

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO**

UNIDAD LAGUNA

DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL



Trachemys scripta y su papel como animal de compañía.

**POR
PALOMA CERVANTES LARA**

**MONOGRAFÍA
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OBTENER EL TÍTULO DE:**

MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

TORREÓN, COAHUILA

NOVIEMBRE DE 2015

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

UNIDAD LAGUNA

DIVISIÓN DE CARRERAS AGRONÓMICAS

"*Trachemys scripta* y su papel como animal de compañía"

POR:

PALOMA CERVANTES LARA

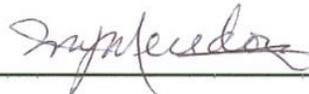
MONOGRAFÍA

QUE SOMETE A LA CONSIDERACIÓN DEL H. JURADO EXAMINADOR,
COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

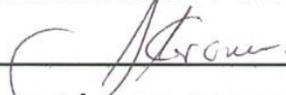
APROBADA POR:

PRESIDENTE:



MC. MARGARITA Y MENDOZA RAMOS

VOCAL:



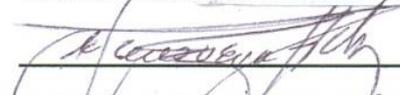
MC. JOSÉ LUIS CORONA MEDINA

VOCAL:

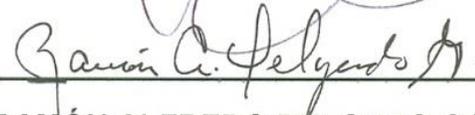


MC. MARÍA HORTENSIA CEPEDA ELIZALDE

VOCAL SUPLENTE



MC. GENOVEVA HERNÁNDEZ ZAMUDIO



MC. RAMÓN ALFREDO DELGADO GONZÁLEZ

COORDINADOR DE LA DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

Coordinación de la División
Regional de Ciencia Animal



TORREÓN, COAHUILA.

NOVIEMBRE, 2015

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
UNIDAD LAGUNA
DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

“Trachemys scripta y su papel como animal de compañía”

POR:

PALOMA CERVANTES LARA

MONOGRAFÍA

QUE SOMETE A CONSIDERACIÓN DEL COMITÉ ASESOR COMO
REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

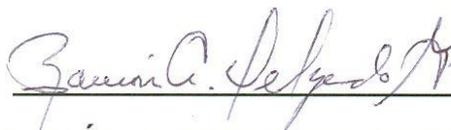
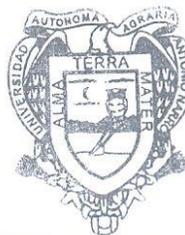
MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

APROBADA POR:

ASESOR PRINCIPAL:



MC. MARGARITA Y. MENDOZA RAMOS



MC. RAMÓN ALFREDO DELGADO GONZÁLEZ
Coordinación de la División
de Ciencia Animal

COORDINADOR DE LA DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

AGRADECIMIENTOS

A la Vida “Porque nunca me diste ni esperanza fallida, ni trabajos injustos, ni pena inmerecida. Porque veo el final de mi rudo camino que yo fui el arquitecto de mi propio destino”-Amado Nervo.

Al Universo para cada una de sus bendiciones.

A Patricia Lara, madre, compañera, amiga, por creer más que nadie que soy una mujer fuerte e independiente y por su amor infinito.

A Enrique Cervantes Lara, mi primer amigo y mi primer cómplice.

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por enseñarme que el que quiere hacer algo en esta vida se tiene que abrir paso. Que los sueños no llegan gratis ni caen del cielo, sino que se luchan por ellos.

A mis Sinodales, Maestros y Humanos que admiro tanto profesionalmente como personalmente: M.C Margarita Y. Mendoza, M.C José Luis Corona, M.C Genoveva Hernández y M.C. Hortencia Cepeda. Por acompañarme en esta culminación de un sueño que por momentos me tumbó, por momentos me sacó el aire pero con su apoyo, paciencia y guía profesional y espiritual lo estoy conquistando.

A la Clínica Veterinaria Campestre, Dania Pérez Soto y José Manuel Lomas Meléndez; Hillary Velázquez, Juan José Mejía, Penélope Jurado y Cecilia Rodríguez por no sólo ser los mejores jefes y compañeros de trabajo que alguien podría pedir pero por ser mis maestros, amigos y consejeros tanto de la Medicina Veterinaria como de la Vida. Por enseñarme a confiar en mis habilidades, trabajar en equipo y tener valores que me hacen un mejor adulto.

A mis hermanas, Alejandra Seáñez, Alicia Sánchez, Ana Isabel Ávila, Mariana Velázquez, y Mónica González; porque crecimos y cambiamos juntas y porque no importa qué tan lejos o diferentes seamos, en nuestras diferencias nos encontramos.

A mis amigas de generación, Angélica Sánchez y Jéssica Morales Dávila por compartir la misma pasión, la misma locura y la misma meta.

A mi familia peluda con cuatro patas, Crayola, Godzilla, Gremlin, Íñigo, La Niña, Mathilda y Tomasa porque no existe amor más bonito, más incondicional y más paciente como el de mi familia peluda. Por inspirarme a recorrer la vida de Medicina Veterinaria.

A Gonzalo Alexander. Por su apoyo, cariño y por invitarme a soñar desde el 2012.

DEDICATORIAS

A la vida..." ¡Vida, nada me debes! ¡Vida, estamos en paz!

Y a ti, que lo buscaste o lo encontraste al azar y que te tomaste el tiempo para leerlo.

¡Muchas gracias!

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	i
DEDICATORIAS.....	ii
ÍNDICE	iii
TABLA DE ILUSTRACIÓN.....	vi
RESUMEN.....	vii
Abstract.....	viii
Introducción	1
Taxonomía.....	5
Etología de reptiles.....	6
Aspectos del desarrollo del comportamiento	6
Aspectos ambientales del comportamiento.....	8
Comportamientos sociales y antisociales.....	9
Comportamiento agnóstico	10
Comportamiento defensivo antidepredador	10
Comportamiento de defensa pasivos (Evasión).....	11
Comportamientos de defensa activos	11
Comportamiento reproductivo	11
Comportamientos alimenticios	12
Comportamientos de locomoción	13
Comportamiento de aseo.....	13
Etología de tortugas.....	13
Defensa territorial	13
Comportamientos de defensa activos.....	14
Comportamiento reproductivo	14
Comportamiento reproductivo de machos.....	14
Comportamiento reproductivo de hembras	14
Comportamientos alimenticios	14
Comportamiento asociado con el dolor	15
Respuesta al enderezamiento.....	15
Reptiles en cautiverio.....	16

Salud pública.....	17
Termorregulación	18
Mecanismos de termorregulación.....	19
Termorregulación por comportamiento.....	22
Termorregulación por asoleo.....	24
Evolución	27
Especie invasiva.....	28
Hábitat.....	33
Hábitos alimenticios	34
Anatomía.....	35
Características anatómicas.....	35
Sistema intergumentario	36
Sistema musculoesquelético	36
Sistema auditivo	38
Sistema gastrointestinal	39
Sistema respiratorio	40
Sistema circulatorio.....	40
Sistema genitourinario.....	41
Sistema reproductivo	41
Machos.....	41
Hembras.....	42
Características fisiológicas.....	43
Fisiología auditiva.....	43
Fisiología respiratoria.....	43
Fisiología cardíaca	44
Fisiología genitourinaria	46
Fisiología ocular.....	47
Respuesta pupilar consensual a la luz.....	47
Iris fotointrínseco	47
Mecanismo de iris en reptiles	47
Ritmos circadianos y circanuales.....	48
Reproducción sexual	49

Biología reproductiva	49
Dimorfismo sexual	49
Determinación sexual	50
Niveles hormonales en huevo	53
Fertilización	56
Éstasis preovulatoria y postovulatoria.....	57
Desarrollo embrionario	58
Conclusión	59
Glosario.....	62
Literatura citada	64

TABLA DE ILUSTRACIÓN

Figura 1 <i>Trachemys scripta</i> adulta (Kottwitz, 2007)	2
Figura 2 Crías de <i>Trachemys scripta</i> en cautiverio (Kottwitz, 2007).....	7
Figura 3. <i>Trachemys scripta</i> durante la termorregulación (Pierson, 2010).	12
Figura 4 Tortuga mostrando uno de los signos de dolor con su cuello elevado (Mayer y Bradley Buys, 2006).....	15
Figura 5. <i>Trachemys scripta</i> durante el período de asoleo (Pierson, 2010).....	17
Figura 6. <i>Trachemys scripta</i> durante la termorregulación (Pierson, 2010).	22
Figura 7. <i>Trachemys scripta</i> durante la termorregulación (Pierson, 2010).	24
Figura 8. Hipótesis filogenética del Clado de las Tortugas (<i>Testudines</i>) (Crawford <i>et al.</i> , 2015).	28
Figura 9. <i>Trachemys scripta</i> adulta en asoleo (Calderón, 2002).	33
Figura 10. Distribución nativa de la tortuga <i>Trachemys scripta</i> en Estados Unidos (Burger, 2009).	34
Figura 11. <i>Trachemys scripta</i> adulta alimentándose en vida libre (Kottwitz, 2007).....	35
Figura 12. Nomenclatura del plastrón y el caparazón de las tortugas (Mader, 2005).	37
Figura 13. Diferencias morfológicas entre machos y hembras de la especie <i>Trachemys scripta</i> (Mayer y Bradley Buys, 2006).	42
Figura 14. Dimorfismo sexual en el iris de las tortugas <i>Terrapene carolina carolina</i> (Mader, 2005).	50

RESUMEN

En la actualidad se ha incrementado el número de especies que los humanos hemos adaptado como animales de compañía. Aparte de los habituales como perros y gatos, ahora existen en el mercado especies menos convencionales como aves, peces, reptiles, etcétera. Entre los reptiles con mayor popularidad en el mercado de las mascotas se encuentran las tortugas o *Testudines*. Entre estas tortugas la especie más popular es *Trachemys scripta* que incluso se describe como especie invasiva en vida libre fuera de su hábitat nativo poniendo en riesgo la sobrevivencia de las tortugas nativas después de que fueron diseminadas fuera de su hábitat indígena. Con la popularidad creciente se ha convertido en una necesidad concientizar tanto a los propietarios como a los Médicos Veterinarios sobre las necesidades básicas de las tortugas incluyendo su comportamiento social, sus requerimientos de hábitat y alimento, las exigencias de un animal ectotermo, y así preparar la vida en cautiverio que garantice el bienestar animal de los individuos.

Palabras clave: Reptiles, *Testudines*, *Trachemys scripta*, Cautiverio, Ectotermo, Bienestar animal.

Abstract

Nowadays the number of species that humans have adapted as pets has increased. Beside the usual species like dogs and cats, now, less conventional species as Birds, Fish, and Reptiles have been established as pets. Among the most popular Reptiles on the pet market, turtles and *Testudines* are found. One of the most popular turtles is *Trachemys scripta* which is even described as invasive outside their native habitat making at risk the survival of native turtles after *Trachemys* were released outside their indigenous habitats.

With the growing popularity of this specie it has become a necessity to create consciousness and awareness to owners and Veterinarians about their habitat and feeding requirements, their social behavior and the demands ectotherm species need. And thus, preparing the best life in captivity that will guarantee the welfare of the individual.

Keywords: Reptile, Testudine, *Trachemys scripta*, Captivity, Ectothermic specie, Animal welfare.

Introducción

Mientras que las tortugas ganan popularidad como mascotas, es importante obtener información sobre sus tratamientos. En las últimas décadas se ha incrementado el interés a las especies exóticas, particularmente en los reptiles y anfibios, como animales domésticos. Un estimado del 1% de los hogares en Estados Unidos y de Europa actualmente posee un reptil o anfibio y de estas, las tortugas están enlistadas como las más populares. Aproximadamente 640,000 reptiles son vendidos anualmente y las tortugas acuáticas y semiacuáticas son las que se adquieren con más frecuencia. A pesar de los esfuerzos continuos de regular el comercio global de animales vivos, las importaciones ilegales de especies de fauna silvestre florecen en países desarrollados (Giorgi, 2013).

Las especies que acuden con mayor frecuencia a la clínica son *Testudines*, iguanas, camaleones y serpientes. Sin embargo, el Veterinario Clínico debe estar preparado para poder atender a un número creciente de especies poco habituales. El Veterinario Clínico adquiere un importante papel en la protección y cuidado de estas especies. Tienen la responsabilidad de educar a los propietarios y evitar el abandono indiscriminado de especies exóticas hacia hábitats naturales. De aconsejar sobre la alimentación, hábitat y manejo que contribuyan al bienestar animal y ayudar a prevenir enfermedades o accidentes al igual que saber realizar diagnósticos y aplicar tratamientos a los individuos enfermos (Brotóns Campillo, 2008).

Después que se prohibiera el comercio de tortugas en Estados Unidos de América en 1975, algunas granjas de tortugas de la especie *Trachemys* empezaron a ser exportadas hacia Europa y Asia donde el mercado de cría de tortugas había crecido en los últimos 15 años. La especie de tortugas que se exporta más comúnmente es *Trachemys scripta elegans* (**Figura 1.**) con 52,122,389 individuos entre 1989 y 1997. Hasta antes del 2004 estas tortugas fueron observadas comúnmente por el resultado de la liberación por parte de sus propietarios anteriores cuando no les fue posible albergarlas al momento que alcanzaron mayor tamaño. Este fenómeno ocurre en países de Europa, Sudáfrica y Asia (Cadi y Joly, 2004).

Existen más de 6,000 especies de reptiles (Clase *Reptilia*) que se agrupan en 4 Órdenes:

Squamata: Serpientes y Lagartos (5.734 spp)

Crocodylia: Cocodrilos (22 spp)

Rhynchocephalia: Tuatara (2 spp)

Chelonia: Tortugas (273 spp)

La mayoría de las especies están protegidas por el convenio CITES y algunas están en peligro de extinción.



Figura 1. *Trachemys scripta* adulta (Kottwitz, 2007)

Los reptiles se clasifican como ectotermos, lo que significa que son capaces de regular su temperatura corporal mediante estrategias de comportamiento, mientras que las aves y los mamíferos se denominan endotermos ya que controlan su energía térmica mediante reacciones metabólicas internas. Los reptiles tienen una temperatura corporal preferida, en la que su metabolismo basal es óptimo para su supervivencia. Esta temperatura preferida es variable según la especie, sexo, edad, y estado fisiológico. En un mismo individuo la temperatura preferida fluctúa según la época del año e incluso según la hora del día. Todas las funciones orgánicas y metabólicas están directamente relacionadas con la temperatura corporal (Brotóns Campillo, 2008). Los organismos ectotermos son dependientes de la temperatura ambiental para llevar a cabo funciones como, digestión, crecimiento, reproducción, funciones cardiovasculares, balance hídrico, funciones inmunológicas, locomoción, entre otras. De igual manera los procesos enzimáticos son dependientes de la temperatura ambiental, al igual que todas las actividades metabólicas,

el transporte de energía celular, la creación de proteínas y hormonas, la división celular, por mencionar sólo algunas. Estas especies tienen la capacidad de obtener la mayoría de su calor corporal de fuentes externas como la radiación solar o por conducción a través de superficies calientes (Mcarthur *et al.*, 2004). Se ha observado que durante períodos de 24 horas, los reptiles alteran su comportamiento hasta poder alcanzar la temperatura corporal requerida para los diferentes procesos metabólicos necesarios (Mayer y Bradley Buys, 2006).

El bienestar de los reptiles está directamente relacionado a su medio ambiente influyendo el alimento que consumen. Cualquier alteración ambiental o nutricional puede producir anomalías con la posibilidad de desencadenar alguna patología. Se debe de enfatizar la medicina preventiva con el fin de prevenir posibles enfermedades.

Los reptiles poseen un sistema nervioso poco evolucionado. Su corazón tiene tres cavidades: 2 aurículas y un ventrículo (con excepción de los cocodrilos). Tienen una circulación porto-renal, la circulación venosa de los miembros posteriores y la cola es trasladada directamente a los riñones. Sus eritrocitos son nucleados. Poseen abundante flora intestinal, en su mayoría Enterobacterias, Pseudomonas y Streptococcus. Todos los reptiles poseen ciego. En el tercio distal del intestino grueso se encuentra la cloaca, la cual es la conductora excretora del aparato digestivo, urinario y reproductor. Los reptiles acuáticos excretan amoníaco y urea mientras que los terrestres excretan ácido úrico y uratos. Los machos poseen un par de testículos internos y las hembras poseen ovarios lobulados. No poseen diafragma, en su lugar se le llama cavidad celómica a la cavidad abdominal y torácica. Tienen la capacidad de contraer su iris voluntariamente ya que está conformada por musculatura estriada. Y la tiroides es la única glándula capaz de controlar la ecdisis. Su paratiroides es bilobulada, la cual controla los niveles de calcio y fósforo en el plasma (Barragán y Karol, 2002).

Existen 12 familias y aproximadamente 257 especies de *Testudines*, la mayoría reconocidos por CITES como en peligro de extinción (McArthur *et al.*, 2002). Algunas otras características, como el caparazón que está constituido por aproximadamente 50 huesos derivados de costillas, vértebras y elementos dérmicos. El plastrón está conformado de clavículas, interclavículas y costillas abdominales. Las tortugas carecen de dientes. No tienen un ciego completamente desarrollado y el intestino grueso es el primer sitio de fermentación microbiana. Poseen un hígado grande, ventral y bilobulado. Poseen

una vejiga bilobulada y su ducto urogenital llega dentro del cuello de la vejiga. La cloaca, el colon y la vejiga son capaces de absorber agua urinaria (Barragán y Karol, 2002).

Las primeras criaturas que se identificaron como tortugas emergieron abruptamente en la era *Triásica* hace aproximadamente 220 millones de años. Desde entonces, diversos linajes incontables de tortugas—terrestres, marinas, de agua dulce, semiacuáticas.—han ido y venido y sin embargo muchos linajes persisten por más de 100 millones de años. Todas con características únicas de las tortugas: un caparazón óseo, un cuello usualmente retráctil. Los reptiles que identificamos como tortugas, *Testudines*, o quelonios, han cautivado a naturalistas y científicos por sus características únicas (Gilbert *et al.*, 2007)

El Orden *Testudines* está compuesto de 270 especies, un cuarto de ellas reside en el Norte de América. Los *Testudines* habitan en una gran variedad de ecosistemas. Las especies acuáticas ocurren en hábitats marinos, de agua dulce y salada, mientras que las especies terrestres habitan desde desiertos hasta hábitats tropicales. Todos los reptiles, incluyendo los *Testudines* son ectotérmicos y son dependientes de la temperatura ambiental y de su comportamiento para obtener su temperatura corporal preferida. La zona de temperatura óptima preferida es el rango que permite a los reptiles termorregularse y mantener su temperatura corporal óptima. Estos rangos varían según la especie de reptiles y *Testudines*.

Los *Testudines* tienen una esperanza de vida larga, y son lentos para alcanzar su madurez sexual. Por ejemplo la tortuga marina *Caretta caretta* (Tortuga caguama) alcanza la madurez sexual a sus 25-35 años de edad. Las tasas lentas de madurez sexual de los *Testudines* tienden a hacerlos más susceptibles que otros vertebrados a las presiones humanas. Estas presiones incluyen la degradación y destrucción causada por el hombre, la recolección y comercialización del tráfico para mascotas y la explotación para propósitos alimentarios o médicos. Los *Testudines* son animales extremadamente resistentes y pueden realizar actividades con normalidad aún si se encuentran críticamente anémicos (con un hematocrito menor al 5%) e hipoproteínicos (proteína total mayor a 1g/dL) (Norton, 2005). El rango normal de hematocrito en *Testudines* es de 22+-3 (Troiano, 1998) También son capaces de sobrevivir meses sin comida y tolerar niveles extremos de deshidratación (Norton, 2005).

