

Editorial. Tolerancia a la anoxia y estrés en tortugas marinas

Javier Hernández Fernández^a

^a Editor Ciencias Biológicas – Revista Mutis

Profesor de la Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia
<https://orcid.org/0000-0001-8442-9266>

Citation: Hernández Fernández, J. (2023). Editorial. Tolerancia a la anoxia y estrés en tortugas marinas. *Mutis*, 13(1). 1- 6.
<https://doi.org/10.21789/22561498.1964>

Copyright: © 2023 por los autores.
Licenciado para *Mutis*. Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la licencia Creative Commons Attribution (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>).

La anoxia es una condición estresante que es extremadamente dañina para la mayoría de los mamíferos, en tanto lidera la supresión de actividad eléctrica en el córtex cerebral, silenciando los receptores AMPA y NMDA e inhibiendo las señales pos-sináptica y pre-sináptica de las neuronas, lo que conduce en pocos minutos a la muerte cerebral (Hochachka *et al.*, 1996; Pérez-Pinzón *et al.*, 1992). En contraste, vertebrados ectotérmicos están extremadamente bien adaptados para sobrevivir a las limitaciones de oxígeno (Hochachka & Lutz, 2001): por ejemplo, las tortugas dulceacuícolas, *Trachemys* y *Crysemys*, permanecen en el fondo de lagos o estanques durante el invierno por hasta dos semanas entre 16 y 18 °C y de 12 a 18 semanas a 3 °C (Krivoruchko & Storey, 2015). Los estudios realizados sobre esta condición en estas tortugas han identificado la expresión de genes que explican, en buena parte, esta adaptación (Keenan *et al.*, 2015).

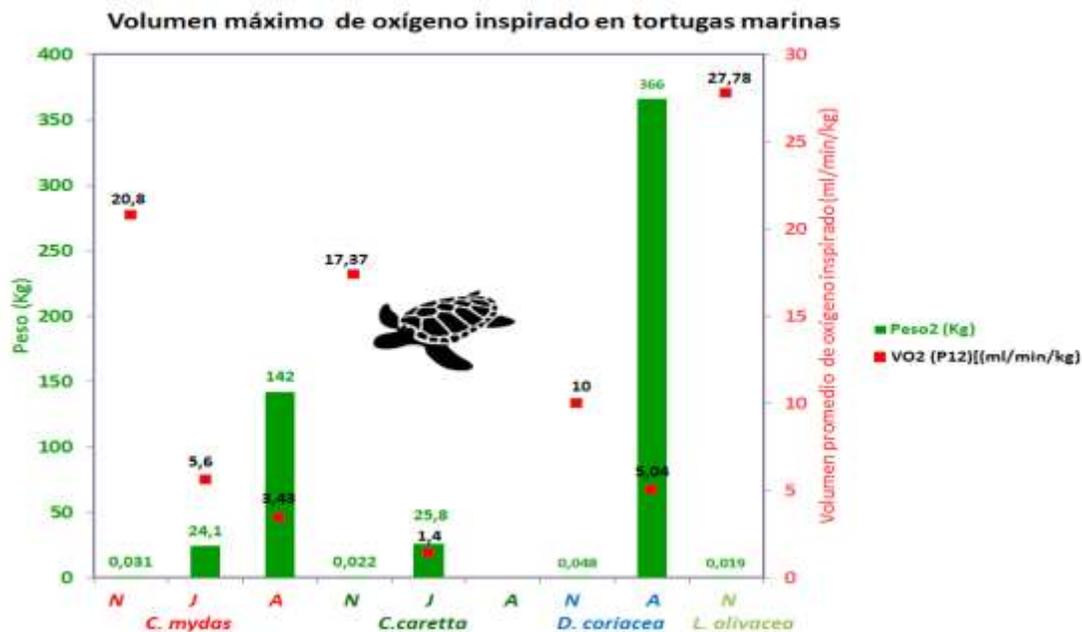
Los constantes trabajos enfocados a descifrar los mecanismos fisiológicos de la respiración de las tortugas marinas (Lutcavage & Lutz, 1991) introdujeron la producción y corroboración de hipótesis planteadas décadas atrás, descripción de hemoglobinas, afinidad gaseosa de la sangre y moléculas que intervienen durante la respiración. Las tortugas marinas tienden a tener grandes volúmenes tidales (cantidad de aire que es desplazado a lo largo de la inhalación y exhalación normal) en comparación con su tamaño, lo que facilita el rápido recambio de gases mientras se encuentran en superficie y regresan rápidamente a bucear (Price *et al.*, 2007). Generalmente, exhiben respiraciones sencillas seguidas de apneas, durando el período no ventilatorio más que el ventilatorio; pueden también ajustar con precisión su gravedad específica para regular la flotabilidad, además de ser nadadores de apnea con alta capacidad anaeróbica y cerebro tolerante a la anoxia (Lutcavage & Lutz, 1991), pulmones altamente elásticos y resistentes y alta capacidad de difusión pulmonar oxigénica, permitiéndoles reducir el tiempo en superficie. La capacidad de almacenamiento de oxígeno incrementa las tasas metabólicas, las cuales disminuyen con el aumento de tamaño de las tortugas (Lutcavage y Lutz, 1991; Price *et al.*, 2007;). Una forma de direccionar o enfocar preguntas para explicar la fisiología del buceo en tortugas es por medio del análisis de relaciones alométricas (cambios de dimensión relativa de las partes corporales correlacionadas con los cambios en el tamaño total). En la Figura 1 se puede observar las relaciones entre masa corporal y volumen de oxígeno ($\text{mg}\cdot\text{min}^{-1}\text{kg}^{-1}$) registrado en neonatos, juveniles y/o adultos de las tortugas verde, cabezona, laud y golfina, por diferentes autores.

