



## Ciclos reprodutivos e hormônios sexuais em tartarugas<sup>1</sup>

Tayanne da Silva Lopes<sup>2</sup>, Wallice Paxiúba Duncan<sup>3</sup>, Paulo César Machado Andrade<sup>4</sup>

### Resumo

Estudos sobre a biologia reprodutiva são essenciais nos programas de manejo de uma espécie. Para compreender processos comportamentais é preciso conhecer interações coordenadas por mecanismos neuroendócrinos e meio ambiente. Dessa forma, pesquisas sobre a endocrinologia reprodutiva de populações de quelônios em vida livre e cativeiro são desenvolvidas para melhorar nosso conhecimento neste âmbito. O ponto central das complexas interações reprodutivas está no papel dos esteroides gonadais, os quais são espécie-específica e necessitam de investigações apropriadas. Considerando o cenário amazônico, as principais espécies de tartarugas de água doce pertencem ao gênero *Podocnemis*, as quais são alvo de manejo e conservação do Programa PÉ-DE-PINCHA. Pouco se sabe sobre a endocrinologia reprodutiva destes quelônios, mas provavelmente o padrão da variação hormonal sobre a influência do ambiente esteja associado ao ciclo reprodutivo, assim como em outras espécies, tanto de água doce quanto marinhas. Compilar dados atuais e estudos já disponíveis sobre a variação hormonal e outros estudos sobre endocrinologia de tartarugas podem ser cruciais para as ações de manejo e conservação das tartarugas amazônicas.

**Palavras-Chave:** endocrinologia, quelônios, reprodução, esteroides gonadais.

**Reproductive cycles and sex hormones in turtles.** Studies on reproductive biology are essential in the management programs of a specie. To understand behavioral process it is important to know interactions coordinated by neuroendocrine mechanisms and the environment. In this way, research on the reproductive endocrinology of free-ranging turtles and captive are developed to improve our knowledge in this issue. The central point of complex reproductive interactions is the role of gonadal steroids, which are species-specific and need appropriate investigations. In the Amazonian scenario, the main species of freshwater turtles belonging to the genus *Podocnemis*, as which are the target of management and conservation of the PÉ-DE-PINCHA Program. Little is known about the reproductive endocrinology of these turtles, but probably the pattern of hormonal variation on the influence of the environment that is associated with the reproductive cycle, as well as in other species, both aquatic or marine species. Compiling current data and studies already available on hormonal variation and other studies on turtle endocrinology can be crucial for the management and conservation of Amazonian turtles.

**Keywords:** endocrinology, turtles, reproduction and gonadal steroids.

<sup>1</sup> Parte da dissertação em Ciência Animal e Recursos Pesqueiros do primeiro autor junto à UFAM

<sup>2</sup> Mestrando Ciência Animal e Recursos Pesqueiros, UFAM/FCA, Manaus, AM. [tayannelopes19@gmail.com](mailto:tayannelopes19@gmail.com)

<sup>3</sup> Professor ICB/UFAM, Manaus, Amazonas. [wpducun@ufam.edu.br](mailto:wpducun@ufam.edu.br)

<sup>4</sup> Professor FCA/ Manaus, Amazonas. [pcmandra@yahoo.com.br](mailto:pcmandra@yahoo.com.br)



## 1. Introdução

Atualmente várias espécies de tartarugas estão em situação de vulnerabilidade ou com perigo de extinção local (RHODIN et al., 2018; STANFORD et al., 2020). Em muitos rios da bacia Amazônica houve um dramático declínio populacional resultado de décadas de superexploração (FIORI; DOS SANTOS, 2013; FORERO-MEDINA et al., 2019). Para sua gestão e proteção é fundamental conhecimento sobre a biologia e ecologia desses répteis, por isso em todo o mundo são realizados estudos sobre a biologia reprodutiva de tartarugas, no entanto, ainda existem muitas lacunas em nosso conhecimento.

Embora a ecologia reprodutiva das tartarugas tenha sido objeto de numerosos estudos de longo alcance, a fisiologia reprodutiva desses animais únicos é pouco conhecida (BISTA; VALENZUELA, 2020; IKONOMOPOULOU et al., 2014). Trabalhos pioneiros sobre ciclos reprodutivos tiveram seus resultados publicados na década de 1970 (MOLL, 1979). Tais relatos têm implicações importantes para o planejamento de conservação. Campos-Silva et al., (2018) relataram em seu estudo que praias de desova desses animais, que são protegidas pelas comunidades locais, representam áreas com maior biodiversidade. É necessário maior investigação nos mecanismos reprodutivos afim de se manejar com sucesso uma espécie.

Os mecanismos neuroendócrinos estão correlacionados com o meio ambiente e são relevantes e atuam precisamente no controle e associação dos complexos processos reprodutivos (NORRIS; LOPEZ, 2011). É fundamental compreender como a interação entres esses fatores pode influir no sucesso reprodutivo dos quelônios e corroborar para recuperação e conservação de quelônios. Com isso, esta revisão teve

como objetivo identificar os estudos que reportassem dados sobre hormônios reprodutivos (esteroides e gonadotrofinas séricas) e as relações com o ciclo reprodutivo de várias espécies de tartarugas, visando compreender melhor sobre a endocrinologia reprodutiva e seus ciclos em tartarugas amazônicas do gênero *Podocnemis* em cativeiro e em vida livre.

## 2. Metodologia

Para este artigo de revisão, optou-se por levantamento bibliográfico com pesquisas às bases de dados em bibliotecas físicas e virtuais. Como biblioteca física, devido acesso facilitado, foi consultada a Biblioteca Setorial da Universidade Federal do Amazonas (UFAM). Bem como base de dados virtuais provenientes do Google acadêmico, PubMed, SCielo e Periódico CAPES (disponível em [www.capes.gov.br](http://www.capes.gov.br)). Para isto, utilizou-se as combinações de termos de pesquisa em inglês: "Hormones", "Turtles", "Reptilia", "Gonadotropins" and "Reproduction". Além disso, utilizou-se uma combinação de termos em português: "Reprodução", "Quelônios", "Conservação de quelônios" e "Tartarugas da Amazônia".

Os critérios de inclusão foram artigos que continham informações sobre biologia reprodutiva ou biologia da conservação de tartarugas. A pesquisa eletrônica ocorreu de janeiro de 2020 a julho de 2021. Como critério de exclusão, não foram considerados artigos que abordavam apenas aspectos reprodutivos de Reptilia não-Chelonia. O material bibliográfico coletado abrange os anos de 1973 até 2021. A pesquisa identificou 81 trabalhos que foram selecionados, cujos resultados serviram de base para formação deste trabalho.



### 3. **Biologia reprodutiva de quelônios**

A ordem Testudines ou Chelonia surgiu há cerca de 200 milhões de anos, sendo que os registros fósseis mais antigos datam do Neotriássico (CADENA; BLOCH; JARAMILLO, 2010). Portanto, as tartarugas pertencem a um dos grupos de “répteis” mais antigos do mundo. A palavra “tartaruga” é um termo genérico que designa um grupo heterogêneo que incluem as tartarugas marinhas, tartarugas de água doce, cágados e jabutis (ANDRADE, 2017). De um modo geral, a ordem possui dois grupos bem definidos: Pleurodira e Cryptodira. Esta classificação é baseada no modo como as tartarugas retraem o pescoço para dentro do casco. Pleurodira são aquelas que dobram o pescoço horizontalmente, enquanto Cryptodira dobram verticalmente para dentro do casco (GAFFNEY et al., 1987). Os quelônios podem ser amplamente encontrados nos mais variados habitats na terra, incluindo marinho, água doce e terrestre (CARVALHO et al., 2018). Este grupo possui ciclo de vida longo, ao qual sua maturidade sexual é tardia, sendo que o tempo para alcançá-la é espécie-específico (MOLINA, 1992).

Tanto nas espécies terrestres quanto aquáticas, o acasalamento ocorre comumente próximo às áreas de desova (SCHOFIELD et al., 2016). Durante a época reprodutiva, os animais agrupam-se para comportamento de corte e cópula. O dimorfismo sexual é evidente nas formas adultas. Entretanto, em filhotes não há diferenças morfológicas externas perceptíveis (MALVASIO et al., 2012; MOLINA, 1992). As tartarugas

possuem fertilização interna, no qual os machos possuem um órgão copulador alojado dentro da cloaca (Carvalho et al. 2010).

Todos os quelônios são ovíparos, ou seja, reproduzem-se por meio de ovos. No decurso da desova, as fêmeas aquáticas sobem à praia e depositam seus ovos em buracos no chão, que são escavados com as patas (BONACH et al., 2007). Os ninhos que alojam os ovos podem ser constituídos de diferentes tipos de substratos, dependendo da exigência da espécie, assim como o tempo do desenvolvimento embrionário é espécie-específico. O período de incubação para o gênero *Podocnemis* consiste de 42 a 65 dias, mas pode chegar entre 412 a 455 dias para *Geochelone pardalis* (MAGALHÃES et al., 2017; PATTERSON, 1989), considerando que o tempo de incubação dos ovos está intimamente relacionado às características granulométricas do substrato, (FERREIRA, 2009) e às condições de umidade e temperatura ao longo do período de incubação podendo acelerar ou retardar a eclosão da ninhada (GÓMEZ-SALDARRIAGA; VALENZUELA; CEBALLOS, 2016; KOLANDAIVELOO et al., 2020; MAGALHÃES et al., 2017).

