



SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

V. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LAS TORTUGAS CONTINENTALES DE COLOMBIA



Vivian P. Páez, Mónica A. Morales-Betancourt, Carlos A. Lasso,
Olga V. Castaño-Mora y Brian C. Bock
(Editores)





Alto río Putumayo. Foto: F. Trujillo

Foto: A. Castro



8. Evolución y mecanismos de determinación sexual en tortugas

Nicole Valenzuela y Claudia Ceballos

Las especies de tortugas que habitan en Colombia poseen sistemas de determinación sexual genotípico y por temperatura. La diversidad de mecanismos de determinación del sexo continúa siendo un misterio evolutivo, aunque numerosos estudios teóricos y empíricos han ayudado a entender distintos aspectos. Los recursos genómicos emergentes han abierto la puerta para investigar las bases moleculares de la determinación del sexo en un contexto ecológico relevante para contestar preguntas evolutivas y de conservación. Siendo un orden taxonómico de los más amenazados de extinción, el sistema de determinación dependiente de la temperatura presente en la mayoría de las tortugas, representa un reto más para su persistencia dado al cambio climático global. En este capítulo se describe brevemente esta diversidad biológica y se dan algunas recomendaciones de las investigaciones en este campo que son de mayor importancia para el avance del conocimiento sobre la determinación sexual en las tortugas colombianas y su conservación.

Diversidad y parámetros de los sistemas de determinación sexual en quelonios

Las tortugas poseen variados sistemas de determinación sexual, incluyendo mecanismos bajo el control del genotipo del individuo (DSG) y mecanismos bajo el control de la temperatura ambiental (DST) (Bull 1983, Valenzuela y Lance 2004, Valenzuela 2008c). Los mecanismos dependientes de la temperatura son en general más comunes en tortugas que aquellos genotípicos, y las tortugas poseen dos de los tres tipos de DST conocidos en vertebrados, DST-Ia y II. El sistema DST-Ia es aquel donde los machos son producidos a temperaturas bajas y las hembras a temperaturas altas, por lo que también se denota como sistema DST MH (macho-hembra), mientras que el sistema II es aquel que produce machos a temperaturas intermedias y hembras a valores mayores y menores, por lo que se denota también como DST HMH (hembra-macho-hembra) (Valenzuela y Lance 2004). Otro parámetro importante es el de la temperatura pivotal, que es aquella temperatura cons-



A. Castro

EVOLUCIÓN Y DETERMINACIÓN SEXUAL

tante que produce ambos sexos en proporción 1:1 a nivel poblacional, y que puede diferir de la temperatura umbral de cada individuo que se refiere a la susceptibilidad individual a la temperatura en su diferenciación sexual. En otras palabras, individuos en una población varían en el nivel de plasticidad, de modo que la temperatura umbral por encima de la cual un individuo dado se desarrolla como un sexo (p. e. hembra) y por debajo de la cual se desarrolla como el otro sexo (p. e. macho), no es la misma. La temperatura pivotal poblacional vendría siendo el promedio de la temperatura umbral de todos los individuos en la población. Es de notar que los

términos temperatura pivotal y umbral son utilizados en la literatura como sinónimos algunas veces mientras en otras ocasiones se refieren a las dos definiciones descritas anteriormente, y por tanto se pueden prestar a malas interpretaciones. El rango de temperaturas que produce ambos sexos se denomina rango de transición. El sistema DST la posee un único rango de transición mientras que el sistema II posee dos. Existe un sistema DSTIb que es exactamente el opuesto del sistema Ia, pero que las tortugas no poseen sino que está presente en tuataras, lagartos y cocodrilianos (Valenzuela y Lance 2004). El efecto de la temperatura en la determi-

nación sexual ocurre durante un tiempo limitado durante el desarrollo embrionario llamado el período termosensible (PTS) que corresponde aproximadamente al segundo tercio del desarrollo embrionario. Las temperaturas que producen el intervalo completo de proporciones sexuales varía entre especies y a veces entre poblaciones, así como también existe variación interespecífica en la temperatura pivotal, la amplitud, pendiente y simetría del rango de transición, y en el tiempo que tarda el período termosensible.

