

Utjecaj temperature na determinaciju spola kornjača

Petricioli, Tea

Undergraduate thesis / Završni rad

2022

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:298301>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-17**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Tea Petricioli

**Utjecaj temperature na determinaciju spola
kornjača**

Završni rad

Zagreb, 2022.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Tea Petricioli

**The effect of temperature on sex
determination in turtles**

Bachelor thesis

Zagreb, 2022.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa *Biologija* na *Zoologijskom zavodu* *Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta* u *Zagrebu*, pod mentorstvom *doc. dr. sc. Zorana Marčića*.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Utjecaj temperature na determinaciju spola kornjača

Tea Petricioli

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Kornjače pripadaju u razred gmazova (Reptilia). Kod većine gmazova prisutna je determinacija spola uvjetovana temperaturom. Determinacija spola dijeli se na genotipski određenu determinaciju spola (GSD) i determinaciju spola određenu okolišnim faktorima (ESD), pod koju spada determinacija spola određena temperaturom (TSD). Unutar skupine kornjača mehanizmi determinacije spola mogu se znatno razlikovati. Kod kornjača su prisutne i TSD i GSD te njihovi različiti tipovi. Na spol kornjača s TSD utječe temperatura tijekom inkubacije te ovisno o temperaturi omjer spolova mladih može varirati. Zbog toga, globalno zatopljenje može imati negativan utjecaj na njihove populacije. Na nekim gnijezdilištima diljem svijeta već je primijećen veći udio ženki u gnijezdima u odnosu na mužjake. Moguće je da će se kornjače s vremenom prilagoditi na promjene no njihova spora evolucija ne ide u prilog toj teoriji. Kornjače su jedna od najugroženijih skupina kralježnjaka. Uzrok njihove ugroženosti je uglavnom čovjek, a globalno zatopljenje je samo jedan od načina kako čovjek negativno utječe na populacije kornjača.

Ključne riječi: Reptilia, mehanizmi determinacije spola, globalno zatopljenje
(21 stranica, 3 slika, 0 tablica, 116 literaturnih navoda, jezik izvornika: Hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: doc. dr. sc. Zoran Marčić

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

The effect of temperature on sex determination in turtles

Tea Petricioli

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Turtles belong to reptiles, phylum Reptilia. Most reptile species exhibit temperature-dependent sex determination. Sex determination is divided into genotypic sex determination (GSD) and environmental sex determination (ESD), which includes temperature-dependent sex determination (TSD). In turtles, the mechanisms of sex determination can vary considerably. In turtles, both TSD and GSD and their different types are present. The sex of turtles with TSD is affected by the temperature during incubation, and depending on the temperature the sex ratio of the hatchlings can vary. Because of this, global warming can have a negative impact on their populations. A higher proportion of females in nests than males has already been observed in some nesting sites around the world. It is possible that the turtles will eventually adapt to the changes, but their slow evolution does not support that theory. Turtles are one of the most endangered groups of vertebrates. The cause of their endangerment are mainly humans. Global warming is only one of the ways in which humans negatively affect turtle populations.

Keywords: Reptilia, sex determination mechanisms, global warming
(21 pages, 3 figures, 0 tables, 116 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: doc. dr. sc. Zoran Marčić

Sadržaj

1. Uvod.....	1
2. Biologija kornjača	2
3. Determinacija spola uvjetovana temperaturom.....	4
3.1. Determinacija spola	4
3.2. Determinacija spola kornjača i ostalih gmazova	6
3.3. Istraživanje determinacije spola uvjetovane temperaturom	9
4. Klimatske promjene.....	10
4.1. Ugroženost kornjača	10
4.2. Globalno zatopljenje i kornjače.....	11
5. Zaključak.....	13
6. Literatura	13
7. Životopis	22

1. Uvod

Kornjače su jedna od najmanjih skupina kralježnjaka s obzirom na raznolikost vrsta. Danas je poznato 486 vrsta kornjača. Ujedno, kornjače su jedna od najugroženijih skupina kralježnjaka (Thomson 2021). Kornjače tj. red Testudines spadaju u razred gmazova (Reptilia) te su jedna od najstarijih skupina danas živućih gmazova. Oviparni su organizmi te jaja polažu na kopnu (Deeming 2004). Determinacija spola gmazova i kornjača budi zanimanje znanstvenika već dugi niz godina zbog svoje specifičnosti i povezanosti s temperaturom. S trenutnim klimatskim promjenama i globalnim zatopljenjem javlja se još veći interes za ovu temu pošto je moguć negativan utjecaj povećanja globalne temperature na kornjače i ostale gmazove (Hawkes i sur. 2009). Postoje dva oblika determinacije spola: genotipski određena determinacija spola (GSD) i determinacija spola određena okolišnim faktorima (ESD), odnosno determinacija spola određena temperaturom (TSD). Kod GSD spol je određen dozom MSD gena, dok kod TSD spol određuju steroidni hormoni i enzim aromataza koji su pod utjecajem temperature. Na taj način, omjer spolova mladih kornjača u gnijezdima je uvjetovan temperaturom inkubacije. Kornjače, kao i većina gmazova, češće imaju TSD kao mehanizam determinacije spola nego GSD (Thépot 2021). Upravo zbog prisutnosti TSD kod kornjača, moguće su negativne posljedice sve viših temperatura uzrokovanih klimatskim promjenama (Hawkes i sur. 2009).

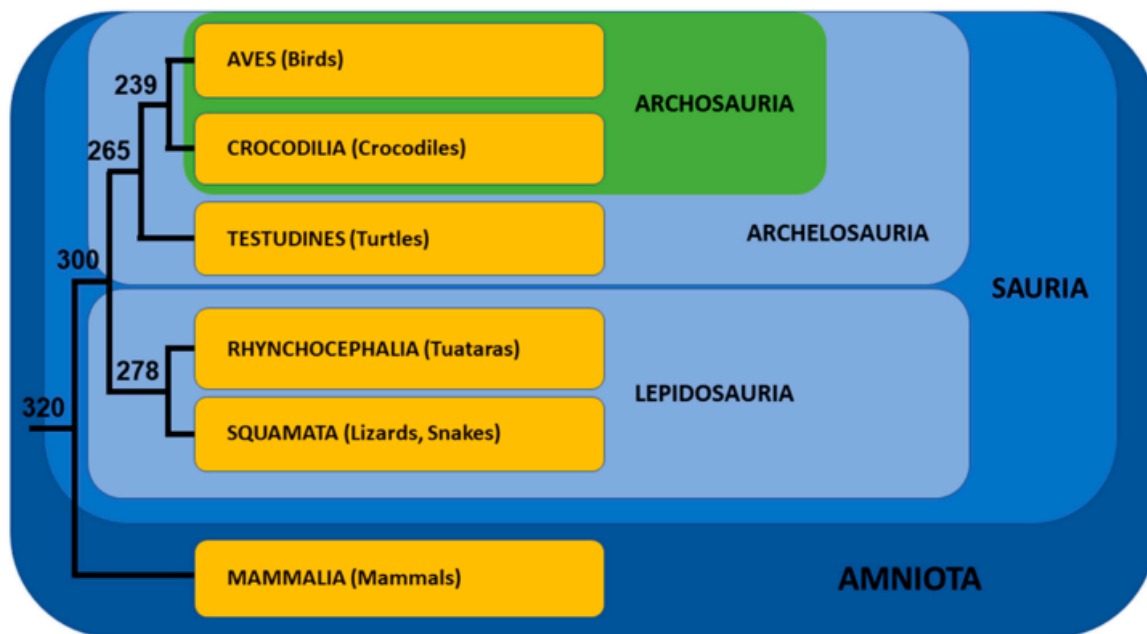
Red Testudines dijeli se na dva podreda: Pleurodira i Cryptodira. U Europi su prisutni samo predstavnici podreda Cryptodira, koji obuhvaća 11 porodica (Thépot 2021). Hrvatska se nalazi na dodiru alpske i mediteranske regije. Zbog svoga je položaja pri vrhu zemalja prema broju vrsta vodozemaca i gmazova (Jelić i sur. 2015). Na području Hrvatske prisutne su čak četiri porodice odnosno šest vrsta kornjača: obična čančara (*Testudo hermanni* Gmelin 1789) (van Dijk i sur. 2004), dvije slatkovodne vrste; barska kornjača (*Emys orbicularis* Linnaeus 1758) (Geissler i Grabert 2019) i riječna kornjača (*Mauremys rivulata* Valenciennes 1833) (Grano i Cattaneo 2017) te dvije vrste morskih kornjača; glavata želva (*Caretta caretta* Linnaeus 1758) (Lazar i sur. 2004a) i zelena želva (*Chelonia mydas* Linnaeus 1758) (Lazar i sur. 2004b). Prisutna je i jedna invazivna vrsta; crvenouha kornjača (*Trachemys scripta* Thurnberg in Schoepff 1792) (Jelić i sur. 2015). Na području Hrvatske moguće je pronaći i sedmoprugu usminjaču (*Dermochelys coriacea* Vandelli 1761) koja samo povremeno posjećuje Jadransko more (Casale i sur. 2003). Glavata želva i zelena želva ne gnijezde se na području Hrvatske (Casale i sur. 2018) već na istočnom Mediteranu (Broderick i sur. 2002), dok se sedmopruga usminjača gnijezdi u tropskim i subtropskim područjima (Hays i sur. 2004). Na području Hrvatske gnijezde se obična čančara (*Testudo hermanni*) (van Dijk i sur. 2004), barska kornjača (*Emys orbicularis*) (Geissler i Grabert 2019), riječna kornjača (*Mauremys rivulata*) (Grano i Cattaneo 2017) i crvenouha kornjača (*Trachemys scripta* Thurnberg in Schoepff 1792) (Jelić i sur. 2015).

