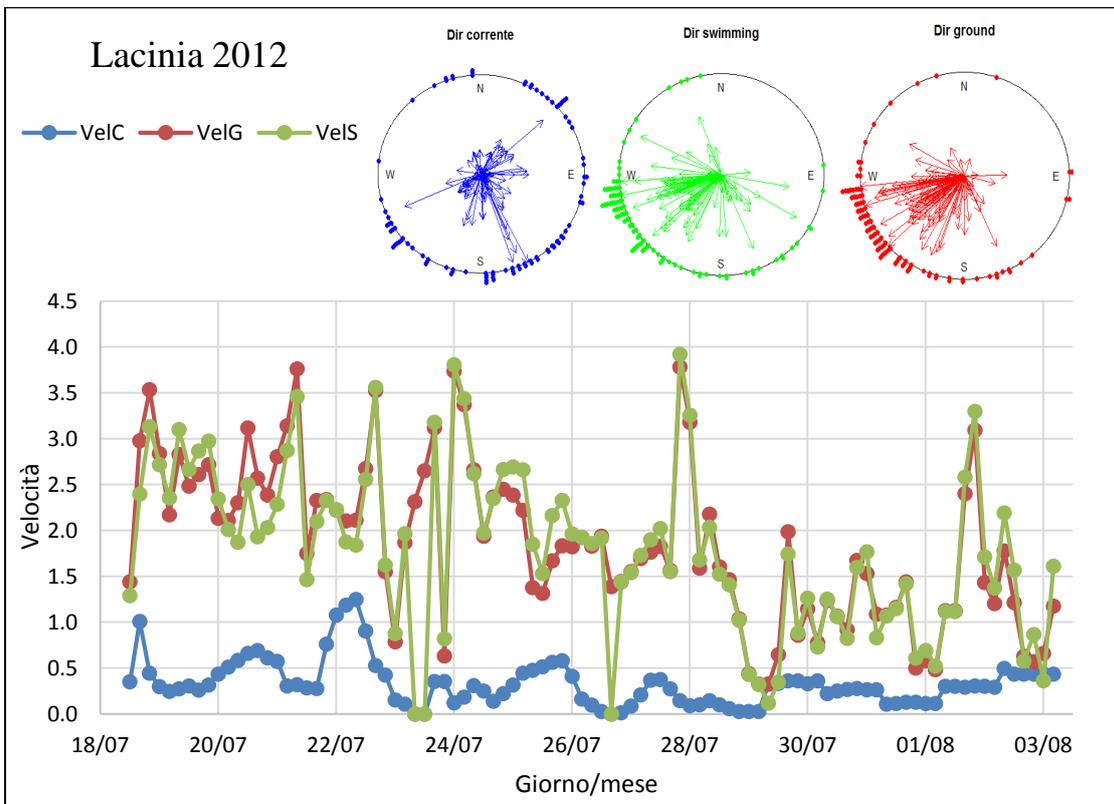
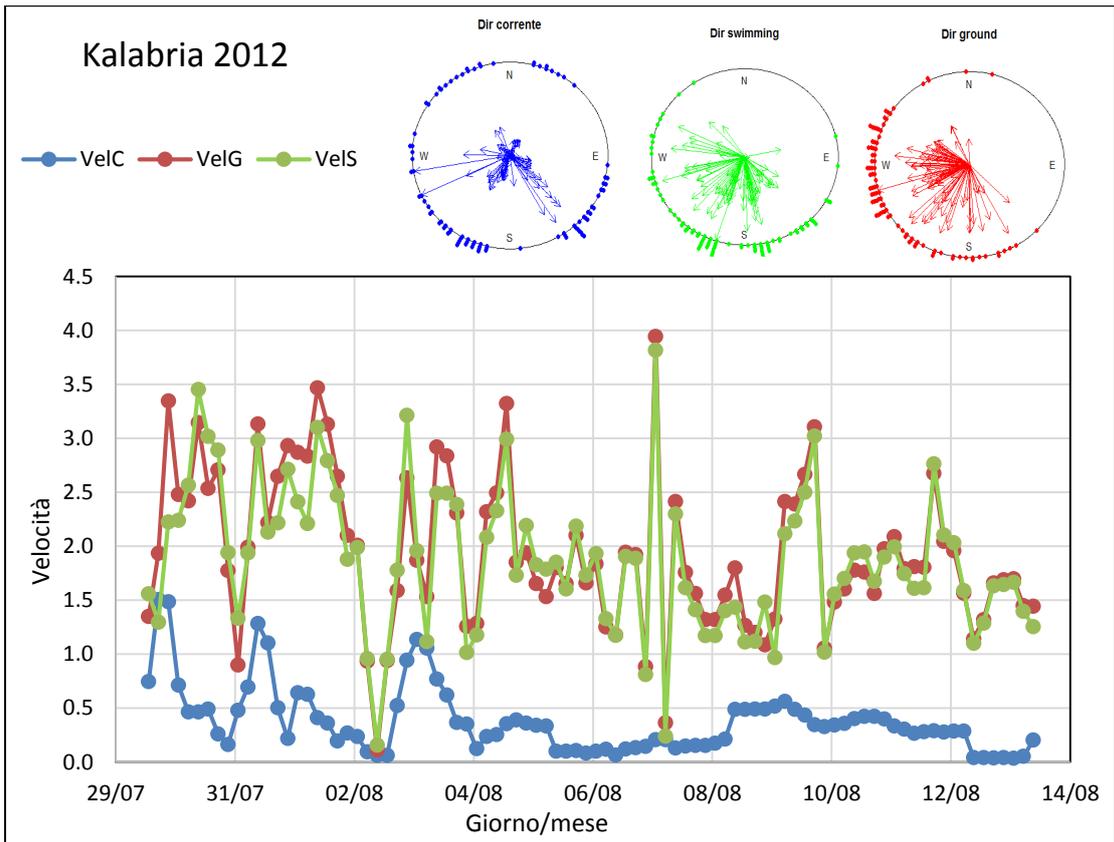
compass (vedasi sopra). Non è da escludere che, le tartarughe verdi di Mayotte abbiano impiegato per la loro migrazione sistemi di navigazione alternativi o complementari al clock-and-compass, ad esempio affidandosi a un qualche sistema di position fixing (vera navigazione, Papi 1992) con il quale potrebbero determinare continuamente la loro posizione rispetto alla meta e quindi permetta loro di attraversare aree soggette a forti correnti irregolari e giungere nelle zone di foraggiamento anche navigando in un tratto di mare particolarmente ostico per un sistema di orientamento di tipo vettoriale. Anche questa ipotesi però, non spiega come mai le rotte virtuali sono risultate più brevi di quelle reali impostando i valori di velocità corrispondenti alla velocità reale di nuoto delle tartarughe.