Aunque menos comunes en tortugas que los sistemas DST, los mecanismos de DSG incluyen sistemas de cromosomas sexuales tipo XX/XY y ZZ/ZW presentes en varios quelonios (Solari 1994, Valenzuela y Adams 2011). El sistema XX/XY significa que los machos portan dos cromosomas sexuales distintos (XY) y por tanto son heterogaméticos, ya que producen dos tipos de gametos que contienen el cromosoma X o el cromosoma Y (Bull 1983). Por el contrario, el sistema ZZ/ZW denota las especies cuyas hembras son heterogaméticas (ZW). Los cromosomas sexuales X y Y (o Z y W) pueden diferir entre ellos morfológicamente (heteromórficos) o no (homomórficos). Hay que notar que las especies con DST no poseen cromosomas sexuales ni otras diferencias genéticas consistentes entre los sexos (Valenzuela *et al.* 2003).

machos:hembras y fáciles de explicar evolutivamente dada la herencia mendeliana de los cromosomas sexuales y el marco teórico Fisheriano. Este marco teórico predice que si el costo de producir una hembra y un macho es igual, la selección natural conlleva a las poblaciones a un equilibrio evolutivo estable de proporción sexual 1:1 ya que ésta equilibra la inversión energética en la función femenina y masculina (Fisher 1930). Por tanto, bajo la DSG se espera que las poblaciones tengan la misma proporción de machos y hembras, a menos que factores ambientales o de otro tipo causen un sesgo en la segregación mendeliana de los cromosomas sexuales, en la fertilización por gametos que contienen cada cromosoma sexual, o en la mortalidad de los cigotos de cada sexo (Valenzuela *et al.* 2003). En contraste, las proporciones sexuales producidas por la DST pueden ser sesgadas, lo cual ha hecho que la persistencia de este mecanismo sea difícil de entender evolutivamente, dados los drásticos cambios climáticos ambientales que las tortugas han experimentado durante más de 200 millones de años. Estos sesgos se explican si el costo de producción o la idoneidad darwiniana de los dos sexos no es igual (Bull 1983, Valenzuela 2004a). De las 322 especies de tortugas reportadas a nivel mundial (TTWG 2011), menos de un tercio han sido estudiadas con respecto a la determinación sexual, 85 de las cuales poseen DST y 20 DSG (Ewert *et al.* 2004, Valenzuela 2004b). Dada la distribución filogenética de estos mecanismos en el linaje de los quelonios, es posible que todas las tortugas de las familias Chelidae y Trionychidae posean DSG, pero esto debe ser confirmado empíricamente, sobre todo en vista de recientes observaciones en *Chitra chitra* (Trionychidae) de proporciones sexuales sesgadas por la temperatura (Kuchling y Kitimasak 2010). Los siste-

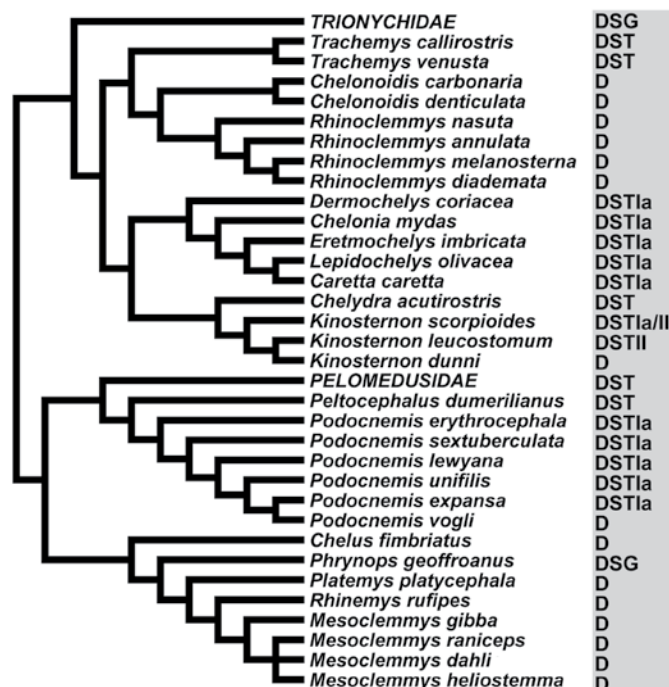


Figura 1. Mecanismo de determinación sexual y relaciones filogenéticas de las especies de tortugas presentes en Colombia y las familias ausentes en Colombia (en mayúsculas). D = mecanismo desconocido empíricamente. Fuente: Ewert *et al.* (2004), Valenzuela (2004b).