Ao longo do desenvolvimento embrionário, inicialmente, as gônadas são bipotenciais e indistinguíveis em ambos os sexos. A determinação do sexo em tartarugas pode ser genética (*genotypic sex determination – GSD*) ou dependente da temperatura (*temperature-dependent sex determination – TSD*) (BISTA; VALENZUELA, 2020). Mas vale ressaltar



que, na maioria das espécies de quelônios, o sexo é dependente da temperatura de incubação do ninho, ou seja, existe um período crítico no qual a temperatura exercerá influência na definição do sexo, que comumente é no segundo terço do período de incubação (LUBIANA; FERREIRA JÚNIOR, 2009). Porém, isto é variável em algumas espécies. Por exemplo, em *Podocnemis expansa* o período termossensível aparentemente ocorre no último terço (BONACH et al., 2011). É provável que a velocidade do desenvolvimento embrionário inicial possa modificar o *time* do período crítico. Portanto, também é possível que possa influenciar na razão sexual da ninhada (BISTA; VALENZUELA, 2020; LUBIANA; FERREIRA JÚNIOR, 2009).

Após eclosão e emergência dos ninhos, os recém-eclodidos imediatamente se dirigem à água. No período embrionário e nos primeiros dias de vida estes animais encontram-se em maior vulnerabilidade. De maneira geral, as principais ameaças aos quelônios são: caça predatória, degradação ambiental, perda de habitat, mudanças climáticas e enfermidades, as quais podem levar à redução do tamanho populacional e extinção local de espécies vulneráveis (CASTELLO; MACEDO, 2016; RHODIN et al., 2018; STANFORD et al., 2020).

#### **4. Conservação e biologia das mais importantes espécies tartarugas da Amazônia**

O Brasil é um dos cinco países com maior riqueza em espécies de quelônios, com total de 36 espécies. Desse total, a região Amazônica é a mais relevante,

representando cerca de 47% (ANDRADE, 2017; RHODIN et al., 2018). Todavia, a maioria dos esforços para conservação de quelônios são direcionados as tartarugas marinhas. Pode-se citar o projeto TAMAR ([www.tamar.org.br](http://www.tamar.org.br)), criado em 1980 e considerado uma das experiências de sucesso de conservação de tartarugas marinho no mundo, o Projeto Quelônios da Amazônia do IBAMA, criado em 1979 (CANTARELLI; MALVASIO; VERDADE, 2014) e o projeto PÉ-DE-PINCHA (<https://pt-br.facebook.com/pedepincha>).

O Programa Pé-de-pincha é um programa de proteção dos ninhos e conservação das tartarugas de água doce criado em 1999 pelos comunitários da cidade de Terra Santa, Estado do Pará e pesquisadores da Universidade Federal do Amazonas, e que já fez a soltura de mais de cinco e meio milhões de recém-eclodidos na natureza e que vem sendo desenvolvido em 118 localidades/comunidades de 15 municípios da região (ANDRADE, 2017). Esses programas de proteção/conservação têm influente participação dos comunitários locais, ações de acadêmicos voluntários e projetos de pesquisa (ANDRADE et al., 2021; DANTAS FILHO et al., 2020). Para o cenário amazônico, o Programa PÉ-DE-PINCHA atua especialmente sobre um importante recurso de subsistência para os ribeirinhos (ANDRADE, 2017).

Das seis espécies do gênero *Podocnemis*, apenas quatro estão amplamente distribuídas na Amazônia brasileira: *Podocnemis expansa* Schweigger (1812), *Podocnemis unifilis* Troschel (1848), *Podocnemis sextuberculata* Cornalia (1849) e *Podocnemis erythrocephala* Spix (1824) (VAN DIJK et al., 2014). Para as comunidades que vivem às margens dos rios e dos lagos amazônicos, estes quelônios são utilizados tradicionalmente



na culinária e no dia-a-dia e sempre constituíram um item importante de segurança alimentar durante a seca (PANTOJA-LIMA et al., 2014). Contudo, as espécies *P. expansa* e *P. unifilis* são as mais abundantes, amplamente distribuídas e as mais consumidas na região amazônica (KEMENES; PEZZUTI, 2007). Embora em menor escala, a espécie *P. sextuberculata* também é bastante explorada como recurso alimentar pelas populações tradicionais da Amazônia (ANDRADE et al., 2021; PANTOJA-LIMA et al., 2014).

Entre as espécies de tartarugas de água doce amazônicas, *P. expansa* é a maior em tamanho. As fêmeas desta espécie podem atingir um comprimento de carapaça de 90 centímetros e pesar em média cerca de 60 kg, Vale ressaltar que esta tartaruga pode depositar de 100 a 190 ovos esféricos de casca branca e mole por postura (BONACH; PIÑA; VERDADE, 2006; CARVALHO et al., 2018). No Brasil é popularmente conhecida como "tartaruga da Amazônia", enquanto o macho é denominado "capitari" ou "capitaré". Na fase adulta, existe um claro dimorfismo sexual, sendo os machos quase duas vezes menores que as fêmeas (ANDRADE et al., 2021). Porém, não existem diferenças morfológicas entre os sexos nos primeiros anos de vida. Durante a cheia, estes animais acumulam energia para migrarem e reproduzirem-se. As fêmeas desovam pela primeira vez com cerca de 10 anos de idade e 10 kg de peso (CARVALHO et al., 2018; MOLINA, 1992). Durante a desova, as tartarugas têm preferência por areia com granulometria grossa e os ninhos tem entre 55 a 80 cm de profundidade (BONACH et al., 2007). O período de incubação dos ovos varia de 36 a 75 dias e após emergirem os filhotes pesam cerca de 22 g. Como em outras espécies, as condições ambientais podem afetar diretamente o tempo de

eclosão da ninhada (FERREIRA JÚNIOR; CASTRO, 2003; GARCEZ, 2009).

A espécie *P. unifilis* é a segunda espécie em tamanho. É conhecida como "tracajá", enquanto o macho é denominado "zé-prego". Estima-se que esta espécie atinge sua maturidade sexual após os sete anos (ANDRADE, 2017). Por isso, a manutenção de populações naturais saudáveis depende da existência de animais sexualmente maduros, principalmente as fêmeas. Também existe um dimorfismo sexual, sendo as fêmeas maiores que os machos. Fêmeas medem 34 cm de comprimento de carapaça e pesam 3,6 a 10 kg enquanto machos adultos pesam em média 3 kg. No entanto, entre os recém-eclodidos não existem diferenças morfológicas entre os sexos (MALVASIO et al., 2012). Seus ninhos são feitos em praias, barrancos e até no meio do capim com 18-25 cm profundidade e põem em média 23 ovos (de 10 até 50 ovos) alongados de casca dura com coloração esbranquiçada. A dimensão média dos ovos varia de 42 x 29 mm e peso médio de  $21,7 \pm 2,1$  g (CARVALHO et al., 2018; MICHALSKI et al., 2020). A estação de desova varia geograficamente e a incubação varia de 45 a 70 dias, dependendo da temperatura de incubação. Geralmente os filhotes emergem durante a noite e pesam cerca de 13-18 g (PIGNATI; PEZZUTI, 2012). Do ponto de vista da conservação biológica, o tracajá apresenta as mesmas vulnerabilidades da tartaruga da Amazônia (ALCÂNTARA, 2014).

No caso de *P. sextuberculata*, dependendo da localidade é denominada vulgarmente como "iaçá" "cambéua" ou "pitiú". Os iaças são menores que os tracajás, as fêmeas medem  $24,4 \pm 5,5$  cm de comprimento de carapaça e pesam de 2,5 a 5 kg. Assim como tracajá e a tartaruga, os machos são menores que as fêmeas sendo



popularmente chamados de “anori” (FACHÍN-TERÁN; VOGT; THORBJARNARSON, 2003). A desova ocorre logo após as praias surgirem, sendo a primeira a desovar, em seguida o tracajá e posteriormente a tartaruga-da-amazônia (FERRARA et al., 2014; MOLINA, 1992). A ovoposição ocorre durante a noite no qual o ninho é escavado em na areia, tendo uma média de 17 cm de profundidade, com tamanho da ninhada podendo variar de 6 a 25 ovos. Os ovos são elipsoidais de casca mole e medem de 20,1 a 58,7 mm de comprimento e de 15,3 a 47,3 mm de largura. A eclosão dos ovos ocorre, geralmente, de 55 a 70 dias (NASCIMENTO, 2002). Ao nascerem possuem seis protuberâncias no plastrão que tendem a desaparecer com o avançar da idade. Os filhotes emergidos tem em média 4,3 cm e um peso médio de 16,6 g (FACHÍN-TERÁN; VOGT; THORBJARNARSON, 2003).