APPENDICE

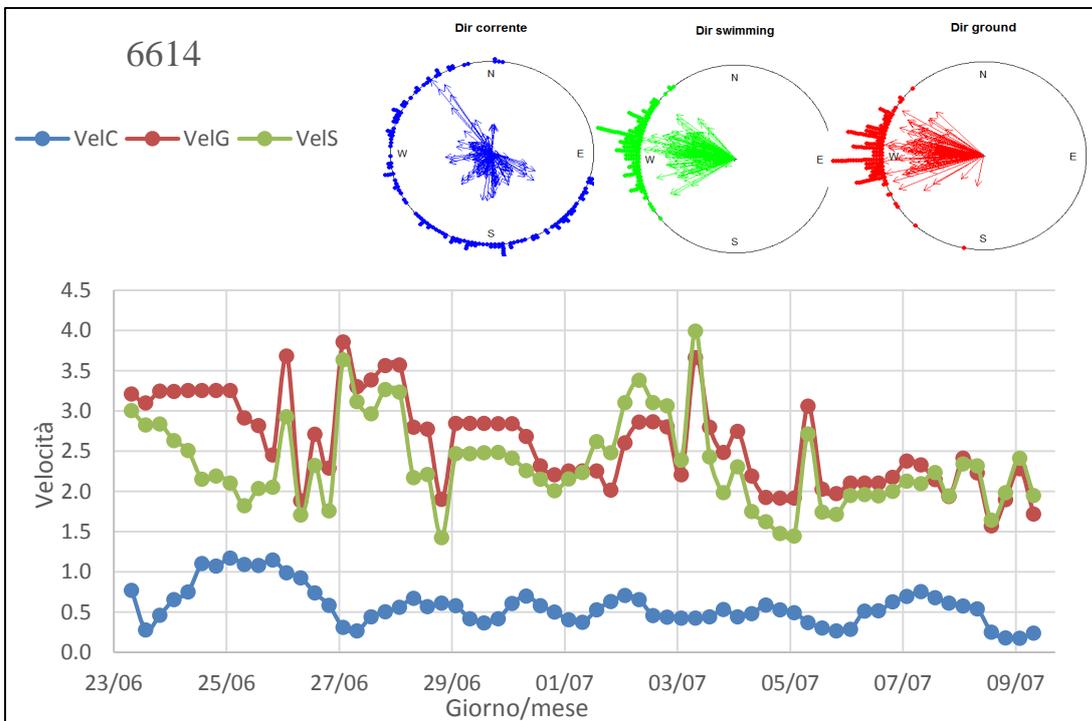
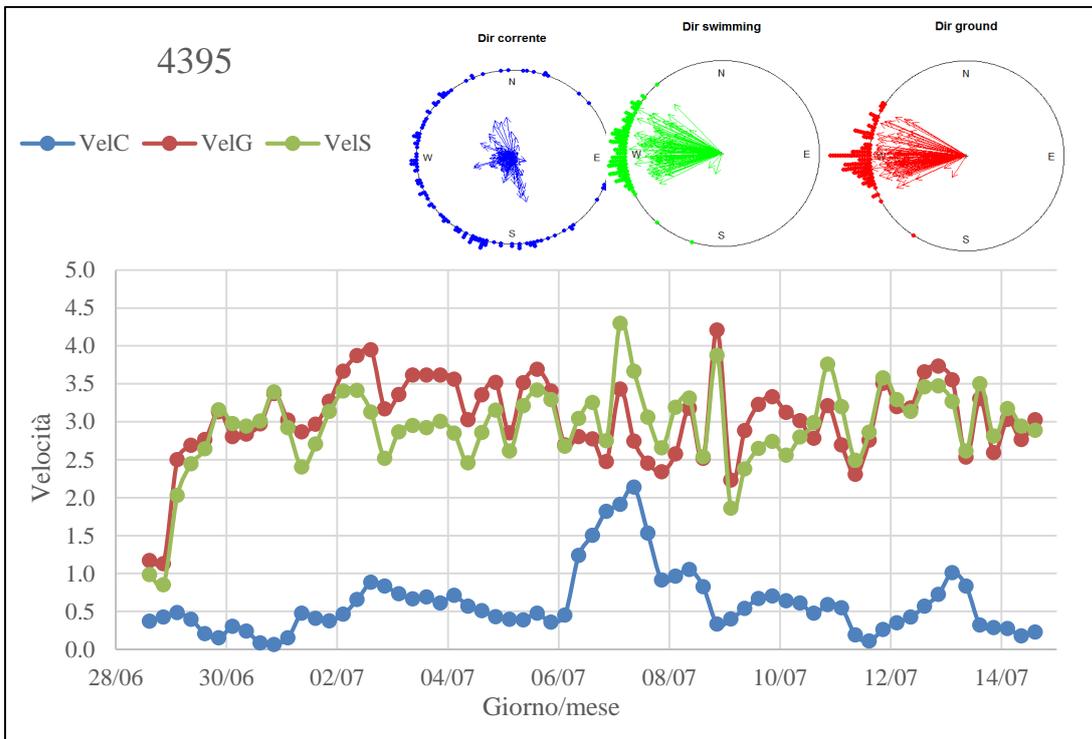
-Tartarughe nel Mediterraneo