Evolución de la determinación sexual

La determinación sexual por temperatura parece ser ancestral en tortugas y posiblemente en reptiles (Organ *et al.* 2009, Pokorna y Kratochvil 2009, Valenzuela y Adams 2011) y por lo tanto, ha persistido por cientos de millones de años en los quelonios. Las proporciones sexuales producidas por la DSG son típicamente 1:1



A. Castro

mas de determinación sexual conocidos de las tortugas habitantes en Colombia están listados en la figura 1.

Una serie de investigaciones han explorado la presencia de DST en reptiles y su correlación con parámetros de las historias de vida, condiciones ambientales, genética poblacional y filogenia de un conjunto de especies para evaluar el nivel de plasticidad, significancia, y potencial evolutivo de este sistema de determinación sexual (ver revisión en Valenzuela 2004a). A pesar de estos esfuerzos, el significado biológico de la DST es aparente en sólo pocos casos (Bull 1983, Shine 1999, Valenzuela 2004a, Warner y Shine 2005, 2008), ninguno de ellos en tortugas. Teóricamente la DST puede originarse, divergir, o extinguirse por evolución neutral o como respuesta a presiones de selección natural (Bull 1983, Valenzuela 2004a).

Varias hipótesis evolutivas han sido formuladas con relación a los factores genéticos o ambientales (maternos o paternos) que afectan la formación gonadal y otros aspectos de los fenotipos, los cuales influyen en la sobrevivencia o fecundidad de los individuos o las proporciones sexuales (Valenzuela 2004a). En general se predice que una especie pueda tener DST si los sesgos de las proporciones sexuales son ventajosos, están correlacionados con la temperatura y no son obtenibles bajo un sistema de DSG; si la temperatura afecta la idoneidad en forma diferencial en machos y hembras directamente o a través de un factor correlacionado con la temperatura; si la diferencia en idoneidad entre machos y hembras es suficientemente grande y conferida por ambientes que son encontrados frecuentemente en la naturaleza; o si la longevidad, sobreposición de las generaciones, o variación genética en la sen-

sibilidad a la temperatura existe en forma tal que amortigua las fluctuaciones de las proporciones sexuales de modo que convierte la evolución de la DST en un proceso neutral. De otro lado, no se espera que una especie tenga DST si las proporciones sexuales son drásticamente sesgadas entre generaciones debido a la variabilidad de la temperatura ambiental o debido a la falta de suficiente variabilidad térmica durante el desarrollo embrionario; si existen cromosomas sexuales altamente heteromórficos que producen combinaciones YY o WW letales a las temperaturas naturales; si la DST está ligada a otro carácter que es desventajoso; si los padres o crías pueden controlar el hábitat o las condiciones ambientales a las cuales van a ser expuestas las crías durante el desarrollo; si existe baja correlación entre el ambiente y el fenotipo, de modo que la temperatura produce el sexo equivocado; si la temperatura y el factor que confiere la ventaja a cada sexo en forma diferencial están desacoplados; o si la mayoría de los ambientes normalmente utilizados son favorables a los dos sexos (Valenzuela 2004a). Curiosamente, las transiciones evolutivas en el sistema de determinación sexual en tortugas están íntimamente relacionadas con la aceleración de la tasa de evolución del número de cromosomas (Valenzuela y Adams 2011), aunque la conexión funcional de este patrón coevolutivo es aún desconocido.

Modelos ecológicos de la determinación sexual por temperatura

En algunas tortugas (y varios cocodrillinos) la temperatura promedio de incubación de los nidos naturales predice las proporciones sexuales en forma consistente con aquellas producidas por temperaturas

constantes del mismo valor (Morreale *et al.* 1982, Standora y Spotila 1985, Spotila *et al.* 1987, Mrosovsky 1994). En otras tortugas sin embargo, las proporciones sexuales de nidos naturales difieren de las producidas en condiciones constantes (Pieau 1982, Wilhoft *et al.* 1983, Bull 1985, Schwarzkopf y Brooks 1985, Georges 1989, Mrosovsky *et al.* 1992, de Souza y Vogt 1994, Valenzuela 2001). Varios modelos estadísticos han sido propuestos para explicar la producción de machos y hembras en nidos naturales donde la temperatura cambia diariamente y a lo largo de la temporada de anidación. Los

más simples incluyen la combinación del promedio y la varianza térmica en un diagrama bivariable utilizando el criterio de suma de cuadrados para ajustar una línea a los datos que separe las proporciones sexuales sesgadas hacia machos de aquellas sesgadas hacia hembras (Bull 1985, de Souza y Vogt 1994) o el número de horas durante las cuales la temperatura sobrepasa el valor pivotal (Wilhoft *et al.* 1983, Schwarzkopf y Brooks 1985, Mrosovsky *et al.* 1992, de Souza y Vogt 1994). Otros modelos tienen en cuenta el efecto acumulativo que la temperatura tiene en la determinación sexual e incluyen la suma de los