Ainda que existam inúmeros estudos sobre ecologia, conservação e até mesmo sobre biologia reprodutiva geral, as informações integradas sobre comportamento reprodutivo e endocrinologia das espécies de tartarugas da Amazônia são quase inexistentes (CAMPOS-SILVA et al., 2018; EISEMBERG et al., 2016; FORERO-MEDINA et al., 2019). Uma das poucas informações disponíveis sobre este assunto, foi realizado em animais mantidos em cativeiro (FRENEAU et al., 2017), sendo que os resultados deste estudo serão discutidos mais adiante. Porém, faz-se necessário interpretar, de maneira integrada, tanto os estudos sobre comportamento reprodutivo e ação dos fatores ambientais, quanto os dados sobre endocrinologia reprodutiva das tartarugas. Infelizmente, informações sobre hormônios reprodutivos em tartarugas de água doce amazônica são escassos.

## **5. Papel dos fatores ambientais nas atividades reprodutivas**

Entender como as atividades reprodutivas de tartarugas estão relacionadas ou são afetadas pelo ambiente que habitam, desde o momento embrionário até o momento de ovoposição, são fundamentais para elaboração de medidas de conservação adequadas, na compreensão sobre dinâmica populacional da espécie e por último, mas não menos importante, fornecer suporte para criação em cativeiro (conservação *ex-situ*). Considerando que o Amazonas possui o maior número de criadores cadastrados do país (ANDRADE et al., 2021; DANTAS FILHO et al., 2020), informações sobre a dinâmica endócrina associada aos eventos reprodutivos poderão corroborar para o desenvolvimento de ferramentas operacionais e estratégias de manejo para criação em cativeiro, possibilitando alavancar a queloniocultura no estado (ANDRADE et al., 2021; NORRIS; LOPEZ, 2011).

De maneira geral, a reprodução em répteis é tipicamente iniciada por meio de sinais ambientais, que presumivelmente desencadeada internamente por meio de estímulos neuroendócrinos (KUCHLING, 1999; SARKAR et al., 1996). Externamente, a importância da temperatura e disponibilidade de alimento podem afetar o comportamento reprodutivo desses animais, como ocorre, por exemplo em tartarugas marinhas (MARN et al., 2017). O fotoperíodo é considerado também outro fator importante na reprodução de répteis, uma vez que pode afetar a recrudescência gonadal e gametogênese (SARKAR et al., 1996). Nas espécies tropicais, existem dois fatores significativos para o desencadeamento das atividades sexuais: temperatura e precipitação (KUCHLING, 1999).



Para os quelônios, a temperatura ambiente é fundamental para manutenção da temperatura corporal. Estes animais obtêm calor por intermédio da exposição direta aos raios solares. As trocas de calor são realizadas durante o assoalhamento nas praias ou nos troncos. O calor é necessário para acelerar os processos digestivos, crescimento e acelerar a maturação dos ovos, além de ajudar na eliminação de ectoparasitas (ROSSOW et al., 2013). As tartarugas amazônicas permanecem ao sol por horas, principalmente quando as temperaturas no exterior das águas atingem os valores mais quentes do dia, supostamente atuando na aceleração da formação dos ovos (KUCHLING, 1999).

Claramente, nas espécies de tartaruga amazônicas a determinação sexual ocorre principalmente pela atuação de fatores ambientais (BONACH et al., 2011). Para estes animais, temperaturas elevadas durante o período termossensível culminarão em uma predominância de fêmeas, enquanto temperaturas abaixo da temperatura pivotal (teoricamente, a temperatura capaz de produzir uma proporção de 1:1 na razão sexual) o número de machos será prevalente (BISTA; VALENZUELA, 2020; LUBIANA; FERREIRA JÚNIOR, 2009; SOUZA; VOGT, 1994). Portanto, a escolha do local de desova influenciará na proporção de machos e fêmeas da ninhada. No momento da desova, a tartaruga adota estratégias para melhorar a taxa de sobrevivência da ninhada e manter uma razão sexual necessária às necessidades populacionais da espécie (FERREIRA JÚNIOR, 2009). No entanto, não há como evitar os efeitos devidos aos eventos ambientais estocásticos, tais como as cheias ou secas prolongadas associadas aos eventos climáticos extremos, como "El niño" ou "La niña" (TOMILLO et al., 2020).

Outro fator que está intimamente ligado às atividades reprodutivas das

tartarugas amazônicas é o ciclo de alternância do fluxo de água dos rios. Variações no regime das águas como as cheias e vazantes são consequências da precipitação na bacia Amazônica e degelo nas cordilheiras dos Andes (ALHO; PÁDUA, 1982a). A sincronia entre as atividades reprodutivas de *P. expansa* e o regime dos rios é conhecida tanto pelos povos tradicionais da Amazônia e foi sistematizada pelos pesquisadores há várias décadas (ALHO; PÁDUA, 1982a; EISEMBERG et al., 2016; FERREIRA JÚNIOR, 2009). Estudos anteriores verificaram que durante a cheia as tartarugas amazônicas permanecem nos lagos. Nesse período acumulam reservas energéticas que serão alocadas para os processos reprodutivos. No início da vazante, as tartarugas migram para o canal principal dos rios principais e, finalmente, deslocam-se aos sítios de desova, onde se agrupam até o momento da subida na praia (ALHO; PÁDUA, 1982b; PANTOJA-LIMA et al., 2009). Praticamente, todas as espécies de tartarugas amazônicas são extremamente sensíveis às mudanças extremas do regime das águas. Fenômenos como inundações das praias de desova por represamento, efeitos do repiquete (fenômeno de subida repentina do nível da água que ocorre durante a vazante/seca) podem alterar a dinâmica populacional dos indivíduos de vida livre (EISEMBERG et al., 2016; FAGUNDES et al., 2021).

## **6. Hormônios reprodutivos em tartarugas**

Além da influência dos fatores ambientais (temperatura, precipitação, fotoperíodo), as funções gonadais são reguladas por uma complexa interação de fatores endócrinos e parácrinos, como a liberação de hormônios hipotalâmicos, particularmente o hormônio liberador de gonadotropina (GnRH), que está



diretamente envolvido na regulação da reprodução em vertebrados (KUCHLING, 1999; NORRIS; LOPEZ, 2011). O eixo hipotálamo-hipófise-gonadal (HHG ou HPG, pois a hipófise também conhecida como pituitária) é a principal via regulatória para a reprodução em vertebrados. Um dos principais hormônios sintetizados no hipotálamo é o GnRH, sendo possível encontrar suas diferentes variantes no cérebro dos répteis (SHERWOOD; WHITTIER, 1988; TSAI; LICHT, 1993). Este hormônio estimula a secreção de gonadotrofinas (GTHs) da hipófise anterior (adeno-hipófise) e que, conseqüentemente, regula as funções gonadais (TRÁPAGA; AGUIRRE; ADEST, 2000). Assim como nos mamíferos, as GTHs são: o hormônio folículo-estimulante (FSH), que influencia principalmente o desenvolvimento de gametas, e o hormônio luteinizante (LH), que influencia principalmente a produção de esteroides sexuais e a liberação de gametas (MENDONÇA; LICHT, 1986; SHERWOOD; WHITTIER, 1988).

O ponto central das complexas interações reprodutivas está no papel que os esteroides gonadais, principalmente, testosterona (T), 17 $\beta$ -estradiol (E<sub>2</sub>) e progesterona (P<sub>4</sub>), desempenham no início e/ou na manutenção da condição reprodutiva. A concentração sérica dos esteroides gonadais, tanto em machos (Tabela 1), quanto em fêmeas (Tabela 2) variam em função da espécie, localidade, idade e período reprodutivo. Os hormônios esteroides são produzidos a partir do precursor colesterol, o qual é mobilizado das reservas lipídicas para as gônadas, tanto nos machos, quanto nas fêmeas. Fontes extra-gonadais, tais como as glândulas adrenais também produzem pequenas quantidades de esteroides sexuais (JESSOP et al., 2004). Em machos, a produção de andrógenos tende a

aumentar conforme o crescimento do animal (GIST; DAWES; TUNNER, 2001). A secreção andrógênica na circulação atua no desenvolvimento das características e comportamentos sexuais. A testosterona é o principal andrógeno, além disso, este hormônio apresenta acentuada variação sazonal, uma vez que está intimamente associado às atividades reprodutivas (AL-HABSI et al., 2006; HAMANN et al., 2005; VALENTE et al., 2011). Os andrógenos regulam, de maneira diferente, a espermatogênese, pois depende do estado de desenvolvimento dos testículos. Isto foi claramente observado em *Sternotherus odoratus*, uma espécie de tartaruga de água doce amplamente distribuída na América do Norte (MCPHERSON et al., 1982). Os estrógenos podem manter os testículos no estado de repouso. Contudo, durante a temporada reprodutiva há um aumento tanto de T quando de P<sub>4</sub> (NORRIS; LOPEZ, 2011; SHELBY et al., 2000).