Kod sve četiri vrste koje se gnijezde u Hrvatskoj prisutna je TSD (Swingland i Stubbs 1985; Ewert i Nelson 1991; Dorizzi i sur. 1996; Wibbels i sur. 1998).

U ovom radu dan je kratak pregled mehanizama determinacije spola kod kornjača, s naglaskom na determinaciju spola uvjetovanu temperaturom te pregled bioloških karakteristika kornjača povezanih s ovim fenomenom. Proučen je i utjecaj globalnog zatopljenja na populacije kornjača s TSD.

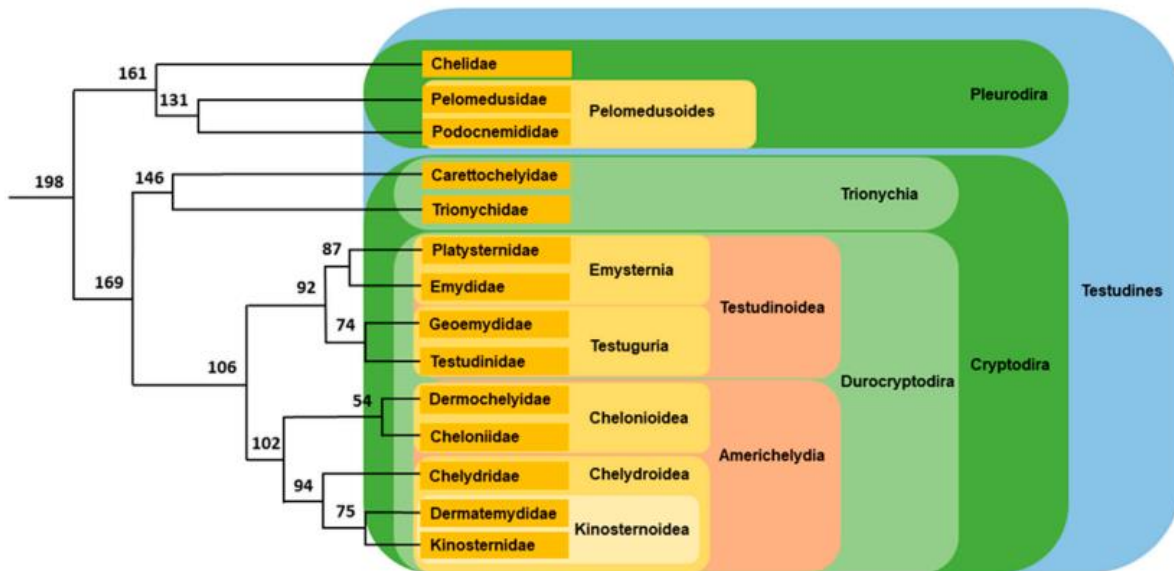
2. Biologija kornjača

Kornjače kao skupina nastale su u trijasu prije 230 milijuna godina. Preživjele su 2 masovna izumiranja, jedno na kraju trijasa i drugo na kraju krede (Thomson 2021). Kornjače (Testudines) su sestrinska skupina Archosauria koja obuhvaća ptice (Aves) i krokodile (Crocodylia). Testudines i Archosauria zajedno čine skupinu Archelosauria koja je sestrinska skupina Lepidosauria. Skupina Lepidosauria obuhvaća prenosnike (Rhynchocephalia) i ljuskaše (Squamata) (Thépot 2021). Prema građi lubanje kornjače se svrstavaju u skupinu Anapsida tj. nemaju nijedan otvor na temporalnom dijelu lubanje. Anapsidna lubanja je najprimitivniji tip lubanje Amniota (Shaffer 2009). Filogenetsko stablo Amniota te svih spomenutih skupina prikazano je na slici 1.



Slika 1. Filogenetsko stablo Amniota: brojevi označavaju vrijeme izraženo u milijunima godina, duljine grana filogenetskog stabla nisu proporcionalne s vremenom, preuzeto od Thépot (2021) i uređeno

Red Testudines tijekom jure razdvojio se na podred Pleurodira (vijovratke) čiji su predstavnici nastanjivali Gondwanu i podred Cryptodira (krijovratke) čiji su predstavnici nastanjivali Lauraziju. Recentni predstavnici podreda Pleurodira prisutni su samo na južnoj polutki te uključuju tri porodice. Podred Cryptodira se dijeli na skupine Trionychia i Durocryptodira. Skupinu Trionychia čine kornjače s kožnim oklopom te obuhvaća 2 porodice. Skupinu Durocryptodira čini 9 porodica podijeljenih u dvije monofiletske skupine: Testudinoidea i Americhelydia (Thépot 2021). Filogenetsko stablo reda Testudines prikazano je na slici 2.



Slika 2. Filogenetsko stablo kornjača: brojevi označavaju vrijeme izraženo u milijunima godina, duljine grana filogenetskog stabla nisu proporcionalne s vremenom, preuzeto od Thépot (2021) i uređeno

Svi gmazovi pa tako i kornjače su ektotermni organizmi što znači da im tjelesna temperatura ovisi o temperaturi okoliša (Seebacher i Franklin 2005), za razliku od endotermnih životinja koje mogu održavati tjelesnu temperaturu relativno visokom i stalnom (Clarke i Pörtner 2010). Brzina metabolizma kornjača u korelaciji je s temperaturom okoliša (Seebacher i Franklin 2005).

Sve kornjače, kao i većina gmazova, oviparni su organizmi tj. polažu jaja. Jaja polažu na kopnu, bez obzira žive li na terestrički ili akvatički način (Deeming 2004). Ženke kornjača pažljivo biraju mjesta za gniježđenje te stražnjim nogama iskopaju rupu. Jaja u gnijezdo polažu na točno određenu dubinu (Lutz i sur. 2002). Nakon određenog perioda inkubacije, mlade morske kornjače odlaze u more te žive u otvorenom moru gdje su sigurnije od predatora te je manji rizik da će ih valovi nasukati na obalu. Nakon dosezanja

spolne zrelosti, morske kornjače vraćaju se gnijezditi svake sezone na istu plažu na kojoj su se izlegle (Luschi i sur. 2003).

3. Determinacija spola uvjetovana temperaturom

3.1. Determinacija spola

Spolno razmnožavanje prisutno je kod svih kralježnjaka. Determinacija spola dijeli se na genotipski određenu determinaciju spola (GSD) i determinaciju spola određenu okolišnim faktorima (ESD). Determinacija spola određena okolišem najčešće se očituje u obliku determinacije spola određene temperaturom (TSD) (Thépot 2021). Za vrste s GSD spol embrija određen je u trenutku oplodnje. Kod TSD razvoj gonada embrija određen je temperaturom, nakon oplodnje tj. tijekom embriogeneze (Bull 1980).