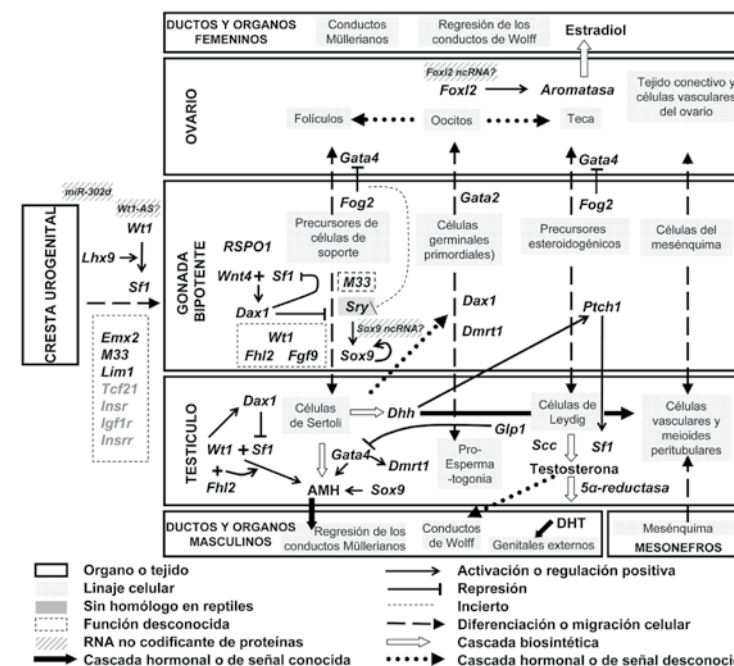


Figura 2. Red de genes reguladores de la determinación sexual e interacciones celulares durante la diferenciación gonadal de vertebrados. Basado en Valenzuela (2008a) con modificaciones de acuerdo a McFarlane y Wilhelm (2009) y Parma y Radi (2012). Es de notar que aunque esta no es una lista exhaustiva, el único elemento que no tiene un homólogo en tortugas es Sry, el cual es único en los mamíferos metaterios (Wallis *et al.* 2008).



A. Castro

grados-hora por encima de la temperatura mínima que permite el desarrollo embrionario (Unidades Térmicas Cumulativas o UTC) que se calcula como la integral bajo la curva del perfil de temperaturas durante el período termosensible (Valenzuela 2001). Un modelo de grados variables que predice 100% machos si el mayor desarrollo embrionario durante el período termosensible ocurre a temperaturas que de ser constantes produciría proporciones sesgadas hacia los machos en una especie dada, 100% hembras en el caso opuesto, y 1:1 machos:hembras en un rango intermedio de temperaturas (Parrott y Logan 2010). Por lo tanto, este modelo es inadecuado para predecir proporciones sexuales diferentes a 0, 50 y 100% machos como se observan en la naturaleza. Y por otro lado, la temperatura por encima y debajo de la cual transcurre la mitad del desarrollo embrionario (Temperatura Constante Equivalente o TCE) (Georges *et al.* 2005), que es el modelo más corroborado en la literatura. Este modelo mide la proporción del desarrollo que transcurre por encima de la temperatura pivotal y predice que las fluctuaciones térmicas con una varianza constante alrededor de un promedio estacionario producen proporciones sexuales iguales que la TCE. Los modelos de UTC y TCEs están restringidos en su aplicabilidad al rango de temperaturas que tienen un efecto lineal en el desarrollo embrionario. Sin embargo, las temperaturas a las cuales están expuestos los nidos naturales de muchas especies pueden sobrepasar o ser menores que estos valores óptimos para el desarrollo. Por último, el modelo no-lineal de la Temperatura Constante Equivalente (nlTCE) es una reciente extensión del modelo TCE e incorpora el efecto no lineal de las temperaturas por fuera del rango óptimo en el cálculo empírico de una temperatura constante que

induce la misma tasa de desarrollo que el observado bajo temperaturas fluctuantes (Neuwald y Valenzuela 2011).

