

## Determinación del sexo en tortugas por la temperatura de incubación de los huevos

Richard C Vogt y  
Óscar A Flores-Villela

### RESUMEN

Se presentan en este trabajo los datos más recientes y los antecedentes de la determinación ambiental del sexo en tortugas. Se tratan los aspectos más relevantes de este fenómeno, como son: posición de la temperatura umbral durante el desarrollo embrionario en algunas especies, ecología de los sitios de anidación, períodos sensibles a la temperatura durante el desarrollo embrionario, influencia de las fechas de anidación en este fenómeno y velocidad de desarrollo embrionario. Como la mayoría de los experimentos se han llevado a cabo con tortugas de zonas templadas, se mencionan los avances más recientes con tortugas de zonas tropicales y las perspectivas de estas investigaciones. También se discute brevemente la importancia evolutiva de este fenómeno.

El Dr Richard C Vogt obtuvo la licenciatura, maestría y el doctorado en zoología en la Universidad de Wisconsin-Madison. Después realizó un postdoctorado (*Mellon Postdoctoral Fellow*) en el Museo Carnegie de Historia Natural de Pittsburgh. Ha impartido cursos de campo en la Universidad de Wisconsin y en la División de Estudios de Postgrado de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Actualmente es investigador titular del Instituto de Biología de la UNAM, en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", Veracruz. Las áreas de investigación que el Dr Vogt está desarrollando actualmente están orientadas a la ecología, etología y taxonomía de los anfibios y reptiles tropicales, con especial interés en las tortugas de agua dulce. Ha publicado más de 10 artículos sobre determinación del sexo en las tortugas.

El M en C Óscar Flores Villela, es biólogo egresado de la Facultad de Ciencias de la UNAM, ahí mismo obtuvo la maestría en ciencias y cursó el doctorado. Actualmente es candidato al doctorado en dicha institución. Fue becario del Programa de Superación del Personal Académico de la UNAM en el Instituto de Biología. Llevó a cabo estudios complementarios en el Museo Carnegie de Historia Natural de Pittsburgh, como especialista en museos. Ha impartido varios cursos relacionados con la biología de vertebrados en la Facultad de Ciencias de la UNAM y publicado varios trabajos relacionados con la fauna de anfibios y reptiles, principalmente de México. Actualmente es profesor de carrera en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM y lleva a cabo investigaciones sobre la biogeografía de los anfibios y reptiles del bosque mesófilo de montaña.

### INTRODUCCIÓN

Se conocen dos tipos fundamentales de diferenciación sexual en reptiles: los mecanismos de diferenciación sexual genotípicos, por ejemplo,  $XY\sigma/XX\varphi$  y  $ZZ\sigma/ZW\varphi$ , y los mecanismos ambientales que son especialmente dependientes de la temperatura. El primer mecanismo es muy común en lagartijas y serpientes, pero sólo se conoce en tres especies de tortugas. En las tortugas, en contraste con los demás amniotas, el sexo se determina primariamente por la temperatura de incubación de los huevos. La historia evolutiva de la determinación del sexo en los reptiles y en otros grupos de animales, así como los más recientes avances en este campo, han sido revisados y discutidos por Bull (1980, 1983).

Recientemente se ha desarrollado una polémica acerca del efecto que la humedad del sustrato en que se incuban los huevos tiene sobre la determinación del sexo en tortugas (Gutzke y Paukstis, 1983); los resultados de estas experiencias no son concluyentes y todavía es dudosa la influencia de este factor en la determinación del sexo en estos reptiles (Packard, Packard y Boardman, 1984).

Estudios de laboratorio y de campo han demostrado que la temperatura de incubación de los huevos tiene influencia sobre la determinación del sexo en 15 géneros de tortugas (tabla I). La incubación a 25° C produce principalmente machos mientras que la incubación a temperaturas de 31° C o mayores produce exclusivamente hembras. La sobrevivencia de los embriones hasta la eclosión es suficientemente elevada para refutar la hipótesis de que estos resultados se deban a la mortalidad diferencial de los sexos.

Existen otros experimentos de laboratorio con tortugas de zonas templadas, por ejemplo, del género *Graptemys*, *G pseudogeographica* y *G ouachitensis* (Familia Emydidae) que usan una tempe-

TABLA I

Géneros de tortugas en los que se conoce que la temperatura de incubación de los huevos afecta el sexo de las crías

	Taxa	Referencia
Emyridae	<i>Chrysemys</i>	(1)Bull y Vogt, 1979 y 1981 Bull <i>et al.</i> , 1982
	<i>Emydoidea</i>	(1)Vogt y Bull, 1982a
	<i>Emys</i>	(1)Pieau, 1975 y 1978
	<i>Graptemys</i>	(7)Bull y Vogt, 1979 y 1981 Bull <i>et al.</i> , 1982
	<i>Pseudemys</i> <i>Terrapene</i>	(1)Bull <i>et al.</i> , 1982 (1)Vogt y Bull, 1982a
Kinosternidae	<i>Kinosternon</i>	(3)Vogt y Flores-Villela 1985 y Vogt <i>et al.</i> , 1982
	<i>Sternotherus</i>	(2)Vogt <i>et al.</i> , 1982
Chelydridae	<i>Chelydra</i>	(1)Yntema, 1976 y 1979
	<i>Macrocllemmys</i>	(1)Vogt y Bull, 1982a
Dermatemydidae	<i>Dermatemys</i>	(1)Vogt y Flores-Villela, 1985
Cheloniidae	<i>Chelonia</i>	(1)Morreale <i>et al.</i> , 1982
	<i>Caretta</i>	(1)Yntema y Mrosovsky, 1980
	<i>Eretmochelys</i>	(1)Darymple, <i>et al.</i> , 1985.
	<i>Lepidochelys</i>	(1)McCoy <i>et al.</i> , 1983; Morreale, <i>et al.</i> , 1982
Dermochelyidae	<i>Dermochelys</i>	(1)Benabib-Nisenbaum, 1984

El número entre paréntesis se refiere al número de especies en las que se ha estudiado el fenómeno.

ratura constante entre 20° y 33° C, y también temperaturas fluctuantes. Estos experimentos sustentan la teoría de la influencia que la temperatura de incubación tiene en la determinación del sexo. Experimentos en los que se alternan diferentes temperaturas durante el desarrollo embrionario (Bull y Vogt, 1982) han demostrado que la determinación del sexo ocurre en el segundo tercio del desarrollo del embrión por un efecto acumulativo de la temperatura de incubación (o sea, que la determinación del sexo durante el período sensible primario depende de las temperaturas que previamente experimentó el embrión). También se ha demostrado que existe un efecto genético moderado en la determinación del sexo cuando los huevos son incubados a temperaturas cercanas a la que se conoce como temperatura umbral (en la que se produce una proporción de sexos de 1:1) (Bull *et al.*, 1982).

Aunque los experimentos ya mencionados con temperaturas fluctuantes fueron diseñados para simular las condiciones naturales de incubación, siempre existe incertidumbre en cuanto a la apli-

cabilidad del modelo experimental. Para comprobar los resultados obtenidos en el laboratorio y compararlos con poblaciones naturales, se hicieron experimentos de campo para estudiar las proporciones de sexos en nidos manipulados (nidos que se trasplantaron a lo largo de un transecto en una de las playas de anidación) y nidos no perturbados (nidos que se dejaron en condiciones naturales, sin ser trasplantados). Los resultados obtenidos con los nidos manipulados fueron similares a los encontrados en el laboratorio; las crías que emergieron de nidos enterrados expuestos al sol fueron principalmente hembras y las crías de nidos que fueron enterrados en la sombra, fueron principalmente machos. Además, los nidos no perturbados contenían principalmente crías de un solo sexo (Bull y Vogt 1979). La combinación de los experimentos en el laboratorio y en el campo con tortugas del género *Graptemys*, refuerzan la hipótesis de que la temperatura de incubación es un factor natural que controla la determinación del sexo en varias especies de tortugas. Bajo estas circunstancias, es razonable pensar que estas poblaciones de tortugas podrían producir principalmente hembras en "años calientes" y machos en "años fríos" y que cualquier cambio a largo plazo en la época de anidación tendrá el efecto de desviar la proporción de sexos en los adultos. De la misma forma, el límite en la distribución de una especie puede estar determinado por la temperatura de los nidos que permite que se produzcan ambos sexos, más que por la temperatura mínima necesaria para el desarrollo embrionario o por las temperaturas adecuadas para el metabolismo de los adultos.