Kod GSD, spol embrija određuje MSD gen tj. glavni gen za determinaciju spola smješten na jednom od dva spolna kromosoma. Doza MSD gena utječe na determinaciju spola. Spol koji ima neparan broj MSD gena je heterogametni spol, dok je drugi spol homogametni spol. Na primjer, ako se MSD gen nalazi na X kromosomu, jedinka muškog spola koja ima samo jedan X kromosom te tako neparan broj MSD gena, biti će heterogametni spol, a jedinka ženskog spola koja ima dva X kromosoma te paran broj MSD gena će biti homogametni spol. U slučajevima heterogametnog muškog spola, spolni kromosom karakterističan za muški spol naziva se Y kromosom, dok je drugi X kromosom. Obrnuto, u slučajevima heterogametnog ženskog spola, spolni kromosom karakterističan za ženke je W, a drugi kromosom je Z kromosom. MSD gen nije specifičan samo za jedan spol već može biti prisutan kod oba spola (Thépot 2021).

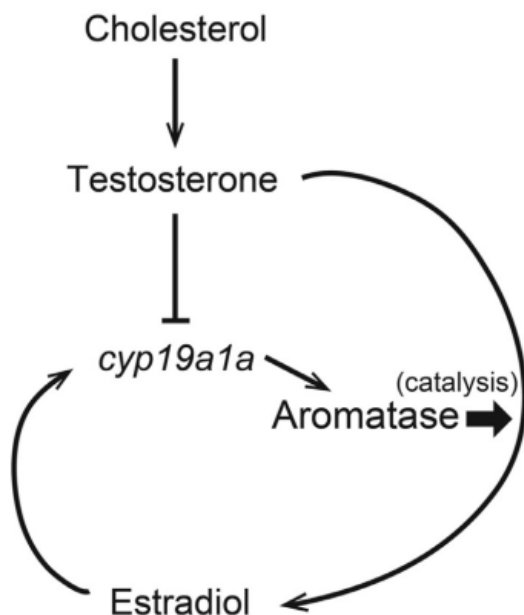
Kod TSD, determinacija spola odvija se tijekom druge trećine inkubacije, pri čemu temperatura okoline potiče diferencijaciju određenih gonada. Taj se period inkubacije naziva period osjetljivosti na temperaturu (TSP) (Yntema i Mrosovsky 1982). Ključni parametri kod TSD su središnja temperatura tj. temperatura pri kojoj ženke i mužjaci nastaju u jednakom omjeru (1:1) te prijelazni raspon temperatura (TRT) pri kojem nastaju mladi oba spola, ali ne u jednakom omjeru. Na temperaturama ispod ili iznad TRT nastaju mladi isključivo jednoga spola (Woolgar i sur. 2013). Temperatura utječe i na trajanje inkubacije; veća temperatura znači kraću inkubaciju (Matsuzawa i sur. 2002).

TSD je prisutna kod riba, vodozemaca i gmazova (Janzen i Paukstis 1991). Postoje tri tipa TSD: MF, FM te FMF tip (Valenzuela i Lance 2004). Tip Ia ili MF (male-female) tip podrazumijeva da se pri niskim temperaturama legu mužjaci, a pri visokim temperaturama ženke. Obrnuto, kod Ib ili FM (female-male) tipa, ženke se legu pri niskim temperaturama, a mužjaci pri visokim. Treći tip tj. II ili FMF (female-male-female) tip producira ženke pri niskim i visokim temperaturama, a mužjake pri srednjim temperaturama

inkubacije. Bez obzira o kojem se tipu TSD radi, pri središnjoj temperaturi uvijek nastaju ženke i mužjaci u omjeru 1:1, a pri TRT nastaju oba spola u različitim omjerima (Mrosofsky i Pieau 1991). Kod FMF tipa postoje dvije različite središnje temperature i dva TRT-a (González i sur. 2019).

Mehanizam TSD bazira se na omjeru androgenih i estrogenih steroidnih hormona te aktivnosti enzima aromataze. Temperatura inkubacije utječe na brzinu aktivnosti aromataze tako da se aktivnost enzima povećava s porastom temperature (osim u slučaju ako je temperatura previsoka te dolazi do denaturacije proteina) (Yamaguchi i Iwasa 2018). Kod embrija inkubiranih na središnjoj temperaturi diferencijacija gonada je usporena u odnosu na embrije inkubirane na temperaturi pri kojoj nastaju samo ženke ili samo mužjaci (Pieau i sur. 1998).

Testosteron, odnosno androgeni steroidni hormon, konstantno nastaje iz kolesterola te se pomoću enzima aromataze prevodi u estradiol, odnosno estrogeni steroidni hormon. Estradiol povećava ekspresiju *cyp19a1a* gena preko aktivnosti *foxl2* gena. S druge strane, testosteron inhibira ekspresiju *cyp19a1a* gena. Ako je u uravnoteženom stanju razina estradiola viša od razine testosterona nastat će jedinka ženskog spola. U obrnutom slučaju, kada je razina testosterona viša od razine estradiola nastat će mužjak (u slučaju MF tipa TSD). MF tip je prisutan kad sinteza aromataze i/ili estradiola pokazuje veću ovisnost o temperaturi nego njihove razgradnja. FM tip prisutan je kod obrnutog procesa; razgradnja aromataze i/ili estradiola više ovisi o temperaturi nego njihova sinteza. Kod FMF tipa moguće je da neki enzimi imaju najveću aktivnost pri srednjoj temperaturi, no potrebno je više istraživanja. Iako je MFM tip u teoriji moguć, jednako koliko i FMF tip, u prirodi ne postoji (Yamaguchi i Iwasa 2018). Mehanizam TSD prikazan je shematski na slici 3.



Slika 3. Mehanizam determinacije spola uvjetovane temperaturom, preuzeto od Yamaguchi i Iwasa (2018) i uređeno

3.2. Determinacija spola kornjača i ostalih gmazova

Gmazovi (Reptilia) su skupina od koje se prvo odvojio razred Mammalia, a potom i razred Aves. Zbog toga su gmazovi ključna skupina za istraživanje evolucije mehanizama determinacije spola kod sisavaca i ptica. Skoro svi vodozemci, svi sisavci i sve ptice imaju GSD, dok većina gmazova ima ESD odnosno TSD (Janzen i Paukstis 1991). Međutim, kod mnogih skupina gmazova spolni kromosomi su jednako stari i stabilni kao kod ptica i sisavaca (Thépot 2021).

Premosnici (Rhynchocephalia) i krokodili (Crocodylia) uopće nemaju spolne kromosome tj GSD, prstenaši (Amphisbaenia) i kornjače (Testudines) rijetko imaju spolne kromosome, dok je kod ljuskaša (Squamata) to česta pojava, a TSD je rijetka pojava (Janzen i Paukstis 1991). S druge strane, TSD je prisutan kod premosnika (Mitchell i sur. 2008), kornjača i krokodila, rijedak u guštera, a nije prisutan kod zmija i prstenaša (za prstenaše je potrebno više istraživanja) (Janzen i Paukstis 1991). FMF tip prisutan je kod svih skupina gmazova s TSD, FM tip nije prisutan kod kornjača, dok je MF tip prisutan samo kod kornjača. Zbog toga se FMF tip smatra ancestralnom karakteristikom (Deeming i Ferguson 1988).

Mehanizmi determinacije spola unutar razreda Reptilia se razlikuju čak i među predstavnicima iste potporodice. Zbog takvih varijacija, smatra se da su GSD i ESD unutar razreda Reptilia evoluirale zasebno,

više puta (Janzen i Paukstis 1991). O evoluciji mehanizama determinacije spola kornjača govori činjenica da se mehanizmi determinacije spola razlikuju među predstavnicima skupine Archelosauria; svi krokodili imaju TSD, sve ptice imaju GSD, a kod kornjača su prisutni različiti mehanizmi. Neke kornjače imaju TSD, neke imaju GSD s X i Y spolnim kromosomima, dok druge imaju GSD sa Z i W spolnim kromosomima. S obzirom da je kod većine kornjača prisutna TSD, smatra se kako je to ancestralna karakteristika, a da se GSD kao mehanizam determinacije spola pojavljivala više puta neovisno tijekom evolucije kornjača (Thépot 2021).

