



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
Integral Regional, Unidad Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de los
Recursos Naturales

Biodiversidad del Neotrópico

**“ESTADO ACTUAL DE LA POBLACIÓN Y EVALUACIÓN DE LA
TEMPERATURA EN LOS NIDOS DEL COCODRILO AMERICANO
(*Crocodylus acutus*, REPTILIA: CROCODYLIDAE) EN UNA
LAGUNA DE LA COSTA CENTRAL DE OAXACA, MÉXICO”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:
BIÓL. RENÉ BARRAGÁN LARA

DIRECTORES DE TESIS
DR. EMILIO MARTÍNEZ RAMÍREZ
M. EN C. JESÚS GARCÍA GRAJALES

Santa Cruz Xoxocotlan, Oaxaca, México

NOVIEMBRE 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 8 del mes de noviembre del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA

para examinar la tesis titulada:

Estado actual de la población y evaluación de la temperatura en los nidos del cocodrilo americano (Crocodylus acutus, Reptilia: Crocodylidae) en una laguna de la costa central de Oaxaca, México

Presentada por el alumno:

Barragán
Apellido paterno
Nombre(s) René

Lara
Apellido materno

Con registro:

B	1	6	0	2	1	8
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

Dr. Emilio Martínez Ramírez

M. en C. Jesús García Grajales

Dr. John Newhall Williams

Dr. Gustavo Hinojosa Arango

M. en C. Gladys Isabel
Manzanero Medina

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez

CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
CIIDIR
UNIDAD OAXACA
IPN.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

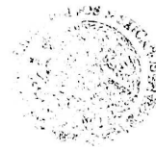
CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 10 del mes de diciembre el año 2018, el (la) que suscribe **René Barragán Lara** alumno(a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro B160218, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Emilio Martínez Ramírez y M. en C. Jesús García Grajales y cede los derechos del trabajo intitulado **Estado actual de la población y evaluación de la temperatura en los nidos del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*, Reptilia: Crocodylidae) en una laguna de la costa central de Oaxaca, México**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección barraganlr@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

René Barragán Lara

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
CIDIIR
UNIDAD OAXACA
IPN

A mis padres por que siempre han creido en mi y me han motivado en todo momento para alcanzar mis sueños

A mis hermanos que estuvieron siempre presentes y me apoyaron cuando lo necesité

A Leslie y a mi hijo Damián por estar conmigo en las buenas y en las malas durante todo este proceso, soportar malos ratos y apoyarme siempre en lo que más me gusta de mi profesión

Agradecimientos

A mis directores de tesis, por creer en mi y apoyarme en un momento complicado durante la maestría, sin duda alguna sin su apoyo esto no hubiese sido posible:

Dr. Emilio Martínez Ramírez

y

M. en C. Jesús García Grajales

A mis revisores, gracias por los consejos y sugerencias para ayudarme a mejorar mi trabajo

Dr. John Newhall Williams

Dr. Gustavo Hinojosa Arango

M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina

A mis colegas y amigos por los consejos y motivación

A mis compañeros de generación por los consejos y apoyo durante estos dos años de aprendizaje

CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	v
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Estatus y ecología poblacional del cocodrilo Americano (<i>Crocodylus acutus</i>).....	1
1.2 La temperatura de incubación en nidos de <i>Crocodylus acutus</i>	4
II. ANTECEDENTES	7
2.1 Ecología poblacional de <i>Crocodylus acutus</i>	7
2.2 Evaluación de la temperatura en nidos de <i>Crocodylus acutus</i>	9
III. JUSTIFICACIÓN	11
IV. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	13
4.1 Hipótesis.....	13
4.2 Objetivo general.....	13
4.3 Objetivos específicos.....	13
V. ÁREA DE ESTUDIO	14
VI. METODOLOGÍA	16
6.1 Estimación poblacional.....	16
6.2 Evaluación de las temperaturas en los nidos.....	18
VII. RESULTADOS	21
7.1 Estimación poblacional de <i>Crocodylus acutus</i>	21
7.2 Ecología de anidación y evaluación de las temperaturas en los nidos de <i>Crocodylus acutus</i>	26