Las tortugas de orejas rojas (*Trachemys scripta elegans*) son reptiles semiacuáticos, ectotermos, de agua dulce que pasan la mayoría de su tiempo forrajeando en cuerpos de

agua con vegetación densa o buscando lugares de asoleo. El asoleo es importante para la regulación de su temperatura corporal, la cual se considera óptima a los 28°C y la obtienen mayormente a través del sol (Burger, 2009). Esta tortuga es nativa de Estados Unidos de América, también ha sido vista en muchas partes del mundo incluyendo Japón, debido al comercio de mascotas. Hoy en día, esta tortuga es una mascota popular pero también se ha clasificado dentro de las 100 especies más invasivas del mundo por la Unión Internacional por la Conservación de la Naturaleza (International Union for Conservation of Nature) debido a que las tortugas adultas de mayor tamaño han sido liberadas por sus dueños, lo cual ha comenzado la introducción de muchas de estas tortugas al ecosistema natural. La tortuga de agua dulce nativa de Japón (*Mauremys japonica*) está actualmente amenazada por la degradación de su hábitat, contaminación ambiental, así como la introducción de especies exóticas al ecosistema. La introducción de la *Trachemys scripta* puede poner en riesgo a las especies residentes debido a la posible introducción de patógenos exóticos así como de enfermedades (Oi *et al.*, 2012)

Por lo anteriormente mencionado, es necesario proporcionar a *Testudines* en cautiverio la oportunidad de regular su temperatura corporal a través de la provisión de gradientes de temperatura apropiados. Lo anterior se puede lograr suministrando acceso a escondites o albergues donde estos puedan refrescarse y al mismo tiempo ofreciendo fuentes de calor potentes (Mader, 2005).

Taxonomía

Dentro de los *Reptilia* hay una división fundamental de dos clases, los *Anapsida* (que incluyen los *Quelonios / Testudines*) y *Diapsida* (el resto de los reptiles). Los reptiles *Anapsidos* se caracterizan por un cráneo primitivo sin aperturas temporales. Las tortugas son el único organismo vivo representativo de esta clase y pertenecen a una orden referida como *Testudines*, *Testudinata* o *Quelonios*. Aproximadamente existen 12 familias, 90 géneros y 250 especies dentro de este Orden. Como la Taxonomía es una ciencia dinámica, se pueden esperar cambios en la nomenclatura de los *Testudines* en el futuro (Mader, 2005).

Los dos subórdenes de *Testudines* son *Cryptodira* y *Pleurodira*. Un sin número de diferencias anatómicas existen entre estos grupos, la más reconocible es el modo de retracción de su cabeza. Las tortugas *Cryptodiran* son capaces de retraer su cuello de forma derecha y alineada hacia su caparazón, así escondiendo su cuello. Los *Pleurodirans* no son capaces de retraer el cuello y deben de doblarlo hacia los lados.

Los *Pleurodirans* son el suborden más pequeño y se compone de dos familias acuáticas y semiacuáticas. Los *Pelomedusidae* incluyen cinco géneros y 25 especies distribuidas en África tropical, Sur América y algunas islas del océano Índico. Los *Chelidae* consisten de 14 géneros y 49 especies encontradas en Australia, Nueva Guinea, y Sur América. La preferencia alimentaria varía de carnívora a herbívora.

Aparentemente los *Cryptodirans* fueron más exitosos evolutivamente. De las tortugas marinas, los *Cheloniidae* incluyen cinco géneros y seis especies, los *Dermochelyidae* contienen una sola especie (*Dermochelys coriácea*). Sólo una especie de tortuga marina (*Chelonia mydas*) es mayormente herbívora y se alimenta de hierbas marinas. El resto de las especies de tortugas marinas son mayormente carnívoras alimentándose de medusas, moluscos, crustáceos, peces, esponjas, y otras criaturas marinas (Mader, 2005).

Etología de reptiles

Los reptiles han adquirido una gran popularidad como animales de investigación y como animales de compañía. Con tantas especies de reptiles que visitan el consultorio, es difícil tener el conocimiento necesario para proveer los cuidados y los consejos necesarios para educar a los propietarios. Debe de haber un reconocimiento del comportamiento normal y anormal del individuo para alertar a los cuidadores y al Veterinario para detectar problemas médicos en una etapa temprana, y así proporcionar un tratamiento más exitoso. Un porcentaje significativo de los problemas de salud en los reptiles, se relaciona con errores en el manejo, especialmente en la dieta y en el medio ambiente proporcionado. A pesar de tener las mejores intenciones, parece que la mayoría de los reptiles en cautiverio no alcanzan su nivel de adultez, a menudo porque mueren de complicaciones médicas y en segunda por una vida en cautiverio inadecuada.

Es de igual manera importante recordar que como criaturas silvestres los reptiles nunca serán domesticados y actuarán instintivamente, asimismo no podrán ser completamente amaestrados.

Aspectos del desarrollo del comportamiento

Para apreciar la compleja discusión del comportamiento, es necesario tener en mente la naturaleza del desarrollo en los reptiles. Se pueden clasificar aproximadamente cinco etapas del desarrollo en la vida de un reptil (Mayer, 2006)

- **Etapa I:** estado embrionario, con un énfasis en el desarrollo y en la genética.

- **Etapa II:** crías o juveniles, donde una tasa de crecimiento alta es característica y una reacción incrementada de “pelear-o-volar” se puede observar, al igual que la competencia intraespecífica en su mayoría por alimento (**Figura 2.**).
- **Etapa III:** la etapa de madurez sexual, involucra un cambio del crecimiento a la madurez sexual y su comportamiento asociado.
- **Etapa IV:** adultez, el crecimiento continuo es mínimo o no existente y la actividad reproductiva se incrementa (se incrementa el número de huevos en nido).
- **Etapa V:** se caracteriza por procesos metabólicos más lentos y el individuo podría necesitar soporte para procesos fisiológicos básicos.

Sin duda, los patrones del comportamiento de los individuos se someten al desarrollo durante las diferentes etapas de la vida.

Las preferencias alimentarias de todos los animales cambian con la edad. Los cambios en las necesidades nutricionales según la edad está bien establecida en el mercado dietario canino y felino y se están haciendo disponibles nuevos productos para hurones adultos. Hace falta más investigación sobre las preferencias y necesidades dietarias de reptiles con respecto a su edad. Alguna información publicada sobre los cambios en comportamiento relacionados con la edad parece tener valor académico, pero el clínico debe de estar consciente de los cambios a nivel clínico que pudieran aparecer (Mayer y Bradley Buys, 2006).



Figura 2 Crías de *Trachemys scripta* en cautiverio (Kottwitz, 2007)

Aspectos ambientales del comportamiento

Las influencias ambientales en la vida de un ectotermo también juegan un papel significativo en el desarrollo de manifestaciones de comportamiento. La asociación para la determinación de género en reptiles según la temperatura durante la incubación está bien documentada pero no tan bien entendida. Por ejemplo, se ha reportado que la temperatura durante la incubación afecta significativamente el ambiente hormonal del embrión de la tortuga lagarto (*Chelydra serpentina*) con determinación de sexo dependiente a la temperatura. Los factores ambientales tales como el nivel de humedad durante la incubación, oxígeno, concentración de dióxido de carbono y otros factores microclimáticos influyen en el desarrollo de una cría de reptil.

No solo los factores ambientales juegan un papel importante en el desarrollo tanto de embriones como de crías, parece que el desarrollo de patrones de comportamientos básicos durante la vida también es influenciado significativamente por el desarrollo del animal durante la etapa embrional. Como ejemplo, durante un estudio de comportamiento antidepredador de crías de serpientes, los resultados sugirieron que los huevos incubados a temperaturas medias son generalmente menos vulnerables a depredadores que los huevos incubados a temperaturas más altas o más bajas. Esta información sugiere que el desarrollo del comportamiento es influenciado fuertemente por factores de desarrollo morfológicos tempranos. La observación de ciertas especies apoyan la impresión que factores ambientales y factores internos actúan juntos en el desarrollo de estos patrones complejos de comportamientos.

La influencia y la importancia del espectro ultravioleta (UV) sobre el comportamiento han sido establecidas desde hace tiempo. Se están realizando investigaciones sobre cómo este espectro afecta el comportamiento. Las fracciones más importantes del espectro UV son las ondas largas (UV-A) y las fracciones de ondas medias (UV-B). Se ha sugerido que el espectro UV-A influencia comportamientos agnósticos, reproductivos y de señalamiento en algunas especies de lagartos. El papel del espectro UV-B es relacionado en la síntesis de vitamina D3 activa. Si la dieta tiene altos niveles de vitamina D3, los animales limitan la exposición a los rayos UV, y alternadamente incrementan su exposición a estos rayos si los niveles en dieta son bajos (Mayer y Bradley Buys, 2006).

Aparte de las condiciones climáticas, otras condiciones ambientales son necesarias para los reptiles para poder demostrar ciertos comportamientos. Un ejemplo principal es la necesidad de un sustrato apropiado, húmedo y arenoso para algunas hembras para poder

inducir el comportamiento de la puesta de huevos. La contaminación ambiental también se ha documentado en tener un impacto profundo en el reptil en desarrollo, y se han notado cambios perjudiciales en patrones de comportamiento. Se han demostrado altas concentraciones ambientales de plomo que afectan los reflejos de enderezamiento en reptiles al igual que otros efectos perjudiciales. Aparte de la contaminación ambiental, otros factores del impacto humano en la naturaleza y consecuentemente en el comportamiento de reptiles son más difíciles de medir, pero sí se han documentado. Por ejemplo, el efecto de fuentes de luces artificiales, referidas como foto-contaminación, tiene efectos perjudiciales cerca de playas usadas por tortugas marinas como selección de sitios de anidamiento e interfiere con la capacidad de localizar un sitio para estos nidos.

Comportamientos sociales y antisociales

Para un manejo adecuado de reptiles en cautiverio es de absoluta importancia conocer la estructura social de la especie, ya que un ambiente inadecuado podría disparar una respuesta al estrés y así causar inmunosupresión al animal (Mayer y Bradley Buys, 2006).

- Sin importar la especie, es inapropiado proveer un número excesivo de presas al igual que dejar las presas en el mismo lugar que con un reptil desinteresado. Estas presas podrían causar daño al reptil.
- Se debe tomar en cuenta el comportamiento social y antisocial de ciertas especies al decidir si compartirán su espacio con miembros de la misma especie o de especies diferentes.
- Se recomienda evitar el contacto visual con otros animales domésticos ya que pueden percibirse como peligrosos hacia ellos. Otras compañías como gatos, perros, aves, que andan por los espacios donde los reptiles son cuidados, podrían ser vistos como depredadores y crear un estrés psicológico creando así una inmunosupresión y se puede crear un fracaso en su desarrollo.
- Proveer gradientes de temperaturas (tanto horizontales como verticales) en un hábitat de tamaño apropiado para estimular la termorregulación.
- Proveer espacios apropiados y escondites para aliviar el estrés asociado con el cautiverio.
- Se debe tener en cuenta las tendencias de alimentación al colocar reptiles juntos en el mismo hábitat. No es apropiado colocar una especie carnívora con una especie herbívora creando así una situación depredador-presa.

- Se debe de conocer si la especie es diurna o nocturna para proveer los ciclos y las fuentes de calor adecuadas.

Los signos de estrés social pueden ser muy sutiles y podrían no ser clínicamente evidentes para los propietarios o médicos. Existe la teoría que los lugares de asoleo en vida libre podrían indicar la posición en la jerarquía de un grupo, donde el más dominante ocupa la posición de asoleo más elevada. La mayoría de los reptiles no son considerados animales sociales, y relativamente pocos reptiles viven constantemente en grupos sociales y establecen una jerarquía social. Las tendencias sociales del comportamiento en reptiles varían entre especies y entre edades. Aunque muchos de ellos muestran un aumento significativo de comportamiento social durante la época de apareamiento, el resto del año incluso estas especies prefiere un estilo de vida solitario. Los reptiles juveniles, sin embargo, exhiben frecuentemente un estilo de vida más social que los adultos. Mientras que los animales no sean sexualmente activos y haya suficiente alimento disponible, los juveniles se agruparán sin que haya comportamiento agnóstico.

Comportamiento agnóstico

El reconocimiento de comportamiento defensivo y agresivo es probablemente uno de los más importantes que se observan en la clínica veterinaria. Cualquier reptil al que se le maneje inapropiadamente o rápidamente podría mostrar signos de agresión.

Comportamiento defensivo antidepredador

El comportamiento de defensa puede ser separado en dos categorías: activo y pasivo. Aunque la mayoría de las presas intentarán evadir ser detectados o escapar de alguna zona peligrosa inmediata (comportamiento pasivo), hay veces que la interacción directa y la confrontación del depredador son necesarias (comportamiento activo). Los reptiles en cautiverio usualmente no se verán enfrentando ningún depredador natural, pero algunos de estos comportamientos pueden ser estimulados por los propietarios y cuidadores, especialmente si el enlace humano-reptil no está bien establecido. Por esta razón el conocimiento de estos patrones de comportamiento es extremadamente significativo en el ambiente clínico, ya que la malinterpretación de estos comportamientos tiene el potencial de resultar en lastimar tanto a los reptiles como a sus cuidadores (Mayer, 2006).

Comportamiento de defensa pasivos (Evasión)

Evitar ser detectados (Crypsis)

Ya que los reptiles generalmente tienen una capacidad baja de oxidación metabólica y son incapaces de correr más rápido que los depredadores, ellos dependen en gran medida en el escondite como parte de sus defensas. Un reptil siempre intentará evadir su detección ya que esta es la variación que consume menos energía para evadir los depredadores y permite al animal permanecer en el mismo sitio. Por esta razón es muy importante dar un microhábitat donde el individuo se sienta seguro y se pueda retirar cuando lo desee.

Comportamientos de defensa activos

Mordida simbólica

Si la fuente de peligro se encuentra cerca y la serpiente es incapaz de evadirse, una mordida “falsa” se puede observar. Esta defensa es usada contra depredadores más grandes y tiene un potencial de intimidación significativo. Los lagartos y los *Testudines* también demuestran este comportamiento con una posición de su boca abierta. Morder es usualmente el último paso a escalar en el comportamiento, pero también puede pasar sin advertencia. Se ha demostrado que la mayoría de las lesiones resultadas de serpientes a humanos podrían haberse evitado si se hubiera utilizado el sentido común.

Regurgitación de comida

Una observación común durante el manejo inapropiado de serpientes es la regurgitación de su comida. Se puede interpretar como una respuesta al estrés, preparación para huir, o para distraer al depredador. Es extremadamente importante poder diferenciar esta regurgitación fisiológica a la patológica. Este nunca es un comportamiento normal en *Testudines* o lagartos.

Comportamiento reproductivo

El comportamiento sexual parece ser influenciado y disparado por múltiples señales, y usualmente una variedad de órganos sensoriales juegan un papel importante en estimular estas señales, reconocerlas y aceptarlas o rechazarlas. Los *Testudines* parecen ser muy visuales y se ha demostrado que reaccionan fuertemente a estímulos visuales de comportamiento de apareamiento (movimiento de cabeza y muestra de coloración) (Mayer y Bradley Buys, 2006).

El estrés ha sido implicado en tener efectos perjudiciales en el comportamiento de cruce, así que es importante reconocer cuando un animal está sexualmente activo para minimizar el manejo durante este tiempo. El ritual de apareamiento tiene tres fases: La *primera fase* es la búsqueda entre el macho y la hembra. La *segunda fase* es cuando la hembra está receptiva, los dos individuos se aceptan y el contacto físico es maximizado al igual que tácticas de estimulación. La *tercera fase* es la intromisión (**Figura 3.**). Después de un apareamiento exitoso algunos machos depositan un tapón en la abertura de la cloaca. Este tapón, formado por secreciones del riñón, se deposita inmediatamente después de la inseminación probablemente para prevenir que otros machos rivales copulen con la misma hembra (Mayer y Bradley Buys, 2006).



Figura 3. *Trachemys scripta* durante la termorregulación (Pierson, 2010).

Comportamientos alimenticios

La temperatura ambiental también podría afectar el comportamiento alimenticio. Las estaciones del año también afectan las preferencias alimenticias. El estrés y la competencia social, a menudo ocasionada por el espacio limitado y por escondites seguros insuficientes, podrían llevar a la anorexia durante el cautiverio y es considerado como parte del Síndrome de maladaptación (Mayer, 2006).

Comportamientos de locomoción

Los reptiles en general son particularmente propensos al agotamiento durante actividades vigorosas, especialmente comparados con los mamíferos. Cuando no están en época de apareamiento, la mayoría de los reptiles pasan la mayor parte de sus tiempos inmóviles, asoleándose y descansando. Los *Testudines* acuáticos tienen pies palmeados para ayudar a la propulsión debajo del agua, y los *Quelonios* (marinos) tienen aletas.

Comportamiento de aseo

Los reptiles pierden periódicamente su piel, y dependiendo de la especie, la muda ocurrirá toda al mismo tiempo o en pedazos. Un reptil en crecimiento usualmente muda con más frecuencia. Se recomienda que no se les maneje justo antes de la muda, a menudo se rehusarán a comer durante esta época. Los cocodrilos y las tortugas también perderán los escudos durante la muda. Los reptiles enfermos o aquellos mantenidos sin la temperatura y la humedad óptima, podrían experimentar disecdisis, en donde la muda ocurre de manera irregular. Esta muda irregular podría permanecer en las extremidades, colas, o dedos. Cuando la muda irregular se seque y se vuelva firme podría causar estructuras que comprometan la vascularidad de dichas extremidades. Estos apéndices podrían volverse necróticos o infectarse debido a la avascularidad por la constricción.

Etología de tortugas

Estos son algunos de los comportamientos que muestran las tortugas. Es importante que tanto el médico como el propietario se familiaricen con los hábitos de sus tortugas y así poder identificar cuando se está comportando de manera diferente a la usual.

Defensa territorial

Las tortugas parecen ser solitarias la mayoría del año y viven socialmente sólo durante la época de apareamiento. Así que podría aconsejarse albergar *Testudines* enfermos o lastimados individualmente ya que la presencia de otros animales podrían estresar a ellos. La defensa territorial más marcada podría ser vista en las especies de reptiles más sociales. Los comportamientos agresivos en vida silvestre son estimulados en respuesta a los depredadores y para establecer su territorio (Mayer, 2006).

Comportamientos de defensa activos

Algunas tortugas son capaces de retraer su cabeza y sus piernas dentro del caparazón para protegerse de posibles depredadores.

Comportamiento reproductivo

Comportamiento reproductivo de machos

En algunas especies de *Testudines* el macho morderá a la hembra, en caso de la tortuga *Goepherus* estrellará su caparazón al de ella. Las hembras pueden lastimarse durante el cortejo si no pueden escapar las agresiones. La *Trachemys scripta* nadará enfrente de la hembra y acariciará la cara de la hembra con sus largas uñas. Durante este comportamiento el macho comienza a buscar la cola y a localizar la cloaca de la hembra.

Comportamiento reproductivo de hembras

En cautiverio es importante proveer con espacio suficiente para tener escondites para escapar la atención del macho si fuera necesario. Las hembras están involucradas en los cuidados parentales. Los cuidados parentales documentados en *Testudines* incluyen la construcción de nidos, incubación al enredarse alrededor de los huevos y aumentar la temperatura por termogénesis, remover los huevos no viables e hidrorregulación.