Bases moleculares de la determinación sexual

A nivel molecular, la determinación sexual en tortugas está controlada por un conjunto de genes en su mayor parte común a todos los vertebrados (Yao *et al.* 2004, Valenzuela y Shikano 2007, Valenzuela 2008a, Rhen y Schroeder 2010, Valenzuela 2010). Sin embargo, el factor que hace que esta red sea sensible a la temperatura en unas especies y no en otras, así como los elementos que controlan la activación del período termosensible en especies con DST son aún desconocidos, aunque algunos han sido propuestos (Valenzuela *et al.* 2006, Valenzuela 2008a-b). A pesar de esto, grandes avances han sido posibles en la última década para descifrar los circuitos moleculares responsables de la formación de machos y hembras en reptiles en general y tortugas en particular, los cuales continuarán a grandes pasos con el advenimiento de recursos genómicos ahora disponibles en varias especies de quelonios (Janes *et al.* 2008). En vertebrados en general así como en tortugas, el proceso del desarrollo sexual comienza con la formación temprana de las gónadas bipotenciales en la cresta gonadal, la cual da origen a ovarios o testículos dependiendo de la acción de elementos en esta red de genes (Figura 2) cuyos patrones espaciales y temporales de expresión pueden variar entre especies. Se distinguen dos pasos en este proceso, uno correspondiente a la determinación del sexo durante el cual se establece el destino sexual de las gónadas bipotenciales en forma irreversible (con la excepción de especies con hermafroditismo secuencial como en algunos peces), y el otro correspondiente a la diferenciación

sexual durante la cual se expresa el dimorfismo gonadal que culmina en la completa formación de ovarios o testículos. En especies con DSG la determinación del sexo es seguida de la diferenciación sexual en forma más o menos lineal, mientras que en especies con DST estas dos etapas se pueden sobreponer por un tiempo más extenso del desarrollo embrionario (Valenzuela 2008c). En tortugas con DST, se ha estudiado la expresión de numerosos genes de esta red regulatoria y se ha encontrado que varios de ellos tienen una actividad sensible a la temperatura. Entre ellos se incluyen *Wt1* y *Sf1* que actúan en la formación de las gónadas bipotenciales y muestran expresión diferencial antes del inicio del período termosensible y son por tanto candidatos activadores del período termosensible (Valenzuela *et al.* 2006, Valenzuela 2008b); *Dax1*, *Sf1*, y *Dmrt1*, *Sox9*, *Amh*, y *Receptor de Andrógeno* cuya transcripción es más alta a temperaturas que producen machos; *Aromatasa*, *Foxl2* y *Rspo1*, y *Receptor de Estrógeno* cuya transcripción es mayor a temperaturas que producen hembras (Ramsey y Crews 2009, Rhen y Schroeder 2010, Valenzuela 2008c); y *Wtn4* cuya transcripción es termosensible pero el papel que juega en la producción de ovarios o testículos permanece incierta (Shoemaker *et al.* 2007).

En tortugas con DSG, la mayoría de los estudios moleculares se han concentrado en la identificación de los sistemas de cromosomas sexuales con métodos de citogenética molecular (Ezaz *et al.* 2006, Kawai *et al.* 2007, Martínez *et al.* 2008) que no eran discernibles con las técnicas de citogenética clásica y sólo recientemente se ha estudiado la expresión de genes en forma comparativa con los patrones observados en tortugas con DST (Valenzuela *et al.* 2006, Valenzuela y Shikano 2007, Valenzuela 2008a-b, 2010).

Determinación sexual y conservación

Las tortugas constituyen el orden de vertebrados más amenazado de extinción a nivel de proporción de especies en peligro, como resultado de una combinación de factores, que incluyen la sobreexplotación, el deterioro del hábitat y posiblemente la determinación sexual. Los escenarios de cambio climático predicen tanto el aumento de la temperatura global promedio como el incremento de la varianza térmica durante la temporada reproductiva de muchas especies de tortugas con DST (Neuwald y Valenzuela 2011), lo cual puede causar una feminización drástica de las poblaciones y un aumento de la mortalidad embrionaria que conllevaría a la disminución del potencial reproductivo y eventual extinción. El mayor peligro lo constituye la rapidez de los cambios climáticos que puede impedir la adaptación a tiempo mediante la evolución del DST, del comportamiento de anidación o la migración, particularmente si la destrucción o fragmentación de hábitats impide el acceso a zonas favorables para la sobrevivencia de la especie. Este riesgo de extinción se incrementa en especies con DST con poblaciones pequeñas o de cortas generaciones. Es de recalcar que todo programa de manejo de especies con DST debe tener en cuenta la dependencia térmica del sistema de determinación sexual durante la evaluación de planes que involucren la traslocación de nidos o incubación artificial de huevos.