VIII. DISCUSIÓN.....	39
8.1 Ecología poblacional de <i>C. acutus</i>	39
8.2 Ecología de anidación y evaluación de las temperaturas en nidos de <i>C. acutus</i>	43
IX. CONCLUSIONES.....	52
X. LITERATURA CITADA.....	54
ANEXOS.....	63
Anexo 1. Embriones de <i>Crocodylus acutus</i> que no alcanzaron su desarrollo y formación completa, debido a las inundaciones de la laguna.....	63
Anexo 2. Búsqueda de gónadas mediante abertura de celoma para la determinación del sexo en crías de <i>C. acutus</i> que murieron asfixiadas por falta de asistencia materna en el nido.....	64
Anexo 3. Crías de <i>C. acutus</i> con gran cantidad de vitelo que no alcanzaron el crecimiento adecuado para emerger del cascarón, debido a las altas temperaturas registradas en los nidos y la baja humedad.....	65

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Abundancia mensual estimada de <i>Crocodylus acutus</i> en la laguna costera Palmasola.....	22
Cuadro 2. Prueba de bondad de ajuste.....	23
Cuadro 3. Número de huevos, viabilidad, muerte embrionaria, infertilidad y natalidad de los nidos del cocodrilo Americano.....	28
Cuadro 4. Exposición-orientación de los nidos del cocodrilo Americano.....	29
Cuadro 5. Variables físicas de los nidos del cocodrilo Americano.....	29
Cuadro 6. Longitud, ancho y peso de los huevos de cocodrilo Americano.....	30
Cuadro 7. Temperaturas promedio del periodo de incubación y del TSP (periodo termo-sensible) y desviación estándar.....	34
Cuadro 8. Proporción de sexos de las crías colectadas al azar de cuatro nidos del cocodrilo Americano.....	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área de estudio, laguna Palmasola, Municipio de Santa María Colotepec, Oaxaca.....	15
Figura 2. Análisis de correlación entre los avistamientos del cocodrilo Americano y la profundidad de la laguna Palmasola.....	23
Figura 3. Estructura poblacional del cocodrilo Americano.....	24
Figura 4. Frecuencia de uso por ambientes del cocodrilo Americano.....	25
Figura 5. Ubicación de los nidos del cocodrilo Americano en la laguna Palmasola.....	27
Figura 6. Promedios, cuartiles y valores atípicos del volumen de los huevos del cocodrilo Americano.....	31
Figura 7. Promedios, cuartiles y valores atípicos de la temperatura del periodo termo-sensible en los nidos del cocodrilo Americano.....	32
Figura 8. Promedios, cuartiles y valores atípicos de la temperatura a lo largo de todo el periodo de incubación en los nidos del cocodrilo Americano.....	33
Figura 9. Intervalo de variación de la temperatura durante todo el periodo de incubación en nidos del cocodrilo Americano.....	34
Figura 10. Correlaciones entre la temperatura promedio y algunas variables físicas de los nidos y algunos atributos de la anidación.....	36
Figura 11. Correlación entre la temperatura promedio y el número de huevos de cada nido.....	37
Figura 12. Temperaturas de incubación de 10 nidos del cocodrilo Americano en la laguna Palmasola, Oaxaca.....	38