Comportamientos alimenticios

Las tortugas herbívoras invariablemente “prueban” su comida con una mordida ligera e incompleta antes de la ingestión. Esto es algo importante durante el cautiverio, ya que a menudo confunden esmaltes de uña o pedazos de tela por fuentes alimenticias. Muchas especies de tortugas terrestres normalmente beben del agua estancada del suelo o la que queda sobre la vegetación durante y después de las lluvias. Estas tortugas en cautiverio podrían no reconocer o no estimularse a beber de un tazón. Un sistema de rocío puede ser utilizado para simular la lluvia si existe la preocupación de deshidratación o de bajo consumo de agua.

Las estaciones del año también afectan las preferencias alimenticias. Varias especies de tortugas omnívoras como la tortuga de patas amarillas (*Geochelone denticulata*) mantenidas fuera de casa en climas subtropicales son más probables que consuman proteínas en otoño, antes de que la temperatura disminuya y el animal entre a un estado más letárgico (Mayer, 2006).

Comportamiento asociado con el dolor

Los reptiles, al igual que otras especies exóticas son menos probables de exhibir comportamientos asociados al dolor, esto para disminuir la posibilidad de ser reconocidos como débiles para sus depredadores.

Algunas señales de dolor en *Testudines* son: anorexia, postura encogida, letargia o ataxia, evasión, ojos cerrados, respuesta a escapar, inmovilidad, morder el área afectada, sacar la cabeza del caparazón intermitentemente, extensión del cuello hacia arriba y abajo (**Figura 4.**) y la ausencia del comportamiento habitual (Mayer y Bradley Buys, 2006).



Figura 4 Tortuga mostrando uno de los signos de dolor con su cuello elevado (Mayer y Bradley Buys, 2006).

Respuesta al enderezamiento

La respuesta al enderezamiento en tortugas consiste de dos etapas diferentes, la fase de latencia (el tiempo transcurrido a la respuesta) y la fase mecánica de enderezamiento. El tiempo latente representa la motivación a enderezarse, mientras que la mecánica depende mayormente en las características físicas y en el estado fisiológico de la tortuga. Las comparaciones morfológicas indican que los factores tales como el radio del largo del cuello a la altura del caparazón, la longitud de la cola o la altura y el ancho del caparazón influencia la táctica y la eficiencia de las tortugas en el mecanismo de enderezamiento. Sin embargo, el enderezarse podría también ser influenciado por los factores ambientales que afectan el rendimiento fisiológico, especialmente la temperatura. Las diferencias

anatómicas en el tamaño y forma de caparazón se han encontrado entre las tortugas de agua dulce Españolas (*M. leprosa*) y las tortugas introducidas de orejas rojas (*T. scripta*), al igual que diferencias interespecíficas en sus respuestas de comportamiento y las fisiológicas, lo cual sugiere que estas dos especies podrían diferenciarse en la eficacia a la respuesta de enderezamiento. También, temperaturas de asoleo preferido y el desempeño óptimo de enderezamiento podría ser diferencialmente relacionada en *M.leprosa* y *T.scripta*. Se cree que la respuesta a enderezamiento entre ambas especies puede ser determinada por comportamiento específico de cada especie y/o características morfológicas de cada una. Pero también, se cree que existen diferencias interespecíficas en el efecto de Tb de las tortugas en su desempeño para enderezarse, lo cual podría afectar diferencialmente la fase de latencia y las capacidades mecánicas de las tortugas para desarrollar en enderezamiento (Polo-Cavia *et al.*, 2012a).

Reptiles en cautiverio

La temperatura es esencial para el cuidado de todos los reptiles ectotérmicos en cautiverio con capacidad de termorregularse por comportamiento. En cautiverio se deben proveer diferentes gradientes de temperatura para suministrar un área donde puedan refrescarse al igual que un área donde puedan elevar su temperatura (O'mally, 2005). En vida libre la temperatura presenta un ciclo diario, con temperaturas bajas de noche y temperaturas más altas durante el día. Asimismo, la temperatura varía durante las diferentes épocas del año, lo que interviene también en el fotoperiodo. Por lo anterior, en el cautiverio se puede permitir que durante la noche la temperatura ambiental descienda, asemejando las condiciones que ocurrirían en vida libre durante un ciclo de día normal, éste sería el extremo inferior del gradiente de temperatura apropiado y es llamado la temperatura mínima crítica. La temperatura máxima crítica se relaciona con el calor extremo ocurrido en el cautiverio. Se menciona que en la temperatura máxima crítica ocurran quemaduras térmicas o hipertermia. En *Testudines* en cautiverio se les debe de dar la oportunidad de regular su temperatura corporal a través de la provisión de gradientes de temperatura apropiados. Se considera necesario ofrecer acceso a escondites o albergues donde puedan refrescarse y al mismo tiempo proveer fuentes de calor potentes donde puedan calentarse. Asimismo debe de ofrecerse un área de asoleo, en la cual se encuentre un área de anidación donde se promueva la ovoposición en hembras (Mader, 2005).

Un individuo sin la posibilidad de obtener una temperatura óptima, no podría presentar ningún proceso metabólico funcionando óptimamente. Los comportamientos específicos de las especies en cautiverio deben ser conocidos para adaptar apropiadamente el medio ambiente que se proveerá (Mayer y Bradley Buys, 2006). Los *Testudines* tienen escasez de receptores de dolor adecuados, lo que los hace incapaces de responder a un trauma ocasionado por calor excesivo. Todos los *Testudines* en cautiverio deben de ser expuestos a luz solar (**Figura 5.**), el fotoperiodo puede afectar el ciclo ovárico y puede causar variaciones en la secreción de serotonina y melatonina. Se debe de mantener horarios de fotoperiodos anuales y horarios de termoperiodos para reforzar el metabolismo, el ciclo reproductivo y el crecimiento en ellos (Mcarthur *et al.*, 2004).

El rango de temperatura sugerido para el mantenimiento y hospitalización de *Testudines* semiacuáticos es de 20-29°C en el agua. Adicionalmente, se debe de proporcionar más del 55% del área como zona húmeda con una buena calidad del agua. El agua dentro de la zona húmeda puede ser calentada por medio de calentadores sumergibles cubiertos por barreras físicas y tienen que ser controlados por termostatos y se debe de monitorear la temperatura ambiental máxima y mínima (Mader, 2005).



Figura 5. *Trachemys scripta* durante el período de asoleo (Pierson, 2010).

Salud pública

Con el aumento de popularidad de la herpecultura, existe más información disponible acerca de enfermedades asociadas y nuevas opciones de tratamientos han sido investigadas, empezando con la familia de fármacos que han probado ser eficaces en

otras especies. Existe una necesidad subyacente de estudios farmacocinéticos en especies específicas de reptiles que han sido tratadas antes de que estas drogas sean aceptadas para su uso en estos animales. Las tasas enzimáticas y metabolitos formados por los antibióticos, son asociados, hasta cierto grado, a su efectividad in vivo.

Debido a su biota microbial tan diversa, especialmente su propensión a ser portadores de *Salmonella* spp., los reptiles y su ambiente son reservorios potenciales de esta infección. Se piensa que las tortugas y otras especies de reptiles y anfibios han sido responsables de numerosos brotes de salmonelosis en humanos. Un estudio reciente sugirió que anualmente 74,000 casos de salmonelosis humana en los Estados Unidos están relacionados con exposición a reptiles y anfibios.

Aparte del problema de salud pública, ya que estos animales son considerados como mascotas de compañía y son tratados como miembros de la familia, prosigue que los propietarios de estos demanden el mismo nivel de cuidados que se esperan para ellos mismos. La disponibilidad de tratamientos específicos, dirigidos, y exactos para animales de compañía es asumida por propietarios en general. Adicionalmente, las tortugas y otras especies de reptiles pueden ser utilizadas como fuente de alimento en algunos países, y por esta razón existe la necesidad de determinar los efectos xenobióticos entrando la cadena alimenticia a través de la ingestión de estos animales. Esto tiene una importancia particular con especies de reptiles que han sido incrementadas su función como fuente alimenticia como caimán, ancas de rana, serpientes, tortugas, huevos de tortuga (Giorgi *et al.*, 2013).

Termorregulación

Los organismos ectotermos son dependientes de la temperatura ambiental para llevar a cabo funciones como digestión, crecimiento, reproducción, funciones cardiovasculares, balance hídrico, funciones inmunológicas, locomoción, entre otras. De igual manera, los procesos enzimáticos son dependientes de la temperatura ambiental, al igual que todas las actividades metabólicas, el transporte de energía celular, la creación de proteínas y hormonas, la división celular por mencionar sólo algunas. La temperatura ambiental dicta el régimen alimenticio en estas especies. El asoleo por períodos extensos después de alimentarse es parte esencial para activar su metabolismo. En general la temperatura ambiental dicta el ritmo de de todas las actividades homeostáticas en reptiles (Mcarthur *et al.*, 2004). Dentro de las ventajas de los ectotermos se encuentra el ahorro de energía para mantener su temperatura corporal, adaptación al ambiente teniendo una conversión

alimenticia más eficiente que los mamíferos y así teniendo un requerimiento alimenticio menor. Dentro de las desventajas se puede mencionar la limitación de actividades y la incapacidad de sostener niveles altos de energía por un período prolongado de tiempo ya que tienen una capacidad aeróbica baja y es necesario cambiar a metabolismo anaeróbico rápidamente, aumentando la producción de ácido láctico y produciendo fatiga (O'mally, 2005).

La Zona de Temperatura Óptima Preferida o POTZ (por sus siglas en inglés) es el rango de temperatura en el hábitat natural en reptiles y en tortugas oscila entre 20-38°C aproximadamente. Es un rango de temperatura dentro de los límites de la temperatura en el hábitat donde el organismo del individuo funciona óptimamente. Este es el ambiente térmico que permitirá al reptil realizar sus actividades normales. Todas las funciones fisiológicas tienen una temperatura específica donde tendrán su funcionamiento óptimo (Janzen *et al.*, 1992). Muchas especies de reptiles se calientan a una velocidad más rápida que lo que les toma enfriarse, indicando la regulación fisiológica de la transferencia del calor la cual puede incluir enfriamiento por evaporación durante el jadeo, cambios en la reflexión, e incluso termogénesis por escalofríos. Adicionalmente la modificación del ritmo cardíaco y la distribución del flujo sanguíneo pueden regular la velocidad de la transferencia de calor entre una superficie y el núcleo del cuerpo. Por ejemplo, el flujo sanguíneo cutáneo elevado durante el calentamiento puede aumentar la conductividad térmica, mientras que la perfusión disminuida permite la retención de calor cuando el animal se está enfriando. Cuando el calor fue aplicado localmente a la piel de tortugas, el promedio de isótopos aumentaron, indicando el aumento de flujo sanguíneo debido a la vasodilatación periférica. Correspondientemente, la eliminación de la fuente de calor causó una disminución en el promedio de isótopos (Galli *et al.*, 2004).

Mecanismos de termorregulación

Los reptiles tienen la habilidad de elevar su temperatura y calentarse con mayor rapidez que lo que tardan en enfriarse debido a las variaciones en su frecuencia cardíaca. La frecuencia cardíaca depende de la temperatura ambiental, el tamaño corporal y la frecuencia respiratoria. Si la temperatura ambiental se eleva, la frecuencia respiratoria aumenta elevando así la temperatura corporal. Si la temperatura ambiental baja, los reptiles presentan períodos de apnea. La frecuencia respiratoria en reptiles es menor que en los mamíferos, pero se aumenta rápidamente en temperaturas elevadas (O'mally, 2005). Los reptiles pueden ser catalogados como heliotermos pues pueden obtener calor

a través de la radiación solar y como tigmotermos pues pueden adquirir energía térmica a través de la conducción de superficies calientes. La conducción térmica es facilitada por la presencia de escamas que disminuyen la capacidad de aislamiento. Particularmente, se indica que los *Testudines* utilizan su caparazón, los pulmones y los vasos sanguíneos como receptores de calor (Mcarthur *et al.*, 2004). La duración del asoleo es controlada hormonalmente por la glándula pineal, que también es conocida como tercer ojo. Durante la hibernación el tejido adiposo es acumulado en hígado, cavidad celómica y en la cola. Dicho tejido se convierte en la fuente principal de energía. Durante la hibernación, el metabolismo disminuye y muy poca energía es utilizada (Mader, 2005).

Las tortugas de orejas rojas (*T. scripta*) son reptiles semiacuáticos, ectotermos, de agua dulce que pasan la mayoría de su tiempo forrajeando en cuerpos de agua con densa vegetación o buscando lugares de asoleo. El asoleo es importante para la regulación de su temperatura corporal, la cual se considera óptima a los 28°C y la obtienen mayormente a través del sol. Estas tortugas se mantendrán activas durante todo el año dependiendo del área geográfica que ocupen. Si la temperatura ambiental baja lo suficiente ellos pueden llegar a hibernar. Durante el invierno, las tortugas de orejas rojas pasarán un estado de hibernación o de brumación. Esta es una adaptación característica de los reptiles ectotermos para mantener su temperatura corporal viable cuando la temperatura ambiental desciende. Cuando la temperatura dentro del agua es menor de 10°-15°C, las tortugas entran a la fase de brumación para termorregularse. Durante este período las tortugas resisten un descenso de su metabolismo y se vuelven letárgicas. Las tortugas pueden hibernar debajo del agua o en madrigueras, y cuando la temperatura ambiental empieza a elevarse su metabolismo se reactiva y salen de dicho estado para asolearse y alimentarse después de un período largo sin haber comido (Burger, 2009).

De acuerdo a la hipótesis de coadaptación termal, la temperatura preferida (T_{set}) de una especie debe de igualar la temperatura óptima (T_o) de los procesos termalmente sensitivos que influyen la aptitud de una especie. En ectotermos como los reptiles, la temperatura es un factor limitante que afecta el desempeño locomotor, el cual es determinante en actividades críticas tales como la búsqueda de alimento, apareamiento, evitar la depredación. Así, la coadaptación entre T_{set} y T_o para la locomoción está presente en muchas especies de reptiles, incluyendo lagartos y serpientes. Aunque, se ha afirmado recientemente que T_{set} y T_o podría no ser coadaptada al rendimiento locomotor

en aquellas tortugas con asoleo aéreo pronunciado, ya que los individuos usualmente pierden el calor obtenido por el asoleo rápidamente al entrar al agua.

Una actividad locomotora de interés especial en tortugas es la capacidad de enderezamiento. La capacidad de las tortugas de voltear a su lugar cuando han sido volcadas accidentalmente es una habilidad crítica para su sobrevivencia, ya que las tortugas en una posición al revés son expuestas particularmente a los depredadores, a los cambios en su temperatura corporal (T_b), la deshidratación, y pueden experimentar dificultad al respirar. Muchas tortugas acuáticas han desarrollado habilidades específicas para enderezarse, un buen indicador de la aptitud en una tortuga acuática es su respuesta al enderezamiento.

Sin embargo, el rendimiento para enderezarse se ha demostrado que no tiene relación para el nado y para otras habilidades locomotoras en las tortugas acuáticas, lo que sugiere que este enderezamiento puede ser sujeto a diferentes presiones de coadaptación. Ya que la mayoría del comportamiento para enderezarse ocurre en tierra principalmente, donde las tortugas pueden mantener una T_b substancialmente mayor podría ser posible que las presiones selectivas favorezcan la convergencia entre la temperatura de asoleo preferido y T_o para el rendimiento del enderezamiento en las tortugas acuáticas. Al regular T_b para aproximar su T_o , las tortugas pueden beneficiar el bienestar de sus vidas. Así, una fuerte dependencia térmica hacia su enderezamiento se ha observado en una gran variedad de especies de tortugas. Más recientemente, Ben-Ezra y sus colaboradores encontraron que la T_{set} engloba la T_o para el enderezamiento en las tortugas *Graptemys geographica*, una tortuga de asoleo aéreo activo. Sin embargo, no se ha provisto suficiente evidencia sobre la coadaptación entre T_{set} y T_o para enderezamiento en las tortugas acuáticas, y sigue incierta la relación entre la termorregulación por comportamiento y el rendimiento locomotor en las tortugas con asoleos aéreos (Polo-Cavia *et al.*, 2012a).

Aún cuando la naturaleza de estas interacciones interespecíficas entre las tortugas nativas y las introducidas no es completamente clara, estudios recientes han destacado las diversas ventajas competitivas de la *Trachemys scripta* contra la tortuga española *Mauremys leprosa*, tales como una evaluación más asertiva de los riesgos de depredadores en hábitats alterados, el desplazamiento de tortugas nativas mediadas por señalamientos químicos, una gran inercia termal, que favorece la retención de calor y los procesos digestivos o habilidades más competitivas para alimentarse o asolearse. Ambas

especies son mayormente acuáticas, pero emergen a tierra para actividades como asoleo o la puesta de huevos. **(Figura 6.)** En estas situaciones tan vulnerables, las tortugas son extremadamente alertas y vigilantes, ya que son presas en potencia de aves y mamíferos. Así mismo, quedar al revés accidentalmente mientras caminan o escalan solanas, o durante ataques de depredadores, podría resultar en consecuencias serias y letales para ellas, si no son eficientes en el enderezamiento (Polo-Cavia *et al.*, 2012b).



Figura 6. *Trachemys scripta* durante la termorregulación (Pierson, 2010).

Termorregulación por comportamiento

La temperatura ambiental puede afectar dramáticamente el comportamiento y la apariencia en reptiles (Pagad, 2010). Los reptiles que se mantienen en cautiverio pueden experimentar estrés, lo que aumenta crónicamente el nivel endógeno de cortisol, lo que causa inmunosupresión y los hace más susceptibles a enfermedades. Se ha observado que durante períodos de 24 horas los reptiles alteran su comportamiento hasta alcanzar la temperatura corporal requerida para los diferentes procesos metabólicos necesarios (Mayer y Bradley Buys, 2006)

Para entender el proceso de termorregulación es necesario comprender algunas definiciones primero:

- La temperatura corporal preferida es la temperatura seleccionada y escogida por el individuo cuando es introducido a un gradiente artificial. Esta preferencia variará según la especie, y la salud del individuo.

- La temperatura corporal óptima es la temperatura en la cual el rendimiento fisiológico está maximizado (Mcarthur *et al.*, 2004).

La termorregulación por comportamiento es la característica biológica más destacada en reptiles, pero no todas las especies pueden elevar su temperatura corporal (T_b) a sus niveles más altos. A menudo el rango óptimo de temperatura debe de ser alcanzado para lograr una función metabólica efectiva, protección inmunoquímica y digestión de la comida. La temperatura es uno de los factores más importantes que rige la distribución, actividad estacional, y comportamiento de reptiles semiacuáticos como las tortugas. Las especies adultas de tortugas de agua dulce se termorregulan por medio del asoleo atmosférico. Los adultos de la especie *Trachemys scripta elegans* seleccionan gradientes acuáticos de temperatura específicos. Las tortugas adultas también participan en el asoleo acuático flotando en la superficie o seleccionando zonas con cuerpos de agua que ofrecen un ambiente termal favorable (**Figura 7.**). Tanto el asoleo aéreo como acuático provee un medio para las tortugas de optimizar su Temperatura corporal (T_b). Las tortugas juveniles se calientan más rápido y se asolean por menos tiempo que los adultos, así que necesitan ser estudiadas por separado. Williamson y sus colaboradores en 1989 encontraron que la T_b de las tortugas juveniles de la especie *Chelydra serpentina* (Tortuga lagarto) eran similares a los grupos que se aclimataban en 15° y 25°C en gradientes termales terrestres y acuáticos. Sólo recientemente se han reportado que las tortugas juveniles se asolean en la naturaleza. En el estudio de Bury y colaboradores en el 2000 comparan las respuestas termales de las crías de 5-7 meses de edad y de 18-20 meses de edad, representando dos especies de tortugas que no tienen comportamiento de asoleo similar. Las tortugas de orejas rojas frecuentemente participan en el asoleo aéreo mientras que la especie *Chelydra serpentina* casi nunca se asolea fuera del agua, más bien flota en la superficie para poder regular su temperatura (Bury *et al.*, 2000)

En reptiles el control de termorregulación es controlado por el núcleo preóptico del hipotálamo, los sensores de temperatura estimulan así su comportamiento. Los reptiles expuestos a infecciones pueden mostrar fiebre por comportamiento y se observa cuando activamente buscan la zona con mayor temperatura. En los *Testudines* el caparazón ayuda a retener el calor y para perderlo, buscan lugares frescos como sombras o se sumergen dentro del agua (O'mally, 2005).