Em fêmeas, os estrógenos e andrógenos são primariamente produzidos e secretados pelas células da teca nos ovários, enquanto o P<sub>4</sub> é produzido pelo corpo lúteo durante a fase pós-ovulatória (NORRIS; LOPEZ, 2011). O 17 $\beta$ -estradiol é o principal estrógeno secretado em répteis, e comumente é objeto de estudo em fêmeas. A produção hormonal varia muito ao longo do ano, dependente da espécie, sexo, condições ambientais e/ou condição reprodutiva.

Os andrógenos cumprem a função importante como precursores de estrógenos. Porém, recentemente foi observado que os andrógenos e os receptores também têm papel fundamental na determinação da densidade ovariana em *Chelydra serpentina* (SCHROEDER; RHEN, 2019). O hormônio P<sub>4</sub> é um precursor essencial para síntese de outros esteroides.





**Tabela 1** - Valores com média±desvio padrão dos esteroides gonadais (em ng/mL) em fêmeas de várias espécies de tartarugas encontradas em diferentes ambientes.

Família	Espécie	Habitat	Local	Período reprodutivo	Testosterona (ng/mL)	Estradiol (ng/mL)	Progesterona (ng/mL)	Referências
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	China	Recém-eclodido	0,105 ± 0,030 (14)	0,205 ± 0,050 (14)	-	Xia et al. 2011
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (imersão)	-	0,089 ± 0,007 (9)	-	Mahmoud et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (escavação)	-	0,072 ± 0,006 (11)	-	Mahmoud et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (efetivada)	-	0,098 ± 0,010 (13)	-	Mahmoud et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (sem sucesso)	-	0,085 ± 0,006 (17)	-	Mahmoud et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (efetivada)	0,42 ± 0,040 (22)	-	4,3 ± 0,71 (22)	Al-Habsi et al. (2006)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (imersão)	0,30 ± 0,039 (21)	-	1,99 ± 0,26 (21)	Al-Habsi et al. (2006)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (escavação)	0,29 ± 0,026 (12)	-	1,74 ± 0,21 (12)	Al-Habsi et al. (2006)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Omã	Desova (sem sucesso)	0,29 ± 0,045 (16)	-	1,75 ± 0,47 (16)	Al-Habsi et al. (2006)
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	Marinho	Costa Rica	Pré-ovulatório (maduro)	0,225 ± 0,280 (13)	0,053 ± 0,006 (13)	-	Rostal e Spotila (1996)
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	Marinho	Costa Rica	Pré-ovulatório (intermediário)	0,129 ± 0,166 (6)	0,028 ± 0,005 (6)	-	Rostal e Spotila (1996)
Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i>	Marinho	Costa Rica	Pós-ovulatório (emprobecido)	0,318 ± 0,089 (7)	0,0160 ± 0,004 (7)	-	Rostal e Spotila (1996)
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Marinho	Espanha	Acasalamento-Desova	-	-	0,656	Valente et al. (2011)
Chelydridae	<i>Chelydra serpentina</i>	Dulcícola	Wisconsin, EUA	Ovulação-Vitelogênese	0,900 (45)	0,244 (53)	0,93 (38)	Mahmoud e Licht (1997)
Emyidae	<i>Graptemys flavimaculata</i>	Dulcícola (rios)	Mississippi	Julho	0,085 ± 0,016 (27)	0,180 (7)	0,793 ± 0,471 (10)	Shelby et al. (2000)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Isla de aves (Venezuela)	Desova (imersão)	-	-	0,65; 1,99 (2)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Isla de aves (Venezuela)	Desova	-	-	1,37 ± 0,19 (11)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)



Ciências Biológicas

**Scientia Amazonia, v. 11, n. 1, CB28-CB47, 2022**

Revista on-line <http://www.scientia-amazonia.org>

ISSN:2238.1910

Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	Isla de aves (Venezuela)	Pós-desova	-	-	42,9; 44,1 (2)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	México	Copulação	1,23 ± 0,29 (16)	-	3,3 ± 0,42 (16)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	México	-	1,28 ± 0,46 (9)	-	2,93 ± 1,44 (9)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	México	Desova completa	1,32 ± 0,31 (9)	-	7 ± 2,18 (9)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	México	Pós-desova (48h)	0,26 ± 0,11 (6)	-	0,118 ± 0,001 (6)	Licht, Rainey, e Clifftoni (1980)
Cheloniidae	<i>Lepidochelys kemp</i>	Marinho	Índias Ocidentais	Março (acasalamento)	0,378 ± 0,040 (10)	0,021 ± 0,001 (10)	0,471.3±0,086 (10)	Rostal et al. (1998)
Cheloniidae	<i>Lepidochelys kemp</i>	Marinho	Índias Ocidentais	Maior (nidificação) /julho (pós-desova)	0,030 ± 0,004 (10)	0,0007 ± 0,001 (10)	-	Rostal et al. (1998)
Cheloniidae	<i>Lepidochelys kemp</i>	Marinho	Índias Ocidentais	dezembro (pré-acasalamento)	-	-	0,143 ± 0,032 (10)	Rostal et al. (1998)



**Tabela 2** - Valores com média±desvio padrão dos níveis de testosterona (em ng/mL) em machos de várias espécies de tartarugas encontradas em diferentes ambientes.

Família	Espécies	Habitat	Local	Período reprodutivo	Testosterona (ng/mL)	Referências
Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>	Marinho	China	-	0,186 ± 0,058 (14)	Xia et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Marinho	Espanha	Pré-acasalamento (janeiro a abril)	47,43-6,3 (1)	Valente et al. (2011)
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Marinho	Espanha	Desova	38,92 (1)	Valente et al. (2011)
Chelydriidae	<i>Chelydra serpentina</i>	Dulcícola	Wisconsin, EUA	Espermatogêse-Espermiogênese	25 (43) - 50 (45)	Mahmoud e Litch (1997)
Emydidae	<i>Graptemys flavimaculata</i>	Dulcícola	Mississippi	Outubro	8,52 (4)	Shelby et al. (2000)
Testudinidae	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Terrestre	Durango, México	Antes da desova (abril-maio)	133,15 (1)	Trápaga, Aguirre, e Adest (2000)
Testudinidae	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Terrestre	Durango, México	Final da desova (julho)	1028 ± 108,66 (4)	Trápaga, Aguirre, e Adest (2000)
Testudinidae	<i>Gopherus flavomarginatus</i>	Terrestre	Durango, México	Pós-hibernação (novembro)	310,31 ± 124,41 (6)	Trápaga, Aguirre, e Adest (2000)
Cheloniidae	<i>Lepidochelys kemp</i>	Marinho	Índias Ocidentais	Pós-desova (setembro)	8,44 ± 0,65 (10)	Rostal et al. (1998)
Cheloniidae	<i>Lepidochelys kemp</i>	Marinho	Índias Ocidentais	Nidificação (maio)	0,65 ± 0,16 (10)	Rostal et al. (1998)
Emydidae	<i>Terrapene carolina</i>	Terrestre	Indiana, EUA	Comportamentos sexuais	2827,18 ± 600,41 (3)	Currylow et al. (2013)
Emydidae	<i>Terrapene carolina</i>	Terrestre	Indiana, EUA	Comendo	2092,67 ± 735,35 (2)	Currylow et al. (2013)
Emydidae	<i>Terrapene carolina</i>	Terrestre	Indiana, EUA	Abril	1386,0 ± 317,0	Currylow et al. (2013)
Emydidae	<i>Terrapene carolina</i>	Terrestre	Indiana, EUA	Desova (maio)	172,5 ± 337,2	Currylow et al. (2013)
Testudinidae	<i>Geochelone nigra</i>	Terrestre	Galápagos, Equador	Estação de acasalamento (fevereiro)	28,94 ± 6,38 (8)	Schramm, Casares, e Lance (1999)
Testudinidae	<i>Geochelone nigra</i>	Terrestre	Galápagos, Equador	Pós-desova (novembro)	3,75 ± 0,97 (8)	Schramm, Casares, e Lance (1999)
Testudinidae	<i>Geochelone nigra</i>	Terrestre	Galápagos, Equador	Desova (setembro)	1,83 ± 0,29 (8)	Schramm, Casares, e Lance (1999)
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Marinho	Flórida, EUA	Reprodutivamente inativos	2,82 ± 0,66 <sup>-1</sup> (4)	Blanvillain et al. (2008)
Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i>	Marinho	Flórida, EUA	Reprodutivamente ativos	113 ± 6,45 <sup>-1</sup> (36)	Blanvillain et al. (2008)



Além do mais, a indução da vitelogenese está intimamente relacionada à presença de estrógenos circulantes. Estudos realizados em *Chrysemys picta* demonstraram que a progesterona atua como inibidora das gonadotrofinas (KLICKA; MAHMOUD, 1977). Em resposta ao aumento na secreção de progesterona, os níveis de liberação de GnRH diminuem, especialmente os valores de LH. Nas fêmeas os valores plasmáticos de progesterona permanecem baixos enquanto que as concentrações de E<sub>2</sub> estão altas, sugerindo que a indução do estradiol na vitelogenese é regulada por fatores progestágenos.