Un estudio a largo plazo, con duración de siete años y con poblaciones de tortugas de las especies *Gouachitenis* y *Gpseudogeographica* en el estado de Wisconsin (Vogt, 1980a), reveló que la proporción de sexos se inclina en favor de las hembras en la razón 4:1. Este sesgo fue observado con cada una de las técnicas de colecta, lo cual indica que esta diferencia es real más que debida a la técnica empleada (Vogt, 1980b). En varios estudios independientes con otras especies de tortugas se observó en los adultos proporciones sexuales sesgadas en favor de las hembras. Por ejemplo, dicho sesgo se encontró en *Malaclemys* (Hildebrand, 1929; Cagle, 1952; Siegel, 1979); también se encontró un sesgo en la proporción de sexos en favor de las hembras en poblaciones de cuatro especies de tortugas del género *Graptemys*, que habitan en un sistema de tres ríos en Mississippi y Alabama. Sin embargo, la proporción sexual de la población de *Trionyx spiniferus* en la misma localidad fue de 1:1 (McCoy y Vogt, 1985). *Trionyx* es una de las especies de tortugas

conocidas hasta la fecha que no posee cromosomas sexuales heteromórficos (Bickham, Bull y Legler, 1981) en donde la temperatura de incubación no tiene efecto sobre la determinación del sexo (Vogt y Bull, 1982). Recientemente se ha descubierto que otros dos géneros de tortugas, *Emydura* y *Clemmys*, tampoco poseen cromosomas sexuales heteromórficos, y posiblemente carecen de determinación del sexo dependiente de la temperatura de incubación. Sin embargo, los datos que se tienen aún son preliminares (Bull, Legler y Vogt, en prensa).

Sobre la diferencia de las proporciones sexuales en *Graptemys* y *Malaclemys*, se podría argüir que existe una mortalidad diferencial entre machos y hembras, dado que los machos adultos en estos géneros son bastante más pequeños que las hembras y por tanto podrían ser susceptibles a los depredadores. Sin embargo, *Trionyx*, que no presenta determinación del sexo por la temperatura de incubación y en donde los machos son más pequeños que las hembras, posee una proporción sexual de casi uno a uno, lo cual es una evidencia en contra de esta hipótesis.

Dado que la temperatura de incubación es responsable de las diferencias en las proporciones sexuales en varias especies de tortugas, debe haber variaciones periódicas en las proporciones sexuales de las poblaciones. Consecuentemente, debe haber varias características en estas tortugas que pueden ser afectadas por la selección y que les permite ajustar la proporción de sexos, por ejemplo: 1) la temperatura umbral de cada especie; 2) el tiempo de exposición requerido por un nido a cierta temperatura para producir machos o hembras bajo condiciones fluctuantes de temperatura a lo largo del día; 3) la elección del lugar del nido por la madre; 4) la fecha de la oviposición, y 5) las tasas de desarrollo embrionario antes de los períodos sensibles a la temperatura.

#### I. TEMPERATURA UMBRAL

La temperatura umbral ha sido definida como la temperatura en la que el cambio en la proporción de sexos tiene lugar: por encima o por debajo de ella predomina un solo sexo (Bull, 1980). En la mayoría de las especies de tortugas estudiadas hasta la fecha, incluyendo *Graptemys* (Bull y Vogt, datos no publicados; Yntema, 1980, com pers) y *Emys* (Pieau, 1978), sólo existe una temperatura umbral entre los 20° y 35° C. Yntema (1979) encontró que se pueden producir hembras de *Chelydra serpentina* a bajas y altas temperaturas y machos a temperaturas intermedias, lo cual sugiere que hay dos temperaturas umbrales. De-

be de hacerse notar que en estos experimentos las hembras producidas a temperaturas bajas, sólo se pudieron producir cuando los embriones estuvieron sujetos a temperaturas frías de 20° C durante el período crítico de la embriogénesis en el cual la determinación del sexo es sensible a la temperatura y posteriormente se completó el desarrollo poniéndolos a temperaturas más elevadas. Los huevos que fueron mantenidos durante todo el desarrollo a 20° C, no eclosionaron. Cabe aclarar que, además de la necesidad de elevar la temperatura de incubación para el desarrollo posterior del embrión, raramente se podría experimentar en condiciones naturales a una temperatura de 20° C durante todo el desarrollo embrionario. La tortuga *Sternotherus odoratus* (Kinosternidae) al parecer presenta dos temperaturas umbrales, una dentro del intervalo de 20° a 23° C, y la otra entre 25° a 28° C (Vogt *et al*, 1982). Probablemente por la producción de hembras a bajas y altas temperaturas, y de machos a temperaturas intermedias, se pueden equilibrar las proporciones sexuales de poblaciones de una especie que ocupa diferentes hábitat sin necesidad de que cambie la temperatura umbral. También un estudio reciente demostró que *Chrysemys picta* (Emydidae) posee dos temperaturas umbrales (Gutzke y Paukstis, 1984).

En emídidos con una amplia distribución latitudinal, un mecanismo para mantener la proporción de sexos en 1:1 puede ser la selección de una alta o una baja temperatura umbral, dependiendo de la proporción de sexos. Bull *et al* (1982) han demostrado que existe una pequeña influencia genética hacia la producción de machos o de hembras dentro del intervalo de temperatura que puede dar una proporción intermedia de sexos. Por ejemplo, en *Graptemys*, esta temperatura es de 29° C. La presencia de proporciones sexuales variables debidas a un factor hereditario sugiere que a largo plazo la selección puede corregir sesgos en la proporción sexual debidos a la temperatura del ambiente. Por ejemplo, si al enfriarse el ambiente hay una sobreproducción de machos, la selección puede favorecer cigotos que se transformen en hembras a una temperatura umbral más baja que la temperatura promedio para la diferenciación de hembras. Dada esta capacidad genética para cambiar la temperatura umbral, estos individuos tendrían camadas que también producirían hembras a una temperatura promedio más baja, hasta que la proporción sexual se equilibrara en la población.

La variación geográfica en la temperatura umbral fue estudiada en varias especies de tortugas de los géneros *Graptemys*, *Chrysemys* y *Pseudemys*, en poblaciones en el norte y el sur de los Estados Unidos (Bull *et al*, 1982b). La temperatura pro-

medio durante el día es de 2° a 3° C más caliente en las localidades del sur que en las del norte. Las temperaturas umbrales generalmente estuvieron entre 28° y 30° C. A 28° C todas excepto una de las poblaciones produjeron prácticamente todas las crías machos, y a 30° C o más, todas las poblaciones produjeron esencialmente hembras. Tortugas del género *Chrysemys* de Tennessee, presentaron una temperatura umbral un grado centígrado más baja que *Chrysemys* de Wisconsin. Una muy pequeña pero significativa diferencia en la temperatura umbral, fue también observada en una especie de *Graptemys* de Tennessee.