Entre otros mecanismos conductuales termorregulatorios, se menciona que las tortugas desérticas hipersalivan y orinan, generando métodos de emergencia para refrescarse por

evaporación. Así mismo, se indica que muchas especies nocturnas exponen partes de sus cuerpos a la luz solar o buscan escondite bajo objetos que absorben el calor transfiriendo el calor de dichos objetos hacia estos organismos. Adicionalmente se ha reportado que algunos reptiles pueden limitar su actividad durante las horas del día con temperaturas extremas (O'mally, 2005).



Figura 7. *Trachemys scripta* durante la termorregulación (Pierson, 2010).

Termorregulación por asoleo

Las especies de tortugas semiacuáticas han sido observadas asoleándose sobre el agua en materiales como vegetación flotante, troncos, piedras, áreas arenosas, o en agua poco profunda donde la temperatura del agua es un poco más elevada. Se indica que el asoleo tiene diferentes propósitos, entre los que cabe mencionar la promoción de la digestión, absorción y tránsito intestinal de la comida y los desechos digestivos, elevación de la tasa metabólica para poder realizar actividades, la eliminación de ectoparásitos, la síntesis de vitamina D, la aceleración de la tasa de desarrollo de huevos en hembras maduras, entre otros (Janzen *et al.*, 1992).

Se ha observado que las crías y juveniles de tortugas semiacuáticas incrementan su comportamiento de asoleo después de alimentarse, lo cual podría incrementar su rendimiento al momento de competir por recursos o mejorar su tasa de crecimiento. Mientras más pequeño sea el tamaño de la tortuga, el equilibrio térmico se alcanza más rápido. La duración y la frecuencia del asoleo depende de muchos factores incluyendo la

temperatura ambiental, la temperatura del agua, la radiación primaria, la presencia de viento, la presencia de precipitación, estatus alimenticio, sexo, estación del año, hora del día y tamaño corporal. Específicamente en las tortugas *Trachemys scripta elegans* se indica que su termorregulación por comportamiento es principalmente mediante el asoleo buscando alcanzar temperaturas entre los 26-30°C (Janzen *et al.*, 1992).

Como en la mayoría de las especies ectotérmicas, la termorregulación es particularmente importante en las tortugas acuáticas, ya que afecta la mayoría de las funciones fisiológicas. Mayormente a través del asoleo aéreo, las tortugas acuáticas pueden obtener y mantener temperaturas corporales (T_b) bastante precisas y constantes que les permiten optimizar la eficacia de su proceso fisiológico. En particular, la temperatura corporal juega un papel principal en maximizar el proceso digestivo en reptiles. Al obtener la temperatura corporal óptima, las tortugas que se asolean adecuadamente se benefician de un incremento correspondiente en su tasa metabólica, velocidad de digestión y eficacia de la digestión. En efecto, el comportamiento de asoleo tiene implicaciones importantes para el presupuesto de energía en tortugas, influenciando la tasa de crecimiento y reproducción y por lo tanto la tasa de aptitud.

Muchos ectotermos cambian la preferencia de su temperatura después de haberse alimentado. Una respuesta termofílica resultante en un incremento en T_b se ha observado en una gran variedad de reptiles, incluyendo los cocodrilos, serpientes, lagartos, y tortugas. La mayoría de los estudios experimentales han analizado el comportamiento termorregulatorio de ectotermos después de haber ingerido alimentos, mientras hay un énfasis menor en el estado de alimentación. Ha sido reportada que la composición de la dieta influencia T_b seleccionada por algunos reptiles pero hay poca evidencia que apoye efectos similares inducidos por condiciones de ayuno prolongado.

Recientemente Brown y Griffin describieron una reducción en la T_b seleccionada por el lagarto *Anolis carolinensis* después de la privación de alimentos, sugiriendo una estrategia de conservación de energía durante períodos de escasez de comida. Un efecto similar es encontrado en algunas especies de tortugas acuáticas, lo que sugiere que las tortugas son capaces de ajustar exactamente su tasa metabólica dependiendo de las oportunidades de consumo de alimento, y también sus requerimientos de asoleo se incrementan a fin de obtener T_b óptima que les permita mantener un metabolismo más activo y un rendimiento óptimo de sus funciones metabólicas (Polo-Cavia, 2012b).

Muchos ectotermos vertebrados exponen una flexibilidad fisiológica que les permite ajustar su proceso de gasto de energía durante períodos de cuellos de botella nutricionales. Así, se ha encontrado que la tasa metabólica de tortugas disminuye a medida que las condiciones de ayuno se prolongan. Sievert y colaboradores reportaron caídas de 1/3 en consumo de oxígeno en las tortugas juveniles *Chrysemys picta* (tortuga pintada) después de 19 días de ayuno. Se ha afirmado que la reducción en la tasa metabólicas en reptiles actúa como recurso para conservar energía (Polo-Cavia *et al.*, 2012b)

La selección de temperatura ambiental es un factor primario que influencia la sobrevivencia, crecimiento, reproducción y funcionamiento fisiológico en tortugas acuáticas y semiacuáticas. El mantenimiento de la temperatura corporal dentro del rango propicio realza la función metabólica, la digestión de nutrientes, y la protección inmunológica en tortugas. Sin embargo, otros factores afectan la selección del microhábitat, como el acceso a parejas o la necesidad de permanecer críptico, podría influenciar la preferencia térmica en algunas tortugas. Muchas tortugas de agua fresca termorregulan con asoleo aéreo o acuático, y la habilidad de balancear la búsqueda de alimentos, interacciones sociales, y la forma de evitar depredadores con nichos térmicos preferidos podría ser una adaptación importante de comportamiento que influencia aptitud.

La selección de temperaturas elevadas en gradientes termales acuáticos dentro del laboratorio ocurre en adultos de la especie *Chrysemys picta*, *Chelydra serpentina*, y *Trachemys scripta* y en crías y juveniles de la especie *Chelydra serpentina*, *Apalone mutica*, *Pseudemys nelsoni* y *Trachemys scripta*. Las crías y juveniles colocadas en gradientes termales acuáticos seleccionan típicamente temperaturas cálidas (27-33°C) con un rango estrecho. Mientras que estos estudios sugieren que las tortugas juveniles termorregulan activamente, estos valores podrían ser mayores que la temperatura corporal observada de tortugas adultas en estudios de campo. La información en la preferencia termal y el comportamiento para el asoleo de juveniles en el medio silvestre es limitada a los reportes por Janzen, Lindeman y colaboradores (Tamplin, 2006).

La mayoría de los vertebrados tienen la habilidad de reducir su tasa metabólica en respuesta a la reducción del oxígeno disponible. En los vertebrados endotérmicos (mamíferos y aves) esta regulación a la reducción de oxígeno se puede lograr al reducir la producción de calor metabólico resultando así en una disminución de la demanda de

oxígeno. Adicionalmente, los vertebrados endotérmicos y ectotérmicos también alteran su termorregulación por medio de su comportamiento en ambientes heterotermiales para regular su temperatura corporal y reducir la demanda de O₂. Aún cuando los animales ectotérmicos carecen de la fisiología de mecanismos regulatorios de mamíferos para su termorregulación y dependen en la termorregulación por comportamiento para el control termoregular en respuesta a la disminución de los niveles de O₂, aún tienen la habilidad de regular el metabolismo celular y la producción de calor en respuesta a la anoxia. Esta regulación metabólica (el estado hipometabólico) es una respuesta regulada que involucra cambios en el transporte de membrana activa y la permeabilidad de la membrana y la regulación de varias vías sintéticas, como la síntesis de proteína (Platzack y Hicks, 2001).

Evolución

La relación evolutiva de las tortugas es discutible. Hasta recientemente, la colocación de tortugas dentro de los Amniotas era incierta. La escala genómica y los análisis genómicos han confirmado la posición filogenética de las tortugas como un grupo hermano de los *Arcosaurios*, rechazando una relación crucial entre las tortugas y los *Lepidosaurios*. Sin embargo, las relaciones entre tortugas no han sido estudiadas usando técnicas filogenéticas. Similar a la colocación de tortugas en relación con sus ancestros amniotas, los estudios moleculares con *Testudines* han retado hipótesis filogenéticas prevalecientes basados en análisis de las Clases de información morfológica.

Un ejemplo de discrepancia entre enfoques filogenéticos involucra la posición de *Trioniquianos*, un grupo de tortugas que han perdido sus escamas y han desarrollado un probóscide carnoso tipo esnórquel. En la hipótesis basada en la morfología, estos *Trioniquianos* están en la posición alta en una de las dos ramas fundamentales en el árbol de tortugas, de la clase *Criptodira*. Los estudios moleculares están en desacuerdo con esta posición pero son equívocos en la posición alterna de *Trioniquianos*. Algunos estudios retiran *Trioniquianos* de la posición alta de la clase *Criptodira* y los posicionan como las hermanas taxonómicas de *Peurodira*, otra rama en el árbol de las tortugas. Mientras la filogénesis molecular cambia la posición de *Trioniquianos* y otras ramas en el árbol de vida de las tortugas, estos cambios llevados al desarrollo simultáneo del desarrollo de nuevas nomenclaturas, y Clases filogenéticamente definidas son creadas para varios nodos en la filogenia de tortugas (**Figura 8.**) (Crawford *et al.*, 2015).

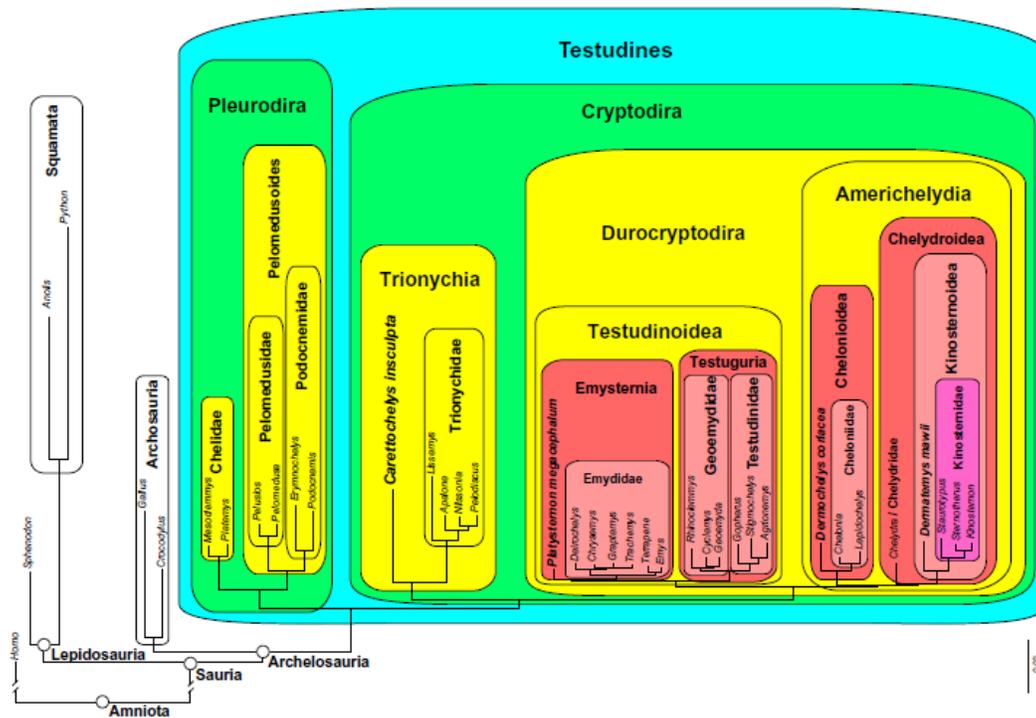


Figura 8. Hipótesis filogenética del Clado de las Tortugas (*Testudines*) (Crawford *et al.*, 2015).

Especie invasiva

La introducción de especies exóticas puede alterar la organización y funcionamiento de las comunidades residentes a través de procesos como depredación, transferencia parasitaria, o competencia por recursos exclusivos. La introducción reúne especies que no han compartido un camino evolutivo en común. Como consecuencia, se elevan nuevas presiones selectivas, afectando las características demográficas tanto de la especie inducida como de la nativa, e influenciando la forma en la que utilizan los recursos del hábitat. El resultado de la introducción de especies es generalmente impredecible a menos que se utilicen recursos demográficos y se investiguen relaciones bióticas. La competencia de especies estrechamente relacionadas es más predecible que de aquellas especies exóticas (Cadi y Joly, 2004). Por otro lado, es paradójico que las especies exóticas invadan y desplazan las especies nativas que están bien adaptadas al medio ambiente local. De hecho, hay dos estadios primarios en el desarrollo de una especie invasiva: **(i)** establecimiento de una especie exótica en una área nueva y **(ii)** el

esparcimiento y remplazo de especies nativas por las exóticas. La mayoría de las especies exóticas liberadas en un área nueva se estima que fallan al establecerse o al remplazar a las nativas. Las dos explicaciones principales de como algunas especies exóticas se convierten en especies invasivas es por su superioridad en competencia y el uso oportunista de nichos ecológicos generados por actividades humanas. Para identificar las razones de por qué algunas especies exóticas se convertirían en invasivas es necesario el entendimiento y la predicción de invasiones biológicas (Nishizawa *et al.*, 2014).

La introducción de depredadores exóticos fuera de su rango geográfico natural puede crear un contexto ecológico nuevo en el que la respuesta adaptativa antidepredadora de las presas nativas podría no ser exitosa. Las reglas de toma de decisiones o Algoritmos Darwinianos se espera que sean adaptables en el medio ambiente donde la especie se desenvolverá, ya que ellos confían en las señales que, a través del tiempo evolutivo, promueve la supervivencia y el éxito reproductivo en cada ambiente. Así, las respuestas evolutivas de adaptación de las presas al riesgo de depredación trabaja adecuadamente en su hábitat específico, pero los organismos podrían no ser equipados innatamente para sobrellevar con especies nuevas introducidas repentinamente. Las presas son la mayoría de las veces ingenuas a las tácticas de caza de las nuevas especies introducidas o son incapaces de detectar estas especies exóticas como depredadores, así se hacen más perjudiciales para la población que actúa como presa que los depredadores nativos. En este contexto, se consideran a los depredadores exóticos una de las causas más importantes de la disminución y extinción de las especies presas (Polo-Cavia, 2010).

El impacto de los depredadores exóticos en las poblaciones de presas es bien documentado, pero se ha prestado menor atención a las ventajas competitivas de las especies depredadoras foráneas sobre las especies nativas en peligro de extinción. Cuando los depredadores invasivos alteran un medio ambiente de tal manera que las estrategias normales antidepredadoras de las presas nativas ya no son adaptativas, se podrían beneficiar de la liberación evolutiva. La ventajas de la liberación evolutiva podría explicar el por qué las especies invasivas a veces disfrutan una ventaja competitiva sobre las especies adaptadas locales. Por ejemplo, varios estudios han demostrado que el anfibio larval de poblaciones que han convivido por un largo tiempo con peces depredadores o ranas toro es capaz de reconocer y responder a estos depredadores sin ninguna experiencia previa. En contraste, anfibios larvales ingenuos no reconocen a

menudo especies introducidas como la rana toro americana *Rana catesbeiana* o el cangrejo de Río Turco, *Astacus leptodactylus* como depredadores potenciales, ya que estas presas no han compartido una larga historia evolutiva con estos nuevos depredadores. Como resultado, los depredadores invasivos se liberan de ciertas dificultades que experimentan los depredadores nativos al buscar anfibios larvales como presas. Sin embargo, hay pocos casos documentados de presas nativas capaces de aprender o evolucionar la capacidad de evitar especies invasivas (Polo-Cavia *et al.*, 2010).

Una de las especies exóticas más comunes que ha tenido éxito en la invasión biológica es la tortuga de orejas rojas (*Trachemys scripta*), que ha sido exportada de Estados Unidos como parte del mercado de mascotas, y ha sido introducida en muchos países de África, Asia y Europa. Esta tortuga está enlistada como una de los 100 especies exóticas más invasivas en el mundo y ha sido reportada por competir y remplazar a las tortugas de agua dulce alrededor del mundo, incluyendo *Emys sp.* Y *Mauremys sp.* Es posible que la competencia directa por comida, o albergue o lugares de asoleo ocurra. La competencia por alimento es apoyada por el cambio en la dieta de la tortuga *Mauremys reevesii* de dieta suave a mayormente presas con cascarón duro al compartir ecosistema con *Trachemys scripta*. Así mismo, la superioridad que tiene *Trachemys scripta* en competencia es considerada una razón para su éxito en la invasión biológica (Nishizawa *et al.*, 2014).

En la península ibérica las dos tortugas de agua dulce nativas, la tortuga Europea de estanque, *Emys orbicularis*, y la tortuga Española de agua dulce, *Mauremys leprosa*, son depredadores comunes de renacuajos anfibios. Ambas especies tortugas son similares en tamaño corporal y pueden ser abundantes localmente en estanques permanentes o temporales. *M. leprosa* se alimenta de materia animal y plantas mientras que *E. orbicularis* es prácticamente un carnívoro e insectívoro estricto. Ambas tortugas se consideran en peligro de extinción ya que su población ha disminuido considerablemente en las últimas décadas. Aunque la destrucción de su hábitat y la presión humana son causas principales de este descenso, la competencia con especies de tortugas exóticas introducidas podría estar empeorando el estatus de conservación de las tortugas nativas Ibéricas (Polo-Cavia *et al.*, 2010).

Las tortugas de orejas rojas, *Trachemys scripta elegans*, y otras especies exóticas de agua dulce han sido introducidas como especies reproductoras en diversos hábitats

acuáticos en muchos países mediterráneos, como el resultado de la liberación descontrolada de animales de compañía importados de Europa. Muchas observaciones indican que las tortugas introducidas compiten con las tortugas Ibéricas nativas. Sin embargo, la manera en la que estas interacciones se dan a lugar permanece sin ser claras. Se ha descrito competencia entre *T. scripta* y *E. orbicularis* y estudios recientes sugieren que es muy probable que la competencia también ocurra entre *M. leprosa*. Una gran tolerancia a la contaminación y a la presencia humana, combinada con un tamaño corporal adulto mayor y una tasa de fecundación mayor, parece ser la ventaja principal de estas tortugas introducidas en los hábitats Ibéricos.