Los pulmones pueden potencialmente almacenar una gran cantidad de oxígeno en los animales buceadores, pero esta reserva no está disponible cuando los

pulmones colapsan durante inmersiones profundas o debido a la perfusión del tejido pulmonar. Las especies acuáticas tienen mayor capacidad de almacenamiento por incremento de volumen de sangre o mayores concentraciones de hemoglobina y mioglobina (Lutcavage *et al.*, 1987). El pulmón de las tortugas marinas es complejo al punto de asemejarse a *Varanus*, un reptil carnívoro con alta capacidad aeróbica (Lapennas & Lutz, 1982), pero tienen los menores volúmenes pulmonares masa-específico. Además, tienen superficie respiratoria alargada por bronquios secundarios; de esta forma, la reducción en el volumen total pulmonar no representa necesariamente una desventaja para el intercambio gaseoso (Hochscheid *et al.*, 2007).

El balance entre el metabolismo aeróbico y anaeróbico durante las inmersiones y los niveles de ácido láctico en los tejidos que las tortugas marinas toleran sin alterar su patrón de buceo es un tema interesante que merece investigarse. Contrario al comportamiento esperado en buceadores que respiran aire, las tortugas de caparazón duro descansan en el fondo regularmente por largos períodos durante las etapas demersales de su ciclo de vida (Houghton *et al.*, 2008). Cuando están inmóviles, la frecuencia cardíaca declina a >1% que antes de sumergirse, pero en inserciones cortas no hay bradicardia (Kooyman, 1989); mientras nadan la frecuencia depende de la corriente y rendimiento natatorio (Kooyman, 1989). Se ha observado que *Caretta caretta*, *Chelonia mydas* y *Eretmochelys imbricata* reposan en el lecho marino por más de 30 minutos (Houghton *et al.*, 2008) e incluso durante horas y pueden perdurar con marcados cambios en los niveles de pH y gas en la sangre al bucear (Lapennas & Lutz, 1982; Hochscheid *et al.*, 2007).

Figura 1. Volumen promedio de oxígeno inspirado (VO2) en tortuga verde *C. mydas*; cabezona, *Caretta caretta*; laúd, *D. coriácea*; y golfina, *Lepidochelys olivácea*, a temperaturas entre 20° y 30 °C.