Dado el estado actual del conocimiento sobre la determinación del sexo en quelonios en general y aquellas especies presentes en nuestro país y el peligro de extinción que enfrentan muchas de ellas, las siguientes son áreas de investigación que deberían recibir prioridad en cuanto a recursos hu-



A. Castro

manos y de financiación para llevarse a cabo.

Estudios para establecer el sistema de determinación sexual en especies cuyo mecanismo es aún desconocido. Estos pueden incluir experimentos de incubación a múltiples temperaturas (idealmente un mínimo de cinco temperaturas de ser posible dentro del rango natural para la especie) con suficientes individuos por temperatura (p. e. 20 individuos por temperatura), que permita obtener datos para tratamientos estadísticos representativos (Valenzuela *et al.* 2003).

Estudios del contexto ecológico donde se lleva a cabo la determinación del sexo en la naturaleza. Estos trabajos incluyen la investigación de las condiciones naturales a las cuales están expuestos los nidos, tal como substrato de anidación, temperaturas naturales, fenología de anidación y condiciones a las que son expuestos los tortuguillos en las primeras etapas de vida. Esto permite entender cuáles son las condiciones ecológicamente relevantes en las cuales existe y evoluciona la determinación sexual y es importante para entender los efectos antropogénicos directos e indirectos de las poblaciones humanas que utilizan este recurso natural así como los planes de manejo.

Estudios sobre el efecto de las prácticas de manejo en la temperatura de incubación, tasas de eclosión y proporciones sexuales respecto a las nidadas naturales *in situ*. Aparte de la información básica obtenida en estudios como los descritos anteriormente, este tercer tipo de estudios es fundamental para evitar que los programas de conservación tengan efectos perjudiciales que se contrapongan al objetivo

de preservar las especies en peligro. Por ejemplo, las prácticas de manejo que trasladan nidadas de su lugar natural de postura para evitar la depredación o muerte por inundación durante crecientes, puede resultar en la producción de un solo sexo si los huevos son trasladados a sitios con condiciones muy frías o muy calientes dada la DST de la especie en cuestión.