Aunque *T. scripta* sea más probable fitófago que las otras dos especies nativas, es muy probable que ocurra la competencia directa por alimento en vida libre, ya que la tortuga invasiva también se alimenta de materia animal al igual que las tortugas nativas. La competencia por alimento entre las nativas y la invasiva han sido confirmadas en el laboratorio, al igual que su depredación en renacuajos anfibios por especies de tortugas nativas e invasivas. En este contexto, existe la hipótesis que la habilidad del anfibio larval de detectar el riesgo de depredación puesto sobre tortugas nativas depredadoras innatamente, pero no el riesgo sobre las tortugas invasoras, esto podría conferir una ventaja inicial competitiva de las tortugas exóticas de agua dulce sobre las especies nativas (al menos hasta que el aprendizaje del comportamiento para evitar depredadores se propague a través de la población de renacuajos ingenuos), así favoreciendo la expansión de las especies de tortugas invasivas (Polo-Cavia *et al.*, 2010).

La interacción competitiva entre ambas especies es importante ya que la tortuga europea *Emys* está registrada como una especie en peligro (Apéndice II de Bern Convention). Las tortugas pueden competir por comida, zonas de anidación y lugares de asoleo. Como el metabolismo en ectotermos es dependiente a la temperatura corporal, el asoleo es una actividad vital en las regiones donde la temperatura media cae debajo de sus requerimientos. En estudios previos, se mostró que las tortugas *Emys* cambiaron su actividad de asoleo hacia lugares considerados de menor calidad mientras que las *Trachemys* ocupaban los mejor sitios, esto sugiriendo dominancia en el uso de lugares de asoleo (Cadi y Joly, 2004). También, se ha encontrado que las tortugas nativas *M. leprosa* que se ven forzadas a compartir sitios de asoleo con *Trachemys scripta* han reducido su tiempo de asoleo para evitar apilamientos con la tortuga exótica (Polo-Cavia, 2012b).

Las tortugas de orejas rojas pueden entonces monopolizar los lugares de asoleo más adecuados, impidiendo a las especies nativas el asoleo adecuado, lo cual puede afectar severamente la eficacia de funciones fisiológicas especialmente las digestivas (**Figura 9**). Tales efectos negativos de asoleo ineficiente podrían explicar la pérdida de peso y la disminución en la tasa de sobrevivencia en las especies nativas después de la competencia con *Trachemys*. Sin embargo las diferencias anatómicas y fisiológicas entre las especies de tortugas nativas e invasoras podrían conferirles requerimientos térmicos desiguales en relación a los procesos digestivos. Se han encontrado diferencias interespecíficas en intercambios térmicos relacionados a diferencias morfológicas en el tamaño y forma de caparazón entre estas dos especies de tortugas (*M. leprosa* muestra una inercia termal menor asociada a un radio mayor superficie-por-volumen comparada a *T. scripta*). Diferentes rangos de superficies corporales implican diferentes rangos de intercambio de calor, lo que podría inducir diferentes requerimientos de asoleo.

Esto podría implicar el estado de alimentación en tortugas puede afectar diferentemente la termorregulación por comportamiento en ambas especies. Así mismo, un individuo que es capaz de mantener su T_b seleccionada por un período de tiempo prolongado debe de asimilar una energía metabólica mayor durante la digestión. Así, debido a su inercia térmica alta, *Trachemys* ocuparían mayor tiempo en obtener un T_b óptimo pero podrían mantener calor corporal por mayor tiempo al entrar al agua, favoreciendo el mantenimiento de rangos metabólicos elevados y el rendimiento adecuado de los procesos digestivos (Polo-Cavia *et al.*, 2012b).

Mientras que la mayoría de los cuerpos de agua dulce en Europa son ocupados comúnmente por una sola especie (*Emys orbicularis*), algunos cuerpos de agua de Norte América puede soportar hasta seis especies diferentes (*T. Scripta elegans*, *Pseudemys floridiana*, *Deirochelys reticularia*, *Sternotherus odoratus*, *Kinosternos subrubrum* y *Chelydra serpentina*). En nichos donde diferentes especies tienen que compartir el mismo hábitat, se espera que estas especies muestren habilidades competitivas las cuales favorecen su establecimiento en cuerpos de agua Europeo a expensas de las especies que lo ocupan (Cadi y Joly, 2004).

A pesar de una competencia ventajosa observada en conseguir alimento y lugares de asoleo, el mecanismo que hace a las tortugas de orejas rojas superiores en la competencia ha sido tema de investigación recientemente. Algunos estudios han demostrado una ventaja fisiológica, en donde las tortugas *Trachemys scripta* podrían ser

superiores en cuanto a la termorregulación. Adicionalmente, su cinemática de alimentación es considerada directamente a su éxito en alimentación y competencia por comida en ellas. El estudio del efecto de temperatura en tiempo al contacto con la comida y el tiempo de boqueo máximo encontró mordidas más veloces que el tiempo de sus parientes asiáticos del genotipo *Cuora* (esta tortuga se está enfrentando a la extinción en la mayoría del continente asiático debido a la sobreexplotación) en bajas temperaturas. Sin embargo, todos los estudios previos se han enfocado en respuestas a la temperatura y los detalles en las diferencias en cinemáticas alimentarias, aún deben de aclararse (Nishizawa *et al.*, 2014).



Figura 9. *Trachemys scripta* adulta en asoleo (Calderón, 2002).

Hábitat

Los ejemplares de *T. scripta* son habitantes de cuerpos de agua poco profundos, con flujo mínimo, abundante acceso a luz solar y con extensa vegetación. Generalmente son habitantes oportunistas en aquellos cuerpos de agua dulce con una proximidad cercana a los habitados por el hombre (Dijk *et al.*, 2013). Su hábitat varía desde lagos, lagunas, cenotes, estanques y ríos. Tienden a encontrarse en lugares con abundante vegetación acuática (Calderón, 2002). En cuanto a la temperatura de su hábitat, debido a la variedad de estados de donde son originarias estas tortugas, se han observado rangos amplios.

Dichas tortugas son originarias del Valle de Mississippi, desde Illinois hasta el Golfo de México. Se distribuyen desde el Este de Estados Unidos hasta áreas adyacentes del Noreste de México. En México son originarias de Coahuila y en EUA en Alabama, Arizona, California, Florida, Georgia, Illinois, Mississippi, Tennessee, Texas y Virginia (**Figura 9.**) (Niclós, 2013). Dentro de su distribución nativa ocupan un lugar importante tanto como presas como depredadores. Sin embargo fuera de su rango original ocupan el mismo papel gracias a su gran habilidad para adaptarse (Burger, 2009).

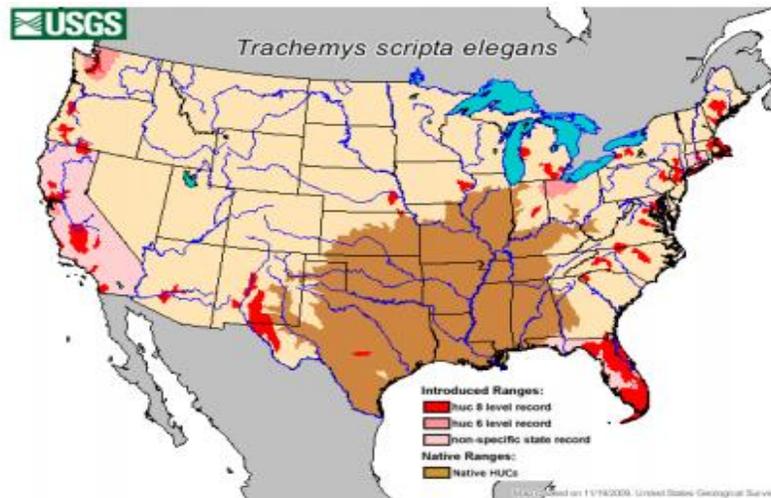


Figura 10. Distribución nativa de la tortuga *Trachemys scripta* en Estados Unidos (Burger, 2009).

Su distribución nativa abarca desde el valle de Mississippi, Illinois, hasta el Golfo de México. Su distribución actual dentro de los Estados Unidos se extiende hasta la costa este y oeste, Hawaii y Puerto Rico.

Hábitos alimenticios

Las tortugas de orejas rojas son omnívoras oportunistas alimentándose de una gran variedad de plantas y animales incluyendo algas, hojas, raíces, semillas, flores, caracoles, insectos, crustáceos, moluscos, pequeños vertebrados como peces, ranas, huevos de ranas, entre otros. Las tortugas juveniles son mayormente carnívoras y mientras van creciendo se alimentan principalmente de vegetación acuática (Calderón, 2002). En general estas tortugas se describen como especies voraces teniendo preferencia hacia presas que se muevan. Su dieta es cambiante según la estación del año ya que en

verano se compone de presas vivas y vegetales, mientras que en invierno la dieta se basa principalmente en vegetación (**Figura 11.**).

La mayor parte de su tiempo lo ocupa para buscar alimento utilizando su agudo sentido del olfato y de la vista para detectar a sus presas dentro del agua. Habitualmente prefieren buscar en cuerpos de agua poco profundos donde hay luz solar proporcionando una mejor visibilidad (Burger, 2009). Se ha observado que también pueden llegar a ser carroñeras (Pagad, 2010).



Figura 11. *Trachemys scripta* adulta alimentándose en vida libre (Kottwitz, 2007).

Anatomía

Características anatómicas

Las tortugas de orejas rojas (*Trachemys scripta elegans*) son tortugas semiacuáticas consideradas de tamaño mediano con un caparazón que puede llegar a medir 20-60cm de largo. Poseen parches rojos prominentes en cada lado de la cabeza, la cual es grande y su nariz ligeramente protuberante, tiene brazos robustos y dedos con membradas interdigitales. La cabeza, nuca, cuello, miembros y cola son café verdosos con marcas amarillas. Su caparazón es ovalado y ligeramente plano con el margen posterior ligeramente aserrado; es de color café-olivo con líneas y reticulaciones marcadas amarillas. Su plastrón es amarillo, siendo un poco más ancho en la parte anterior que en la posterior y está conformado por 12 escudos. El tamaño de las hembras puede alcanzar

los 25-30cm, mientras que los machos alcanzan los 20-25cm (Calderón, 2002) Los machos suelen ser más pequeños que las hembras y tienen una cola más larga y ancha (Pagad, 2010).

Sistema intergumentario

La piel en testudines varía de suave y sin escamas a gruesa y escamosa. Una tendencia entre escamas más gruesas es común entre las especies de tierra. Las inyecciones se deben de aplicar a través de áreas con escamas más finas, evitando áreas con escamas más grandes y gruesas las cuales son difíciles de penetrar. Como todos los reptiles, la piel muda periódicamente, aunque más poco a poco que en *Squamata*. Esto es aún más notorio en tortugas acuáticas.

Sistema musculoesquelético

El caparazón se conforma de 50 huesos derivados de las costillas, vértebras, y elementos dérmicos de la piel. El plastrón evolucionó de las clavículas, interclavículas y gastralia (costillas abdominales). El caparazón óseo está cubierto de una capa superficial de escudos de queratina. Los escudos no están empalmados sobre los huesos del caparazón. Tanto los escudos como el hueso debajo de ellos son capaces de regenerarse. Las tortugas producen escudos nuevos con cada período de crecimiento significativo y retienen o mudan los escudos después de estos períodos. En algunas especies, las zonas de crecimiento de escudos pueden ser utilizados para estimar la edad de la tortuga. Contrario a la creencia popular, el crecimiento continuo es común en cautiverio y las zonas de crecimiento pueden suavizarse con la edad y con el uso, así que la edad no se determina con precisión contando estos escudos. También la terminología de los escudos es útil para describir lesiones en el caparazón (**Figura 12.**) (Mader, 2005).

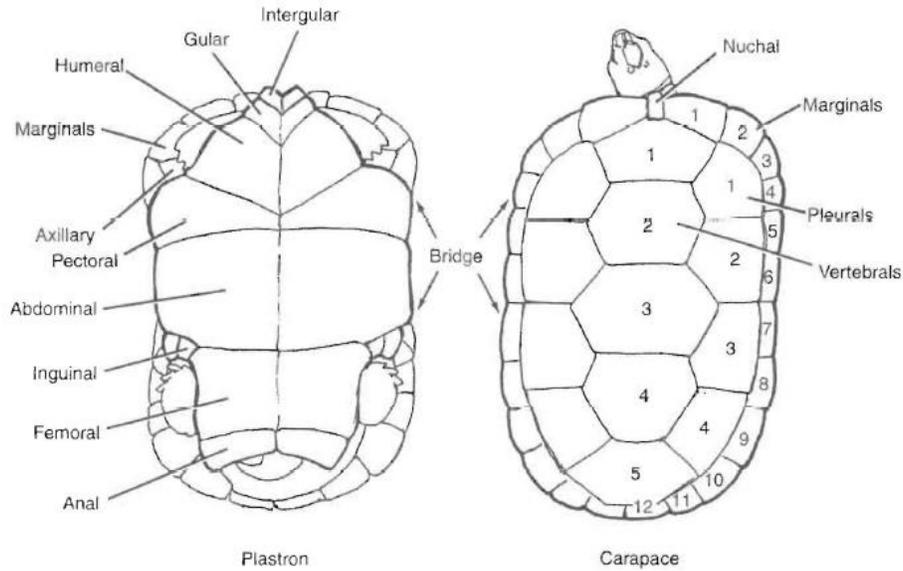


Figura 12. Nomenclatura del plastrón y el caparazón de las tortugas (Mader, 2005).

Los *Testudines* tienen la característica de poseer un caparazón. La forma de domo del caparazón está conectada al plastrón ventral por un puente de cada lado. Esta caja ósea está cubierta de escamas de queratina. Los caparazones de las tortugas juveniles hasta un año de edad normalmente muestran cierto grado de flexibilidad que les permite deslizarse entre piedras. Las tortugas acuáticas con caparazón suave han reducido la osificación de su caparazón y han adquirido piel como cuero en lugar de escamas. Las tortugas del género *Terrapene* tienen una bisagra que permite el frente del plastrón se levante contra el caparazón. Masas grandes de musculatura recorren desde los miembros anteriores, los huesos pélvicos hasta el plastrón (Redrobe y Wilkinson, 2002).

El hueso es el resultado de influencias filogenéticas evidenciables, funcionales y estructurales en los niveles jerárquicos del tejido óseo: macroestructuras (hueso esponjoso y cortical), microestructuras (sistema de Havers, osteonas, laminillas) y nanoestructura (colágeno, mineral y proteínas no colágenas). Uno de los tres tipos de célula que comprenden los huesos, el osteocito, es el más abundante. Aún cuando conforman hasta el 95% de todas las células en los huesos se conoce muy poco de su biología y función. Estudios recientes han empezado a aclarar el papel de los osteocitos en la formación ósea, función ósea, mantenimiento óseo, y patologías óseas, pero continúan muchas preguntas acerca la biología fundamental de estas células. Las tortugas son el organismo

ideal para investigar más acerca del sistema óseo por su caparazón óseo el cual es único entre vertebrados, su origen endocondrial, y el origen intramembranoso del plastrón. Además, su caparazón consiste de huesos de tres capas óseas diferenciales, y tienen un registro fósil de aproximadamente 230 millones de años. Las laminillas de osteocitos y la red lacunocanalicular (LCN) ha sido descrita en muchos especímenes de fósiles, incluyendo dinosaurios no-aviares del último período Cretáceo de Mongolia. Pero en exámenes más a profundidad de la estructura ósea en tortugas no se han conducido ese tipo de preservaciones anteriormente (Cadena y Schweitzer, 2012).

La morfología esquelética de las tortugas proporciona un ejemplo de la novedad evolutiva que involucra los cambios en los patrones de desarrollo en el tronco de los vertebrados. Específicamente las costillas en tortugas las cuales crecen lateralmente en la capa superficial del tronco dorsal para formar así el caparazón, a diferencia de las costillas de otros amniotas las cuales crecen ventralmente. Este desplazamiento parece que trajo un cambio topográfico a la relación entre costillas y escápula en las tortugas. La escápula en tortugas es ventral a las costillas y no se encuentra en la posición superficial por fuera de la caja torácica como en otros amniotas.

Estas diferencias anatómicas en las tortugas apoya el concepto de Innovación evolutiva propuesta por Mayr. En particular, la perturbación de la morfología homóloga en los elementos esqueléticos de las tortugas en relación con otros amniotas implica que las restricciones del desarrollo ancestral han sido anuladas constantemente con la definición estricta de novedad. No se conoce un registro de fósil que relacione la posición de las costillas en tortugas ancestralmente. El fósil más antiguo de tortugas, *Proganochelys*, ya poseía un caparazón por fuera de la escápula y era casi idéntico anatómicamente al de las tortugas modernas (Nagashima *et al.*, 2007).

Sistema auditivo

Los oídos de las tortugas tienen muchos rasgos anatómicos interesantes. El Huesecillo primario en reptiles, columella, es largo y delgado y está conectado a la superficie externa por la extracolumella, la cual es larga y con forma de disco que se cubre con piel normal. El otro extremo de la columella corre a través de tejido conectivo hacia la ventana oval y es el transmisor primario de sonido. Se ha reportado que se ha reducido la audición después de que la columella fue removida. En la mayoría de las especies de tortugas, el oído es relativamente insensible. La papila auditiva es pequeña pero está organizada

tonotópicamente, tanto así que los sonidos con frecuencias más altas excita las células ciliadas en la base (Christensen-Dalsgaard *et al.*, 2012).

Sistema gastrointestinal

Las glándulas salivares producen moco que facilita la deglución del alimento ya que con el pico solamente cortan la comida como tijera pero no la mastican, no se utiliza ninguna enzima digestiva. El estómago se encuentra a lo largo del lado izquierdo ventral y tiene válvulas gastroesofágicas y pilóricas. El intestino delgado es relativamente corto (comparado con el de los mamíferos) y absorbe nutrientes y agua. El estómago, intestino delgado, páncreas, hígado, y vesícula biliar producen enzimas digestivas.

El páncreas se vacía dentro del duodeno por un pequeño ducto y tiene funciones exocrinas y endócrinas similares a la de los vertebrados. El hígado es un órgano ventral, de forma de silla que se expande de lado a lado debajo de los pulmones. Tiene dos lóbulos mayores, cubre la vesícula biliar, y tiene muescas para el corazón y el estómago. El intestino delgado se une con el intestino grueso en la válvula ileocecal. El ciego no está bien desarrollado. El intestino grueso es el sitio primario de la fermentación microbiana en herbívoros. El colon termina en una cloaca compleja.

El tiempo de tránsito del tracto gastrointestinal es afectado por muchos factores incluyendo temperatura, frecuencia de alimentación, y el contenido de agua o fibra en la comida (Mader, 2005).

Las tortugas carecen de dentadura y dependen de su pico queratinoso para cortar la comida. El esófago corre por el lado izquierdo de la cavidad celómica. El estómago está posicionado transversalmente a través del cuerpo, a menudo moldeado aparentemente de forma caudal al hígado. El píloro se vacía hacia el duodeno sobre el lado derecho. La posición del páncreas varía según la especie pero generalmente se puede encontrar situada a lo largo de la unión píloro-duodenal. El bazo es un órgano pequeño y ovoide que en algunas especies está conectado al lado izquierdo del páncreas. En otras especies está separado y puede encontrarse a un lado de la gran curvatura del estómago. La vejiga es pequeña y se encuentra en el borde caudoventral del lado derecho. El intestino delgado es relativamente corto al igual que el ciego. El colon se encuentra transversalmente y descendiente de los miembros posteriores, terminando en un proctodeo y después en la cloaca (Redrobe y Wilkinson, 2002).

Sistema respiratorio

El caparazón rígido hace que la respiración sea mucho más diferente en *Testudines* comparado con otros vertebrados de pecho expandible. Los *Testudines* inhalan y exhalan a través de sus narinas, la respiración a través de la boca es anormal. La glotis se encuentra en la base de la lengua. En tortugas *Cryptodiran* la tráquea es relativamente corta y se bifurca rápidamente en dos bronquios que se abren directamente en la superficie de los pulmones. La bifurcación craneal en la tráquea permite a los *Testudines* respirar sin impedimentos cuando el cuello se retrae. Los pulmones se conectan dorsalmente a la superficie ventral del caparazón y ventralmente a una membrana que se une al hígado, estómago, y tracto intestinal. No hay un diafragma que separe los pulmones del resto de los órganos internos (Mader, 2005).