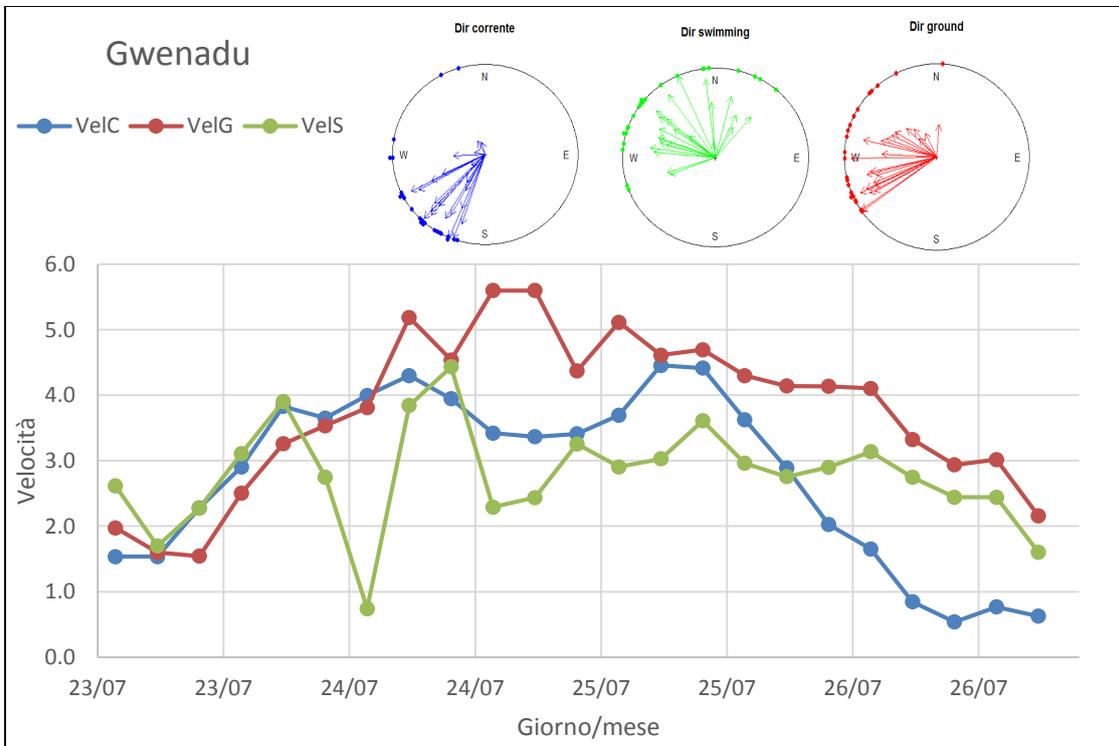
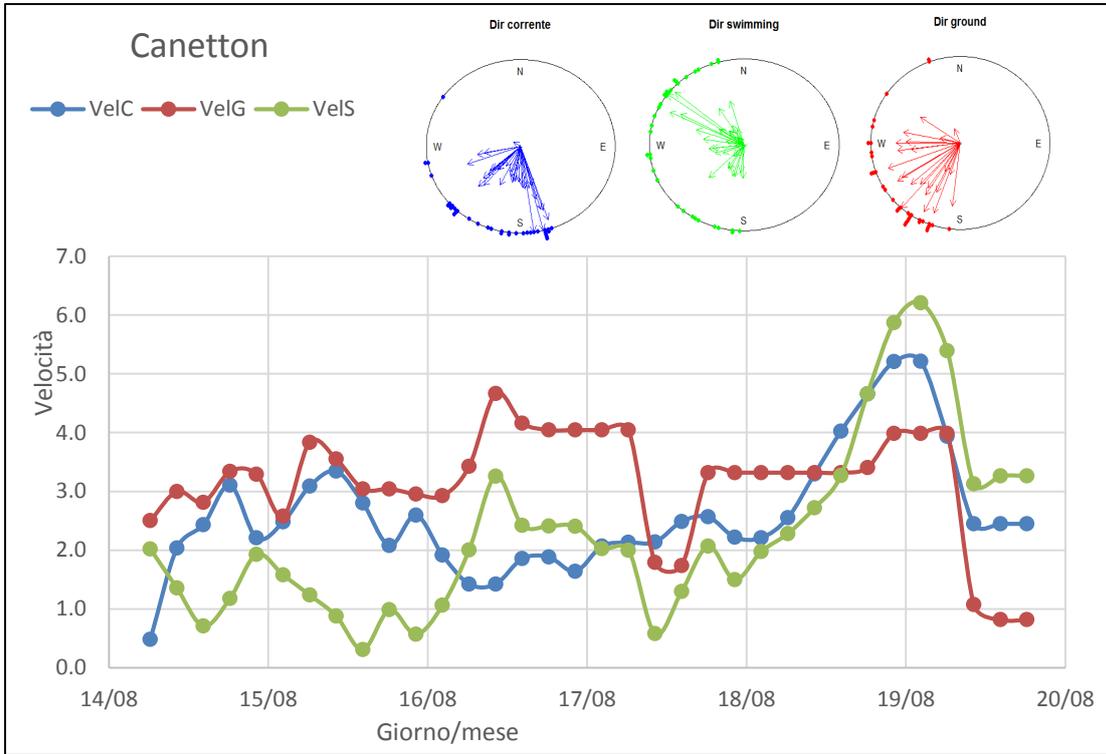




-Tartarughe ad Ascensione



-Tartarughe a Mayotte



BIBLIOGRAFIA

Agnieszka M. Adamczewska, Stephen Morris (2001). Ecology and Behavior of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island Red Crab, during the Annual Breeding Migration. *Biological Bulletin*, 200(3): 305-320.