Bibliografía

- Bull, J. J. 1983. Evolution of sex determining mechanisms. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- Bull, J. J. 1985. Sex ratio and nest temperature in turtles comparing field and laboratory data. *Ecology* 66: 1115-1122.
- de Souza, R. R. y R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Poecynemid unifilis*. *Journal of Herpetology* 28: 453-464.
- Ewert, M. A., C. R. Etchberger y C. E. Nelson. 2004. Turtle sex determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. Pp. 21-32. En: Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C.
- Ezaz, T., N. Valenzuela, F. Grützner, I. Mura, A. Geoerges, R. L. Burke y J. A. Marshall Graves. 2006. An XX/XY sex microchromosome system in a freshwater turtle, *Chelodina longicollis* (Testudines: Chelidae) with genetic sex determination. *Chromosome Research* 14: 139-150.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Georges, A. 1989. Female turtles from hot nests: Is it duration of incubation or proportion of development at high temperatures that matters?. *Oecologia* 81: 323-329.
- Georges, A., K. Beggs, J. E. Young y J. S. Doody. 2005. Modelling development of reptile embryos under fluctuating temperature regimes. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 18-30.
- Janes, D. E., C. Organ y N. Valenzuela. 2008. New resources inform study of genome size, content and organization in non-avian reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 48: 447-453.
- Kawai, A., C. Nishida-U., J. Ishijima, Y. Tsuda, H. Ota y Y. Matsuda. 2007. Different origins of bird and reptile sex chromosomes inferred from comparative mapping of chicken Z-linked genes. *Cytogenetic and Genome Research* 117: 92-102.
- Kuchling, G. y W. Kitimasak. 2010. Male biased sex ratio in captive bred Siamese narrow-headed softshell turtles, *Chitra chitra*: Does the incubation temperature influence hatchling sex in the Family Trionychidae? *Tropical Natural History* 10: 189-197.
- Martínez, P., N. Valenzuela, A. Georges y J. A. M. Graves. 2008. An XX/XY heteromorphic sex chromosome system in the Australian chelid turtle *Emydura macquarii*, a new piece in the puzzle of sex chromosome evolution in turtles. *Chromosome Research* 16: 815-825.
- McFarlane, L. y D. Wilhelm. 2009. Non-coding RNAs in mammalian sexual development. *Sexual Development* 3: 302-316.
- Morreale, S. J., G. J. Ruiz, J. R. Spotila y E. A. Standora. 1982. Temperature-dependent sex determination: Current practices threaten conservation of sea turtles. *Science* 216: 1245-1247.
- Mrosovsky, N. 1994. Sex ratio of sea turtles. *The Journal of Experimental Zoology* 270: 16-27.
- Mrosovsky, N., A. Bass, L. A. Corliss, J. I. Richardson y T. H. Richardson. 1992. Pivotal and beach temperatures for hawksbill turtles nesting in Antigua. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1920-1925.
- Neuwald, J. L. y N. Valenzuela. 2011. The lesser known challenge of climate change: Thermal variance and sex-reversal in vertebrates with temperature-dependent sex determination. *PLOS One* 6: 1-9.
- Organ, C. L., D. E. Janes, A. Meade y M. Pagel. 2009. Genotypic sex determination enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature* 461: 389-392.
- Parma, P. y O. Radi. 2012. Molecular mechanisms of sexual development. *Sexual Development* 6: 7-17.
- Parrott, A. y J. D. Logan. 2010. Effects of temperature variation on TSD in turtle (*C. picta*) populations. *Ecological Modelling* 221: 1378-1393.
- Pieau, C. 1982. Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emyidae). *Journal of Experimental Zoology* 220: 353-360.
- Pokorna, M. y L. Kratochvil. 2009. Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: Are sex chromosomes an evolutionary trap?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 168-183.
- Ramsey, M. y D. Crews. 2009. Steroid signaling and temperature-dependent sex determination-reviewing the evidence for early action of estrogen during ovarian determination in turtles. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 20: 283-292.
- Rhen, T. y A. Schroeder. 2010. Molecular mechanisms of sex determination in reptiles. *Sexual Development* 4: 16-28.
- Schwarzkopf, L. y R. J. Brooks. 1985. Sex determination in northern painted turtles: Effect of incubation at constant and fluctuating temperatures. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2543-2547.
- Shine, R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles?. *Trends in Ecology and Evolution* 14:186-189.
- Shoemaker, C. M., J. Queen y D. Crews. 2007. Response of candidate sex-determining genes to changes in temperature reveals their involvement in the molecular network underlying temperature dependent sex determination. *Molecular Endocrinology* 21: 2750-2763.
- Solari, A. J. 1994. Sex chromosomes and sex determination in vertebrates. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- Spotila, J. R., E. A. Standora, S. J. Morreale y G. J. Ruiz. 1987. Temperature dependent sex determination in the green turtle (*Chelonia mydas*): Effects on the sex ratio on a