Jedinke skupina gmazova koje imaju duži životni vijek imaju TSD (npr. kornjače i krokodili), a one skupine čije jedinke žive kraće imaju GSD (npr. gušteri) jer vrste s dužim životnim vijekom, unatoč TSD, mogu lakše održavati stabilne populacije i omjere spolova. Kod vrsta s kratkim životnim vijekom nagla promjena u okolišu bi mogla nepovratno poremetiti odnose spolova u populaciji i uzrokovati izumiranje kada bi takve vrste imale TSD umjesto GSD. Ovakve razlike su prisutne i unutar skupina; na primjer, kornjače koje duže žive imaju TSD, dok kornjače koje ne žive toliko dugo imaju GSD (Janzen i Paukstis 1991).

Pod pritiskom prirodne selekcije, TSD ima prednost nad GSD u slučajevima kada temperatura inkubacije različito djeluje na *fitness* mužjaka i ženki (Charnov i Bull 1977). Kod vrste guštera *Amphibolurus muricatus* White 1790, Warner i Shine (2005) pokazali su kako su ženke inkubirane na višim temperaturama veće, a time imaju i veći fekunditet i reproduktivni uspjeh. U istraživanju koje su provodili Gutzke i Crews (1988) na gušteru *Eublepharis macularius* Blyth 1854 pokazano je kako su ženke koje su se izlegle iz jaja inkubiranih na temperaturi koja je bliže temperaturi na kojoj se legu mužjaci imale manji *fitness* u vidu razmnožavanja u odnosu na ostale ženke, inkubirane na temperaturi na kojoj se legu ženke. Inkubacija jedinki na temperaturi koja je idealna za određeni spol, maksimizira *fitness* jedinki toga spola (Warner i Shine 2008). Kod vrsta sa spolnim dimorfizmom, često je spol koji nastaje inkubacijom pri nižoj temperaturi manji od spola koji nastaje inkubacijom na višoj temperaturi (Ewert i Nelson 1991).

Na TSD ne utječe samo temperatura tijekom TSP nego je važna i kumulativna temperatura tijekom cijelog perioda inkubacije. Bull (1985) je pokazao da kod roda *Graptemys* Agassiz, 1857 broj sati u danu tijekom kojih je gnijezdo izloženo temperaturama višim od 30°C je obrnutno proporcionalan s udjelom mužjaka u leglu. S druge strane, Schwarzkopf i Brooks (1985) pokazali su da je udio mužjaka u leglu, roda *Chrysemys* Gray, 1844, proporcionalan broju sati izloženih temperaturama između 20°C i 27,5°C. Na ukupnu temperaturu tijekom inkubacije utječe više faktora; albedo pijeska u kojem se jaja nalaze (Hays i sur. 2001), metaboličko zagrijavanje unutar pijeska (Broderick i sur. 2001), morfologija gnijezda (Ackerman 1997) te sezonske varijacije temperature (Matsuzawa i sur. 2002). Metaboličko zagrijavanje se odvija tijekom zadnje trećine perioda inkubacije (Zbinden i sur. 2006). Na spol embrija mogu utjecati i faktori poput vlažnosti supstrata u kojem se jaja nalaze zbog povezanosti vodnog potencijala i temperature (Gutzke i Paukstis 1983;

Paukstis i sur. 1984; Ackerman i sur. 1985) ili svojstava žumanjka poput pH vrijednosti, volumena, hormonskog sadržaja itd. koja ovise o majci. Zbog ovih faktora moguće su varijacije u omjeru spolova mladih pri određenim temperaturama među različitim populacijama iste vrste (Janzen i Paukstis 1991). Na omjer spolova mladih znatan utjecaj ima i lokacija gnijezda koju ženka odabire. Lokacija gnijezda utječe na izloženost suncu, a time i na temperaturu inkubacije te na vlažnost supstrata. Ponekad se iz gnijezda legu oba spola, dok u većini slučajeva gnijezdom dominira jedan spol (Janzen i Paukstis 1991). Vogt i Bull (1982, 1984) svojim radom na *Graptemys* spp. su pokazali da se gnijezda iz kojih se legu ženke nalaze na plažama izloženim suncu, a gnijezda iz kojih se legu mužjaci se nalaze u gustom vegetaciji, zaklonjena od sunca. U njihovom istraživanju iz 75% gnijezda su se legli mladi samo jednoga spola. Ukupno, omjer spolova populacije ovisi o temperaturi okoliša, ženkinu odabiru mjesta gniježđenja i embrionskim faktorima kontrole determinacije spola (Bull i sur. 1982) te varira s obzirom na geografsku širinu (Janzen i Paukstis 1991).

Među gmazovima, TSD je najistraživanija upravo kod kornjača, zbog lake dostupnosti gnijezda te velikog broja položenih jaja. Još jedna prednost istraživanja TSD na kornjačama je u tome što su sva jaja tijekom polaganja u istom stadiju razvoja tj. sva su u stadiju gastrule, za razliku od nekih drugih skupina gmazova kod kojih jaja u trenutku polaganja mogu biti u različitim stadijima embriogeneze. Zbog toga kod guštera i krokodila TSP počinje ranije nego kod kornjača pošto su embriji prilikom polaganja jaja u odvedenijim fazama razvoja (Janzen i Paukstis 1991), dok se kod kornjača TSP pojavljuje tek u drugoj trećini inkubacije (Yntema i Mrosovsky 1982).

Kod kornjača prevladava TSD, no velik broj vrsta posjeduje GSD. Podred Pleurodira dijeli se na dvije superporodice: Pelomedusoides i Chelidae. Predstavnici Pelomedusoides svi imaju TSD, dok predstavnici Chelidae svi imaju GSD sa slabo diferenciranim spolnim kromosomima, iako su moderna istraživanja nužna kod južnoameričkih vrsta (Thépot 2021). Unutar podreda Cryptodira, skupina Trionychia pokazuje i TSD i GSD. Skupina Durocryptodira dijeli se na skupine Americhelydia i Testudinoidea. Kod Americhelydia dominira TSD, osim kod porodice Kinosternidae kod koje su prisutne i TSD i GSD. Skupina Testudinoidea oobuhvaća četiri porodice: Geoemydidae, Testudinidae, Platysternidae i Emydidae. Porodica Testudinidae ima isključivo TSD, porodice Geoemydidae i Emydidae pokazuju i TSD i GSD, dok je determinacija spola porodice Platysternidae nedovoljno istražena (Thépot 2021).

3.3. Istraživanje determinacije spola uvjetovane temperaturom

Za istraživanje TSD u laboratoriju moguća su tri pristupa: inkubacija jaja pri konstantnoj temperaturi, inkubacija jaja pri oscilirajućim temperaturama te inkubacija s temperaturnom promjenom. Inkubacija jaja pri konstantnoj temperaturi daje podatke koji se mogu koristiti samo kao baza za daljnja istraživanja, pošto se uvjeti u kojima se eksperiment provodi poprilično mogu razlikovati od prirodnih uvjeta inkubacije (Janzen i Paukstis 1991). Podaci dobiveni na taj način važni su za određivanje kod kojih vrsta je TSD prisutna, a kod kojih nije, istraživanje mehanizama ovog procesa te za određivanje TSP pojedinih vrsta. Međutim, za bolje razumijevanje ekologije i evolucije TSD, potrebna su istraživanja koja bolje oponašaju prirodne uvjete inkubacije. Kod eksperimenata s oscilirajućim temperaturama jaja nisu u potpuno zatvorenom sustavu već na njih djeluju i dnevne promjene temperature pa su stoga i dobiveni rezultati sličniji prirodnim uvjetima. Utjecaj dnevnih oscilacija temperature u prirodi razlikuje se među vrstama. Morske kornjače, na primjer, pokazuju male dnevne promjene temperature (Mrosovsky 1982) jer jaja polažu na dubinu do čak 50 cm (Hendrickson 1958). Kod vodenih kornjača dnevne promjene temperatura su znatno veće, pošto jaja ukopavaju na manje dubine (Burger 1976; Pieau 1982; Packard i sur. 1985). Nedostatak eksperimenata s oscilirajućim temperaturama je težina obrade dobivenih podataka, za razliku od eksperimenata s konstantnom temperaturom gdje je obrada podataka jednostavna. Eksperimenti s temperaturnom promjenom uključuju promjenu temperature inkubacije kako bi se ustvrdilo pri kojoj temperaturi se nalazi TSP. Jaja se u početku eksperimenta inkubiraju ili na temperaturi pri kojoj nastaju ženke ili na temperaturi pri kojoj nastaju mužjaci. Zatim se temperatura mijenja na temperaturu pri kojoj nastaju mladi drugoga spola. Promjena temperature može biti ograničena samo na dio inkubacije ili se nakon prve promjene temperatura inkubacije više ne mijenja. (Janzen i Paukstis 1991).