Outro importante hormônio produzido pelas fêmeas é a vitelogenina (Vtg). A vitelogenese é um processo estrógeno-dependente, ou seja, sua indução ocorre pela presença de altas concentrações de estrógenos circulantes (NORRIS; LOPEZ, 2011). Porém, a síntese da Vtg não ocorre no ovário, mas no fígado, o que ocasiona uma hipertrofia no órgão durante sua produção (DUGGAN; CALLARD, 2003)

A Vtg é responsável pela alocação de grandes quantidades de material nutritivo (vitelo) para o crescimento e maturação folicular durante a vitelogenese. Por exemplo, os altos níveis de triglicérides encontrados em fêmeas de *C. picta* estão associadas ao desenvolvimento ovariano (DUGGAN et al., 2001). Um elemento que tem sido usado como indicador da vitelogenese em quelônios é o cálcio, que naturalmente se liga à molécula de Vtg quando transportado na corrente sanguínea (NORRIS; LOPEZ, 2011).

Como a vitelogenese é um processo que envolve grande mobilização energética materna, a alimentação das fêmeas nos períodos que antecedem à

desova, torna-se um fator limitante para reprodução anual das tartarugas.

## **7. Ciclos hormonais em tartarugas**

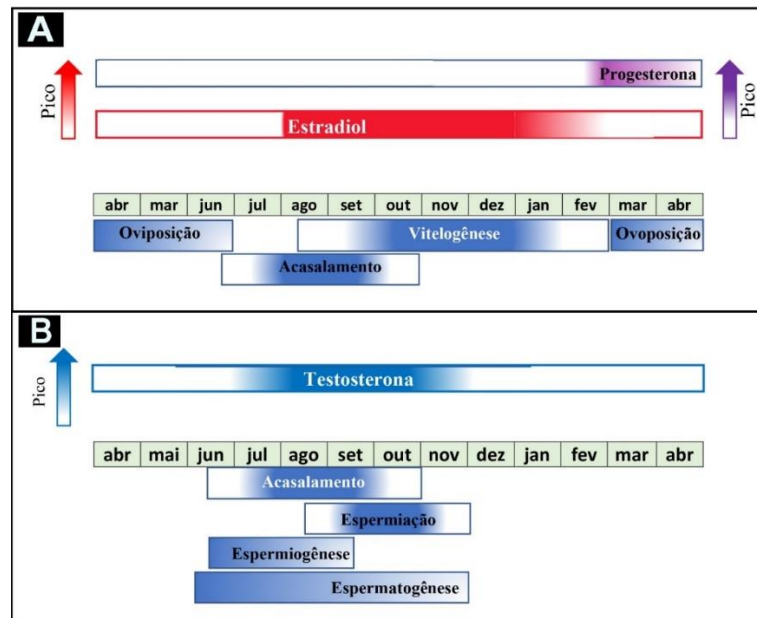
Embora o ciclo reprodutivo das tartarugas tenha sido objeto de numerosos estudos de longo prazo, a endocrinologia reprodutiva desses animais é pouco conhecida, se comparada aos demais vertebrados. Trabalhos pioneiros nesta área foram publicados na década de 1970 (MOLL, 1979). Tais relatos podem ajudar a desenvolver ferramentas operacionais e estratégias de manejo para a criação em cativeiro e planejamento de ações conservacionistas para animais de vida livre. Exemplos de estudos em animais de vida livre foram feitos para a tartaruga terrestre *Gopherus polyphemus*.

Para esta espécie, foram disponibilizados resultados sobre ciclos sazonais dos hormônios esteroides testosterona, 17β-estradiol, progesterona, bem como a relação do comportamento de acasalamento e estes esteroides gonadais (OTT et al., 2000). Nas fêmeas desta espécie, o período de acasalamento dura cerca de cinco meses, iniciando em meados do mês de junho. Enquanto, a vitelogenese dura cerca de sete meses, começando no mês de agosto. Após isso, ocorre o período de desova.

Como esperado, os níveis de E<sub>2</sub> estão intimamente associados à vitelogenese, ou seja, o pico ocorre no início de agosto e dura cerca de sete meses. Por outro lado, o pico de progesterona ocorre no momento da ovoposição (Figura 1A). Já nos machos, a espermiogênese inicia-se no começo do acasalamento. Concomitantemente, os níveis de T acompanham o período de acasalamento, e, por sua vez, a espermatogênese, espermiogênese e espermição (Figura 1B). Portanto,

observa-se claramente uma sincronia entre os eventos reprodutivos e as

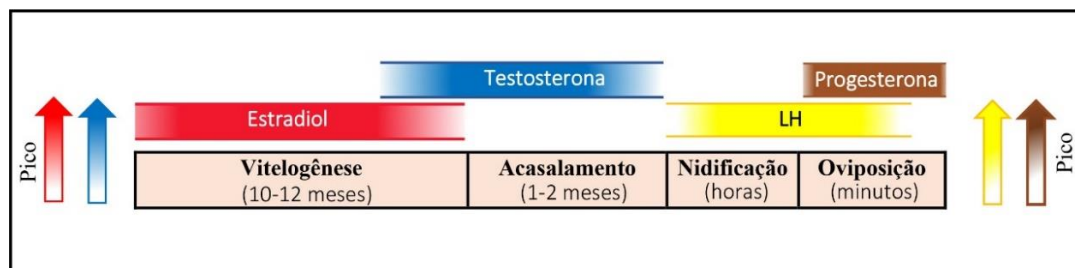
variações nos hormônios esteroides gonadais.



**Figura 1.** - Representação esquemática das flutuações hormônios esteroides e eventos reprodutivos nas fêmeas (A) e machos (B) de *Gopherus polyphemus*. A intensidade de cor dentro dos retângulos indica o pico dos eventos reprodutivos e dos esteroides gonadais. Modelo adaptado de Ott et al. (2000).

Em tartarugas marinhas, a fisiologia reprodutiva vem sendo descrita principalmente para fêmeas (ROSTAL et al. 1998; CURRYLOW et al. 2017). A relação entre variação hormonal e eventos reprodutivos tem sido amplamente estudada em tartaruga-verde, *Chelonia mydas* (AL-HABSI et al., 2006; HAMANN et al., 2005; IKONOMOPOULOU et al., 2014; LICHT; RAINEY; CLIFFTONI, 1980). Uma generalização dos eventos reprodutivos e sua relação com ciclo hormonal de *Chelonia mydas* pode ser observada na figura 2. Nesta espécie, a vitelogênese ocorre alguns meses antes da migração e dura cerca de 10-12 meses. Similarmente, como ocorre na tartaruga terrestre *Gopherus polyphemus*, o pico de estradiol ocorre no início da vitelogênese. O aumento na concentração de E<sub>2</sub> sugere que este esteroide seja o principal

hormônio que desencadeia o crescimento folicular (NORRIS; LOPEZ, 2011). Os níveis de testosterona tendem a aumentar coincidente com a receptividade do acasalamento, sugerindo que a testosterona realmente tem participação no comportamento reprodutivo das fêmeas (NORRIS; LOPEZ, 2011). Durante o período de nidificação, a concentração de T tende a decrescer conforme as sucessivas oviposturas na temporada. Enquanto isto, o hormônio luteinizante (LH) tende a aumentar no começo do período de nidificação e tem pico no final deste período e no começo da oviposição. É nesse momento que ocorre um pico da progesterona (ROSTAL et al., 2001). Outros estudos realizados nesta espécie têm corroborado tais observações (AL-HABSI et al., 2006).



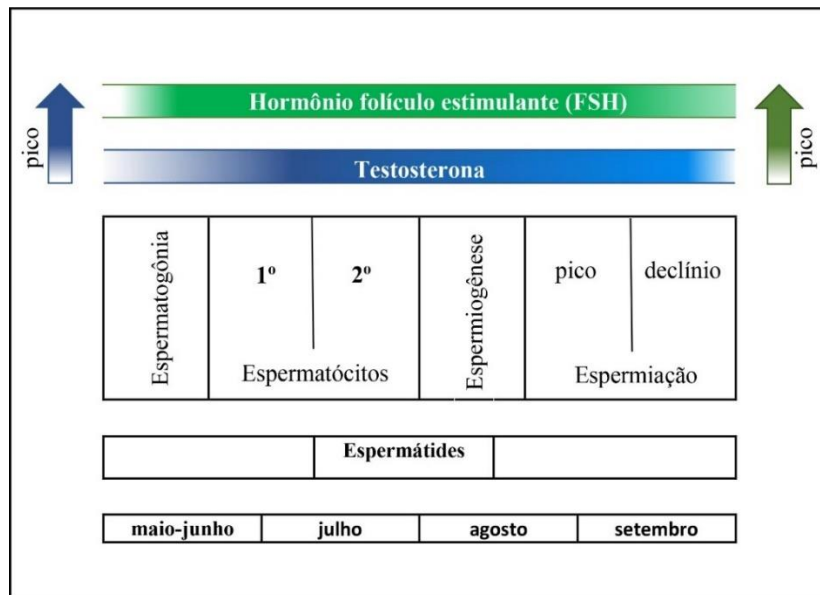
**Figura 2** - Linha do tempo dos eventos reprodutivos e variação dos hormônios sexuais em fêmeas de tartaruga verde, *Chelonia mydas*. A intensidade de cor das figuras indica o pico de concentração dos hormônios sexuais. Modelo adaptado de AL-HABS et al. (2006).