Alerstam T., Hake M. e N. Kjellen. 2006. Temporal and spatial patterns of repeated migratory journey by osprey. *Animal Behaviour*. 71: 555-566.

Argos, User's Manual (2007-2014). Service Argos, Toulouse, France.

Benhamou S., J. Sudre, J. Bourjea, S. Ciccione, A. De Santis & P. Luschi (2011) The role of geomagnetic cues in green turtle open sea navigation, *PLOS One*, 6: e26672.

Berthold P. (1991) Spatiotemporal programmes and genetics of orientation. *Orientation in Birds 1991*. Birkäuser Verlag, Basel, pp. 86-105.

Bjorndal K. A. (1997). Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: P.L Lutz, And J.A Musick, (eds), *The biology of sea turtles*. CRC Press.

Block B. A., I. D. Jonsen, S. J. Jorgensen, A. J. Winship, S. A. Shaffer, S. J. Bograd, E. L. Hazen, D. G. Foley, G. A. Breed, A.-L. Harrison, J. E. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. R. Mate, G. L. Shillinger, K. M. Schaefer, S. R. Benson, M. J. Weise, R. W. Henry & D. P. Costa. (2011) Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. 10.1038/nature10082.

Carr A., Carr M.H. and Meylan, A.B. (1987). The ecology and migrations of sea turtles. The West Caribbean green turtle colonies. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*

Cerritelli G. (2014). Comportamento migratorio e uso dello spazio in femmine di tartaruga comune. Tesi Magistrale Laure in Conservazione e Evoluzione, Università di Pisa.

De Ruijter W.P.M., Ridderinkhof H., Lutjeharms J.R.E., Schouten M.W., Veth C. (2002). Observations of the flow in the Mozambique Channel. *Geophys. Res.Lett.* 29, 1401–1403.

Fossette S., Nathan F. Putman, Kenneth J. Lohmann, Robert Marsh, Graeme C. Hays (2012). A biologist's guide to assessing ocean currents: a review. *Marine ecology progress series* vol. 457: 285–301.

Fratello A. (2006). Analisi oceanografica di rotte migratorie post-riproduttive di tartaruga verde (*Chelonia mydas*). Tesi triennale laurea in Scienze Biologiche, Università di Pisa.

Galli S., P. Gaspar , S. Fossette , B. Calmettes , G. C. Hays, J. R. E. Lutjeharms, P. Luschi (2012). Orientation of migrating leatherback turtles in relation to ocean currents *Animal Behaviour* 84, 1491e1500.

Gaspar Philippe, Jean-Yves Georges, Sabrina Fossette, Arnaud Lenoble, Sandra Ferraroli and Yvon Le Maho (2006) Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proc. R. Soc. B* 273, 2697–2702, doi: 10.1098/rspb.2006.3623.

Girard, C., Sudre, J., Benhamou, S., Roos, D. and Luschi, P. (2006). Homing in green turtles *Chelonia mydas*: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322,281 -289.

Godley B. J., J. M. Blumenthal¹, A. C. Broderick¹, M. S. Coyne, M. H. Godfrey, L. A. Hawkes, M. J. Witt (2008) Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next? *Endangered Species Research* 4: 3–22.

Graeme C. Hays, Asbjørn Christensen, Sabrina Fossette, Gail Schofield, Julian Talbot and Patrizio Mariani (2013). Route optimisation and solving Zermelo's navigation problem during long distance migration in cross flows. *Ecology Letters* doi: 10.1111/ele.12219.

Hays G.C., Adams C.R., Speakman J.R., (1993). Reproductive investment by green turtles nesting on Ascension Island. *Can. J. Zool.* 7, 1098 – 1103.

Hays G.C., Åkesson S., Godley B.J., Luschi P., and Santidrian P. (2001) The implications of location accuracy for the interpretation of satellite-tracking data. *Anim. Behav.* 61, 1035-1040.