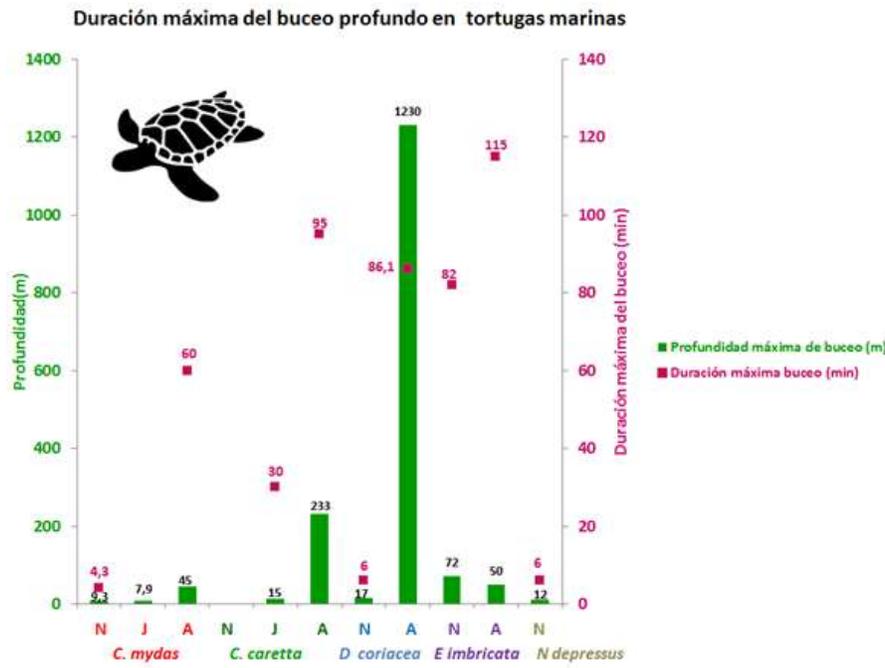


Fuente: adaptado de Williard (2013).

Se cree que, al abandonar las playas, los neonatos de tortugas se mantienen oceánicos durante 7 a 12 años, permaneciendo a la deriva una porción de su vida en altamar (Kobayashi *et al.*, 2014). Los jóvenes oceánicos pasan ~75% del tiempo en profundidades mayores a 5 m en el Atlántico (Bolten, 2003). Polovina *et al.* (2003) estimaron que en el Pacífico pasan hasta ~90% del tiempo a profundidades de hasta 40 m, de los cuales el 75% bucean, en hasta 15 m de profundidad y 40% en superficie. Mientras que Howell *et al.* (2010) encontraron que los jóvenes oceánicos pasan ~90% del tiempo en profundidades de hasta 15 m de los cuales el 80% se ubican sobre los 5 m de profundidad (Kobayashi *et al.*, 2014) (Figura 2).

C. caretta tiende a desarrollar la habilidad para bucear gradualmente con la edad. Esta especie controla la flotabilidad variando el volumen de aire inspirado inmediatamente antes de la inmersión, de tal manera que la duración del buceo y la profundidad alcanzada es mayor entre más volumen de oxígeno sea inspirado (Hochscheid *et al.*, 2007). Para *C. caretta* se han reportado capacidades pulmonares entre 7,9 y 8,9% de la masa corporal, que puede retener hasta un 72% del oxígeno total, calculado en ~22.2 ml kg⁻¹ de peso, a pesar de que las tortugas más pequeñas consumen más de las reservas de oxígeno por unidad de masa que las tortugas más grandes (Lapennas & Lutz, 1982; Hochscheid *et al.*, 2007) (Figura 2).

Figura 2. Profundidad y duración del buceo para tortugas marinas activas (*C. mydas*, tortuga verde, *C. caretta*: cabezona, *D. coriácea*: laud, *E. imbricata*: carey y *N. depressus*: tortuga plana).



Fuente: adaptado de Williard (2013).

Para comprender la fisiología de la respiración durante el buceo en tortugas se han estudiado gran cantidad de mecanismos y proteínas relacionadas con anoxia tolerancia en algunas especies terrestres y de agua dulce; sin embargo, son pocas las investigaciones reportadas en tortugas marinas. Para entender cómo ocurre este fenómeno en este tipo de organismos se han realizado algunos estudios (Figura 3).