Em *Chelydra serpentina*, uma espécie de tartaruga de água doce, os ciclos gonadais e hormonais foram estudados detalhadamente em ambos os sexos (KLIČKA; MAHMOUD, 1977; MAHMOUD; LICHT, 1997). Esta tartaruga ocorre na América do Norte, e o acasalamento estende-se de março a novembro. Nos machos, entre os meses de abril e maio, os pesos dos testículos diminuem. Porém, a gônada aumenta a partir deste período, contudo volta a diminuir no mês de outubro quando os espermatozoides são transferidos para os epidídimos (WHITE; MURPHY, 1973). O pico de T e FSH ocorre sincronicamente com a espermatogênese e a espermição; entretanto, os níveis de FSH ocorrem antes do que os níveis de testosterona (Figura 3). Para esta espécie, os ciclos ovariano e testicular são mais curtos do que os relatados em outras tartarugas de água doce (MAHMOUD; LICHT, 1997). Mendonça e Licht (1986) encontraram dados similares para tartaruga almiscarada, *Sternotherus odoratus*, no qual foi possível verificar que os níveis de T e FSH são/ maiores de agosto até o final de outubro, no entanto concentrações de LH não foram detectáveis. Em fêmeas de *C. serpentina* em cativeiro, a ovulação é um processo rápido e à medida que os folículos descem para os cornos uterinos, há um aumento significativo de  $E_2$  e  $P_4$

(MAHMOUD; LICHT, 1997). Os folículos ovarianos são pequenos de meados de junho até o final de julho, mas aumentam de tamanho rapidamente em agosto e setembro, atingindo o tamanho ovulatório no final de outubro (WHITE; MURPHY, 1973). Os níveis de testosterona,  $17\beta$ -estradiol e progesterona são altamente correlacionadas com o crescimento folicular e vitelogênese (MAHMOUD; LICHT, 1997).

## 8. Ciclo hormonal em *Podocnemis expansa*

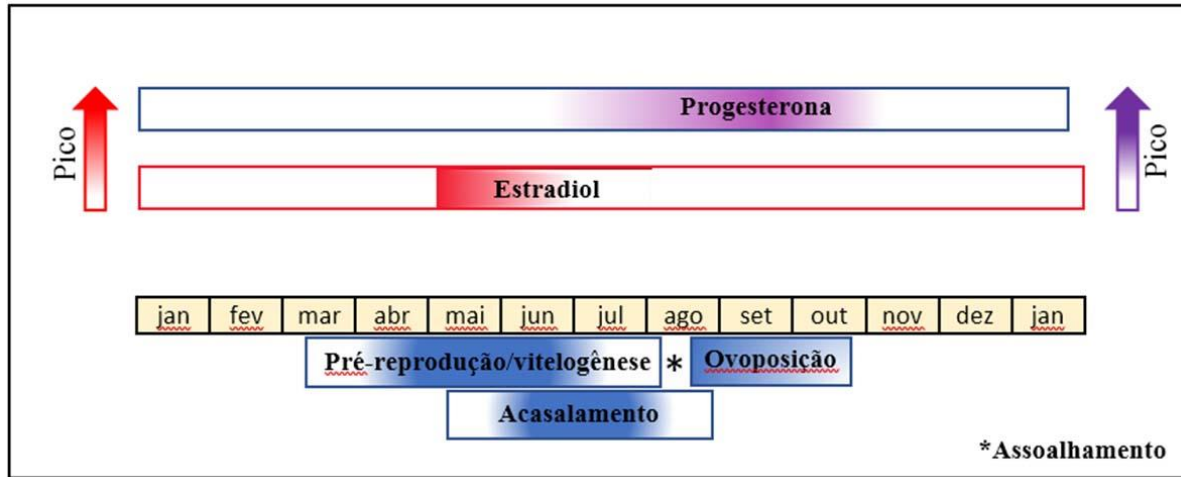
Recentemente, foi publicado o primeiro registro sobre endocrinologia reprodutiva de *P. expansa* (FRENEAU et al., 2017). Os autores avaliaram os níveis de hormônios gonadotróficos, esteroides gonadais, corticosterona e prolactina em animais mantidos em condições de cativeiro. No entanto, deve-se considerar o fato de que os animais foram transferidos do seu local de origem (Estação do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis - IBAMA, Rio meia-ponte, Nerópolis-GO) para um reservatório projetado com banco de areia (Setor experimental de Piscicultura, Goiânia-GO, Universidade Federal de Goiás).



**Figura 3** - Associação entre as fases do ciclo espermatogênico e hormônios reprodutivos de macho de *Chelydra serpentina*. A intensidade de cores nas figuras indica o pico dos hormônios testosterona e folículo estimulante. Modelo adaptado de MAHMOUD; LICHT (1997).

Nas fêmeas, houve um aumento nos níveis de  $17\beta$ -estradiol entre os meses de maio a julho. Em algumas áreas da região amazônica, estes meses correspondem ao pico das águas cheias. Na natureza, durante a cheia, as fêmeas acumulam reservas nutritivas que serão alocadas para as atividades reprodutivas. Portanto, como nos demais répteis, o pico de  $17\beta$ -estradiol nos meses de maio a junho pode coincidir com o período da vitelogênese em *P. expansa*. Por outro lado, os níveis de  $P_4$  apresentaram um aumento no período da seca (entre os meses de julho a outubro) e diminuem na estação chuvosa (novembro a maio). Portanto, nesta espécie, as concentrações de  $E_2$  e  $P_4$  apresentaram uma relação inversa. O papel da progesterona em répteis ainda não é muito claro. Devido a sua ação antigonadotrópica, a  $P_4$  pode atuar na retenção de ovos até que as condições sejam favoráveis (KUCHLING, 1999). Contudo, como informado

anteriormente, este estudo foi realizado em animais transferidos para área experimental, portanto, não se pode afirmar que investimento energético do animal. Além disso, não se sabe ao certo se os animais efetivamente desovaram. Nos machos, os picos das concentrações de testosterona ocorreram nos meses de maio e julho. O pico de T pode coincidir com o período de acasalamento na natureza. Baseados nos resultados registrados acima, uma representação gráfica apresentada na figura 4 sugere como os eventos reprodutivos podem estar associados às variações nos esteroides gonadais de *P. expansa*, e possivelmente, eventos similares podem ocorrer nas outras espécies do gênero *Podocnemis*. Garcez (2009) em seu estudo apresentou um panorama comportamental para *P. expansa* em criadores do Amazonas, avaliando desde a desova até a eclosão. Tais comportamentos podem ser associados aos eventos endócrinos das espécies.



**Figura 4** - Modelo sugestivo entre os eventos reprodutivos e variação nos níveis de esteroides gonadais das tartarugas amazônicas do gênero *Podocnemis*. O modelo foi baseado nos dados de esteroides gonadais de *P. expansa* realizados por Freneau et al. (2017) e Garcez (2009). A intensidade de cores dentro das figuras representa o pico dos eventos reprodutivos e hormonais.

## 9. Conclusão

Como observado para outras espécies de tartarugas, é provável que o padrão da variação hormonal associado ao ciclo reprodutivo também possa ocorrer nas tartarugas amazônicas. Contudo, assim como o comportamento reprodutivo de *P. expansa* é governado pelo pulso hidrológico na Amazônia, muito provavelmente os ciclos hormonais também devem flutuar em função de variáveis ambientais.

Por tanto, a escassez de estudos sobre endocrinologia reprodutiva e comportamento da reprodução das tartarugas amazônicas de vida livre e em cativeiro dificulta a compreensão de como os fatores ambientais (temperatura, precipitação, fotoperíodo, alimentação) afetam o desempenho reprodutivo destas espécies. O conjunto dessas informações podem ser cruciais para as ações de manejo e conservação das tartarugas amazônicas.

## Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do

Amazonas (FAPEAM), a Fundação UNISOL, e ao IBAMA. Somos gratos a Eleyson S. Barboza, Sandra H. Azevedo, José S. Vasconcelos pelo apoio na coleta de informações. Também, agradecemos a todos os voluntários e comunitários que participam do Projeto Pé-de-Pincha.

## Divulgação

Este artigo é inédito e não está sendo considerado para qualquer outra publicação. O(s) autor(es) e revisores não relataram qualquer conflito de interesse durante a sua avaliação. Logo, a revista *Scientia Amazonia* detém os direitos autorais, tem a aprovação e a permissão dos autores para divulgação, deste artigo, por meio eletrônico.