Estos resultados sugieren que sólo hay una pequeña diferencia en la temperatura umbral entre poblaciones de especies cercanamente emparentadas en áreas geográficas diferentes. Pero parece no haber ninguna restricción fisiológica que confine la temperatura umbral entre 28° y 30° C (como se evidencia en *Chrysemys*), por lo que la selección podría estar actuando para cambiar la temperatura umbral con el resultado de equilibrar la proporción de sexos. Si la evolución de la proporción de sexos dependiera exclusivamente de cambios en la temperatura umbral, esperaríamos más altas temperaturas umbrales en el sur, presuponiendo que las temperaturas de los nidos, de la misma forma que las del ambiente, serían más altas en el sur que en el norte. Sin embargo, los datos obtenidos con *Chrysemys*, muestran una menor temperatura umbral en Tennessee comparada con la de Wisconsin, justamente lo contrario de lo esperado.

Las proporciones sexuales en los adultos no parecen sesgadas en favor de las hembras en las poblaciones del sur, como se podría esperar con temperaturas umbrales bastante similares. McCoy y Vogt (en prep) estudiaron comunidades de tortugas en tres ríos en Mississippi y Alabama y observaron una proporción de sexos de 1:1 en *Pseudemys*, y una proporción de sexos sesgada en favor de las hembras en cuatro especies de *Graptemys*. Sin embargo, Vogt (1980a) observó todavía una proporción sexual más desviada en favor de las hembras de Wisconsin. Las diferencias en el comportamiento de anidación pueden compensar las diferencias climáticas entre las poblaciones del norte y del sur. Las poblaciones sureñas de tortugas comienzan a anidar dos semanas antes que las poblaciones nortenas (Vogt, 1985). Esto reduce la disparidad al comparar las temperaturas a las cuales se incubaron los huevos. Sin embargo, las comparaciones de las temperaturas de junio para las localidades del sur, con las de julio para las del norte, eliminan solamente la mitad de las diferencias en la temperatura climática. El comportamiento materno de anidación puede ser el

responsable de mantener las poblaciones sesgadas en favor de las hembras. Datos preliminares (McCoy y Vogt, 1985), sugieren que las diferencias al escoger el sitio de anidación entre las poblaciones del sur de *Pseudemys* y *Graptemys* son consistentes con las diferencias sexuales encontradas en las proporciones sexuales de los adultos, lo cual demuestra la flexibilidad evolutiva del comportamiento materno.

Bulmer y Bull (1982), en un estudio teórico sobre la determinación ambiental del sexo, sugieren que si la temperatura umbral es tan importante en la determinación de éste, como ya se ha observado aquí, entonces existe una mínima variación genética en esta determinación. Consecuentemente, la evolución en el cambio de la temperatura umbral en respuesta a un sesgo en la proporción de sexos debe ser muy lenta. Si existe mayor variación genética en relación con el hecho de que las hembras escojan el lugar en donde anidan, este hecho será una fuente de mayor variación genética en la evolución de las proporciones sexuales, más que un cambio en la temperatura umbral.

## II. ECOLOGÍA DE LOS SITIOS DE ANIDACIÓN

Durante el verano de 1980, se llevaron a cabo estudios sobre el comportamiento de anidación y el efecto de la localización del nido en la proporción de sexos de las tortugas (Vogt y Bull, 1982a). Se marcaron 397 nidos (principalmente de *Gouachitensis* y *Gpseudogeographica*), en el río Mississippi en la Isla Tortuga, condado de Vernon en Wisconsin. Se revisaron periódicamente 236 de los nidos marcados hasta que las crías emergieron en agosto y septiembre. El resto de los nidos se perdió debido a la depredación y a otros factores. En 39 de los 236 nidos el número de crías que emergieron fue reducido debido a la invasión por larvas de mosca (Vogt, 1981). Los nidos exitosos estaban compuestos de la siguiente forma: 182 de *Gouachitensis*, 45 de *Gpseudogeographica*, 7 de *Ggeographica* y 2 de *Chrysemys picta*. Dado que las cuatro especies tienen similar temperatura umbral para la determinación del sexo (Bull, Vogt y McCoy, 1982), algunos de los resultados se presentan en conjunto.

La duración del período de incubación en nidos que produjeron hembras varió de 52 a 73 días ( $\bar{x}$  = 56) y en nidos que produjeron machos de 58 a 85 días ( $\bar{x}$  = 71). La diferencia en la duración del tiempo de incubación entre estos dos grupos de nidos es muy significativa ( $P < 0.0001$ , prueba de Mood). Esto dio como resultado que las crías fueran en su mayoría hembras al iniciarse la tem-

porada y que posteriormente fueran todos machos. Estos resultados no son sorprendentes si se considera que las temperaturas altas aceleran el desarrollo y producen una proporción sexual sesgada en favor de las hembras (Bull y Vogt, 1982).

La distribución de las proporciones sexuales en los nidos en este estudio fue bimodal para las especies *G ouachitensis* y *G pseudogeographica*, con proporciones sexuales intermedias, en 20% de los nidos de *G ouachitensis* y en 30% de los nidos de *G pseudogeographica* (fig 1). Los nidos que produjeron hembras se localizaron en áreas arenosas abiertas, con muy escasa cubierta herbácea; los que produjeron machos están asociados con manchones de vegetación baja y densa, usualmente localizados entre las zonas abiertas y la de arbustos en la orilla de la playa. La temperatura del suelo para nidos a la misma profundidad, fue de hecho varios grados más fría en las zonas de sombra que en las abiertas al sol.

En algunas playas se produjo una proporción significativamente mayor de machos, aparentemente debido a la gran densidad de vegetación herbácea en la playa. Estas playas con gran cantidad de vegetación fueron lugares favorables para la anidación, pero estaban lo suficientemente sombreados para promover el desarrollo de ma-

chos, más que de hembras. El total de la proporción de sexos observada en 1980 fue de 0.75 ♀♀ : 0.25 ♂♂, lo cual concuerda sorprendentemente con el observado en años previos en los adultos (0.8 ♀♀ : 0.2 ♂♂; Vogt, 1980a). Si la diferencia en la proporción de sexos fuera causada por una alta mortalidad en los machos, entonces la proporción de sexos de las crías no se vería sesgada en favor de las hembras.

De la misma forma, la temperatura de incubación afecta la determinación del sexo en tortugas marinas. Yntema y Mrosovsky (1980) demostraron que en la tortuga caguama *Caretta caretta*, la determinación del sexo se ve afectada por la temperatura de incubación de la misma forma que en tortugas de agua dulce. Este descubrimiento tiene aplicaciones muy importantes en el manejo de las poblaciones de tortugas marinas. Por más de una década, los procedimientos para proteger los huevos de las tortugas marinas han consistido en remover éstos de los nidos naturales de las playas, colocándolos en cajas de poliuretano con arena húmeda en la sombra o enterrándolos en corrales protegidos lejos del lugar inicial de anidación. Hasta la fecha no se ha hecho ningún intento por determinar el sexo de las crías o por mantener temperaturas similares a aquéllas de los nidos na-