Figura 3. Estudios realizados para comprender la fisiología de la respiración durante el buceo en tortugas marinas.



Fuente: elaboración propia

Tolerancia a la anoxia en tortugas dulceacuícolas

Las tortugas tolerantes a la anoxia utilizan varios mecanismos fisiológico-moleculares que les permiten sobrevivir sin oxígeno. Estos incluyen: i) acumulación de grandes reservas de glucógeno en el hígado, que podría utilizarse vía fermentación anaerobia; ii) estrategias bioquímicas para mantener el pH (buffering) o excretar productos finales para minimizar la acidosis que es consecuencia del metabolismo fermentativo anaeróbico (ácido láctico); iii) vías alternativas de catabolismo de carbohidratos anaeróbicos con resultados ventajosos en comparación con la glicólisis que termina en lactato (por ejemplo, mayores rendimientos de ATP y productos finales fácilmente excretados); iv) excelentes defensas antioxidantes para minimizar las lesiones oxidativas cuando el oxígeno es re-introducido; v) aumento de la expresión de genes específicos; y vi) supresión de la tasa metabólica a tan solo 10-20% de la tasa normal aeróbica (Krivoruchko & Storey, 2015). Estudios realizados con tortugas adultas de *Trachemys scripta elegans* y neonatos de *Crysemys picta marginata* han identificado genes que son sobre-expresados bajo anoxia en diferentes órganos de estas tortugas, entre los cuales se incluyen genes mitocondriales codificantes de proteínas de la cadena transportadora de electrones, de proteínas de almacenamiento de hierro, de enzimas antioxidantes, inhibidores de serina proteasas, portadores transmembranales de soluto, proteínas receptoras, de transporte y neurotransmisión y proteínas chaperonas.

Sin embargo, la condición más importante para la supervivencia a la anoxia, no solamente en tortugas sino en otros grupos de animales, resulta ser la disminución acentuada de la tasa metabólica. Esta condición está relacionada con la disminución de todas las formas generadores de ATP y con las funciones metabólicas que utilizan ATP (Storey & Storey, 2004). En el cerebro de tortugas dulceacuícolas, por ejemplo, la actividad de Na⁺ K⁺ ATPasa fue reducida a 30-35% (Hylland *et al.*, 1997). En hepatocitos de estas tortugas esta situación fue más pronunciada, con una disminución del 94% de la

producción de ATP, condición que se refleja en por lo menos cinco procesos: detención de bombas ATPasa ion dependientes, reducción al 90% de la síntesis y degradación de proteínas y gluconeogénesis y síntesis de urea (Hochachka *et al.*, 1996). Por su capacidad para mantenerse en condiciones de anoxia por largos períodos y por el conocimiento obtenido en investigaciones realizadas durante los últimos 20 años, las tortugas dulceacuícolas *Trachemys* y *Crysemys* son consideradas animales modelo de alta tolerancia a la anoxia, en contraposición a organismos más sensibles, como podría ser el caso de la tortuga cabezona.

Los estudios sobre resistencia a la anoxia en tortugas cabezonas son escasos y se conoce muy poco sobre la expresión de genes relacionados, muchísimo menos de los mecanismos fisiológicos y vías metabólicas que expliquen este fenómeno natural.

En tortugas de agua dulce la tolerancia a la anoxia se ha relacionado con la sobre-expresión de varios genes, entre estos: el factor de transcripción Nf-kB, el receptor de transferrina TfR2, proteínas de choque térmico Hsp, la familia de factores de transcripción Fox-O y proteínas de despliegue (UPR) como GPR78.