Prepreka u istraživanju TSD je nedostatak spolnog dimorfizma mladih jedinki većine vrsta kornjača pa je teško odrediti dobiveni omjer spolova (Ernst i Barbour 1989). Ipak, kod nekih vrsta spolni dimorfizam vidljiv je i kod tek izlegnutih jedinki, na primjer kod nasrtljive kornjače (*Chelydra serpentina* Linnaeus 1758) (de Solla i sur. 2002). Malo je neinvazivnih metoda određivanja spola mladih koje ne uključuju usmrćivanje jedinki (Delmas i sur. 2008). Kod spolno nezrelih jedinki spol se može odrediti identificiranjem gonada, za što je nažalost potrebno usmrtniti jedinku. Manje invazivna metoda je laparoskopija kojom se može vidjeti gonade jedinke bez da je se usmrti (Ceriani i Wyneken 2008). Za određivanje spola tek izlegnutih kornjača može se ispitivati hormone u horioalantoičkoj tekućini preostaloj u ljuski jajeta, što je neinvazivna metoda određivanja spola (Gross i sur. 1995). Druga neinvazivna metoda je geometrijsko-morfometrijska analiza oblika karapaksa koju su razvili Valenzuela i sur. (2004). U svome istraživanju metodu su primijenili na dvije vrste kornjača, jednu iz podreda Pleurodira, a drugu iz podreda Cryptodira te su s 85% točnosti odredili spol tek izlegnutih jedinki. Metoda je primjenjiva na sve vrste kornjača. Omjer

spolova može se zaključiti i na temelju temperature tijekom inkubacije (Booth i Freeman 2006) pri čemu treba obraćati pažnju na različite faktore koji mogu promijeniti teorijske vrijednosti temperature, kao što su na primjer klima i geografska širina područja na kojem se eksperiment provodi, a vrijednosti središnje temperature mogu se razlikovati i među populacijama iste vrste (Ewert i sur. 2004). Nije nužno mjeriti direktno temperaturu pijeska u gnijezdu jer se temperatura zraka može se pouzdano koristiti za izračunavanje temperature pijeska (Katselidis i sur. 2012).

4. Klimatske promjene

4.1. Ugroženost kornjača

Kornjače su jedna od najugroženijih skupina kralježnjaka. Više od polovice vrsta kornjača je ugroženo (Thomson 2021). Pet od šest vrsta kornjača koje se mogu pronaći na području Hrvatske na globalnoj ili europskoj su razini svrstane kao osjetljive ili ugrožene. Obična čančara (*Testudo hermanni*) je gotovo ugrožena (NT) vrsta na globalnoj razini (IUCN 2004a). Glavata želva (*Caretta caretta*) je osjetljiva (VU) vrsta na globalnoj razini (IUCN 2015a), dok je populacija na Mediteranu svrstana kao najmanje zabrinjavajuća (LC) (IUCN 2015b). Zelena želva (*Chelonia mydas*) na globalnoj razini je svrstana kao ugrožena (EN) vrsta (IUCN 2004b), a sedmopruga usminjača (*Dermochelys coriacea*) je svrstana kao osjetljiva (VU) vrsta na globalnoj razini (IUCN 2013). Barska kornjača (*Emys orbicularis*) na globalnoj razini je gotovo ugrožena (NT) vrsta (IUCN 1996), a riječna kornjača (*Mauremys rivulata*) na razini Europe je proglašena kao najmanje zabrinjavajuća (LC) (IUCN 2004c). Na razini Hrvatske, obična čančara (*Testudo hermanni*) i barska kornjača (*Emys orbicularis*) svrstane su kao gotovo ugrožene (NT) vrste. Glavata želva (*Caretta caretta*) svrstana je kao osjetljiva (VU) vrsta, a riječna kornjača (*Mauremys rivulata*) proglašena je ugroženom (EN) vrstom. Zelena želva (*Chelonia mydas*) i sedmopruga usminjača (*Dermochelys coriacea*) svrstane su kao svojite neprikladne za procjenu (NA) (Jelić i sur. 2015).

Razlozi ugroženosti kornjača većinom su antropogeni. Kornjače gube mjesta za gniježđenje zbog naseljavanja obale, turizma (Kaska i sur. 2010) i erozije obale zbog odvoza pijeska (Synolakis i sur. 2008). Gnijezda često bivaju ugrožena zbog ljudskih aktivnosti na plažama. Zbog svjetlosnog onečišćenja na plažama ženke su dezorijentirane prilikom traženja optimalnog mjesta za polaganje jaja, a tek izlegnute kornjače teže pronalaze put do mora (Katselidis i sur. 2013). Smrtnost morskih kornjača povećana je zbog ribolova i slučajnog ulova (Wallace i sur. 2011). Brojnost morskih (Casale i sur. 2018) i kopnenih kornjača (Ljubisavljević i sur. 2011) je znatno smanjena tijekom 20. stoljeća zbog izlova. Danas je izlov smanjen zbog zakonskih regulativa iako se i dalje prakticira u nekim državama (Nada i Casale 2011). Ljudi i indirektno utječu na ugroženost kornjača jer se zbog ljudi povećavaju populacije potencijalnih predatora

mladih, tek izlegnutih kornjača poput pasa, lisica i galebova (Margaritoulis 1988). Ostali potencijalni indirektni negativni utjecaj ljudi na kornjače su zagađenje mora, osobito plastičnim otpadom i odbačenim ribarskim mrežama (Derraik 2002) te klimatske promjene (Janzen i Paukstis 1991).

4.2. Globalno zatopljenje i kornjače

Usljed globalnog zatopljenja, vrste s TSD imaju pet mogućih scenarija: promjena mehanizma determinacije spola u GSD, promjena geografskog raspona gniježđenja, promjena središnje temperature inkubacije, prilagodba navika gniježđenja te izumiranje, s time da se scenariji nužno međusobno ne isključuju (Janzen i Paukstis 1991). U teoriji, na klimatske promjene i globalno zatopljenje najosjetljivije će biti vrste koje imaju uzak prijelazni raspon temperatura (TRT), jer su manje temperaturne promjene dovoljne da jedan od spolova prevlada unutar populacija (Mitchell i Janzen 2010).

Moguće je da će u populacijama kornjača, biti veći udio ženki (Ackerman 1997). Već postoje dokazi koji potvrđuju ovu pretpostavku. Na više gnijezdilišta diljem svijeta prisutan je veći udio ženki u gnijezdima nego mužjaka; u Australiji (Chu i sur. 2008), Floridi (Mrosofsky i Provanča 1992), Brazilu (Marcovaldi i Chaloupka 2007) i na Mediteranu (Zbinden i sur. 2006). Zabilježeni su udjeli od 60% do 99% ženki u leglima glavate želve (*Caretta caretta*) na gnijezdilištima na Mediteranu (Godley i sur. 2001a; Zbinden i sur. 2007). Gnijezdilišta bliže ekvatoru su u većem riziku od negativnog utjecaja globalnog zatopljenja (Fuentes i sur. 2010) jer su se temperature pijeska na nekim područjima već značajno podigle (Godley i sur. 2001b; Mrosofsky i sur. 2002; Kaska i sur. 2006), toliko da bi samo malo dodatno povećanje temperature uzrokovalo nestabilnost populacija (Matsuzawa i sur. 2002). Već je primjećen trend povećanog omjera ženki u odnosu na mužjake, što su geografske širine bliže ekvatoru (Witt i sur. 2010).