- natural nesting beach. *Herpetologica* 43: 74-81.
- Souza, R. R. d. and R. C. Vogt. 1994. Incubation temperature influences sex and hatchling size in the neotropical turtle *Podocnemis unifilis*. *Journal of Herpetology* 28: 453-464.
- Standora, E. A. y J. R. Spotila. 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia* 1985: 711-722.
- Turtle Taxonomy Working Group - TTWG 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5:000.165-000.242.
- Valenzuela, N. 2001. Constant, shift and natural temperature effects on sex determination in *Podocnemis expansa* turtles. *Ecology* 82: 3010-3024.
- Valenzuela, N. 2004a. Evolution and maintenance of temperature-dependent sex determination. Pp. 131-147. *En*: Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C.
- Valenzuela, N. 2004b. Temperature-dependent sex determination. Pp. 211-227. *En*: Deeming, D. C. (Ed.). Reptilian incubation: environment and behaviour. Nottingham University Press, Nottingham, UK.
- Valenzuela, N. 2008a. Evolution of the gene network underlying gonadogenesis in turtles with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Integrative and Comparative Biology* 48: 476-485.
- Valenzuela, N. 2008b. Relic thermosensitive gene expression in genotypically-sex-determined turtles. *Evolution* 62: 234-240.
- Valenzuela, N. 2008c. Sexual development and the evolution of sex determination. *Sexual Development* 2: 64-72.
- Valenzuela, N. 2010. Multivariate expression analysis of the gene network underlying sexual development in turtle embryos with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Sexual Development* 4: 39-49.
- Valenzuela, N. y D. C. Adams. 2011. Chromosome number and sex determination co-evolve in turtles. *Evolution* 65: 1808-1813.
- Valenzuela, N., D. C. Adams y F. J. Janzen. 2003. Pattern does not equal process: Exactly when is sex environmentally determined?. *American Naturalist* 161: 676-683.
- Valenzuela, N. y V. A. Lance (Eds.). 2004. Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Books, Washington, D. C. 194 pp.
- Valenzuela, N., A. LeClere y T. Shikano. 2006. Comparative gene expression of steroidogenic factor 1 in *Chrysemys picta* and *Apalone mutica* turtles with temperature-dependent and genotypic sex determination. *Evolution and Development* 8: 424-432.
- Valenzuela, N. y T. Shikano. 2007. Embryological ontogeny of Aromatase gene expression in *Chrysemys picta* and *Apalone mutica* turtles: Comparative patterns within and across temperature-dependent and genotypic sex-determining mechanisms. *Development, Genes and Evolution* 217: 55-62.
- Wallis, M. C., P. D. Waters y J. A. M. Graves. 2008. Sex determination in mammals - before and after the evolution of SRY. *Cellular and Molecular Life Sciences* 65: 3182-3195.
- Warner, D. A. y R. Shine. 2005. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: Experimental tests with a short-lived lizard. *Evolution* 59: 2209-2221.
- Warner, D. A. y R. Shine. 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* 451: 566-U565.
- Wilhoft, D. C., E. Hotaling y P. Franks. 1983. Effects of temperature on sex determination in embryos of the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Journal of Herpetology* 17: 38-42.
- Yao, H. H. C., L. DiNapoli y B. Capel. 2004. Cellular mechanisms of sex determination in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta*. *Mechanisms of Development* 121: 1393-1401.

9. Efectos maternos y plasticidad fenotípica en tortugas

Lina María Hinostroza y Vivian P. Páez

Muchas investigaciones sobre ecología reproductiva de tortugas continentales en Colombia han estudiado, sin saberlo, el efecto materno sobre el fenotipo de las crías, pero en muy pocos de ellos se han evaluado las posibles rutas de influencia del ambiente materno o de su comportamiento. Esto se debe en parte a que casi ninguno de estos estudios cuenta con un diseño que permita separar entre los efectos maternos (en la literatura a veces se refieren como efectos del nido o de la familia) y la influencia que tiene el ambiente donde se desarrollaron las crías o de sus respectivos genotipos. Por ejemplo, en tortugas con TSD, bajo condiciones de campo es difícil separar el efecto de las condiciones microclimáticas específicas del nido en las proporciones sexuales, de los efectos maternos vía diferencias en las temperaturas umbrales (suceptibilidad individual a temperatura), ocasionados por ejemplo por diferencias en contenidos hormonales esteroides entre las nidadas. Igualmente, aunque innumerables estudios con quelonios continentales cuantifican las características morfométricas de

los huevos y neonatos o estiman los éxitos de eclosión, rara vez se analiza la fuente de esta variación o sus implicaciones ecológicas y evolutivas. En este capítulo pretende resumir el marco teórico de este fenómeno, los mecanismos operativos específicos por los cuales el fenotipo de las hembras reproductivas de tortugas puede afectar el fenotipo de su descendencia y señalar algunas de las implicaciones de este efecto a nivel demográfico, en particular en su posible relevancia ante cambios ambientales climáticos. Finalmente se hace una pequeña descripción de los estudios que han abordado esta pregunta con especies de tortugas continentales en Colombia.

¿Qué son los efectos maternos?

Los efectos maternos ocurren cuando el fenotipo de un individuo está determinado no solo por la interacción entre su propio genotipo y las condiciones ambientales que ha experimentado durante su desarrollo, sino también por el fenotipo de su madre (Mousseau y Fox 1998a). Discernir las rutas y consecuencias de los efectos maternos en vertebrados es

Foto: F. J. M. Rojas-R.