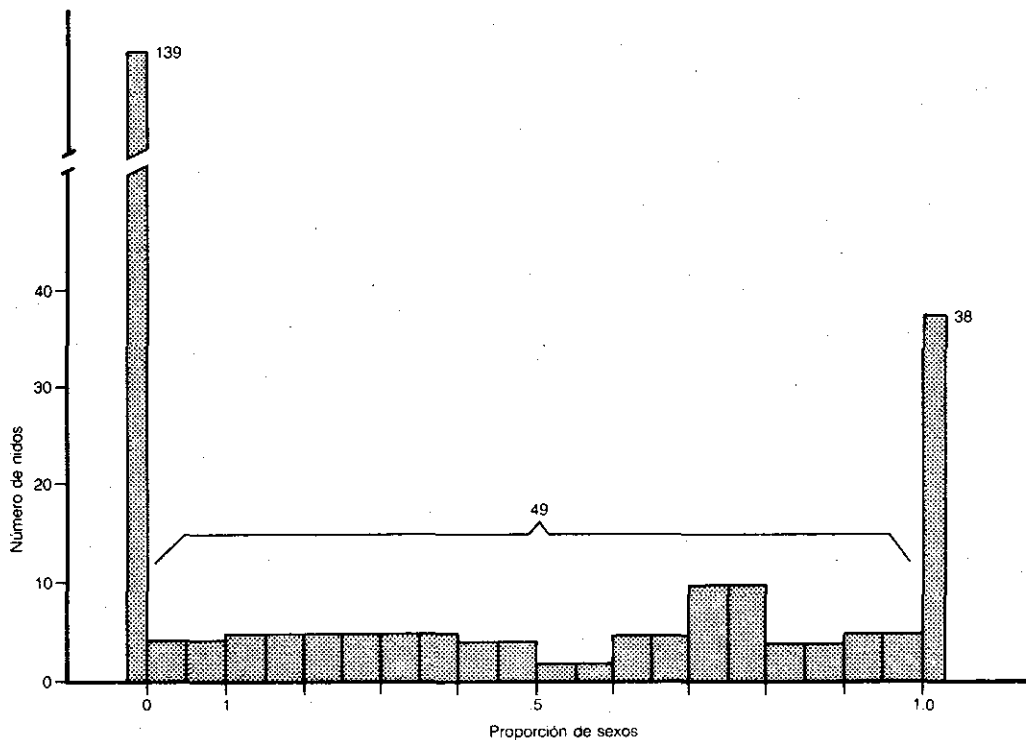


Figura 1. Proporción sexual [proporción de machos] en nidos naturales de *Graptemys ouachitensis* y *G pseudogeographica*. Las barras en los extremos derecho e izquierdo representan nidos con sólo machos y hembras, respectivamente, y las barras intermedias representan nidos con ambos sexos. Nótese el predominio de nidos con hembras solamente.

turales. Por tanto, lo más probable al considerar las experiencias mencionadas, es que los mares han sido sembrados por muchos años con crías de un solo sexo, presumiblemente machos.

Un concienzudo estudio sobre el efecto de la temperatura de incubación en la determinación del sexo en *Chelonia mydas* y *Lepidochelys olivacea*, se llevó a cabo en Costa Rica (Morreale *et al.*, 1982). Nidos en condiciones naturales, así como nidos artificiales que se pusieron en la sombra y en el sol, fueron supervisados durante la incubación. Algunos huevos también fueron incubados en cajas de poliuretano, con la finalidad de determinar el efecto de este método de incubación en la determinación del sexo de las crías. Como era de esperarse, los nidos incubados en la sombra produjeron primeramente machos en *Chelonia mydas*, mientras que los nidos incubados en el sol produjeron solamente hembras. Al parecer, también las mismas generalizaciones se pueden hacer para *Lepidochelys olivacea* (Ruiz *et al.*, 1981); en nidos incubados al sol se desarrollaron hembras y en nidos incubados en la sombra solamente machos. Los nidos en cajas de poliuretano puestos en la sombra produjeron solamente machos en *Lepidochelys* (Ruiz *et al.*, 1981); en *Chelonia*, las cajas puestas en la sombra y las puestas en el sol, produjeron machos y hembras respectivamente. McCoy *et al.*, 1983, en experimentos de laboratorio, con *L. kempi*, encontraron que a 25° C se producen sólo machos, a 28° primeramente machos, a 30° machos y hembras y a 32° solamente hembras.

Hasta la fecha sólo se conoce un estudio hecho con nidos naturales de *Dermochelys coriacea* en las playas de Michoacán, durante la época de anidación de esta especie, en 1983-1984 (Benabib, 1984). En este estudio se encontró que en nidos naturales las distancias de los nidos al mar y la fecha de anidación tienen un efecto distinto en las proporciones sexuales. Esto puede ser equivalente al efecto que tiene el que las hembras de otras especies pongan sus nidos en el sol o en la sombra. Otro dato importante de este estudio es haber encontrado una proporción muy elevada de intersexos (14% ♀), esto se podría explicar por el hecho de que durante la temporada en que se realizó el estudio en cuestión, los nidos de la playa se incubaron a temperaturas muy cercanas a la umbral. De cualquier forma, en condiciones naturales, en *D. coriacea* en las costas de Michoacán, existe una proporción sesgada en favor de las hembras (32% ♂, 54% ♀ y 14% ♀). Es de esperarse que estudios futuros con ésta y otras especies de tortugas marinas arrojen datos importantes que contribuyan a aclarar las dudas que todavía existen con respecto a las proporciones sexuales en condiciones naturales en otras espe-

cies de tortugas en diferentes áreas geográficas.

En estudios sobre la anidación de *Graptemys* (Vogt y Bull, 1982), sólo unas pocas hembras marcadas fueron observadas en tierra más de una vez en 1980 (lo cual no necesariamente indica un bajo porcentaje de anidación múltiple en las hembras, sino que probablemente la mayoría de las hembras anidadoras no fueron observadas). Estas pocas observaciones, además de las realizadas por uno de los autores en 1981 (datos no publicados), sugieren que por lo menos algunas hembras regresan repetitivamente a la misma playa para anidar. Seis de ocho hembras fueron vistas dos veces en la misma playa en Isla Tortuga (río Mississippi) durante 1980; de cinco tortugas marcadas que se encontraron en la misma isla en 1981, cuatro fueron vistas en la misma playa que el año anterior. Si el hecho de que una hembra elija una playa es independiente de su elección anterior, entonces esperaríamos observar un grado de "fidelidad" menor a  $2 \times 10^{-5}$  en cada tentativa de anidación (suponiendo un muestreo binomial con las cinco playas de anidación igualmente posible). Sin embargo, no se tiene la seguridad de que todas las hembras encontradas en la playa habían anidado o de que todas aquellas que anidaron fueron encontradas, pero estos datos sugieren que algunas hembras tienden a anidar repetidamente en la misma playa. Además de estas pruebas, cinco hembras capturadas cerca de la Isla Tortuga en 1972 fueron observadas en el mismo lugar en 1980, y 29 tortugas capturadas en la Isla de Brownsville antes de 1975 fueron capturadas en esa isla en 1980 (Vogt, 1980). Todavía más escasos son los datos de la elección del lugar de anidación por la hembra; este aspecto de la biología de los reptiles presenta algunas preguntas intrigantes con relación a la proporción de sexos. La elección por la hembra del lugar de anidación podría afectar la adaptabilidad de la camada así como el sexo de las crías, y la interacción de estos dos factores ofrece un vasto campo de especulación para el biólogo teórico. ¿Anidan las hembras en el mismo lugar en donde nacieron? La respuesta obvia sería que no todas lo hacen así. De cualquier forma, el que éstas aniden en la vecindad de su lugar de nacimiento debe tener un valor selectivo, si es que en algunas áreas los niveles de depredación de los nidos son más elevados que en otras, considerando que las hembras no pueden evaluar los niveles de depredación. Sin embargo, la anidación en el lugar preciso de nacimiento tiene una gran desventaja, ya que la proporción de sexos de la población siempre estaría sesgada en favor de las hembras (Bull, 1980). Otra gran desventaja de anidar en el lugar exacto de nacimiento es que las hembras que están anidando tarde en la

temporada de anidación, podrían estar excavando huevos puestos antes por una hembra de la misma camada durante esa estación.