Referencias

Bolten, A. B. (2003). Active swimmers - passive drifters: the oceanic juvenile stage of loggerheads in the Atlantic system. En P. L. Lutz, J. A. Musick, y Wyneken, J. (eds.), *The biology of sea turtles*, (Vol. II) (pp. 243-257). CRC Press,

Hochachka, P. W., Buck, L. T., Dollt, C. J. & Landt, S. C. (1996). Unifying theory of hypoxia tolerance: Molecular / metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack (oxygen sensing /hypoxia defense/ turtle hepatocytes/ turtle brain). *Biochemistry*, 93, 9493–9498. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.18.9493>

Hochachka, P. W. & Lutz, P. L. (2001). Mechanism, origin, and evolution of anoxia tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 130, 435–459. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00408-0](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00408-0)

Hochscheid, S., McMahon, C. R., Bradshaw, C. J. A., Maffucci, F., Bentivegna, F. & y Hays, G. C. (2007). Allometric scaling of lung volume and its consequences for marine turtle diving performance. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 148, 360-367. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.010>

Houghton, J. D. R., Cedras, A., Myers, A. E., Liebsch, N., Metcalfe, J. D., Mortimer, J. A. & Hays, G. C., (2008). Measuring the state of consciousness in a free-living diving sea turtle. *J Exp Mar Biol Ecol*, 356, 115-120. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.008>

Howell. E., Dutton, P., Polovina, J., Bailey, H., Parker, D. & Balazs, G. H. (2010). Oceanographic influences on the dive behavior of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the North Pacific. *Ocean Mar Biol*, 157, 1011-1026. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1381-0>

Hylland, P., Milton, S., Pek, M., Nilsson, G. E. & L. Lutz, P. (1997). Brain Na⁺/K⁺-ATPase activity in two anoxia tolerant vertebrates: Crucian carp and freshwater turtle. *Neuroscience Letters*, 235, 89-92. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(97\)00727-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(97)00727-1)

Kobayashi, D. R., Farman, R., Polovina, J. J., Parker, D. M., Rice M., & Balazs, G. H. (2014). "Going with the Flow" or Not: Evidence of Positive Rheotaxis in Oceanic Juvenile Loggerhead Turtles (*Caretta caretta*) in the South Pacific Ocean Using Satellite Tags and Ocean Circulation Data. *PLoS One*, 9(8), e103701. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103701>

Kooyman, G. L. (1989). Diverse divers: physiology and behavior, *Zoophysiology*. Vol. 23. Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-642-83602-2_13

Krivoruchko, A. & Storey, K. B. (2015). Turtle anoxia tolerance: Biochemistry and gene regulation. *Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects*, 1850(6), 1188-1196. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2015.02.001>

Lapennas, G. N. y Lutz, P. L. (1982). Oxygen affinity of sea turtle blood. *Resp Physiol*, 48, 59-74. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(82\)90050-0](https://doi.org/10.1016/0034-5687(82)90050-0)

Lutcavage, M. E., y Lutz, P. (1991). Voluntary diving metabolism and ventilation in the loggerhead sea turtle. *J Exp Mar Biol Ecol*, 147(1991), 287-296. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90187-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90187-2)

Lutcavage, M. E., Lutz, P. L. & Baier, H. (1987). Gas exchange in the loggerhead sea turtle *Caretta caretta*. *Journal of experimental biology*, 131(1), 365-372. <https://doi.org/10.1242/jeb.131.1.365>

Pérez-Pinzón, M. A., Rosenthal, M., Lutz, P. L. & Sick, T. J. (1992). Anoxic survival of the isolated cerebellum of the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 162(1), 68-73. <https://doi.org/10.1007/BF00257938>

Polovina, J. J., Howell, E., Parker, D. M. y Balazs, G. H. (2003). Dive-depth distribution of loggerhead (*Carretta carretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) turtles in the central North Pacific: Might deep longline sets catch fewer turtles? *Fishery Bulletin*, 101, 189-193

Price, E. R., Paladino, F. V., Strohl, K. P., Santidrián-T., P., Klann, K. & Spotila, J.R. (2007). Respiration neonate sea turtles. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 146, 422-428. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.034>

Storey, K. B. & Storey, J. M. (2004). Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls. *Biological reviews, Cambridge Philosophical Society*, 79(1), 207-233. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006195>

Williard, A. S. (2013). Physiology as Integrated Systems. En Wyneken, J., Lohmann, K. & Musick, J. (eds.), *The Biology of Sea Turtles* (Vol. 3) (pp. 1-30). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b13895-2>