RESUMEN

Con el objetivo de conocer el estado actual de la población del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) de la laguna costera Palmasola en la costa central de Oaxaca, se realizaron 10 periodos de muestreo de dos días cada uno de noviembre de 2017 a agosto de 2018. Así mismo, las temperaturas de incubación fueron evaluadas durante el desarrollo embrionario y para obtener datos sobre la ecología de los nidos de esta especie, se efectuaron recorridos en la laguna durante la temporada de anidación, de febrero a marzo de 2018. Se obtuvo un total de 1864 registros visuales de cocodrilos durante 40 recorridos nocturnos. La tasa de encuentro fluctuó entre 21.6 y 200 ind/km lineal. El tamaño poblacional mensual fluctuó entre 15.2 y 84.81 individuos. La clase II (juveniles) fue la más abundante del estudio (37.79%), seguida de la clase III (subadultos, 27.71%), mientras que la clase V (reproductores) fue la de menor abundancia (0.58%). La clase II se observó con mayor frecuencia bajo los manglares, mientras que las clases III, IV y V se observaron en mayor proporción en el espejo de agua. En lo que refiere a la ecología de anidación y evaluación de las temperaturas en los nidos, se registraron un total de 27 nidos. La temporada de anidación duró desde finales de febrero (ovoposición) hasta finales de mayo (eclosiones). La mayoría de los nidos se ubicaron en la zona sur de la laguna (74.07%). El sustrato de los nidos fue mayoritariamente de arena. La distancia de los nidos al cuerpo de agua más cercano varió entre 3.7 y 24.1 m. La distancia al árbol o arbusto más cercano 1 (D-ar1) y 2 (D-ar2) varió entre 0.6 y 9.4 m y entre 2.2 y 11.9 m, respectivamente. Se contabilizaron un total de 737 huevos, el número de huevos por nido fluctuó entre 17 y 46 con un promedio de 30.7 ± 7.83 huevos. La viabilidad promedio de los huevos fue del 89.04%. El periodo de incubación promedio duró 77.6 ± 5.89 días. Las temperaturas promedio a lo largo de la incubación fluctuaron entre 30.06°C y 34.66°C. Las temperaturas promedio durante el periodo termo-sensible fluctuaron entre 29.13°C y 33.46°C. El éxito de natalidad tuvo una variación entre 26 y 100%, con un promedio del 71.6%. Las temperaturas durante el periodo termo-sensible produjo ambos sexos; sin embargo, las temperaturas registradas favorecieron el desarrollo de machos. El estado actual de la población de *C. acutus* es estable y saludable y se considera que se ha mantenido así durante los últimos seis años. Las altas temperaturas ocasionadas por la radiación solar, tienen una influencia importante sobre los nidos de la laguna Palmasola y en consecuencia afecta la sobrevivencia y el desarrollo embrionario.

SUMMARY

Having the objective of knowing the current condition of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*) from the coastal lake along the central coast of Oaxaca, there were realised ten sampling periods of two days, from November 2017 to August 2018. Incubation temperatures were also measured during embryonic development meanwhile the lake was being checked during nesting season from February to March 2018 in order to obtain data about this species ecology. 1864 crocodile visual recognitions were obtained along 40 night checks. The seeing rate fluctuated among 21.6 and 200 ind/km. Monthly population was between 15.2 and 84.81 individuals. The most populated class was Class II (youth) followed by Class III (young adults) with 37.79% and 27.71 respectively. The less plentiful was Class V (breeders) with 0.58 %. Class II was observed more frequently in the mangrove swamp while Classes III, IV and V were more frequently observed in the water mirror. 27 nests were found on what refers to nesting ecology and temperature evaluating. Nesting season lasted from the last days of February (ovopositioning) to the end of May (hatching). Most of the nests were located in the southern zone of the lake (74.04%). The eggs substraction was mostly in the sand. The distance between nests and the nearest water body fluctuated among 3.7 and 24.1 meters. The distance to the nearest tree or bush was 1 (D-ar1) and 2 (D-ar2) in between 0.6 and 9.4 and 2.2 and 11.9 meters respectively. 737 eggs were counted, the number of these per nest changed from 16 to 46 with an average count of 39.7 ± 7.83 eggs. The average survival of the eggs was 89.04%. The incubation period lasted 77.6 ± 5.89 days. Average temperatures during incubation were between 30.06 °C and 34.66 °C. The average temperatures during the thermo-sensitive period fluctuated between 29.13 °C and 33.46 °C. The natality succes had a variation in between 26 and 100% with an average of 71.6%. Temperatures during the termo-sensitive period produced both male and female crocodiles however registered temperatures were in favor of male development. The actual condition of *C.acutus* is steady and healthy and it has been considered that this has been the case for the last six years. High temperatures caused by solar radiation have an important influence towards de Palmasola's lake nests thus it affects survival and embrionyc development.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Estatus y ecología poblacional del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*)