La profundidad del nido es un aspecto de la ecología de la anidación que no parece ser importante para *Graptemys*. Las hembras adultas no difieren grandemente en tamaño, por lo que la profundidad de los nidos no es muy variable y, por tanto, las diferencias de temperatura no son muy grandes entre ellos. En *Chelydra*, sin embargo, las hembras adultas varían mucho en tamaño desde la primera oviposición hasta que alcanzan el tamaño máximo, y dejan de crecer varios años después. Existe una diferencia de por lo menos 20 cm en la longitud del carapacho entre tortugas que anidan la primera vez y tortugas que se han estado reproduciendo por muchos años; de tal forma, se puede decir que las hembras jóvenes ponen sus huevos en nidos poco profundos y que cavan nidos más profundos conforme van envejeciendo, por lo que producen hembras en los primeros años de anidación y machos en los últimos. Se ha demostrado recientemente en *Chelydra* (Wilhoft, et al, 1983) que existe un gradiente de temperatura en nidos muy grandes. Este investigador encontró que huevos que experimentan un promedio de exposición de seis horas por día a una temperatura de 30° C (huevos que se encuentran en la parte superior del nido) producen hembras, mientras que los huevos situados más profundamente en la cámara del nido rara vez experimentan temperaturas mayores de 30° C y producen machos. Se presume que los nidos de tortugas marinas son suficientemente profundos para estar a una temperatura uniforme, por lo que no se espera que del mismo nido nazcan hembras y machos. A pesar de esto, Morreale et al (1982) encontraron dos nidos poco profundos en los cuales la proporción de sexos fue aproximadamente de 1:1, lo cual sugiere que la profundidad del nido puede ser un factor importante en la regulación natural de la proporción de sexos en las especies de tortugas marinas. En un estudio con nidos naturales de *Dermochelys coriacea*, en Michoacán, México, Benabib (1984), demostró que existe un efecto de la posición del nido en la playa, así como la distancia de éste a la línea de mareas en la proporción de sexos producida en los nidos de esta especie.

### III. PERÍODOS SENSIBLES A LA TEMPERATURA

En *Chelydra*, el sexo se determina durante el segundo tercio del desarrollo embrionario (Yntema, 1979). De la misma forma, las temperaturas en el segundo tercio del desarrollo son crí-

ticas en la determinación del sexo en *G. ouachitensis* y *C. picta* de Wisconsin, y las temperaturas durante los períodos primero y último tienen muy poco o ningún efecto sobre este fenómeno (fig. 2) (Bull y Vogt, 1982). El período primario sensible, que se define como el intervalo de tiempo durante el desarrollo en el cual los fenómenos de determinación del sexo son irreversibles (Bull y Vogt, 1982), ocupa los estadios embrionarios 16 a 22 (Yntema, 1976) en *Chrysemys* y *Grapttemys*. En *Chelydra*, el período sensible primario es similar, pero sus límites dependen de las temperaturas experimentales usadas (Yntema, 1976). A temperaturas de 30° C y de 26° C, el período primario sensible en *Chelydra*, ocupa los estadios 14 a 19, ligeramente antes que en los emídidos. El período sensible es más corto cuando se usan temperaturas de 20° C y de 26° C, y este fenómeno ocurre en los estadios 14 a 16; lo cual sugiere que la incubación de los huevos a una temperatura de 20° C no tiene el mismo efecto en la determinación del sexo que una de 30° C en *Chelydra*.

Los experimentos que se han llevado a cabo previamente, han demostrado que la determinación del sexo depende de un efecto acumulativo de la temperatura; la determinación del sexo durante una parte del período primario sensible no es independiente de las temperaturas que ha experimentado el embrión previamente (fig. 2) (Bull y Vogt, 1982). El estado previo al período primario sensible, en el cual la temperatura influye en el sexo pero sin que sea un fenómeno irreversible, se conoce como el período sensible secundario. Éste marca el inicio del efecto de la temperatura en la determinación del sexo, mientras que el período sensible primario marca el inicio de la posible irreversibilidad en esa determinación. Estos dos deben ser reconocidos como fenómenos distintos.

En las tortugas del género *Grapttemys*, una temperatura de 25° C domina sobre una de 31° C en la determinación del sexo, lo que quiere decir que una temperatura de 25° C puede determinarlo antes y en un período menor que 31° C. Yntema (1979), encontró el fenómeno contrario en las tortugas del género *Chelydra* a temperaturas de 26° C y 30° C. ¿Qué es lo que esto significa para la diferenciación sexual? Solamente podemos decir que, en apariencia, existen varios patrones selectivos que actúan en los mecanismos de determinación del sexo y que no han sido explorados todavía en detalle. El mencionar los períodos sensibles a la temperatura tiene como finalidad enfatizar la ignorancia de los mecanismos ambientales de la determinación del sexo, y puntualizar que sólo durante cierta fase del desarrollo el sexo del embrión está sujeto a la influencia de las