La glotis se observa fácilmente en la parte caudal de la lengua. La tráquea es corta y se bifurca casi inmediatamente en dos bronquios primarios que divergen lateralmente y no se obstruyen cuando la cabeza se retrae. Los pulmones ocupan el espacio debajo del domo del caparazón y son, en contraste de los pulmones mamíferos, sacos aéreos subdivididos. Los pulmones se encuentran dorsalmente y son separados del resto de las vísceras por la membrana pleuroperitoneal de manera horizontal. No tienen diafragma muscular ni tampoco cavidades distintivas torácicas o peritoneales, sino una sola cavidad celómica. La ventilación se logra a través de movimientos de la cabeza, extremidades y otros músculos voluntarios. Otra de las características es que los testudines no pueden toser (Redrobe y Wilkinson, 2002).

Sistema circulatorio

Los *Testudines* tienen corazones típicos reptilianos de tres cámaras. El sistema Porto Renal (RPS) existe en los *Testudines* al igual que en otros reptiles (Mader, 2005). El corazón de la mayoría de los reptiles cuenta con tres cámaras las cuales permiten un intercambio sanguíneo rápido, excluyendo de esta manera el proceso evaporatorio de los pulmones y evitando la pérdida de calor. Cuando aumenta la temperatura ambiental se presenta vasodilatación periférica y cuando disminuye la temperatura se produce vasoconstricción que evita en su mayoría la pérdida de calor corporal (Redrobe y Wilkinson, 2002).

Los corazones de los *Testudines* tienen un solo ventrículo, el cual es funcional pero no se divide anatómicamente, y dos atrios. El corazón se encuentra horizontalmente,

inmediatamente sobre el plastrón en la línea media en frente del hígado. Algún líquido del pericardio podría estar presente aún en los animales sanos.

Un pequeño timo está presente en cada lado entre las arterias carótidas y subclaviales. Éstas están asociadas con las glándulas paratiroides craneales. Estas glándulas se encuentran adyacentes a la aorta.

Sistema genitourinario

Los riñones en *Testudines* están localizados ventralmente caudales al caparazón y posterior al acetábulo, excepto en tortugas marinas donde usualmente se encuentra anterior al acetábulo. Los reptiles no pueden concentrar orina, seguramente por la ausencia del asa de Henle (Mader, 2005). Los riñones están fuera de la membrana celómica debajo del caparazón al margen caudal de los pulmones. Los uréteres recorren el cuello de la vejiga que corre craneoventral o caudal al urodeno. Esta cámara de recolección a cambio comunica con el proctodeo y hacia la cloaca, hacia el exterior. La vejiga es larga y de paredes delgadas. En muchas especies la vejiga es bilobulada. Una pequeña vejiga accesoria también puede estar presente en cualquier lado del cuello de la vejiga (Redrobe y Wilkinson, 2002).

Sistema reproductivo

El par de gónadas está localizado anterior a los riñones. La fertilización es interna en testudines. La parte superior del oviducto secreta albúmina y la parte posterior produce la cáscara. Los *Testudines* poseen un pene largo, oscuro, suave y expandible. Cuando no está erecto se encuentra en el piso ventromedial del proctodeum y no se utiliza para el transporte de la orina. Cuando se erecta, el pene muscular se extiende de la cloaca con un conducto seminal para transportar el esperma (Mader, 2005).

Machos

Los testículos están localizados inmediatamente craneoventral a los riñones. Pueden fluctuar en tamaño según la estación del año y la exposición a otras hembras pero siempre se encuentran considerablemente más pequeños que los riñones. El hemipene erecto es normalmente alojado en el proctodeo y no se involucra durante la micción. El esperma se transfiere a la hembra a lo largo de una ranura en el órgano distendido (Redrobe y Wilkinson, 2002).

Hembras

En hembras inmaduras los ovarios se encuentran debajo de los riñones. Con el comienzo de la vitelogénesis, sin embargo, números variables de folículos en desarrollo y en regresión empiezan a ocupar el espacio craneal a la vejiga y más adelante lateral al tracto intestinal y detrás del hígado. En éstasis folicular patológicas un número vasto de folículos grandes podrían ocupar todo el espacio de la cavidad celómica. La parte posterior del oviducto produce la clara de huevo y la parte inferior, la glándula del caparazón, la cual termina en la cloaca, adhiere la cáscara calcificada (Redrobe y Wilkinson, 2002).



Figura 13. Diferencias morfológicas entre machos y hembras de la especie *Trachemys scripta* (Mayer y Bradley Buys, 2006).

Los machos poseen colas y garras de sus miembros posteriores más largas que las hembras. (Mayer y Bradley Buys, 2006).

Características fisiológicas

Fisiología auditiva

La función general del oído medio en tortugas es misteriosa, ya que el oído de las tortugas es menos sensible al sonido aéreo que los tímpanos de otros tetrápodos. El origen del oído de las tortugas es complicado por tres hipótesis presentes y viables acerca de su origen. La primera posiciona a las tortugas como el grupo hermano existente de los *Arcosaurios*. La segunda hipótesis como grupo hermano de los lagartos, y la tercera como grupo hermano de todos los subtipos de *Diápsidos*. Los análisis morfológicos recientes se inclinan hacia la tercera hipótesis, colocando a las tortugas entre los *Diápsodos*. La evidencia paleontológica muestra que el oído timpánico se originó independientemente de aquellos otros *Tetrápodos*. La sensibilidad auditiva es de interés general tanto para los estudios en tortugas como para conocer el funcionamiento de las células ciliadas y así entender la funcionalidad y la evolución del sistema auditivo en vertebrados. Se conoce muy poco acerca de la audición en tortugas, excepto por el oído interno de la especie *Trachemys*, el cual ha sido estudiado extensivamente por su tolerancia a bajos niveles de oxigenación y por su viabilidad a las preparaciones in vitro de su oído interno y de su cerebro. Un estudio reciente de su anatomía muestra que el oído en esta especie se adaptó a la audición debajo del agua, así explicando su poca sensibilidad para el sonido aéreo y la estructura morfológica del oído medio (Christensen-Dalsgaard *et al.*, 2012).

Fisiología respiratoria

Los pulmones son grandes, partidos y estructuralmente saculares que asemejan esponjas huecas y porosas. La superficie pulmonar es reticular e intercalada por bandas de musculatura suave y tejido conectivo. Aunque el volumen pulmonar es grande, el área de superficie de respiración es mucho menor que en mamíferos pero es adecuada para animales de una tasa metabólica menor. El volumen pulmonar grande provee una ventaja obvia como órgano boyante para tortugas acuáticas (Mader, 2005).

La respiración involucra muchas estructuras. Pares antagonistas de músculos incrementan o disminuyen el volumen visceral y de igual manera el volumen pulmonar. Esta acción está creada por movimientos de los miembros y de la cabeza. Las tortugas son capaces del bombeo gular pero es utilizado para la olfacción, no para la ventilación. Los quelonios no dependen en la presión torácica negativa para la respiración. Así que las

fracturas abiertas del caparazón, exponiendo el pulmón, no da como resultado un una angustia para la respiración.

Muchas especies australianas son capaces de absorber oxígeno a través de la cloaca la cual permite períodos prolongados de sumersión, particularmente en el invierno. La especie *Rheodytes leukops* (Tortuga de Río Fitzroy) puede bombear agua dentro y fuera de su cloaca de 15 a 60 veces por minuto. La respiración bajo el agua puede sostener tortugas acuáticas durante períodos de baja actividad, pero cuando están activos necesitan subir a la superficie por aire. Las tortugas son capaces de períodos largos de apnea las cuales hacen que la inducción anestésica por gas sea complicada (Mader, 2005).

Muchos reptiles y anfibios muestran patrones de respiración intermitentes con períodos breves de ventilación intercalada entre períodos de apnea de duraciones variables. En tortugas con patrones cardíacos derecha-izquierda (D-I) a menudo se desarrolla hipoxia interna durante los períodos de apnea. Este patrón D-I puede ocurrir rápidamente, reduciendo los niveles de oxígeno arterial, aumentando la presión arterial parcial de niveles de dióxido de carbono y disminuyendo el pH como consecuencia del CO₂ (producto del metabolismo) circulante. En estudios recientes, se ha planteado la hipótesis del desarrollo del patrón D-I y de su reducción subsecuente en PO₂ arterial podría inducir hipometabolismo en la tortuga *Trachemys scripta* bajo anestesia. Se sugiere que el estado hipometabólico podría ser un medio importante para la conservación de oxígeno resultando en períodos aún más prolongados de tiempos de inmersión aeróbica en tortugas de agua dulce (Platzack y Hicks, 2001).

Fisiología cardíaca

Hay una relación cercana entre la frecuencia cardíaca y el flujo sanguíneo periférico, por esta razón la frecuencia cardíaca ha sido tomada como un indicador durante los cambios en flujo sanguíneo. Batholomew y Tucker en 1963 fueron los primeros en establecer que la frecuencia cardíaca en cualquier temperatura establecida durante el calentamiento del cuerpo aumenta más que durante el enfriamiento estudiando el lagarto (Dragón barbudo del Este) *Pogona barbata*. Esta respuesta se le conoce como la histéresis de frecuencia cardíaca. Los cambios correspondientes en el flujo sanguíneo se estima que prolongan significativamente el tiempo en el que la temperatura corporal permanece dentro de los rangos preferidos (Galli, 2004).

La histéresis de frecuencia cardíaca puede ser una consecuencia simple de una regulación barostática que actúa para alterar la frecuencia cardíaca en respuesta a los cambios que ocurren en la resistencia periférica, pero la presión sanguínea no ha sido medida durante los cambios de temperatura corporal. Sin embargo, esta histéresis persiste seguido de un bloqueo autonómico total en la especie *Pogona barbata*, pero un bloqueo autonómico no afecta el flujo sanguíneo subcutáneo en la iguana (Iguana de palo) *Ctenosaura hemilopha* durante su calentamiento (Galli *et al.*, 2004).

Aparte de los cambios regulados en la perfusión en la superficie del cuerpo, también se ha propuesto que los patrones cardíacos deberían influenciar la velocidad en los cambios de temperatura en reptiles así como el paso de la circulación pulmonar puede reducir la pérdida de calor en la superficie pulmonar y promover el calentamiento. En tortugas, la distribución del flujo sanguíneo entre la circulación pulmonar y sistémica es determinada por la resistencia vascular relativa. Así mismo es posible que los cambios en los patrones cardíacos reflejen simplemente una consecuencia pasiva de un balance alterado entre la resistencia vascular y la circulación pulmonar y sistémica. Así, cuando la resistencia en la circulación sistémica disminuye durante el calentamiento, un patrón cardíaco derecha-a-izquierda se desarrolla, mientras que la resistencia sistémica se ve incrementada durante el enfriamiento con un patrón izquierda-a-derecha.

Sin embargo, un aumento en el patrón D-I durante el calentamiento disminuirá el nivel de oxígeno arterial, reduciendo el suministro de oxígeno aún cuando las demandas por éste están en aumento. Consecuentemente, los beneficios conferidos al incrementar la velocidad de la transferencia de calor durante el calentamiento pueden ser contrarrestados por la necesidad de mantener una tasa suficiente de suministro de oxígeno. Hasta ahorita no hay estudios previos que muestren un conjunto completo de mediciones del flujo sanguíneo sistémico y pulmonar durante el enfriamiento y calentamiento en reptiles, y la presión sanguínea se reporta raramente. Si se establece que la presión sanguínea se mantiene constante durante el enfriamiento y calentamiento, podría ser indicativo de una regulación barostática funcional (Galli *et al.*, 2004).

La adenosina es un regulador potente del sistema cardiovascular en vertebrados. Siendo liberado de células oxígeno-deficientes, este nucleósido es considerado un metabolito vengativo que actúa restaurando el suministro de oxígeno incrementando la perfusión y/o reducción del uso de oxígeno a través de ajustes metabólicos. La regulación adenosinérgica es por eso considerada particularmente importante durante momentos de

hipoxia y de ejercicio, al igual que en otras situaciones de privación de oxígeno. Dentro del sistema cardiovascular la adenosina actúa en purinoreceptores tanto en cardiomiocitos como en vasos sanguíneos.

En la vasculatura, la adenosina puede alterar en los receptores y obtener una vasoconstricción. Los efectos de adenosina difieren entre especies, y a pesar de más de 80 años de estudios en mamíferos, el rol fisiológico de adenosina en el sistema cardiovascular en reptiles permanece poco entendido. Esto es sorprendente, no solo porque los reptiles son un grupo filogenético grande, pero también por su renombrada tolerancia a la hipoxia. Knight y Burnstock en 1995 mostraron que la adenosina dilata anillos aórticos aislados de algunas serpientes, del cual consisten la mayoría de los vasos sanguíneos de mamíferos. Sin embargo, a diferencia de cualquiera de los animales estudiados previamente, se ha reportado que el corazón de las tortugas no tiene purinoreceptores ya que estrías aisladas del corazón no reaccionaron cuando la adenosina y otros complementos de adeninas fueron agregados a la solución donde se sumergieron. Esta información provee evidencia que la regulación de adenina no juega un papel principal mediando la respuesta cardiovascular a la anoxia en tortugas de agua dulce (Joyce y Wang, 2014).

Fisiología genitourinaria

Los desperdicios urinarios nitrogenados solubles, como amonio y urea, necesitan una cantidad relativamente grande de agua para la excreción. Esto es sólo práctico para tortugas acuáticas y semiacuáticas. Las especies terrestres no pueden permitirse producir tantos desechos nitrogenados. Para conservar agua, las tortugas terrestres producen más desechos urinarios insolubles, como ácido úrico y sales de urato que pueden ser desechadas del cuerpo en un estado semisólido requiriendo mucho menos agua.

Los *Testudines* difieren de otros reptiles en que los ductos urogenital se vacían dentro del cuello de la vejiga en lugar de que sea en la pared del urodeno. La vejiga es bilobulada con una pared delgada, membranosa y distensible. Los *Testudines* terrestres a menudo usan la vejiga urinaria como depósito de almacenamiento de agua. La cloaca, colon, y vejiga pueden reabsorber agua urinaria, lo que puede tener efectos interesantes en la farmacocinética de la excreción de drogas por el sistema urinario (Mader, 2005).

Fisiología ocular

Respuesta pupilar consensual a la luz

La respuesta pupilar consensual a la luz (cPLR) es la constricción reflexiva de la pupila en respuesta a la iluminación del ojo contralateral y es más fuerte en mamíferos con mirada frontal con campos visuales binoculares significativos. En mamíferos con mirada lateral y peces los campos visuales se solapan menos y el cPLR es más débil. Aunque las aves también tienen cPLR, se creen que las pupilas de palomas y búhos tienen una respuesta independiente. Ya que varias especies de tortugas poseen superposición parcial de su campo visual, que podría hacer uso de respuestas pupilares binocularmente coordinadas, existe la hipótesis que las tortugas poseen un cPLR más débil que en mamíferos con mirada lateral, ranas, y peces (Dearworth *et al.*, 2010).

Iris fotointrínseco

El iris de varios vertebrados puede contraerse en respuesta a la luz sin la retroalimentación involucrada de la retina y es definida como una respuesta fotomecánica (PMR). PMR en peces y anfibios ha sido estudiado desde antes del siglo XX. Los mecanismos de contracciones musculares subyacentes se piensa que involucra calcio intracelular y otros mensajeros secundarios amplificados por la cascada de proteínas G, las cuales son disparadas por fotopigmentos, ya sea por rhodopsina, melanopsina, o por criptocromo (Sipe *et al.*, 2011).

Mecanismo de iris en reptiles

El mecanismo del iris en reptiles incluyendo caimanes y tortugas fue descrito anteriormente como si fuera similar al de los mamíferos usando control nervioso autónomo. Aún así, la motilidad pupilar regulada por la intensidad de la luz en tortugas se creía que era inexistente y en su lugar se creía que se regía exclusivamente por acomodamiento, que sin duda juega un papel. En otros reptiles como las serpientes, se ha sugerido que la constricción del iris ocurre para compensar la falta de músculo ciliar moviendo el lente hacia adelante durante la sumersión en el agua. Sin embargo los experimentos en tortugas muestran claramente una pupila controlada por inervaciones parasimpáticas con respuestas lentas dinámicas a la luz que es débilmente consensual. En lugar de usar sitios receptores muscarínicos colinérgicos similares al de los mamíferos como se creía en un inicio, las tortugas también usan un subtipo nicotínico para controlar el esfínter, una propiedad más similar a la de las aves. La influencia simpática también

afecta el tamaño de las pupilas sugiriendo la presencia de un dilatador, el cual fue recientemente identificado en tortugas marinas. En efecto, la estimulación del nervio ciliar es capaz de generar dilatación pupilar observable. El iris en aves y reptiles incluyendo tortugas, se asumió que solo eran estriadas, pero esto también se ha cuestionado ya que el tejido en caimanes y otras especies en aves incluye musculatura lisa(Sipe *et al.*, 2011).

Ritmos circadianos y circanuales

Los ritmos circadianos y circanuales son marcadores biológicos de tiempo para que eventos específicos tomen lugar en momentos apropiados del día o del año. Estos cambios temporales en variables fisiológicas pueden ser particularmente cruciales en la sobrevivencia de especies templadas, las cuales son sujetas a grandes variaciones diarias y de temporadas de su ambiente (cambios en la duración del día y los ciclos de temperatura). Se ha demostrado previamente que las oscilaciones circadianas y circanuales endógenas están presentes en el metabolismo y la ventilación en la especie *Trachemys scripta elegans*, y se acompañan por cambios en el patrón de respiración el cual resultan en apneas más largas durante la noche y durante estaciones del año más frías. Se especula que al reducir los viajes a la superficie para respirar, las tortugas pueden reducir el costo de locomoción y el riesgo de depredación.

Se conoce poco acerca del mecanismo que genera estos tiempos prolongados de apnea que son comunes a la respiración arrítmica en tortugas. Las oscilaciones circadianas y circanuales endógenas en la duración de apnea pueden reflejar oscilaciones en el ritmo metabólico (la necesidad de respirar) o la sensibilidad de quimioreflexión (el impulso para respirar). La quimioreflexión se cree que es importante al iniciar y terminar períodos de apnea, pero los pocos estudios de variaciones circadianas y circanuales en respuestas de quimioreflexión, realizados en mamíferos y anfibios no siempre se ha observado ritmos en la sensibilidad de quimioreflexión.

Se busca determinar si las oscilaciones diarias y estacionales de la quimiosensibilidad, (definida como el aumento de ventilación de la respiración en tortugas de hipoxia-gas hipercápnico (H-H), después de corregir cualquier cambio en el metabolismo: el cambio en los requerimientos de convección aérea VE/VO_2 , donde VE es ventilación y VO_2 es el consumo de oxígeno) puede estar involucrada en la producción de los cambios diarios y anuales en los patrones de ventilación y respiración (Reyes y Milsom, 2009).