Los cocodrilos son un grupo biológico clave de los humedales marinos, al estar directamente implicados en el mantenimiento de las funciones y estructura de estos ecosistemas (Cifuentes y Cupul-Magaña, 2004). El papel que desempeñan es relevante, ya que al ser depredadores superiores, controlan las poblaciones de diversas especies de vertebrados e invertebrados. Incorporan nutrientes al medio acuático mediante sus heces producidas por la digestión de su alimento, mantienen canales abiertos que comunican a los cuerpos de agua entre si y construyen fosas que llegan a constituir el único refugio para la fauna acuática durante la época de sequía (Thorbjarnarson, 1989).

De las 24 especies de cocodrilos en el mundo, el cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) es una de las especies de cocodrilos más ampliamente distribuidas en América Latina (norte del Neotrópico), presente en 18 países desde los Estados Unidos hasta el norte de América del Sur, incluido el Caribe (Thorbjarnarson, 2010). Particularmente en México, *Crocodylus acutus* es la especie de mayor distribución de las tres especies del orden Crocodylia que se encuentran presentes, distribuyéndose en 13 estados de la República (ocho estados en la vertiente del Pacífico y cinco estados más en la vertiente del Golfo de México y Mar Caribe, Sigler, 2002). Esta especie está sujeta a protección especial en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y considerada como vulnerable en la Lista Roja de Especies Amenazadas por la IUCN (Ponce-Campos *et al.*, 2012).

La extensa sobreexplotación comercial que se produjo entre las décadas de 1930 y 1970, fue la razón principal de la disminución de sus poblaciones, debido a que su piel tiene un alto valor comercial. Actualmente sus principales amenazas son la destrucción de su hábitat, además de que en algunas áreas se les sigue cazando ilegalmente (Thorbjarnarson, 2010).

Por otra parte, el crecimiento de la población humana y el cambio de uso de suelo hacia la expansión de la frontera agrícola y ganadera, ha traído consigo el conflicto entre humanos y cocodrilos, reflejándose en un aumento en la frecuencia de estos encuentros en los últimos años (García-Grajales, 2013). Desafortunadamente, la incidencia de estos encuentros resultantes en ataques, ha sido extremadamente difícil de cuantificar, de manera que son mucho más los ataques que han sucedido que los reportes registrados a la fecha (Lamarque *et al.*, 2009).

Recientemente se sabe de 32 casos de ataques que han ocurrido durante los últimos 14 años a lo largo de la costa Oaxaqueña, y en algunos casos han sido fatales (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2018), por lo que en la mayoría de las ocasiones se atribuye este tipo de sucesos a un incremento de las poblaciones silvestres de cocodrilos (García-Grajales, 2013) y la mayoría de estos ataques en las costas Oaxaqueñas están relacionados con las actividades de pesca (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2018). Desafortunadamente el resultado de este conflicto resulta en la matanza directa de organismos, como sucedió en el Parque Nacional Lagunas de Chacagua (García-Grajales *et al.*, 2008) y se convierte en la mayor amenaza para la persistencia de las poblaciones de cocodrilos (Campbell *et al.*, 2015).