## Referências

- AL-HABSI, A. A. et al. Plasma hormone levels in the green turtles *Chelonia mydas* during peak period of nesting at Ras Al-Hadd-Oman. **Journal of Endocrinology**, v. 191, n. 1, p. 9–14, 2006.
- ALCÂNTARA, A. S. Conservation of freshwater turtles in Amazonia: retrospective and future prospects. **Journal of Coastal Life Medicine**, v. 2, n. 8, p. 666–672, 2014.
- ALHO, C. J. R.; PÁDUA, L. F. M. Sincronia entre o





- regime de vazante do rio e o comportamento de nidificação da tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae). **Acta Amazonica**, v. 12, n. 2, p. 323–326, 1982a.
- ALHO, C. J. R.; PÁDUA, L. F. M. Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae) in Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 60, n. 1, p. 97–103, 1982b.
- ANDRADE, P. C. M. Manejo participativo de quelônios por comunidades da Amazônia. In: MARCHAND, G.; VELDEN, F. VANDER (Eds.). **Olhares cruzados sobre as relações entre seres humanos e animais silvestres na Amazônia (Brasil, Guiana Francesa)**. Manaus: EDUA, 2017. p. 163–192.
- ANDRADE, P. C. M. et al. Panorama da Quelonicultura no Brasil – uma estratégia para conservação das espécies e geração de renda. **Aquaculture Brasil**, v. 22, p. 41–48, 2021.
- BISTA, B.; VALENZUELA, N. Turtle insights into the evolution of the reptilian karyotype and the genomic architecture of sex determination. **Genes**, v. 11, n. 4, p. 1–16, 2020.
- BLANVILLAIN, G. et al. Comparing methods for the assessment of reproductive activity in adult male loggerhead sea turtles *Caretta caretta* at Cape Canaveral, Florida. **Endangered Species Research**, v. 6, n. 1, p. 75–85, 2008.
- BONACH, K. et al. Physical Characteristics of Giant Amazon Turtle (*Podocnemis expansa*) Nests. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 6, n. 2, p. 252–255, 2007.
- BONACH, K. et al. Temperature-sex determination in *Podocnemis expansa* (Testudines, Podocnemididae). **Iheringia - Serie Zoologia**, v. 101, n. 3, p. 151–155, 2011.
- BONACH, K.; PIÑA, C. I.; VERDADE, L. M. Allometry of reproduction of *Podocnemis expansa* in Southern Amazon basin. **Amphibia Reptilia**, v. 27, n. 1, p. 55–61, 2006.
- CADENA, E. A.; BLOCH, J. I.; JARAMILLO, C. A. New Podocnemidid Turtle (Testudines: Pleurodira) from the Middle-Upper Paleocene of South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 2, p. 367–382, 2010.
- CAMPOS-SILVA, J. V. et al. Unintended multispecies co-benefits of an Amazonian community-based conservation programme. **Nature Sustainability**, v. 1, n. 11, p. 650–656, 2018.
- CANTARELLI, V. H.; MALVASIO, A.; VERDADE, L. M. Brazil's *Podocnemis expansa* Conservation Program: Retrospective and Future Directions. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 13, n. 1, p. 124–128, 2014.
- CARVALHO, A. et al. Tartaruga-da-Amazônia e Tracajá: uma revisão bibliográfica acerca do parasitismo e das relações socioambientais. **Natural Resources**, v. 7, n. 2, p. 1–10, 2018.
- CARVALHO, R. C. et al. Morfologia dos órgãos genitais masculinos do Jurará Kinosternon scorpioides (Chelonia: Kinosternidae). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 30, n. 4, p. 289–294, 2010.
- CASTELLO, L.; MACEDO, M. N. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. **Global Change Biology**, v. 22, n. 3, p. 990–1007, 2016.
- CURRYLOW, A. F. et al. Seasonal variations in plasma vitellogenin and sex steroids in male and female Eastern Box Turtles, *Terrapene carolina carolina*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 180, n. 1, p. 48–55, 2013.
- CURRYLOW, A. F. T. et al. Characterization of seasonal reproductive and stress steroid hormones in wild Radiated Tortoises, *Astrochelys radiata*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 253, p. 70–78, 2017.
- DANTAS FILHO, J. V. et al. Cultivo de quelônios promove conservação e o desenvolvimento social e econômico da Amazônia. **Revista Ciência e Saúde Animal**, v. 2, n. 1, p. 1–31, 2020.
- DUGGAN, A. et al. Seasonal variation in plasma lipids, lipoproteins, apolipoprotein A-I and vitellogenin in the freshwater turtle, *Chrysemys picta*. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 130, p. 253–269, 2001.
- DUGGAN, A. E.; CALLARD, I. P. Lipids and lipid-transporting proteins in *Chrysemys picta*: Role of gonadal steroids and growth hormone in intact and hypophysectomized turtles. **General and Comparative Endocrinology**, v. 131, n. 2, p. 176–184, 2003.
- EISEMBERG, C. C. et al. Vulnerability of giant South American turtle (*Podocnemis expansa*) nesting habitat to climate-change-induced alterations to fluvial cycles. **Tropical Conservation Science**, v. 9, n. 4, p. 1–12, 2016.
- FACHÍN-TERÁN, A.; VOGT, R. C.; THORBJARNARSON, J. B. Estrutura populacional, razão sexual e abundância de *Podocnemis sextuberculata* (Testudines, Podocnemididae) na reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazonas, Brasil. **Phyllomedusa**, v. 2, n. 1, p. 43–63, 2003.



- FAGUNDES, C. K. et al. A large scale analysis of threats to the nesting sites of *Podocnemis* species and the effectiveness of the coverage of these areas by the Brazilian Action Plan for Amazon Turtle Conservation. **Journal for Nature Conservation**, v. 61, n. December 2019, p. 125997, 2021.
- FERRARA, C. R. et al. Sound communication and social behavior in an amazonian river turtle (*Podocnemis expansa*). **Herpetologica**, v. 70, n. 2, p. 149–156, 2014.
- FERREIRA JÚNIOR, P. D. Efeitos de Fatores Ambientais na Reprodução de Tartarugas. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 2, p. 319–334, 2009.
- FERREIRA JÚNIOR, P. D.; CASTRO, P. T. A. Geological control of *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis* nesting areas in Javaés River, Bananal Island, Brazil. **Acta Amazonica**, v. 33, n. 3, p. 445–468, 2003.
- FIORI, M. M.; DOS SANTOS, C. F. M. Colonizadores portugueses, tartarugas e peixes-boi: uma história da busca por carne, gordura e combustível na Amazônia do século XVIII. **Dialogos**, v. 17, n. 3, p. 1247–1257, 2013.
- FORERO-MEDINA, G. et al. On the future of the giant South American river turtle *Podocnemis expansa*. **Oryx**, p. 1–8, 2019.
- FRENEAU, G. E. et al. Gonadotrophic, prolactin, corticosterone, and gonadal hormones levels over 15 months in Giant Amazon River Turtles - *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines: Podocnemididae), in captive conditions. **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 2, p. 347–355, 2017.
- GAFFNEY, E. S. et al. Modern turtle origins: the oldest known Cryptodire. **Science (New York)**, v. 237, p. 289–292, 1987.
- GARCEZ, J. R. **Comercialização e reprodução da tartaruga-da-Amazônia (*Podocnemis expansa*) e do tracajá (*Podocnemis unifilis*) em cativeiro no estado do Amazonas**. [s.l.] Universidade Federal do Amazonas, 2009.
- GIST, D. H.; DAWES, S. M.; TUNNER, T. W. Sperm storage in turtles: A male perspective. **Journal of Experimental Zoology**, v. 292, n. 2, p. 180–186, 2001.
- GÓMEZ-SALDARRIAGA, C.; VALENZUELA, N.; CEBALLOS, C. P. Effects of Incubation Temperature on Sex Determination in the Endangered Magdalena River Turtle, *Podocnemis lewyana*. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 15, n. 1, p. 43–53, 2016.
- HAMANN, M. et al. Regional and annual variation in plasma steroids and metabolic indicators in female green turtles, *Chelonia mydas*. **Marine Biology**, v. 148, n. 2, p. 427–433, dez. 2005.
- IKONOMOPOULOU, M. P. et al. Hormone and Metabolite Profiles in Nesting Green and Flatback Turtles: Turtle Species with Different Life Histories. **Advances in Zoology**, p. 1–9, 2014.
- JESSOP, T. S. et al. Interplay between plasma hormone profiles, sex and body condition in immature hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) subjected to a capture stress protocol. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 137, n. 1, p. 197–204, 2004.
- KEMENES, A.; PEZZUTI, J. C. B. Estimate of Trade Traffic of *Podocnemis* (Testudines, Podocnemididae) from the Middle Purus River, Amazonas, Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 6, n. 2, p. 259–262, 2007.
- KLICKA, J.; MAHMOUD, I. Y. The Effects of Hormones on the Reproductive Physiology of the Painted Turtle, *Chrysemys picta*. **General And Comparative Endocrinology**, v. 31, p. 407–413, 1977.
- KOLANDAIVELOO, V. et al. Endoscopy gender determination and reproductive hormone profiles of Painted Terrapins (*Batagur borneoensis*) subjected to ex situ incubation. **The Journal of Veterinary Medical Science**, v. 1, p. 1–21, 2020.
- KUCHLING, G. **The Reproductive Biology of the Chelonia**. 1. ed. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1999. v. 38
- LICHT, P.; RAINEY, W.; CLIFFTONI, K. Serum Gonadotropin and Steroids Associated with Breeding Activities in the Green Sea Turtle, *Chelonia mydas* II. Mating and Nesting in Natural Populations. **General and Comparative Endocrinology**, v. 40, n. 1, p. 116–122, 1980.
- LUBIANA, A.; FERREIRA JÚNIOR, P. D. Pivotal temperature and sexual dimorphism of *Podocnemis expansa* hatchlings (Testudines: Podocnemididae) from Bananal Island, Brazil. **Zoologia**, v. 26, n. 3, p. 527–533, 2009.
- MAGALHÃES, M. S. et al. Embryonic development of the Giant South American River Turtle, *Podocnemis expansa* (Testudines: Podocnemididae). **Zoomorphology**, v. 136, n. 4, p. 523–537, 2017.
- MAHMOUD, I. Y. et al. Detection of low plasma estradiol concentrations in nesting green turtles (*Chelonia mydas*) by HPLC/Ms-Ms. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological**