Omjer ženki u odnosu na mužjake ne bi trebao biti veći od 4:1 kako bi populacije bile održive (Hamann i sur. 2007). Moguće je da će se kornjače prilagoditi promjenama tako da će ženke izabirati mjesta za gniježđenje na kojima je niža temperatura ili će kornjače evoluirati u smjeru povećanja središnje temperature tijekom inkubacije. Drugi scenarij je manje vjerojatan pošto su parametri TSD, poput središnje temperature i prijelaznog raspona temperatura, relativno konzervirani unutar vrsta. Evolucija kod kornjača odvija se sporo jer su kornjače organizmi s dugim životnim vijekom te kasnim spolnim sazrijevanjem (Hawkes i sur. 2009). Katselidis i sur. (2012) izračunali su da u slučaju povišenja temperature za maksimalno 4,6°C do 2100. godine, već 2038. godine udio mužjaka u populacijama bio bi 0%. Međutim, u slučaju maksimalnog povišenja temperature za 0,7°C do 2100. godine, očekuje se smanjenje brojnosti mužjaka za 7,6%. Za izračunavanje potencijalnog povišenja temperature koristili su se temperaturnim trendovima u periodu od

1994. do 2010. godine, čime je dobiven maksimalni porast temperature za 4,6°C do 2100. godine te temperaturnim trendovima u periodu od 1835. do 2010. godine, čime je dobiven maksimalni porast temperature za 0,7°C do 2100. godine. Nadalje, Fuentes i sur. (2010) predviđaju 100%-tni udio ženki u populacijama morskih kornjača do 2070. godine. S druge strane, ako je prevelik omjer mužjaka u odnosu na ženke u populacijama, može doći do smanjenja broja ženki zbog ozlijeda nanesenih prilikom udvaranja, kao što je slučaj kod obične čančare na području Grčke (Hailey i sur. 2000).

Temperature zraka su se u posljednjih 30 godina značajno povećale. Primjerice, u periodu od 1995. do 2006. godine, 11 od 12 godina bile su rekordne prema temperaturi zraka (Hawkes i sur. 2009). Na Mediteranu se predviđa porast temperature zraka za 0,7 - 4,6°C, a temperature mora za 1°C (Giorgi i Lionello 2008). Već su zabilježene promjene u sezonalitetu polaganja jaja kod više vrsta životinja, uključujući i kornjače. Početak gniježđenja je pomaknut ranije nego inače (Weishampel i sur. 2004; Pike i sur. 2006; Parmesan 2007; Zhang i sur. 2009). Jedan od uzroka ove pojave je povećanje temperature površinskog sloja mora (Weishampel i sur. 2004). Na kornjače, kao ektotermne organizme, znatno utječe temperatura okoliša. Stoga, povećanje temperature mora utječe na metabolizam gravidnih ženki tako što ubrzava razvitak jaja te potiče raniji početak gniježđenja (Hawkes i sur. 2009). Pomak u periodu gniježđenja može dovesti do izlijeganja mladih dok još nema dovoljno hrane (Sanz 2002).

Globalno zatopljenje moglo bi povećati smrtnost embrija, ako temperature pređu maksimalne vrijednosti pri kojima embriogeneza može funkcionirati (Ackerman 1997). Razvoj embrija pri visokim temperaturama nije linearan nego se naglo povećava, ali zatim krene opadati zbog smanjenja te zatim prestanka aktivnosti enzima (Georges i sur. 2004).

Osim utjecaja na determinaciju spola, globalno zatopljenje može utjecati i na gubitak staništa pogodnog za gniježđenje kornjača. Podizanje razine mora, promjene u klimi i vremenskim pojavama poput sve češćih oluja te promjene u godišnjim dobima, sve su posljedice globalnog zatopljenja koje mogu utjecati na gniježđenje i inkubaciju jaja vrsta s TSD (Hawkes i sur. 2009; Fuentes i sur. 2010; Witt i sur. 2010). S vedrije strane, zbog globalnog zatopljenja kornjače će se moći gniježđiti na većim geografskim širinama. Već je pokazano kako, uslijed gubitka dijela lokacija za gniježđenje, kornjače počinju koristiti nove lokacije, ponekad čak i umjetno napravljene plaže (Hawkes i sur. 2009).

5. Zaključak

Determinacija spola uvjetovana temperaturom prisutna je kod većine gmazova te kod većine kornjača. Proveden je velik broj istraživanja ove pojave na kornjačama i ostalim gmazovima (Thépot 2021) no mnogo je još nerazjašnjenih činjenica. Mehanizam TSD nije još u potpunosti objašnjen (Yamaguchi i Iwasa 2018), a mnogo vrsta kornjača nije uopće istraženo (Thépot 2021). Potrebno je više eksperimenata provedenih u prirodnim uvjetima, poželjno direktno u prirodi, umjesto eksperimenata koji se provode u kontroliranim uvjetima laboratorija, kako bi se dobila što stvarnija slika o ovoj pojavi. Toliko je različitih faktora koji utječu na jaja tijekom inkubacije te ih je teško sve pravilno replicirati u kontroliranim istraživanjima. Istraživanja se ne bi trebala fokusirati samo na utjecaj temperature već i na ostale čimbenike koji mogu utjecati na omjer spolova. Dobro razumijevanje funkcioniranja mehanizma i pojedinih parametara TSD važno kako bi se moglo što točnije pretpostaviti kako će globalno zatopljenje utjecati na omjere spolova kornjača i svih ostalih organizama s TSD te zatim djelovati kako bi ih se zaštitilo. TSD je prisutna kod sve tri vrste kornjača koje se gnijezde na području Hrvatske (Swingland i Stubbs 1985; Ewert i Nelson 1991; Dorizzi i sur. 1996), što znači da klimatske promjene mogu imati utjecaj i na naše autohtone vrste. Potrebna su istraživanja na području Hrvatske kako bi se ustvrdilo kako globalno zatopljenje utječe na autohtone vrste, s naglaskom na vrste koje se gnijezde na području Hrvatske, odnosno obična čančara (*Testudo hermanni*) (van Dijk i sur. 2004), barska kornjača (*Emys orbicularis*) (Geissler i Grabert 2019) i riječna kornjača (*Mauremys rivulata*) (Grano i Cattaneo 2017). Stabilne populacije kornjača važne su za normalno funkcioniranje morskih, ali i kopnenih ekosustava (Rees i sur. 2016).

6. Literatura

Ackerman, R. A. (1997). The nest environment and the embryonic development of sea turtles. In *The biology of sea turtles* (pp. 83-106). CRC Press.

Ackerman, R. A., Seagrave, R. C., Dmi'el, R., & Ar, A. (1985). Water and heat exchange between parchment-shelled reptile eggs and their surroundings. *Copeia*, 703-711.

Booth, D. T., & Freeman, C. (2006). Sand and nest temperatures and an estimate of hatchling sex ratio from the Heron Island green turtle (*Chelonia mydas*) rookery, Southern Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 25(4), 629-633.

Broderick, A. C., Glen, F., Godley, B. J., & Hays, G. C. (2002). Estimating the number of green and loggerhead turtles nesting annually in the Mediterranean. *Oryx*, 36(3), 227-235.

Broderick, A. C., Godley, B. J., & Hays, G. C. (2001). Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(2), 161-170.

Bull, J. J. (1980). Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology*, 55(1), 3-21.

Bull, J. J. (1985). Sex ratio and nest temperature in turtles: comparing field and laboratory data. *Ecology*, 66(4), 1115-1122.

Bull, J. J., Vogt, R. C., & McCoy, C. J. (1982). Sex determining temperatures in turtles: a geographic comparison. *Evolution*, 326-332.

Burger, J. (1976). Temperature relationships in nests of the northern diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin terrapin*. *Herpetologica*, 412-418.

Casale, P., Broderick, A. C., Camiñas, J. A., Cardona, L., Carreras, C., Demetropoulos, A., ... & Türkozan, O. (2018). Mediterranean sea turtles: current knowledge and priorities for conservation and research. *Endangered species research*, 36, 229-267.

Casale, P., Nicolosi, P., Freggi, D., Turchetto, M., & Argano, R. (2003). Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Italy and in the Mediterranean basin. *Herpetological Journal*, 13(3), 135-140.

Ceriani, S. A., & Wyneken, J. (2008). Comparative morphology and sex identification of the reproductive system in formalin-preserved sea turtle specimens. *Zoology*, 111(3), 179-187.

Charnov, E. L., & Bull, J. (1977). When is sex environmentally determined?. *Nature*, 266(5605), 828-830.