Reproducción sexual

Biología reproductiva

El tamaño de caparazón es de gran importancia para determinar la madurez sexual en las tortugas *Trachemys scripta*, se toma en cuenta más que la edad y se reporta que los machos son sexualmente maduros cuando alcanzan entre los 9cm y 11cm de longitud de caparazón (Calderón, 2002). En vida libre los machos son nómadas y buscan a las hembras para su reproducción. Las *Trachemys scripta* son individuos solitarios. Las hembras son más territoriales y están a la espera del macho nómada (Mcarthur *et al.*, 2004). La época de apareamiento ocurre en verano entre los meses de marzo y julio. Las hembras son capaces de retener esperma viable por al menos un año, así que la cópula puede ocurrir semanas o meses antes de la ovulación. Una vez que ocurre la fertilización las hembras pueden tomar más tiempo de asoleo y cambiar un poco su dieta para favorecer el desarrollo de sus huevos. Las crías son pequeñas midiendo en promedio 2.5 cm de largo aproximadamente y emergen listas para enfrentar los elementos ambientales. Su caparazón es verde y se vuelve oscuro gradualmente con la edad. El sexo de las crías es determinado por la temperatura ambiental, cuando ésta es mayor a 29° se generan hembras y menor a dicha temperatura se producen machos (Dijk *et al.*, 2013).

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual ocurre en muchos *Testudines*. Las diferencias pueden encontrarse en la coloración, la cola, el largo de las garras y tamaño o la forma del caparazón. El dicromatismo sexual es especialmente común entre las tortugas *Emydos* y *Geomydos*. Las hembras y los machos podrían diferenciarse en la coloración de la cabeza, iris, barbilla, o marcas en la cabeza. En las tortugas *Terrapene carolina carolina* (Tortuga de caja del este) los machos se caracterizan por su iris roja brillante mientras que las hembras tienen un color amarillento-café (**Figura 14.**). Muchas tortugas acuáticas tienen garras alargadas en sus miembros anteriores que utilizan durante el apareamiento con las hembras. El largo de las garras es dimórfico en *Trachemys*, *Pseudemys*, *Chrysemys* y *Graotemys*. Las tortugas hembras sexualmente maduras *Geochelone pardalis* (tortuga leopardo) tienen las garras de los miembros posteriores alargadas, tal vez utilizadas para cavar durante la anidación (Mader, 2005).

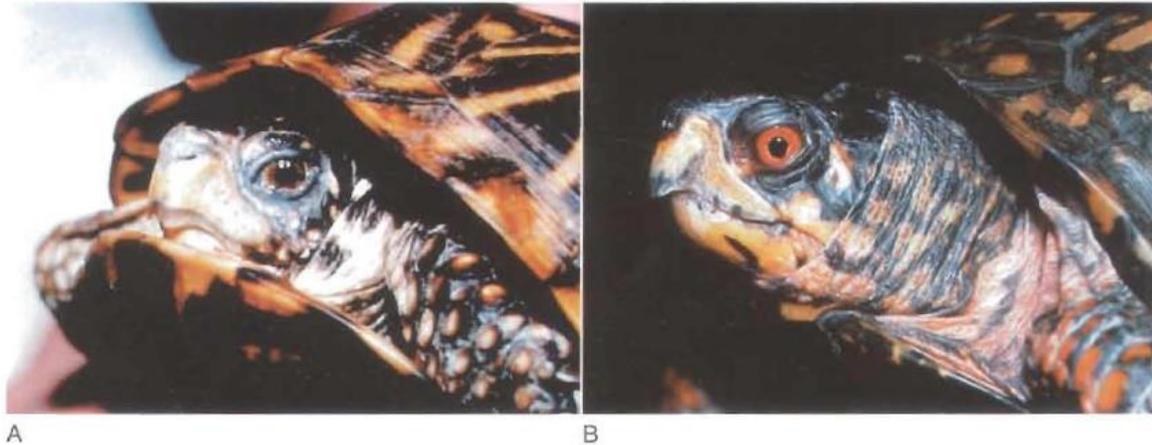


Figura 14. Dimorfismo sexual en el iris de las tortugas *Terrapene carolina carolina*(Mader, 2005).

- A)** El iris marrón característico de las hembras *Terrapene carolina carolina*.
B) El macho *Terrapene carolina carolina* y su iris característica de un rojo brillante. (Mader, 2005).

Tal vez la forma más obvia de dimorfismo sexual es el largo de la cola y la forma del caparazón. En muchas especies, para facilitar la intromisión, los machos maduros tienen colas más largas y gruesas, un plastrón más cóncavo. Mientras que las hembras tienen colas más cortas y su plastrón es más plano (**Figura 13.**). Estas diferencias podrían ayudar a diferenciar los sexos de las tortugas, sin embargo, son tan sutiles estas diferencias. La diferencia más confiable es la apertura cloacal que en machos se encuentra debajo del caparazón. Los machos en ocasiones invierten sus penes durante la defecación o durante la manipulación caudal (Mader, 2005).

Determinación sexual

La determinación del sexo dependiente a la temperatura en reptiles ha sido sujeta a numerosos estudios en la última década. La Tortuga de orejas rojas ha sido sujeta a muchos estudios fisiológicos por varias razones. En primera, hay muchas ventajas logísticas para su uso. Los huevos de estas tortugas se pueden obtener comercialmente en gran masa entre los meses de Abril a Julio. Estos huevos tienen una cáscara relativamente delgada lo que permite determinar el estadio hormonal durante la experimentación. También facilita la reducción de la mortalidad durante los tratamientos hormonales durante los estudios ya que las hormonas pueden ser aplicadas tópicamente en lugar de inyectadas. En segunda, la sensibilidad a la temperatura y la diferenciación de

las gónadas ha sido descrita ampliamente en esta especie, así proporcionando una base para optimizar el diseño experimental de los estudios fisiológicos. Un estudio anterior hecho por Bull y colaboradores en 1982 indicó que la determinación sexual es sensible a la temperatura durante la incubación, con temperaturas relativamente elevadas se producían hembras mientras que temperaturas más bajas producían machos. El período de termosensibilidad se demostró aproximadamente en el tercio medio de la incubación, el cual es consistente con otros reptiles cuya determinación de su sexo es dependiente a la temperatura. En este período termosensible precede y luego se empalma la etapa inicial de diferenciación sexual de las gónadas (Wibbels *et al.*, 1998).

La temperatura durante el desarrollo embrionario determina el sexo gonadal en algunos lagartos, muchas tortugas, y todos los cocodrilianos estudiados hasta la fecha. A pesar de que los avances se han hecho hacia el entendimiento del mecanismo del desarrollo de la determinación del sexo dependiente a la temperatura, investigaciones del mismo tema hechos con más profundidad se han llevado a cabo en pocas especies. Igualmente, los efectos de la temperatura de incubación en otros rasgos aparte de las gónadas sexuales han sido examinados en pocas especies sexo dependientes a la temperatura. Desafortunadamente la mayoría de los estudios en estas especies se han enfocado en el mecanismo de determinación del sexo durante la embriogénesis o los efectos de la temperatura de incubación en otros rasgos después de que el desarrollo embrionario ha sido completado. Como resultado, es difícil integrar estos estudios a otras especies con el objetivo de obtener una idea coherente de como la temperatura durante la incubación determina simultáneamente las gónadas sexuales y como influencia los rasgos después de su eclosión como tamaño corporal, reservas de energía, metabolismo, crecimiento, termorregulación por comportamiento, y comportamiento socio-sexual en adultos (Rhen, 1999).

Por ejemplo, existe una base de datos relativamente grande en la especie *Trachemys scripta* relacionada al mecanismo de desarrollo de la determinación del sexo dependiente a la temperatura, pero no hay tal cantidad de información acerca de los efectos de la temperatura durante la incubación después de la eclosión. En esta especie la baja temperatura (<28.4°C) produce radios sexuales mixtos, mientras que las temperaturas altas (>29.4°C) produce solo hembras. Varios experimentos sugieren que la temperatura determina las gónadas sexuales influenciando el metabolismo de los esteroides sexuales durante el desarrollo embrionario. Consecuentemente, se piensa que la temperatura

regula indirecta o directamente la expresión de la enzima aromatasa, que afecta la producción estrogénica y la diferenciación del ovario.

Ya que la determinación sexual es un rasgo umbral (la proporción de sexos varía, pero no se producen hermafroditas), los individuos con niveles de estrógeno por debajo del umbral se desarrollan como machos mientras que los individuos con niveles de estrógenos por encima del umbral se desarrollan como hembras. Este modelo predice que individuos del mismo sexo con diferentes temperaturas de incubación son expuestos a ambientes hormonales diferentes durante el desarrollo embrionario. Consecuentemente, la variación en la producción hormonal inducida por la temperatura podría afectar rasgos a lo largo de la vida como rasgos fisiológicos o conductuales (Rhen *et al.*, 1999).

En organismos cuyo sexo es dependiente a la temperatura (TSD), la temperatura de incubación de los huevos determina mayormente el sexo de las crías. Organismos con TSD carecen de cromosomas sexuales y se ha encontrado evidencia relativamente indirecta de participación genética en la determinación de sexo. Sin embargo, una de estas supuestas influencias genéticas, la similitud de sexos entre los huevos incubados a la temperatura donde se producirá una población con una proporción de sexo de 1:1 (a la temperatura crucial), podría causarse a las hormonas maternas presentes en la yema, en lugar de en los genes per se (Bowden *et al.*, 2002).

La diferenciación gonadal en *T. Scripta* es un rasgo sensible al estrógeno, la aplicación de varios estrógenos al huevo induce el desarrollo ovárico en embriones. El estradiol está presente en la yema al momento de la ovoposición y puede variar subsecuentemente con los niveles de la segunda puesta de huevos en una hembra hasta diez veces mayores que a los de la primera puesta de la temporada. Los niveles de estradiol de la yema disminuyen a niveles bajos, casi indetectables, en un período muy temprano del desarrollo y sobre este mismo período hay un aumento en la capacidad de la yema y la membrana extraembrionaria de hacer sulfato de estradiol. A pesar de la evidencia que los embriones de *T. scripta* convierten el estradiol materno a un metabolito que puede influenciar la diferenciación gonadal, existe evidencia contradictoria sobre la capacidad de esteroides maternos para influenciar la proporción de sexos en esta o cualquier otra especie donde la diferenciación gonadal es sensible a los esteroides exógenos. Demostrando que los esteroides pueden transportarse de la yema al embrión, se podría proveer evidencia de el movimiento esteroide a través de compartimientos, y dependiendo del tiempo, ubicación,

y naturaleza de estos esteroides, provocar efectos en el desarrollo embrionario (Paitz *et al.*, 2012).

Niveles hormonales en huevo

Se ha demostrado previamente que los niveles hormonales esteroidales maternos derivados de la yema se correlacionan con la proporción de sexo de la población de huevos a la temperatura crucial en las tortugas de la familia *Emyidae*. Así mismo, estudios sobre el caimán Americano (*Alligator mississippiensis*) ha demostrado que las hormonas están presentes en la yema en un período temprano del desarrollo, y se declinan rápidamente durante el medio tercio de éste sugiriendo que estas hormonas pueden ser utilizadas durante el desarrollo.

La posibilidad de que las hormonas endógenas de la yema pueda influenciar la determinación sexual está apoyada por estudios de hormonas aplicadas exógenamente. La habilidad de las hormonas exógenas esteroidales aplicadas para anular los efectos determinantes del sexo de la temperatura de incubación ha sido documentada a fondo en tortugas. La aplicación exógena de estrógenos durante el medio tercio del desarrollo (el período sensible a la temperatura o TSP) de huevos incubados en temperaturas productoras-de-machos producen crías que son hembras; la aplicación de testosterona a huevos incubados en temperaturas productoras de crías machos o hembras también da como resultado crías hembras. La inducción de hembras por testosterona exógena bajo régimen de temperaturas productoras tanto de machos como hembras podría reflejar el metabolismo de testosterona a estradiol por medio de la aromatasa (Bowden *et al.*, 2002).

El tiempo en curso del uso de hormonas de la yema puede ser crucial. La aplicación de hormonas exógenas durante el primer tercio del desarrollo es menos efectiva para anular los efectos de la temperatura de incubación en la determinación de sexo que la aplicación durante el TSP. En las tortugas de orejas rojas (*Trachemys scripta elegans*), el TSP comienza aproximadamente en la etapa 15 del desarrollo. En esta especie, la aplicación de 10 microgramos de 17 β -estradiol fue capaz de producir 100% hembras en temperaturas productoras de machos al aplicarse en la etapa 11 de desarrollo, mientras 1 microgramo de 17 β -estradiol no produjo ninguna hembra al aplicarse en la etapa 14 de desarrollo bajo las mismas condiciones de incubación. En contraste, dentro del TSP, dosis muy bajas de estradiol son capaces de causar reversión sexual en embriones de *T. scripta*. Por ejemplo, la aplicación de solamente 400 pg/egg de estradiol durante la TSP de huevos incubados a la temperatura que produce en su mayoría proporción de machos

dio como resultado 14.4% más hembras en el grupo tratado con estradiol que en el grupo de control. En el mismo estudio, las concentraciones endógenas de estradiol fueron estimadas a 17.7 pg/egg usando la ecuación modificada de Michaelis-Menten. Se ha medido previamente las concentraciones endógenas de estradiol en yema de huevos de *T.scripta* durante la ovoposición, y se encontraron concentraciones de estradiol en exceso del estimado por Sheehan y sus colaboradores.

También existe una interacción sinérgica entre la concentración de 17 β -estradiol y la temperatura de incubación. En huevos incubados a temperatura productora moderadamente de machos, dosis de 17 β -estradiol tan bajas como 0.10 microgramos resultaron en aproximadamente 70% hembras, mientras que en huevos incubados en una temperatura productora exclusivamente de machos produce aproximadamente 10% de hembras al aplicarse la misma dosis. Esta información proporciona evidencias que tanto la sincronización de la aplicación hormonal y la distancia de la temperatura crucial son factores importantes para determinar cómo cierto nivel hormonal puede influenciar la determinación sexual en reptiles.

Las hormonas esteroidales son importantes en el desarrollo normal y en la diferenciación de características sexuales primarias y secundarias en vertebrados. Aunque el sexo gonadal es determinado por cromosomas en mamíferos, el desarrollo de las características sexuales secundarias en machos es dependiente sobre la presencia de andrógenos: sin andrógenos, el desarrollo femenino ocurre. En contraste, en aves y reptiles, los estrógenos parecen ser responsables de la formación ovárica; en la ausencia de estrógenos, los testículos son desarrollados (Bowden, 2002).

En organismos con TSD, las habilidades demostradas de los esteroides sexuales, tanto endógenas como exógenas para anular los efectos de determinación sexual por temperatura podría sugerir que estas hormonas juegan un papel importante en la organización temprana de estructuras como las gónadas. Adicionalmente a 17 β -estradiol, testosterona, progesterona, y androstenediona han sido detectadas en la yema de los huevos de reptiles durante la ovoposición. Aunque 17 β -estradiol es claramente la hormona más estudiada a fondo de estas hormonas, el potencial para testosterona, progesterona o androstenediona para influenciar la diferenciación sexual necesita ser explorado ya que estas tres hormonas pueden ser convertidas en 17 β -estradiol por medio de varias vías enzimáticas. Futuras investigaciones de la sincronización y la magnitud de acción esteroidal y la producción enzimática es necesaria para aclarar el mecanismo por

el cual las hormonas esteroidales influyen la determinación sexual (Bowden *et al.*, 2002).

Los efectos de los esteroides maternos pueden ocurrir en especies placentarias y ovíparas, pero las oportunidades para la influencia maternal por medio de signos esteroidales difieren entre estos grupos. En vertebrados placentarios, la placenta conecta a la madre con la cría a lo largo del desarrollo embrionario, permitiendo cambios potenciales en la exposición de esteroides maternos durante la totalidad del desarrollo. En especies ovíparas, el período primario para la entrada de los esteroides maternos ocurre durante la formación del huevo, con los esteroides involucrándose integralmente en la formación de la yema y la sincronización de la ovulación. A pesar de la duración relativamente limitada de la influencia maternal en las especies amniotas ovíparas, existe un número de características que pueden ser afectadas por esteroides maternos. Por ejemplo, los andrógenos maternos en los huevos de las aves se ha mostrado que influyen el fenotipo del desarrollo en crías al afectar rasgos como crecimiento, funciones inmunológicas, y comportamiento. Sin embargo, también hay rasgos asociados a la diferenciación sexual que, mientras son sensibles-esteroidales, no son impactados directamente por esteroides maternos. En vertebrados placentarios la diferenciación sexual procede sin la intervención de los esteroides maternos en gran parte debido a la capacidad metabólica esteroidea de la placenta. Poco se sabe sobre cómo las amniotas ovíparas regulan potencialmente los esteroides maternos.

La placenta proporciona al embrión en desarrollo con un búfer físico y metabólico de los esteroides maternos. Un papel similar se ha proporcionado para las membranas extraembrionarias en vertebrados ovíparas. La evidencia acumulada sugiere que los embriones (incluyendo su membrana extraembrionaria) de vertebrados ovíparas metabolizan esteroides maternos en una etapa muy temprana del desarrollo embrionario (Paitz *et al.*, 2012).

Mientras que el metabolismo de los esteroides maternos puede ayudar a explicar cómo algunos procesos, como la diferenciación sexual, puede proceder sin la intervención mayor de los esteroides maternos, aún deja preguntas sin respuesta sobre los mecanismos que subyacen en los efectos maternos mediados por esteroides. La conjugación esteroidea no niega o elimina el potencial de efectos maternos mediados por esteroides, así como los metabolitos pueden ser activos biológicamente o servir como precursores de la producción esteroidea. Sin embargo, existe un tema crítico relacionado

al mecanismo fisiológico que subyace los efectos de los esteroides maternos que aún debe de ser dirigido, determinar cómo los esteroides lipofílicos presentes en la yema pueden provocar efectos en el embrión en desarrollo. Mientras que la manipulación exógena de los niveles esteroidales pueden provocar efectos fenotípicos en las crías, es vital el entendimiento de los procesos específicos involucrados en la licitación de los efectos esteroidales de la yema para descifrar el potencial evolutivo de las consecuencias de los esteroides de la yema (Paitz *et al.*, 2012).

A pesar de que los andrógenos son típicamente asociados con la reproducción masculina, una alta concentración de estas hormonas esteroidales sexuales está presente en la sangre de las hembras del vertebrado no-mamífero durante cierto período de sus ciclos reproductivos estacionales. Concentraciones elevadas de andrógenos a nivel sanguíneo han sido observadas en hembras de varias especies de reptiles y anfibios, incluyendo las tortugas *Chelonia mydas*, *Chrysemys picta*, *Caretta caretta* y la rana *Rana pipiens* y *Rana catesbiana*. En estas especies, las concentraciones de andrógenos en una hembra pueden exceder las concentraciones de estrógeno substancialmente y pueden aproximarse las concentraciones androgénicas medidas en machos.

Una posible explicación para las concentraciones androgénicas altas en hembras no-mamíferas vertebradas es que el andrógeno será mediado indirectamente por el receptor estrogénico después de la aromatización al estrógeno. Sin embargo, también se ha sugerido que pueden tener efectos directos mediados por vía del receptor androgénico. La presencia de receptores androgénicos en el oviducto podría proveer futuras evidencias de una función directa de los andrógenos. No obstante, hay relativamente pocos estudios que documenten receptores androgénicos en el oviducto de reptiles o anfibios.

El objetivo a largo plazo es determinar el papel de los andrógenos en la reproducción en hembras no-mamíferas vertebradas. El objetivo específico es determinar si los receptores androgénicos se encuentran presentes en el oviducto de la especie *T. scripta*. La presencia de estos receptores se evaluaron por medio de inmunoensayos (Selcer *et al.*, 2005).