Thorbjarnarson *et al.* (2006) estimaron que para el año 2002 *C. acutus* había sido extirpada del 8.9% de su área de distribución histórica; sin embargo realizaron una revisión del estado de *C. acutus* a lo largo de su área de distribución, notando que la especie se está recuperando en la mayor parte de su distribución histórica, como los casos de Cuba, Estados Unidos y Costa Rica donde las poblaciones parecen ser muy saludables, excepto en Colombia, donde la recuperación de la población parece ser limitada (Thorbjarnarson *et al.*, 2006). También hay evidencia de que la especie está recolonizando el único país del cual fue extirpada, las Islas Caimán, con tres individuos avistados durante un período de 12 meses entre 2008 y 2009 (Thorbjarnarson, 2010). Con la revisión de Thorbjarnarson *et al.* (2006), se clasificaron 69 áreas en 8 distintas bioregiones consideradas como Unidades de Conservación de Cocodrilos (CCUs, por sus siglas en inglés) y se identificaron dos bioregiones en particular, donde la creación

de áreas protegidas debe recibir una alta prioridad, el Pacífico Seco de América del Sur (norte de Perú y el sur de Ecuador) y el noroeste, el Pacífico central y sur de México (Thorbjarnarson, 2010).

Aunque *C. acutus* es una de las especies de cocodrilianos más estudiadas en México, destaca la carencia de investigaciones en la vertiente del Golfo, como Veracruz, Tabasco y Campeche (Sigler, 2002). A pesar de que sus poblaciones han sido evaluadas en los últimos años en la Vertiente del Pacífico Mexicano (Cupul-Magaña *et al.*, 2002), principalmente en el estado de Jalisco (García-Grajales y López-Luna, 2010), existen estados como Guerrero y Oaxaca con poca información sobre la demografía de las poblaciones de esta especie.

En el caso de las poblaciones del cocodrilo Americano que se distribuyen en la costa de Oaxaca, se han realizado algunos estudios que a pesar de no ser exhaustivos son antecedentes importantes (Montes-Cuevas *et al.*, 2001; Meraz-Hernando y Ávila-Nahon, 2006; García-Grajales *et al.*, 2007; Brandon-Pliego, 2008; García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2014; García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2017), debido a que fueron los primeros trabajos que aportaron información sobre la especie en diferentes localidades en el estado. Sin embargo existe la necesidad de seguir realizando estudios poblacionales que aporten información sobre *C. acutus* a lo largo de toda la costa del estado de Oaxaca, dado que se desconoce el estado actual de las poblaciones previamente estudiadas, así como las poblaciones que no han sido estudiadas.

Los estudios sobre la estimación de las poblaciones de cocodrilos son un componente importante de la biología de este grupo, que pueden proporcionar elementos e ideas sobre el papel que juegan dentro de sus hábitats (Cupul-Magaña, 2009). En ese sentido, el número de cocodrilos presentes en un ambiente se convierte en una variable, a la cual se le podría dar seguimiento intermitente en el tiempo, con el propósito de determinar cambios en algún o algunos de los parámetros poblacionales como; densidad, tasas de mortalidad, de fecundidad, de inmigración, de emigración; abundancia; proporciones de

sexo y edad; estado de salud (Cupul-Magaña, 2009), un proceso definido y conocido en estudios de conservación como “monitoreo” (Villaseñor-Gómez y Santana, 2003).

Además, el registro de esta variable (población) permite establecer estrategias optimas encaminadas a su protección, explotación, remoción o incluso su extirpación (Cupul-Magaña, 2009), ya que permite implementar programas de manejo apropiados bajo el concepto del uso sustentable (García-Grajales *et al.*, 2007). Por esta razón, la abundancia y la estructura poblacional son parámetros importantes dentro de estos estudios, ya que sirven para evaluar y comparar el estado de conservación de una población y la calidad del hábitat a través del tiempo en un área determinada (Ojasti y Dallmeier, 2000), por lo que estos parámetros son fundamentales en la toma de decisiones para el manejo de fauna silvestre (Tellería, 1986).

Los estudios sobre la estimación de la abundancia y estructura de las poblaciones de cocodrilos, en sitios donde existe actividad humana, proporcionan herramientas que permiten establecer áreas potenciales para la prevención de este conflicto, ayuda a mitigar o prevenirlo a partir de los diagnósticos de las poblaciones de cocodrilos y actividades humanas que pudieran detonar estos incidentes (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2015).