Chu, C. T., Booth, D. T., Limpus, C. J. (2008). Estimating the sex ratio of loggerhead turtle hatchlings at Mon Repos rookery (Australia) from nest temperatures. *Australian Journal of Zoology*, 56(1), 57-64.

Clarke, A., & Pörtner, H. O. (2010). Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy. *Biological Reviews*, 85(4), 703-727.

Deeming, D. C. (2004). Post hatching phenotypic effects of incubation in reptiles. *Reptilian incubation: environment, evolution and behaviour*. Nottingham University Press., 221-228.

Deeming, D. C., & Ferguson, M. W. J. (1988). Environmental regulation of sex determination in reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 322(1208), 19-39.

Delmas, V., Prevot-Julliard, A. C., Pieau, C., & Girondot, M. (2008). A mechanistic model of temperature-dependent sex determination in a chelonian: the European pond turtle. *Functional Ecology*, 22(1), 84-93.

- Derraik, J. G. (2002). The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine pollution bulletin*, 44(9), 842-852.
- de Solla, S. R., Bishop, C. A., & Brooks, R. J. (2002). Sexually dimorphic morphology of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*) from contaminated and reference sites in the Great Lakes and St. Lawrence River basin, North America. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, 21(5), 922-929.
- Dorizzi, M., Richard-Mercier, N., & Pieau, C. (1996). The ovary retains male potential after the thermosensitive period for sex determination in the turtle *Emys orbicularis*. *Differentiation*, 60(4), 193-201.
- Ernst, C. H., Barbour, R. W., & Altenburg, R. G. M. (1989). *Turtles of the World* (Vol. 272). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Ewert, M. A., Etchberger, C. R., & Nelson, C. E. (2004). Turtle sex-determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*, 21-32.
- Ewert, M. A., & Nelson, C. E. (1991). Sex determination in turtles: diverse patterns and some possible adaptive values. *Copeia*, 50-69.
- Fuentes, M. M. P. B., Limpus, C. J., & Hamann, M. (2010). Vulnerability of sea turtle nesting grounds to climate change. *Global Change Biology*, 17(1), 140-153.
- Geissler, P., & Grabert, M. (2019). New herpetofaunal data from Cres Island, Croatia. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici*, 28(1), 161-165.
- Georges, A., Doody, S., Beggs, K., & Young, J. (2004). Thermal models of TSD under laboratory and field conditions. *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*, 79-89.
- Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and planetary change*, 63(2-3), 90-104.
- Godley, B. J., Broderick, A. C., Downie, J. R., Glen, F., Houghton, J. D., Kirkwood, I., ... & Hays, G. C. (2001a). Thermal conditions in nests of loggerhead turtles: further evidence suggesting female skewed sex ratios of hatchling production in the Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 263(1), 45-63.
- Godley, B. J., Broderick, A. C., & Mrosovsky, N. (2001b). Estimating hatchling sex ratios of loggerhead turtles in Cyprus from incubation durations. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 195-201.

- González, E. J., Martínez-López, M., Morales-Garduza, M. A., García-Morales, R., Charruau, P., & Gallardo-Cruz, J. A. (2019). The sex-determination pattern in crocodylians: A systematic review of three decades of research. *Journal of Animal Ecology*, 88(9), 1417-1427.
- Grano, M., & Cattaneo, C. (2017). The Balkan Terrapin *Mauremys rivulata* (Valenciennes in Bory de Saint-Vincent, 1833)(Testudines Geoemydidae) in the Ae-gean island of Chalki: native or introduced?. *Biodiversity Journal*, 8, 851-854.
- Gross, T. S., Crain, D. A., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., & Carthy, R. R. (1995). Identification of sex in hatchling loggerhead turtles (*Caretta caretta*) by analysis of steroid concentrations in chorioallantoic/amniotic fluid. *General and comparative endocrinology*, 99(2), 204-210.
- Gutzke, W. H. N., & Crews, D. (1988). Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile. *Nature*, 332(6167), 832-834.
- Gutzke, W. H., & Paukstis, G. L. (1983). Influence of the hydric environment on sexual differentiation of turtles. *Journal of Experimental Zoology*, 226(3), 467-469.
- Hailey, A., & Willemsen, R. E. (2000). Population density and adult sex ratio of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: evidence for intrinsic population regulation. *Journal of Zoology*, 251(3), 325-338.
- Hamann, M., Limpus, C. J., & Read, M. A. (2007). Vulnerability of marine reptiles to climate change in the Great Barrier Reef. In *Climate change and the Great Barrier Reef: A vulnerability assessment* (pp. 465-497). Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office.
- Hawkes, L. A., Broderick, A. C., Godfrey, M. H., & Godley, B. J. (2009). Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research*, 7(2), 137-154.
- Hays, G. C., Ashworth, J. S., Barnsley, M. J., Broderick, A. C., Emery, D. R., Godley, B. J., ... & Jones, E. L. (2001). The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos*, 93(1), 87-94.
- Hays, G. C., Houghton, J. D., & Myers, A. E. (2004). Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature*, 429(6991), 522-522.
- Hendrickson, J. R. (1958). The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.) in Malaya and Sarawak. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 130, No. 4, pp. 455-535). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.

- IUCN (1996) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/7717/97292665> (pristupljeno 31. 8. 2022.).
- IUCN (2004a) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/21648/176604335> (pristupljeno 28. 8. 2022.).
- IUCN (2004b) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/4615/11037468> (pristupljeno 28. 8. 2022.).
- IUCN (2004c) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/158470/5200041> (pristupljeno 31. 8. 2022.).
- IUCN (2013) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/6494/43526147> (pristupljeno 28. 8. 2022.).
- IUCN (2015a) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/3897/119333622> (pristupljeno 28. 8. 2022.).
- IUCN (2015b) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.
<https://www.iucnredlist.org/species/83644804/83646294> (pristupljeno 28. 8. 2022.).
- Janzen, F. J., & Paukstis, G. L. (1991). Environmental sex determination in reptiles: ecology, evolution, and experimental design. *The Quarterly review of biology*, 66(2), 149-179.
- Jelić, D., Kuljerić, M., Koren, T., Treer, D., Šalamon, D., Lončar, M., ... & Jelić, K. (2015). Crvena knjiga vodozemaca i gmazova Hrvatske. *Ministarstvo zaštite okoliša i prirode, Državni zavod za zaštitu prirode i Hrvatsko herpetološko društvo HYLA, Zagreb*.
- Kaska, Y., Başkale, E., Urhan, R., Katılmış, Y., Gidiş, M., Sarı, F., ... & Özkul, M. (2010). Natural and anthropogenic factors affecting the nest-site selection of Loggerhead Turtles, *Caretta caretta*, on Dalaman-Sarıgerme beach in South-west Turkey: (Reptilia: Cheloniidae). *Zoology in the Middle East*, 50(1), 47-58.
- Kaska, Y., Ilgaz, Ç., Özdemir, A., Başkale, E., Türkozan, O., Baran, İ., & Stachowitsch, M. (2006). Sex ratio estimations of loggerhead sea turtle hatchlings by histological examination and nest temperatures at Fethiye beach, Turkey. *Naturwissenschaften*, 93(7), 338-343.
- Katselidis, K. A., Schofield, G., Stamou, G., Dimopoulos, P., & Pantis, J. D. (2012). Females first? Past, present and future variability in offspring sex ratio at a temperate sea turtle breeding area. *Animal Conservation*, 15(5), 508-518.