Hays G.C., Broderick A.C., Godley B.J., Lovell P., Martin C., McConnel B.J., & Richardson S.(2002) Biphasal long-distance migration in green turtles. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 2002, 64, 895–898.

Hays G. C., Åkesson S., Broderick A. C., Glen F., Godley B. J., Papi F. and Luschi P. (2003). Island-finding ability of marine turtles. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270 Suppl. 1,5 -7.

Hendrickson, J. R. (1980). The ecological strategies of sea turtles. *Am. Zool.* 20:597–608.

Hicks J. W. (1985). **The breeding behaviour and migrations of the terrestrial crab *Gecarcoidea natalis*. (Decapoda: Brachyura). *Aust. J. Zool.*33:127–142.**

Hochscheid S., Godley B.J., Broderick A.C., Wilson R.P., (1999). Reptilian diving: highly variable dive patterns in the green turtle (*Chelonia mydas*). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 185, 101 – 112.

Kramer G. (1961). Long-distance orientation. In *Biology and Comparative Physiology of Birds* (ed. A. J. Marshall), pp. 341-371. New York: Academic Press.

Le Boeuf Burney J., Daniel P. Costa, Anthony C. Huntley and Steven D. Feldkam (1988). Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Can. J. Zoology*. Vol. 66 : 446 -458.

Lohmann K.J. and Lohmann C.M.F. (1996). Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nat.* 380: 59-61.

Lohmann K.J., Witherington B.E., Lohmann C.M.F. & Salomon M. (1997). Orientation, navigation, and natal beach homing in sea turtles. In: P.L. Lutz and J.A. Musick (eds), *The Biology of sea turtles*, CRC Press, pp. 107-135.

Lohmann K. J., Lohmann C. M. F., Ehrhart L. M., Bagley D. A. and Swing T. (2004). Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature* 428,909 -910.

- Lohmann K. J., Lohmann C. M. F. and Putman N. F.** (2007). Magnetic maps in animals: nature's GPS. *J. Exp. Biol.* 210,3697 -3705.
- Lohmann, P. Luschi, G.C. Hays** (2008) Goal navigation and island-finding in sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 356, 83-95.
- Luschi P., Hays G.C., Del Seppia C., Marsh R., Papi F.** (1998). The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 2279–2284.
- Luschi P., Åkesson S., Broderick A.C., Glen F., Godley B.J., Papi F., and Hays G.C.** (2001). Testing the navigational abilities of ocean migrants: Displacement experiments on green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 528–534.
- Luschi P., Hays G.C., Papi F.** (2003). A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos* 103.
- Luschi P., Benhamou S., Girard C., Ciccione S., Ross D., Sudre J., Benvenuti S.** (2007). Marine turtle use geomagnetic cues during open-sea homing. *Curr. Biol.* 17:126-133.
- Luschi P.** (2013) Long-Distance Animal Migrations in the Oceanic Environment: Orientation and Navigation Correlates. ISRN Zoology ID 631839
- Lutcavage, M. E. & Lutz, P. L.** (1997). Diving behaviour. In: *The Biology of Sea Turtles* (Ed. By P. L. Lutz & J. A. Musick), pp. 277e296. Boca Raton: CRC Press.
- Mouritsen H.** (1998) Modelling migration: the clock-and-compass model can explain the distribution of ringing recoveries. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 1998, 56, 899–907.
- Mouritsen H., Rachael Derbyshirec, Julia Stalleickena, Ole. Mouritsend, Barrie J. Froste, and D. Ryan Norrisc** (2013), An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *PNAS* early edition.

Mrosovsky N., & Shettleworth S.J. (1968). Wavelength preferences and brightness cues in the water finding behaviour of sea turtles. *Behaviour* 32: 211-257.

Musick J.A. and Limpus C.J. (1997). Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: P.L. Lutz, and J.A. Musick, (eds), *The biology of sea turtles*. CRC Press, pp. 137–164.

Papi F., (1992). General aspects. In *Animal Homing* (ed. F. Papi), London: Chapman & Hall pp. 1–18.

Papi F., Luschi P., Åkesson S., Capogrossi S., and Hays G.C. (2000). Open-sea migration of magnetically disturbed sea turtles. *J. Exp. Biol.* 203: 3435–3443.

Perdeck AC (1958) Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments. *Ardea*; 46:1-37