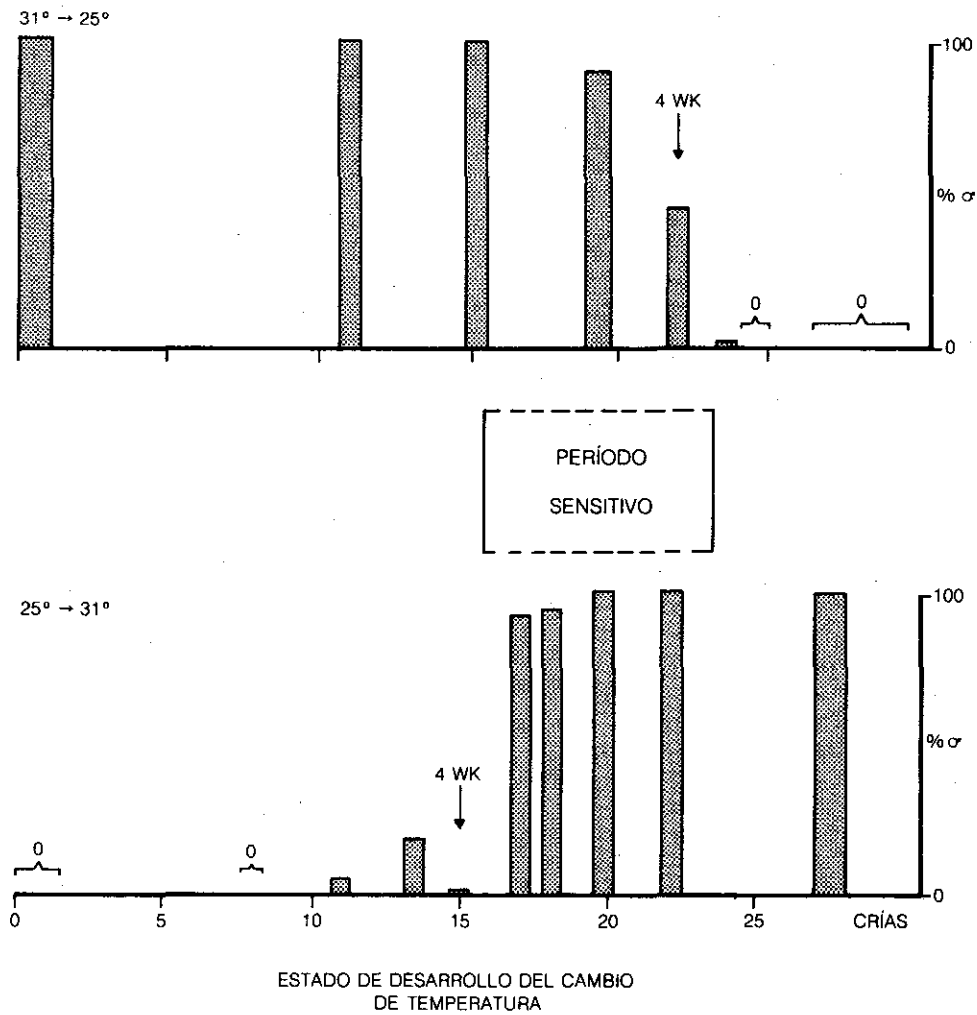


Figura 2. Experimentos de cambio de temperatura durante el desarrollo embrionario con *Graptemys*. Los embriones fueron incubados inicialmente a 25° o 31° C, y posteriormente cambiados a otra temperatura para completar el desarrollo. Dado que a 25° C los huevos producen machos y a 31° C se producen hembras, las proporciones sexuales dependen de en qué período del desarrollo los huevos fueron cambiados de temperatura, si antes o después de los períodos sensibles. El eje horizontal representa el estado de desarrollo embrionario; cada una de las barras verticales representa un experimento en el cual los embriones fueron cambiados de temperatura en determinado estadio embrionario. La altura de las barras representa el porcentaje de machos obtenidos en cada experimento, las llaves representan 0% de machos. El período sensitivo está indicado e incluye los estadios 16 a 22. El símbolo "4 WK" indica cuatro semanas de desarrollo a la temperatura inicial. El tamaño de la muestra para cada experimento varía de 19 a 30 huevos.

temperaturas del medio. De acuerdo con esto, dos semanas o menos de lluvias frías durante los estadios críticos del desarrollo pueden cambiar las proporciones sexuales de las crías, independientemente del lugar en donde esté situado el nido en la playa de anidación.

#### IV. FECHAS DE OVIPOSICIÓN

La época de anidación para *Graptemys*, en Wisconsin, es relativamente corta (usualmente sólo cuatro semanas), aunque se han encontra-

do tortugas que anidan tan temprano como el 18 de mayo y tan tarde como el 11 de julio (Vogt, 1980). Como se sabía que el período de la embriogénesis crítico para la determinación del sexo es más bien corto, no fue muy sorprendente notar que existe un cambio estacional en la proporción de sexos, asociado con la fecha de la oviposición, e independiente de la fecha de nacimiento de las crías. En los nidos puestos entre el 31 de mayo y el 13 de junio, la proporción de sexos fue de cuatro hembras por cada macho para *G. ouachitensis* y *G. pseudogeographica* (285 y 91 crías como muestras, respectivamente); mientras que en nidos



puestos del 14 al 28 de junio la proporción de sexos fue de tres hembras por cada macho para *G. ouachitensis* y *G. pseudogeographica* (1 217 y 319 crías, respectivamente). En ambas especies la proporción de sexos está significativamente sesgada en favor de los machos en los nidos puestos a finales de junio. Las causas de estas diferencias pueden ser los cambios estacionales en cuatro factores: 1) selección del sitio de anidación por la hembra; 2) temperaturas ambientales más frías durante el período crítico para la determinación del sexo en la embriogénesis; 3) crecimiento de la vegetación, posteriormente en la temporada de anidación, creando sombra sobre los nidos cercanos, y 4) el que las hembras busquen con más empeño zonas sombreadas para anidar en la última parte de la época de anidación (Vogt y Bull, 1982a).

Si suponemos que la zona que prefieren las hembras para anidar es la parte de la playa expuesta al sol y alejada de la zona de vegetación, y que pueden detectar en dónde fueron construidos otros nidos, entonces, conforme la época de anidación avanza, más nidos serán construidos en la periferia de la playa cerca de la vegetación. Aun cuando las hembras no sean capaces de detectar otros nidos construidos previamente, sería una ventaja selectiva el que las que vuelven a anidar nuevamente en la temporada, hicieran su nido en otro lugar diferente al seleccionado previamente. Aparentemente no sería muy ventajoso para una hembra construir un segundo nido en la sombra, dado que el tiempo de incubación en este lugar es dos semanas más prolongado que en el sol, lo cual además conlleva el riesgo de que las crías emerjan del nido durante el invierno. En el estudio realizado por los autores en Wisconsin, se encontró que tres nidos puestos después del 21 de junio no eclosionaron. Se sabe que las crías de algunas especies de tortugas hibernan en el nido (Newman, 1906; Cagle, 1944; Hartweg, 1946; Ream, 1967; Sexton, 1957, y Gibbons y Nelson, 1978). Los huevos de *Graptemys* enterrados en la sombra a finales de la época de anidación no eclosionaron antes del invierno y no sobrevivieron. Aunque se sabe que las crías de *Chrysemys picta* y *Graptemys geographica* emergen de los nidos en la primavera, en algunas áreas, también se sabe que por lo general la eclosión tiene lugar en el otoño. Sin embargo, si una hembra hace su primer nido en el sol, seguramente las crías nacen antes del invierno.

Otras especies de tortugas, principalmente las especies de tortugas marinas, tienen una época de anidación bastante más larga que llega a durar varios meses. Sería de esperarse, por tanto, que en estas especies, que anidan en zonas en donde las temperaturas y los hábitat de anidación son fre-

cientemente más uniformes, la fecha de anidación tenga mayor influencia en el sexo de las crías. Datos preliminares con *Chelonia mydas*, *Ch. depressa* y *Caretta caretta* en Australia lo sugieren así (J Miller, C Limpus y P Reed, com pers). Estos investigadores encontraron poca estratificación en el hábitat de anidación o en la temperatura de los nidos a un tiempo dado, pero encontraron diferencias significativas entre las temperaturas de los nidos en diferentes épocas del año, lo cual sugiere que en éstas se pueden producir diferentes sexos. En un estudio hecho con *Dermochelys coriacea* en las playas de Michoacán, se observó que existe una tendencia a producir una mayor proporción de hembras hacia finales de la temporada de anidación en ciertas zonas de la playa en donde anidan estas tortugas, aunque éstas no son pruebas concluyentes (Benabib, 1984).

#### V. TASAS DE DESARROLLO

Otro mecanismo donde la selección podría actuar es en la velocidad a la cual el embrión llega al estado en el que la temperatura influye sobre su sexo. Si las tasas de crecimiento son más lentas al principio del desarrollo, de tal forma que las temperaturas que afectan la proporción sexual intervienen más tarde, las proporciones sexuales posiblemente se verían afectadas por los cambios estacionales del clima. Esta idea está sustentada en la observación de que en algunas especies de tortugas, cuyos huevos pueden permanecer viables en el nido durante el invierno, existe un prolongado desarrollo embrionario [*Chelodina expansa* (Goode y Russell, 1968); *Staurotypus triporcatus*, *Claudius angustatus*, *Kinosternon leucostomun* y *Deirochelys reticulata* (Ewert y Vogt, 1985)]. La causa de este fenómeno es desconocida, pero podría deberse a un período de retardo, pero sin que se detenga el desarrollo, o a la diapausa embrionaria. Experiencias recientes han demostrado que en las especies tropicales como *Claudius angustatus*, *Kinosternon leucostomun* y *Staurotypus triporcatus*, existen dos fenómenos asociados al retardo en el nacimiento de las crías: diapausa y estivación embrionaria. Estos fenómenos están directamente relacionados con la humedad del nido y la temperatura. Por ejemplo, los cambios de humedad en el sustrato de incubación pueden provocar una diferencia de hasta 140 días en el nacimiento de crías de *K. leucostomun* incubadas a la misma temperatura.

Los factores que afectan directamente la asincronía en el nacimiento de las crías de *C. angustatus* y de *S. triporcatus* no están todavía bien determinados.