**Genetics and Physiology**, v. 315 A, n. 3, p. 170–174, 2011.

MAHMOUD, I. Y.; LICHT, P. Seasonal changes in gonadal activity and the effects of stress on reproductive hormones in the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 107, n. 3, p. 359–372, 1997.

MALVASIO, A. et al. Morfometria e histologia das gônadas de machos e fêmeas recém eclodidos de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae). **Acta Scientiarum**, v. 34, n. 1, p. 105–112, 2012.

MARN, N. et al. Environmental effects on growth, reproduction, and life-history traits of loggerhead turtles. **Ecological Modelling**, v. 360, p. 163–178, 24 set. 2017.

MCPHERSON, R. J. et al. Plasma Steroids Associated with Seasonal Reproductive Changes in a Multiclutched Freshwater Turtle, *Sternotherus odoratus*. **General And Comparative Endocrinology**, v. 48, p. 440–451, 1982.

MENDONÇA, M. T.; LICHT, P. Seasonal cycles in gonadal activity and plasma gonadotropin in the musk turtle, *Sternotherus odoratus*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 62, n. 3, p. 459–469, 1986.

MICHALSKI, F. et al. Substrate influences human removal of freshwater turtle nests in the eastern Brazilian Amazon. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 990–1007, 2020.

MOLINA, F. DE B. O comportamento reprodutivo de quelônios. **Biotemas**, v. 5, n. 2, p. 61–72, 1992.

MOLL, E. O. Reproductive cycles and adaptations. In: HARLESS, M.; MORLOCK, H. (Eds.). **Turtles: Perspectives and Research**. New York: John Wiley & Sons, 1979. p. 305–331.

NASCIMENTO, S. P. DO. Observações sobre o comportamento de nidificação de três espécies de *Podocnemis Wagler* (Testudinata, Pelomedusidae) no Baixo Rio Branco, Roraima, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, n. 1, p. 201–204, 2002.

NORRIS, D. O.; LOPEZ, K. H. **Hormones and Reproduction of Vertebrates. Volume 3: Reptiles**. 1. ed. San Diego, CA: Elsevier B.V., 2011.

OTT, J. A. et al. Seasonal changes in sex and adrenal steroid hormones of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). **General and Comparative Endocrinology**, v. 117, n. 2, p. 299–312, 2000.

PANTOJA-LIMA, J. et al. Nest site selection and survival of *Podocnemis* fresh water turtles in low Purus River, Amazon, Brazil. **Revista Colombiana ciencia Animal**, v. 1, n. 1, p. 37–59, 2009.

PANTOJA-LIMA, J. et al. Chain of commercialization of *Podocnemis* spp. turtles (Testudines: Podocnemididae) in the Purus River, Amazon basin, Brazil: Current status and perspectives. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 10, n. 8, p. 1–10, 2014.

PATTERSON, R. W. Reproduction and husbandry of the leopard tortoise (*Geochelone pardalis*) in an alien habitat. **The Journal of the Herpetological Association of Africa**, v. 36, n. 1, p. 75, 1989.

PIGNATI, M. T.; PEZZUTI, J. C. B. Alometria reprodutiva de *Podocnemis unifilis* (Testudines: Podocnemididae) na várzea do baixo rio Amazonas, Santarém, Pará, Brasil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 102, n. 1, p. 48–55, 2012.

RHODIN, A. G. J. et al. Global Conservation Status of Turtles and Tortoises (Order Testudines). **Chelonian Conservation and Biology**, v. 17, n. 2, p. 135–161, 2018.

ROSSOW, J. A. et al. Haemogregarine infections of three species of aquatic freshwater turtles from two sites in Costa Rica. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 2, n. 1, p. 131–135, 2013.

ROSTAL, D. C. et al. Seasonal reproductive cycle of the Kemp's ridley sea turtle (*Lepidochelys kempii*). **General and Comparative Endocrinology**, v. 109, n. 2, p. 232–243, 1998.

ROSTAL, D. C. et al. Changes in gonadal and adrenal steroid levels in the leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) during the nesting cycle. **General and Comparative Endocrinology**, v. 122, n. 2, p. 139–147, 2001.

ROSTAL, D. C.; SPOTILA, J. R. Reproductive physiology of nesting Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) at Las Baulas National Park, Costa Rica. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 2, n. 2, p. 230–236, 1996.

SARKAR, S. et al. Photothermal effects on ovarian growth and function in the soft-shelled turtle *Lissemys punctata punctata*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 274, n. 1, p. 41–55, 1996.

SCHOFIELD, G. et al. Detecting elusive aspects of wildlife ecology using drones: new insights on the mating dynamics and operational sex ratios of sea turtles. **International Journal of Laboratory**



- Hematology**, v. 38, n. 1, p. 42–49, 2016.  
SCHRAMM, B. G.; CASARES, M.; LANCE, V. A. Steroid levels and reproductive cycle of the galapagos tortoise, *Geochelone nigra*, living under seminatural conditions on Santa Cruz Island (Galapagos). **General and Comparative Endocrinology**, v. 114, n. 1, p. 108–120, 1999.  
SCHROEDER, A.; RHEN, T. Role for androgens in determination of ovarian fate in the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 281, p. 7–16, 2019.  
SHELBY, J. A. et al. Seasonal variation in reproductive steroids of male and female yellow-blotched map turtles, *Graptemys flavimaculata*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 119, n. 1, p. 43–51, 2000.  
SHERWOOD, N. M.; WHITTIER, J. M. Gonadotropin-releasing hormone from brains of reptiles: Turtles (*Pseudemys scripta*) and snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). **General and Comparative Endocrinology**, v. 69, n. 3, p. 319–327, 1988.  
SOUZA, R. R.; VOGT, R. C. Incubation Temperature Influences Sex and Hatchling Size in Neotropical Turtle *Podocnemis unifilis*. **Journal of Herpetology**, v. 28, n. 4, p. 453–464, 1994.  
STANFORD, C. B. et al. Turtles and Tortoises Are in Trouble. **Current Biology**, v. 30, n. 12, p. R721–R735, 2020.  
TOMILLO, P. S. et al. The impacts of extreme El Niño events on sea turtle nesting populations. **Climatic Change**, v. 159, n. 2, p. 163–176, 2020.  
TRÁPAGA, R. G.; AGUIRRE, G.; ADEST, G. A. Sex-steroids associated with the reproductive cycle in male and female bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. **Acta Zoológica Mexicana**, v. 80, p. 101–117, 2000.  
TSAI, P.-S.; LICHT, P. In Vivo GnRH Responsiveness of LH Secretion in the Female Turtle, *Trachemys scripta*, in Relation to the Reproductive Stage. **General and Comparative Endocrinology**, v. 90, p. 328–337, 1993.  
VALENTE, A. L. S. et al. Reproductive status of captive Loggerhead sea turtles based on serum levels of gonadal steroid hormones, corticosterone and thyroxin. **Veterinary Journal**, v. 187, n. 2, p. 255–259, 2011.  
VAN DIJK, P. P. et al. Turtle Taxonomy Working Group. Turtles of the World. 7th Ed. Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution with maps, and Conservation Status. **Chelonian Research Monographs**, v. 7, n. 5, p. 329–479, 2014.  
WHITE, J. B.; MURPHY, G. G. The reproductive cycle and sexual dimorphism of the common snapping turtle, *Chelydra serpentina*. **Herpetologica**, v. 29, n. 3, p. 240–246, 1973.  
XIA, Z. R. et al. Evaluating noninvasive methods of sex identification in Green sea turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 10, n. 1, p. 117–123, 2011.