- Katselidis, K. A., Schofield, G., Stamou, G., Dimopoulos, P., & Pantis, J. D. (2013). Evidence-based management to regulate the impact of tourism at a key marine turtle rookery on Zakynthos Island, Greece. *Oryx*, 47(4), 584-594.
- Lazar, B., Casale, P., Tvrtkovic, N., Kozul, V., Tutman, P., & Glavic, N. (2004b). The presence of the green sea turtle, *Chelonia mydas*, in the Adriatic Sea. *Herpetological Journal*, 14, 143-148.
- Lazar, B., Margaritoulis, D., & Tvrtković, N. (2004a). Tag recoveries of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* in the eastern Adriatic Sea: implications for conservation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(2), 475-480.
- Ljubisavljević, K., Džukić, G., & Kalezić, M. L. (2011). The commercial export of the land tortoises (*Testudo* spp.) from the territory of the former Yugoslavia: a historical review and the impact of overharvesting on wild populations. *North-Western Journal of Zoology*, 7(2).
- Luschi, P., Hays, G. C., & Papi, F. (2003). A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos*, 103(2), 293-302.
- Lutz, P. L., Musick, J. A., & Wyneken, J. (2002). *The biology of sea turtles, Volume II*. CRC press.
- Marcovaldi, M. Â., & Chaloupka, M. (2007). Conservation status of the loggerhead sea turtle in Brazil: an encouraging outlook. *Endangered Species Research*, 3(2), 133-143.
- Margaritoulis, D. (1988). Nesting of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* on the shores of Kiparissia Bay, Greece, in 1987. *Mesogee*, 48, 59-65.
- Matsuzawa, Y., Sato, K., Sakamoto, W., & Bjorndal, K. (2002). Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology*, 140(3), 639-646.
- Mitchell, N. J., & Janzen, F. J. (2010). Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development*, 4(1-2), 129-140.
- Mitchell, N. J., Kearney, M. R., Nelson, N. J., & Porter, W. P. (2008). Predicting the fate of a living fossil: how will global warming affect sex determination and hatching phenology in tuatara?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2185-2193.
- Mrosovsky, N. (1982). Sex ratio bias in hatchling sea turtles from artificially incubated eggs. *Biological Conservation*, 23(4), 309-314.

- Mrosovsky, N., Kamel, S., Rees, A. F., & Margaritoulis, D. (2002). Pivotal temperature for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. *Canadian Journal of Zoology*, 80(12), 2118-2124.
- Mrosovsky, N., & Pieau, C. (1991). Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia*, 12(2), 169-179.
- Mrosovsky, N., & Provancha, J. (1992). Sex ratio of hatchling loggerhead sea turtles: data and estimates from a 5-year study. *Canadian Journal of Zoology*, 70(3), 530-538..
- Nada, M., & Casale, P. (2011). Sea turtle bycatch and consumption in Egypt threatens Mediterranean turtle populations. *Oryx*, 45(1), 143-149.
- Packard, G. C., Paukstis, G. L., Boardman, T. J., & Gutzke, W. H. (1985). Daily and seasonal variation in hydric conditions and temperature inside nests of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology*, 63(10), 2422-2429.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global change biology*, 13(9), 1860-1872.
- Paukstis, G. L., Gutzke, W. H., & Packard, G. C. (1984). Effects of substrate water potential and fluctuating temperatures on sex ratios of hatchling painted turtles (*Chrysemys picta*). *Canadian journal of zoology*, 62(8), 1491-1494.
- Pieau, C. (1982). Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emydidae). *Journal of Experimental Zoology*, 220(3), 353-360.
- Pieau, C., Dorizzi, M., Richard-Mercier, N., & Desvages, G. (1998). Sexual differentiation of gonads as a function of temperature in the turtle *Emys orbicularis*: endocrine function, intersexuality and growth. *Journal of Experimental Zoology*, 281(5), 400-408.
- Pike, D. A., Antworth, R. L., & Stiner, J. C. (2006). Earlier nesting contributes to shorter nesting seasons for the loggerhead seaturtle, *Caretta caretta*. *Journal of Herpetology*, 40(1), 91-94.
- Rees, A. F., Alfaro-Shigueto, J., Barata, P. C. R., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., Bourjea, J., ... & Godley, B. J. (2016). Are we working towards global research priorities for management and conservation of sea turtles?. *Endangered Species Research*, 31, 337-382.
- Sanz, J. J. (2002). Climate change and birds: have their ecological consequences already been detected in the Mediterranean region?. *Ardeola*, 49(1), 109-120.

- Schwarzkopf, L., & Brooks, R. J. (1985). Sex determination in northern painted turtles: effect of incubation at constant and fluctuating temperatures. *Canadian Journal of Zoology*, 63(11), 2543-2547.
- Seebacher, F., & Franklin, C. E. (2005). Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 175(8), 533-541.
- Shaffer, H. B. (2009). Turtles (Testudines). *The timetree of life*, 398, 401.
- Swingland, I. R., & Stubbs, D. (1985). The ecology of a Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): reproduction. *Journal of Zoology*, 205(4), 595-610.
- Synolakis, C. E., Kalligeris, N., Foteinis, S., & Voukouvalas, E. (2008). The plight of the beaches of Crete. In *Solutions to Coastal Disasters 2008* (pp. 495-506).
- Thépot, D. (2021). Sex Chromosomes and Master Sex-Determining Genes in Turtles and Other Reptiles. *Genes*, 12(11), 1822.
- Thomson, S. A. (2021). Turtles of the world: annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 20(2), 225-228.
- Valenzuela, N., Adams, D. C., Bowden, R. M., & Gauger, A. C. (2004). Geometric morphometric sex estimation for hatchling turtles: a powerful alternative for detecting subtle sexual shape dimorphism. *Copeia*, 2004(4), 735-742.
- Valenzuela, N., & Lance, V. A. (2004). Temperature-dependent sex determination. *Reptilian incubation: environment, evolution and behaviour*, 211-227.
- van Dijk, P. P., Corti, C., Mellado, V. P., & Cheylan, M. (2004). *Testudo hermanni*. *The IUCN red list of threatened species*.
- Vogt, R. C., & Bull, J. J. (1982). Temperature controlled sex-determination in turtles: ecological and behavioral aspects. *Herpetologica*, 156-164.
- Vogt, R. C., & Bull, J. J. (1984). Ecology of hatchling sex ratio in map turtles. *Ecology*, 65(2), 582-587.
- Wallace, B. P., DiMatteo, A. D., Bolten, A. B., Chaloupka, M. Y., Hutchinson, B. J., Abreu-Grobois, F. A., ... & Mast, R. B. (2011). Global conservation priorities for marine turtles. *PloS one*, 6(9), e24510.
- Warner, D. A., & Shine, R. (2005). The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: experimental tests with a short-lived lizard. *Evolution*, 59(10), 2209-2221.

- Warner, D. A., & Shine, R. (2008). The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature*, *451*(7178), 566-568.
- Weishampel, J. F., Bagley, D. A., & Ehrhart, L. M. (2004). Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology*, *10*(8), 1424-1427.
- Wibbels, T., Cowan, J., & LeBoeuf, R. (1998). Temperature-dependent sex determination in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta*. *Journal of Experimental Zoology*, *281*(5), 409-416.
- Witt, M. J., Hawkes, L. A., Godfrey, M. H., Godley, B. J., & Broderick, A. C. (2010). Predicting the impacts of climate change on a globally distributed species: the case of the loggerhead turtle. *Journal of Experimental Biology*, *213*(6), 901-911.
- Woolgar, L., Trocini, S., & Mitchell, N. (2013). Key parameters describing temperature-dependent sex determination in the southernmost population of loggerhead sea turtles. *Journal of experimental marine biology and ecology*, *449*, 77-84.
- Yamaguchi, S., & Iwasa, Y. (2018). Temperature-dependent sex determination, realized by hormonal dynamics with enzymatic reactions sensitive to ambient temperature. *Journal of theoretical biology*, *453*, 146-155.
- Yntema, C. L., & Mrosovsky, N. (1982). Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. *Canadian Journal of Zoology*, *60*(5), 1012-1016.
- Zbinden, J. A., Davy, C., Margaritoulis, D., & Arlettaz, R. (2007). Large spatial variation and female bias in the estimated sex ratio of loggerhead sea turtle hatchlings of a Mediterranean rookery. *Endangered Species Research*, *3*(3), 305-312.
- Zbinden, J. A., Margaritoulis, D., & Arlettaz, R. (2006). Metabolic heating in Mediterranean loggerhead sea turtle clutches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *334*(1), 151-157.
- Zhang, F., Li, Y., Guo, Z., & Murray, B. R. (2009). Climate warming and reproduction in Chinese alligators. *Animal Conservation*, *12*(2), 128-137.

7. Životopis

Rođena sam 2. ožujka 2001. godine u Zadru. Maturirala sam 2019. godine u Gimnaziji Jurja Barakovića u Zadru te iste godine upisala preddiplomski studij biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu. Članica sam Udruge studenata biologije BIUS te u sklopu udruge voditeljica sam Biofoto sekcije. Volontirala sam u Udruzi Hyla akademske godine 2021./2022.