El desarrollo prolongado en estas especies también está asociado con una gran asincronía en el nacimiento de las crías en cada nido (Ewert y Legler, 1983, com pers; Ewert, 1979 y Ewert y Vogt, 1985). ¿Cuál es la posible ventaja de la asincronía en el nacimiento de estas tortugas? Pensamos que tiene una estrecha relación con el hecho de evadir la depredación masiva de las crías, si emergieran todas al mismo tiempo del nido. De esta forma parece quedar asegurada, al menos en parte, la sobrevivencia de la camada.

#### VI. EVIDENCIAS CON TORTUGAS DE ZONAS TROPICALES

Actualmente, la mayoría de los datos que se tienen sobre la determinación del sexo en tortugas provienen de experiencias con poblaciones de tortugas de las zonas templadas y algunas experiencias con especies de tortugas marinas. Sin embargo, el estudio de la determinación ambiental del sexo con tortugas de zonas tropicales, es un tema casi inexplorado que podría arrojar muchos datos importantes sobre el comportamiento de estas especies y el posible origen de este fenómeno.

El estudio de poblaciones de tortugas tropicales se puede enfocar inicialmente desde dos puntos de vista: cómo se comportan las especies de tortugas que ahora viven en los trópicos, pero que provienen de zonas templadas y que se consideran invasores recientes y, por otro lado, el comportamiento de las especies autóctonas de los trópicos y las endémicas en estas zonas.

Los estudios llevados a cabo recientemente por los autores (Vogt y Flores-Villela, en prep) con poblaciones de tortugas de las especies *Pseudemys scripta* y *Chelydra serpentina*, habitantes del sur de Veracruz, indican que el comportamiento de estas especies invasoras de las zonas templadas es bastante similar al que presentan poblaciones de las mismas que habitan en zonas templadas. A temperaturas bajas se producen machos y a temperaturas ligeramente mayores se producen hembras; sin embargo, queda aún por determinarse si las temperaturas umbrales de estas especies son las mismas que experimentan las poblaciones residentes de zonas templadas. Dados los resultados preliminares con poblaciones del norte y del sur de los Estados Unidos, podríamos esperar una ligera diferencia en las temperaturas umbrales de las poblaciones de *Pseudemys* y *Chelydra* que viven en el sur de Veracruz. Los datos que tenemos respecto a las proporciones sexuales en los adultos de poblaciones naturales de estas especies son preliminares; no se han llevado a cabo, hasta el momento, estudios de estas proporciones en ni-

dos naturales. Con estos datos en la mano podríamos hablar de cómo se han ido modificando los mecanismos de la determinación ambiental del sexo en estas especies al invadir zonas climáticas diferentes de las de su origen.

Las experiencias previas, producto de la incubación de huevos en el laboratorio con cuatro especies de tortugas tropicales, indican que por lo menos en *Kinosternon* y en *Dermatemys* la temperatura de incubación de los huevos influye sobre la determinación del sexo de las crías. Sabemos que a 25° C de incubación, estas especies producen solamente machos y a 30° C sólo hembras. No conocemos la temperatura umbral en estas especies; los datos preliminares sobre la proporción de sexos en poblaciones naturales indican que: en *Dermatemys* es de un macho por cada cinco hembras, en el río Lacantum en Chiapas, y en *Kinosternon leucostomum* es de 1:1, en una población del sur de Veracruz.

Por otro lado, en el género *Staurotypus*, que se sabe que posee cromosomas sexuales heteromórficos (Sites *et al*, 1979), los experimentos de incubación a temperaturas que en otras especies de tortugas producen machos o hembras (según sea la temperatura), han demostrado que la temperatura no influye sobre la determinación del sexo en esta especie.

De la misma forma, los experimentos de incubación de huevos de *Claudius angustatus*, especie que pertenece a la misma familia que *Staurotypus* (Bickham *et al*, 1983), no demuestran que existe influencia de la temperatura sobre la determinación del sexo. *Claudius* es otro de los géneros que, a pesar de no poseer cromosomas sexuales heteromórficos, tampoco posee determinación ambiental del sexo (Flores-Villela, 1985).

Los datos que se tienen de proporciones sexuales con poblaciones naturales de *Claudius* y *Staurotypus* son preliminares, pero indican grandes diferencias con poblaciones de otras especies de tortugas de agua dulce que sí poseen determinación ambiental del sexo. En el caso de *C angustatus*, la proporción sexual de los adultos es de 3:1 en favor de los machos, y en *S triporcatus* es de cinco machos por cada siete hembras en Chiapas.

El significado que tienen estos datos a la luz de la ecología reproductiva de estas especies es todavía incierto.

#### VII. CONCLUSIONES

La primera pregunta que uno se hace al escuchar sobre la determinación ambiental del sexo es: ¿cuál es el significado evolutivo de este fenómeno?

El examen de la historia evolutiva de las tortugas sugiere que si bien la determinación ambiental del sexo es un mecanismo primitivo, aparentemente ha funcionado muy bien por un período muy largo. Los últimos estudios sugieren que los cromosomas sexuales heteromórficos son de origen reciente en las tortugas; pero éstos solamente se han encontrado en tortugas tropicales; *Staurotypus* (Staurotypidae) (Sites, *et al.*, 1979) y en *Siebenrockiella* (Emyidae) (Carr y Bickham, 1981). Estas pruebas sugieren que los cromosomas sexuales heteromórficos tuvieron su origen dos veces en grupos separados y en áreas geográficas también muy separadas (ya que *Staurotypus* es endémico de Centroamérica y del sur de México, y *Siebenrockiella* vive en el sureste de Asia). Este hecho hace más interesante el estudio de la determinación ambiental del sexo con especies de zonas tropicales. Desafortunadamente, en este momento no conocemos prácticamente nada de la historia biogeográfica de *Staurotypus* y de *Siebenrockiella*, lo cual pudiera ser de gran utilidad para explicar más claramente el origen de este fenómeno. El hecho de que algunas tortugas como *Trionyx* tengan control genético del sexo sin poseer cromosomas sexuales heteromórficos, también es una evidencia a favor de considerar que la determinación ambiental del sexo es primitiva (Sites, Bickham y Haeiduk, 1979; Bickham, Bull y Legler, 1983; Vogt y Bull, 1982). Por ello se podría considerar a *Trionyx* como una forma transicional en el origen de los cromosomas sexuales heteromórficos.

Las tortugas son un sistema ideal para el estudio de la evolución del control genético del sexo, ya que dentro de este grupo hay especies con cromosomas sexuales heteromórficos, otras con control genético del sexo sin estos cromosomas y la mayoría de las especies en donde la temperatura de incubación determina el sexo. La evolución de las proporciones sexuales de los mecanismos de determinación del sexo en tortugas se discute con detalle en varios artículos (Bull, 1980; Bull, 1983; Bull, Vogt y Bulmer, 1982; Bull, Vogt y McCoy, 1982; Bulmer y Bull, 1982).

Se puede especular brevemente sobre el significado evolutivo del control de la temperatura sobre la determinación del sexo y sus efectos en las poblaciones de tortugas. Dado que una camada está compuesta primariamente por individuos de un solo sexo, y que además las tortugas no forman pareja, el entrecruzamiento es prácticamente universal y entre hermanos sería muy raro. Como en tortugas la fecundidad es baja y el tiempo para llegar a la madurez sexual es muy largo, el control genético de la determinación del sexo probablemente no se vio fuertemente seleccionado

sobre el control del sexo por la temperatura. La probabilidad de que una hembra produzca a un macho o a otra hembra a lo largo de su etapa reproductiva es probablemente la misma en cualquier área. Solamente en zonas con una gran diferencia en la proporción de sexos de los adultos, como por ejemplo en Wisconsin, es en donde la selección podría estar actuando para favorecer el control genético de la determinación del sexo.