Fertilización

Las tortugas semiacuáticas son reptiles ovíparos, su fertilización es interna y ocurre dentro del oviducto. Los óvulos fertilizados viajan por los oviductos donde se añaden la yema y la cáscara. Las regiones craneales y medias de los oviductos tienen una función

de producir una mezcla de yema/cáscara, mientras que la parte caudal del oviducto contiene la región de la glándula de la cáscara donde su función principal es la calcificación del cascarón. Los huevos sin fertilizar también se pueden producir y ovopositar, pero usualmente solo los fertilizados son los que se depositan. Estos reptiles pasan la mayoría de sus vidas dentro del agua, pero durante la deposición de huevos, necesitan terreno seco para poner sus huevos.

Éstasis preovulatoria y postovulatoria

La éstasis (estancamiento) folicular preovulatoria y la éstasis de los huevos postovulatoria son problemas reproductivos comunes en tortugas. El estancamiento folicular preovulatorio se cree que ocurre por una disminución de la progesterona producida del cuerpo lúteo funcional; esto usualmente resulta en un fallo en la ovulación a largo plazo en hembras aisladas en cautiverio. El estancamiento de los huevos postovulatorios o distocia se puede definir como la falla al depositar los huevos dentro del tiempo considerado apropiado para la especie en cuestión. La presencia de los huevos calcificados no se considera un componente a ninguna enfermedad, y los huevos con cáscara dentro del tracto reproductivo no necesitan necesariamente tratamiento. Ocasionalmente la retención crónica de los huevos puede convertirse una causa significativa de enfermedad. La yema, la albúmina, y otros tejidos embrionarios, cuando se liberan hacia la cavidad celómica son irritantes e inducen una reacción inflamatoria considerable. Celomitis, salpingitis, y choque podría resultar de una distocia no atendida en *Testudines*. La incidencia de distocias en reptiles en cautiverio al año es del 42% en serpientes, 39% en tortugas, y 18% en lagartos.

El éstasis postovulatorio de huevos puede ocurrir por muchos factores diferentes, incluyendo un medio ambiente inadecuado, una dieta inadecuada, deshidratación, enfermedades previas, o daños al tracto reproductivo, y una baja condición corporal de la hembra. El tratamiento para esta éstasis debe de estar basado en correcciones a las deficiencias nutricionales y ambientales, sin embargo en algunos casos el tratamiento farmacológico es necesario. El fármaco de elección es oxitocina (1 a 40 IU/KG), el cual estimula las contracciones del oviducto e induce la deposición de los huevos (Di Ianni *et al.*, 2014).

Desarrollo embrionario

Parece probable que los cambios específicos en las vías de desarrollo de las tortugas se asocian con el componente mesenquimal de la región definida como torácica. En esta región, la estructura embrionaria, la cresta del caparazón ha sido propuesta como un posible candidato de estos cambios específicos. Apareciendo como una cresta longitudinal en la cara lateral del flanco en la etapa tardía del estado faringular, esta cresta forma el borde principal del primordio del caparazón que se expande lateralmente, el cual es seguido por el crecimiento de la costilla primordia. Esta cresta no se compara a ningún otro borde embrionario encontrado en embriones de amniotas no tortugas y parece que juega un papel en el desarrollo de las costillas en patrón de abanico que es característico en tortugas.

La embriología en tortuga no ha sido estudiada tan extensivamente y es difícil de aplicar a tortugas las técnicas embriológicas experimentales establecidas en pollos. Aún cuando la manipulación experimental de la cresta del caparazón altera el patrón costillar, no se han encontrado datos histológicos presentes. El trasplante entre especies también podría ser una estrategia potencial, pero la interacción de los tejidos de tortugas y otros amniotas, como el pollo, se cree que son incompatibles y parecen perturbar el potencial del desarrollo de tejidos en quimeras. Por ejemplo, un estudio de trasplante previo utilizando (tortuga china de caparazón blando) *Pelodiscus sinensis* mostró que su esclerotomano se condifica con normalidad. Esto se puede derivar de la diferencia en la señalización de moléculas involucradas en la condrogénesis. Se desconoce si esta incompatibilidad es relevante al crecimiento costillar específico en tortugas (Nagashima *et al.*, 2007).

Conclusión

Los *Testudines* han ganado popularidad como animales de compañía en los últimos años. Aproximadamente 640,000 reptiles vivos son comercializados anualmente y los que se adquieren con mayor frecuencia son las tortugas. De esta manera, los pacientes reptiles que acuden con mayor frecuencia a la Clínica Veterinaria son *Testudines*.

Como Veterinarios adquirimos un papel importante en la protección, los cuidados y en la concientización de esta especie. Tenemos la responsabilidad de educar a los propietarios y evitar el abandono de ellas. Tenemos el deber de aconsejar sobre los requerimientos alimenticios, las necesidades que tienen de hábitat, de ser conscientes de los signos patológicos que presenten para realizar un diagnóstico correcto, decidir un tratamiento adecuado y guiarlos para darles el mejor manejo para la vida en cautiverio y de esta forma contribuir a su bienestar animal.

Como Veterinarios y, o propietarios se necesita el reconocimiento normal o anormal del individuo para alertar y reconocer problemas tempranamente. Es necesario que ambos conozcan el comportamiento característico de cada etapa de crecimiento. Un porcentaje significativo de procesos patológicos son iniciados por un mal manejo. La mayoría de los reptiles en cautiverio no logran alcanzar su madurez sexual.

El éxito de la vida en cautiverio dependerá del conocimiento de los hábitos en vida libre que tengan los organismos para así poder recrearlo a pequeña escala. En tortugas es necesario reconocer su estructura social solitaria donde sólo buscan compañía durante los períodos reproductivos. Es necesario reconocer el comportamiento de defensa para crear la vida en cautiverio y estar al tanto que necesitaran albergues donde puedan esconderse al sentirse atacados. También será necesario incluir una zona de anidación y asoleo. Se debe recalcar la importancia de proveer alimento necesario durante el cautiverio también. Para la especie *Trachemys scripta* se debe de ofrecer alimento según la etapa de crecimiento del individuo.

Se debe de adaptar la vida en cautiverio a las necesidades esenciales que la especie requiere. Una de estas necesidades esenciales es la temperatura. Como ectotermos se debe de recordar la importancia de la temperatura en los procesos metabólicos de los *Testudines*. La temperatura provista determinará la aptitud del individuo para sobrevivir. En el albergue se debe suministrar gradientes de temperatura que dependerá de la

especie en cuestión. En *Trachemys scripta* los gradientes máximos y mínimos irán de los 20C° a los 38C°. Se debe facilitar el asoleo diario así como refugios.

Por esta misma razón es necesaria la cooperación de los Médicos Veterinarios con los propietarios de estas especies. Compartiendo los conocimientos de las necesidades básicas para no sólo mantener a una tortuga, sino de aparte proveerle la mejor calidad de vida como sea posible, se podrá evitar la liberación indiscriminada de esta especie y evitar que pongan en peligro a especies nativas. Se debe de concientizar la responsabilidad de haber adquirido un animal de compañía no convencional y orientar a los propietarios a suministrar una vida en cautiverio donde el bienestar del individuo triunfe. El Médico Veterinario por otra parte tiene que estar preparado para dar esta orientación porque participará en la responsabilidad de ofrecer a los pacientes una vida en cautiverio con el menor estrés posible y el que más se parezca al que tendría en su hábitat natural.

Glosario

Ecdisis: Despojarse de la estructura externa que cubre a un organismo, ya sea piel, cutícula o exosqueleto.

Plastrón: Lado ventral, más o menos plano, del caparazón de las tortugas.

Escudos: Escamas córneas que cubren el caparazón. Forman parte de la epidermis.

Disecdisis: Problemas en completar mudas de manera completa.

Heliothermo: Organismo que eleva su temperatura corporal directamente con los rayos de sol. En referencia a los organismos que mantienen elevada su temperatura corporal por medio del asoleo.

Tigmotermos: Organismo que atrae calor hacia su cuerpo por el contacto con objetos del ambiente calientes.

Brumación: Ejemplo de dormancia en los reptiles, similar a la hibernación. Difiere de la hibernación en los procesos metabólicos afectados.

Heterotermiales: Organismos con temperatura corporal variable.

Osteocito: Célula ósea, parte del tejido óseo que se aloja en la matriz y disemina prolongaciones que se contactan con otros conformando un complejo sistema.

Endocondrial: Relativo a algo situado en el interior del cartílago.

Histéresis: Fenómeno por el cual un material presenta un estado de evolución que no depende solo de la causa que lo provoca, sino también de sus estados anteriores.

Purinoreceptores: Familia de moléculas de plasma membranoso que se encuentran en casi todos los tejidos de mamíferos. Están involucrados en varias funciones celulares incluyendo la proliferación y migración de la reactivación vascular, la apoptosis y la secreción de citoquinas.

Cardiomiocitos: Células del miocardio capaces de contraerse de forma espontánea e individual. La contracción de los cardiomiocitos se debe a un aumento de la concentración de calcio intracelular.

Rhodopsina: Pigmento que contiene proteína sensorial que convierte la luz en señal eléctrica. Se encuentran en una amplia variedad de organismos, desde vertebrados hasta bacterias. En muchos animales se requiere para ver durante luz baja. Se localiza en la retina del ojo, específicamente dentro de los discos que conforman el segmento externo de las células fotorreceptoras de la retina, las cuales son adaptadas específicamente para la visión durante condiciones de luz baja.

Melanopsina: Proteína sensible a la luz con una sensibilidad de 480nm encontrada en la pequeña porción de las células del ganglio retinal las cuales son fotosensibles. Se cree que el pigmento visual el que sincroniza el ciclo circadiano de día-noche y que está involucrado en el control del tamaño pupilar y de la liberación de melatonina.

Criptocromo: Proteína sensible a la luz encontrada tanto en plantas como en animales que detecta y cambia la conformación en respuesta a la luz azul. En animales juegan un papel importante durante el ritmo circadiano.

Eclosión: Nacimiento y apertura de un huevo, una crisálida, una flor.

Enzima aromatasa: Responsable de un paso fundamental de la biosíntesis de los estrógenos. Los esteroides están compuestos por cuatro anillos fusionados llamado ciclopentanoperhidrofenantreno. La aromatasa transforma un anillo de estos esteroides a un estado aromático a través de la oxidación y posterior eliminación de un grupo metil.

Mesenquimal: El tejido mesenquimal procede del mesodermo (la lámina intermedia en el disco embrionario trilaminar) durante el desarrollo embrionario. Dara lugar, por el proceso de diferenciación tisular, a vasos sanguíneos, y órganos cardiovasculares, músculo liso, mesotelio, sistema linfático y tejido conectivo.

Condrogénesis: Formación de cartílago.

Literatura citada

1. Barragán, K. y B. Karol. 2002. Enfermedades de reptiles y anfibios. Boletín GEAS 3(1-6): 18-27.
2. Bowden, R. M., M. A. Ewert y C. E. Nelson. 2002. Hormone levels in yolk decline throughout development in the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*). General and comparative endocrinology 129(3): 171-177.
3. Brotóns Campillo, N. J. 2008. Manejo y Alimentación de Reptiles Mantenidos Como Mascotas: Ofidios, Saurios y Quelonios Curso Básico de Clínica de Reptiles y Aves. p 41.
4. Burger, J. 2009. Red-eared slider turtles (*Trachemys scripta elegans*). http://depts.washington.edu/oldenlab/wordpress/wp-content/uploads/2013/03/Trachemys-scripta-elegans_Burger.pdf.
5. Bury, B. R., A. V. Nebeker y M. J. Adams. 2000. Response of hatchling and yearling turtles to thermal gradients: comparison of *Chelydra serpentina* and *Trachemys scripta*. Journal of Thermal Biology 25(3): 221-225.
6. Cadena, E. A. y M. H. Schweitzer. 2012. Variation in osteocytes morphology vs bone type in turtle shell and their exceptional preservation from the Jurassic to the present. Bone 51(3): 614-620.
7. Cadi, A. y P. Joly. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). Biodiversity & Conservation 13(13): 2511-2518.
8. Calderón, M. 2002. Tortuga de orejas rojas (*Trachemys scripta*). <http://conabio.inaturalist.org/taxa/39782-Trachemys-scripta> Accessed june 13 2014.
9. Crawford, N. G., J. F. Parham, A. B. Sellas, B. C. Faircloth, T. C. Glenn, T. J. Papenfuss, J. B. Henderson, M. H. Hansen y W. B. Simison. 2015. A phylogenomic analysis of turtles. Mol Phylogenet Evol 83:250-257.
10. Christensen-Dalsgaard, J., C. Brandt, K. L. Willis, C. B. Christensen, D. Ketten, P. Edds-Walton, R. R. Fay, P. T. Madsen y C. E. Carr. 2012. Specialization for underwater hearing by the tympanic middle ear of the turtle, *Trachemys scripta elegans*. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society 279(1739): 2816-2824.
11. Dearworth, J. R., Jr., G. O. Sipe, L. J. Cooper, E. E. Brune, A. L. Boyd y R. A. Riegel. 2010. Consensual pupillary light response in the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*). Vision Res 50(6): 598-605.
12. Di Ianni, F., E. Parmigiani, I. Pelizzone, C. Bresciani, G. Gnudi, A. Volta, S. Manfredi y E. Bigliardi. 2014. Comparison Between Intramuscular and Intravenous Administration of Oxytocin in Captive-Bred Red-Eared Sliders (*Trachemys scripta elegans*) with Nonobstructive Egg Retention. Journal of Exotic Pet Medicine 23(1): 79-84.
13. Dijk, V., J. Harding y G. A. Hammerson. 2013. *Trachemys scripta*. <http://www.iucnredlist.org/details/22028/0> Accessed June, 13 2014.

14. Galli, G., E. W. Taylor y T. Wang. 2004. The cardiovascular responses of the freshwater turtle *Trachemys scripta* to warming and cooling. *The Journal of experimental biology* 207(Pt 9): 1471-1478.
15. Gilbert, S. F., J. A. Cebra-Thomas y A. C. Burke. 2007. 1 How the Turtle Gets Its Shell. *Biology of Turtles: From Structures to Strategies of Life*.
16. Giorgi, M., S. Rota, T. Giorgi, M. Capasso y A. Briganti. 2013. Blood Concentrations of Enrofloxacin and the Metabolite Ciprofloxacin in Yellow-Bellied Slider Turtles (*Trachemys scripta scripta*) After a Single Intracoelomic Injection of Enrofloxacin. *Journal of Exotic Pet Medicine* 22(2): 192-199.
17. Janzen, F. J., G. L. Paukstis y E. D. Brodie. 1992. Observations on basking behavior of hatchling turtles in the wild. *Journal of Herpetology* 217-219.
18. Joyce, W. y T. Wang. 2014. Adenosinergic regulation of the cardiovascular system in the red-eared slider *Trachemys scripta*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 174:18-22.
19. Kottwitz, J. 2007. Red-eared Slider Pet Care Unusual Pet Care No. III. p 1-12. Zoological Education Network, Florida.
20. Mader, D. R. 2005. Turtles, Tortoises, and Terrapins *Reptile Medicine and Surgery* p78-99. Sounder Elsevier, Florida.
21. Mayer, J. y T. Bradley Buys. 2006. Reptile behavior *Exotic Pet Behavior: Birds, Reptiles and Small Mammals*, United States of America.
22. McArthur, S., R. Wilkinson y J. Meyer. 2004. *General Care of Chelonians Medicine of Tortoises and Turtles*. Blackwell Publishings.
23. McArthur, S. D. J., R. J. Wilkinson y M. G. Barrows. 2002. Tortoises and Turtles. In: Redrobe, M. a. S. (ed.) *BSAVA Manual of Exotic Pets*. p 208-223. British Small Animal Veterinary Association, England.
24. Nagashima, H., S. Kuraku, K. Uchida, Y. K. Ohya, Y. Narita y S. Kuratani. 2007. On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan. *Development* 134(12): 2219-2226.
25. Niclós, V. 2013. Testudines. <http://www.testudines.org/es/taxons/taxon/90/distribution> Accessed May, 15 2014.
26. Nishizawa, H., R. Tabata, T. Hori, H. Mitamura y N. Arai. 2014. Feeding kinematics of freshwater turtles: what advantage do invasive species possess? *Zoology* 117(5): 315-318.
27. Norton, T. M. 2005. Chelonian Emergency and Critical Care. *Topics in Medicine and Surgery* 25.
28. O'mally, B. 2005. *General Anatomy and Phisiology of Reptiles Clinical Anatomy and Phisiology of Exotic Species*
29. Elsevier, United States of America.
30. Oi, M., J. Araki, J. Matsumoto y S. Nogami. 2012. Helminth fauna of a turtle species introduced in Japan, the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*). *Research in veterinary science* 93(2): 826-830.

31. Pagad, S. 2010. *Trachemys scripta elegans* (reptile). <http://www.issq.org/database/species/ecology.asp?si=71&fr=1&sts=&lang=EN>
Accessed June 13 2014.
32. Paitz, R. T., A. R. Sawa y R. M. Bowden. 2012. Characterizing the metabolism and movement of yolk estradiol during embryonic development in the red-eared slider (*Trachemys scripta*). *General and comparative endocrinology* 176(3): 507-512.
33. Pierson, T. 2010. *Trachemys scripta*, Common Slider. <http://www.discoverlife.org/mp/20q?search=Trachemys+scripta>.
34. Platzack, B. y J. W. Hicks. 2001. Reductions in systemic oxygen delivery induce a hypometabolic state in the turtle *Trachemys scripta*. *American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology* 281(4): R1295-1301.
35. Polo-Cavia, N., A. Gonzalo, P. López y J. Martín. 2010. Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Animal Behaviour* 80(3): 461-466.
36. Polo-Cavia, N., P. Lopez y J. Martin. 2012a. Effects of body temperature on righting performance of native and invasive freshwater turtles: consequences for competition. *Physiol Behav* 108(0): 28-33.
37. Polo-Cavia, N., P. Lopez y J. Martin. 2012b. Feeding status and basking requirements of freshwater turtles in an invasion context. *Physiol Behav* 105(5): 1208-1213.
38. Redrobe, S. y R. J. Wilkinson. 2002. Reptile and Amphibian Anatomy and Imaging. In: Anna Meredith, S. R. (ed.) *BSAVA Manual Of Exotic Pets*. p 193-207. British Small Animal Veterinary Association.
39. Reyes, C. y W. K. Milsom. 2009. Daily and seasonal rhythms in the respiratory sensitivity of red-eared sliders (*Trachemys scripta elegans*). *The Journal of experimental biology* 212(Pt 20): 3339-3348.
40. Rhen, T., E. Willingham, J. T. Sakata y D. Crews. 1999. Incubation temperature influences sex-steroid levels in juvenile red-eared slider turtles, *Trachemys scripta*, a species with temperature-dependent sex determination. *Biol Reprod* 61(5): 1275-1280.
41. Selcer, K. W., S. Smith, J. W. Clemens y B. D. Palmer. 2005. Androgen receptor in the oviduct of the turtle, *Trachemys scripta*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 141(1): 61-70.
42. Sipe, G. O., J. R. Dearworth Jr, B. P. Selvarajah, J. F. Blaum, T. E. Littlefield, D. A. Fink, C. N. Casey y D. H. McDougal. 2011. Spectral sensitivity of the photointrinsic iris in the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*). *Vision research* 51(1): 120-130.
43. Tamplin, J. 2006. Response of hatchling wood turtles (*Glyptemys insculpta*) to an aquatic thermal gradient. *Journal of Thermal Biology* 31(5): 400-405.
44. Wibbels, T., J. Cowan y R. LeBoeuf. 1998. Temperature-dependent sex determination in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta*. *The Journal of experimental zoology* 281(5): 409-416.