Nuestras investigaciones nos han llevado del campo al laboratorio y de regreso a éste para obtener pruebas alentadoras de que la temperatura controla el sexo en nidos en condiciones naturales, y que este efecto es posiblemente el responsable de las diferencias sexuales observadas en algunas áreas. Se ha definido el período sensible a la temperatura durante la embriogénesis, se conocen las temperaturas umbrales para muchas especies y se ha demostrado que la temperatura de incubación tiene un efecto acumulativo en el embrión y en la determinación del sexo de las crías. Se están efectuando estudios para conocer el mecanismo fisiológico que durante el desarrollo provoca la direccionalidad hacia la feminización o masculinización de la camada. Actualmente estamos conduciendo investigaciones sobre la misma línea con especies de tortugas tropicales, con la finalidad de estudiar cuáles son las temperaturas umbrales en estas especies, cuáles son las especies de tortugas tropicales que poseen determinación ambiental del sexo, cuál es el efecto de la temperatura umbral cuando una especie de zonas templadas ha invadido el trópico (*Chelydra* y *Pseudemys*) y cuáles son las proporciones sexuales en las poblaciones de tortugas tropicales, así como los aspectos ecológicos de la anidación en estas tortugas.

#### Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento más sincero al Dr Rodolfo Dirzo y a la M en C Miriam Benabib por haber revisado el manuscrito y por sus valiosas sugerencias; al Dr José Sarukhán, por la sugerencia de escribir este artículo, y al Biol Mardocheo Palma por haber elaborado las gráficas.

#### REFERENCIAS

- Benabib-Nisenbaum, M. Efecto de la temperatura de incubación, la posición del nido y la fecha de anidación en la determinación del sexo de *Dermodochelys coriacea* (tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, 1984).  
Bickham, JW, JJ Bull y JM Legler, *Cytologia* (1983) 48, 177-183.  
Bull, JJ, *Q Rev Biol* (1980) 55, 3-21.

- Bull, JJ, *Evolution of sex determination mechanism* (The Benjamin/Cummings Pub Co Menlo Park, California, 1983).
- Bull, JJ, JM Legler y RC Vogt, Non temperature dependent sex determination in two suborders of turtles (en prensa, 1985).
- Bull, JJ, RG Moon y JM Legler, *Cytogenet Cell Genet* (1974) **13**, 419-425.
- Bull, JJ y RC Vogt, *Science* (1979) **206**, 1186-1188.
- Bull, JJ y RC Vogt, *J Exp Zool* (1982) **218**, 435-440.
- Bull, JJ, RC Vogt y MG Bulmer, *Evolution* (1982) **36**, 333-341.
- Bull, JJ, RC Vogt y CJ McCoy, *Evolution* (1982) **36**, 326-332.
- Bulmer, MG y JJ Bull, *Evolution* (1982) **36**, 13-26.
- Cagle, FR, *Copeia* (1944) **1944**, 105-109.
- Cagle, FR, *Copeia* (1952) **1952**, 74-76.
- Carr, JL y JW Bickham, *Cytogenet Cell Genet* (1981) **31**, 178-183.
- Dalrymple, GH, JC Hampp y DJ Wellins, *J Herp* (1985) **19**, 158-159.
- Ewert, MA, "The embryo and its egg, development and natural history" *Turtles: Perspectives and Research*, M Harless and H Morlock (Eds) (John Wiley & Sons, Inc, Nueva York, 1979) 333-413.
- Ewert, MA y RC Vogt, "Embrionic Aestivation and Embryonic Diapause in Tropical Turtles; Its Ecological and Evolutionary Significance (en prep, 1985).
- Flores-Villela, OA, Ecología y reproducción del "Chopontil" *Claudius Angustatus Cope*, en la cuenca del Papaloapan, Veracruz, México (tesis doctoral), Facultad de Ciencias, UNAM, en preparación, 1965)
- Gibbons, JW y DH Nelson, *Evolution* (1978) **32**, 297-303.
- Goode, JJ y J Russell, *Aust J Zool* (1968) **16**, 749-761.
- Gutzke, WHN y GL Paukstis, *J Exp Zool* (1983) **226**, 467-469.
- Gutzke, WHN y GL Paukstis, *Copeia* (1984) **1984**, 546-547.
- Hartweg, N, *Copeia* (1946) **1946**, 255.
- Hildebrand, SF, *Bull US Fish* (1929) **45**, 25-70.
- McCoy, CJ, RC Vogt y EJ Censky, *J Herp* (1983) **17**, 404-406.
- Morreale, SJ, GJ Ruiz, JR Spotila y EA Standora, *Science* (1982) **216**, 1245-1247.
- Mrosovsky, N y CL Yntema, *Biol Cons* (1980) **18**, 271-280.
- Newman, HH, *J Comp Neurol Psychol* (1906) **16**, 126-152.
- Packard, GC, MJ Packard y J Boardman, *Copeia* (1984) **1984**, 547-550.
- Pieau, C, *Bull Soc Zool Fr* (1975) **100**, 67-76.
- Pieau, C C, *R Acad Sc Ser D* (1978) **286**, 121-124.
- Ream, C, *Some Aspects of the Ecology of the Painted Turtles of Lake Mendota, Wisconsin* (Tesis doctoral, Universidad de Wisconsin, Madison, 1967).
- Ruiz, GJ, EA Standora, JR Spotila, SJ Morreale, M Camhi y D Ehrenfeld, "Artificial Incubation of Sea Turtles Eggs Affects sex ratio of hatchlings", *Abstr from Annual Meeting of the SSAR/HL* (Memphis, 1981) 68.
- Seigel, RA, "The Reproductive Biology of the Diamondback Terrapin", *Malaclemys terrapin terrapin* (tesis de maestría, Universidad Central de Florida, Orlando, 1979).
- Sexton, OJ, *Copeia* (1957) **1957**, 229-230.
- Sites, JW Jr, JW Bickham y WM Haiduk, *Science* (1979) **206**, 1410-1412.
- Vogt, RC, "Systematics and ecology of the false map turtle complex", *Graptemys pseudogeographica* (tesis doctoral, Universidad de Wisconsin-Madison, 1978).
- Vogt, RC, *Tulane Stud Zool Bot* (1980) **22**, 17-48.
- Vogt, RC, *Copeia* (1980) **1980**, 368-371.
- Vogt, RC, *Copeia* (1981) **1981**, 457-459.
- Vogt, RC y JJ Bull, *Copeia* (1982) **1982**, 699-700.
- Vogt, RC y JJ Bull, *Herpetológica* (1982) **38**, 156-164.
- Vogt, RC, JJ Bull, CJ McCoy y TW Houseal, *Copeia* (1982) **1982**, 480-482.
- Vogt, RC y OA Flores-Villela, *Sex Determination in Tropical Turtles* (en prep), 1985.
- Wilhoft, DC, E Hotaling y P Franks, *J Herp* (1983) **17**, 38-42.
- Yntema, CL, *J Morphol* (1976) **150**, 453-462.
- Yntema, CL, *J Morphol* (1979) **159**, 17-27.
- Yntema, CL y N Mrosovsky, *Herpetológica* (1980) **36**, 33-36.

#### ABSTRACT

We present an overview of the recent findings concerning environmental sex determination in turtles. The data are presented as they relate to several major themes: variation of the threshold temperatures in some species, temperature sensitive periods during embryogenesis, how nesting dates influence this phenomenon and the developmental rate. Since most of the previous works concern with temperate zone species of turtles, we are including the most recent advances we have obtained with neotropical turtles and discuss the perspectives for future investigations in this field. A discussion of the evolutionary significance and phylogenetic history of environmental sex determination is included.