1.2 La temperatura de incubación en nidos de *Crocodylus acutus*

La temperatura desempeña un papel importante en la historia de la vida de los cocodrilos (Shine, 2005). En los últimos años, se ha determinado que uno de los factores que podría afectar la estructura y dinámica poblacional de los cocodrilos es la temperatura de incubación durante el proceso reproductivo (Girondot *et al.*, 2004). Esto se debe a que los cocodrilos tienen una determinación del sexo dependiente de la temperatura (TSD, por sus siglas en inglés), por lo que el sexo de los embriones se determina durante un período específico de incubación, denominado período termo-sensible (TSP, por sus siglas en inglés; Valenzuela y Lance, 2004).

Si bien el patrón TSD de algunas especies no ha sido estudiado o necesita de mayor precisión, la información actual sugiere un patrón TSD universal para todas las especies de cocodrilos, el patrón femenino-masculino-femenino (FMF), con una prevalencia de hembras a temperaturas de incubación bajas (<31 °C) y altas (> 33 °C) y una prevalencia de machos a temperaturas intermedias (32°C, Deeming, 2004; Charruau, 2010). Este patrón incluye dos rangos transitorios de temperatura (TRT, por sus siglas en inglés) dentro de los cuales ambos sexos se producen en diferentes proporciones, con cada TRT presentando una temperatura pivotal (PT, por sus siglas en inglés, p. ej. 31.1 y 32.6 °C; Charruau *et al.*, 2017), en el cual ambos sexos se producen en proporciones iguales (Valenzuela y Lance, 2004).

Si bien es cierto que en algunos reptiles ovíparos con cuidados parentales, pueden modificar el ambiente de incubación de su nidada y así mejorar la aptitud de sus crías, en la mayoría de las especies ovíparas se carece de este comportamiento de cuidado parental, y por lo tanto, su único mecanismo para influir en la fenología de la descendencia es la elección del sitio de anidación (Warner y Shine, 2008).

Aunque los cocodrilos muestran comportamientos de cuidado parental bien desarrollados, no hay evidencia de la regulación del microclima de los nidos por parte de los adultos (Charruau *et al.*, 2017). En ese sentido, las temperaturas de incubación dependerán principalmente de las temperaturas ambientales, la extensión y la intensidad de la irradiación solar, las propiedades de aislamiento/almacenamiento de calor del sustrato y la exposición a la lluvia (Charruau, *et al.*, 2017). Estos factores aportan un efecto directo al desarrollo del embrión, determinando muchas de sus características, como la tasa de desarrollo embrionario, la frecuencia de anomalías entre los embriones y las crías, la pigmentación, el tamaño corporal, el crecimiento después de la eclosión y la termorregulación (Deeming, 2004; Rhen and Lang, 2004; Piña *et al.*, 2007; Parachú-Marcó *et al.*, 2010), por tales motivos las poblaciones de cocodrílidos podrían verse afectadas por los cambios climáticos actuales (Charruau *et al.*, 2017).

Algunas poblaciones de *C. acutus* muestran proporciones de sexo en adultos sesgadas y el sesgo a menudo parece ser hacia los machos (Escobedo-Galván *et al.*, 2011). Estudios recientes han detectado relaciones de sexos de neonatos sesgadas por el macho en poblaciones de *C. acutus* (Charruau, 2012; Murray *et al.*, 2015), que podrían amenazar su supervivencia (Charruau, *et al.*, 2017). En ese contexto, es importante comprender los regímenes de temperatura en los nidos de cocodrilos y las correspondientes proporciones sexuales (Charruau, 2012).

El cambio climático global actual podría modificar las temperaturas de los nidos en tales especies y, por lo tanto, los rasgos de sus crías, lo que llevaría a problemas estructurales y de supervivencia de las poblaciones (Charruau *et al.*, 2017), generando proporciones sexuales fuertemente sesgadas y finalmente llevando a la extinción a las especies (Girondot *et al.*, 2004; Huey y Janzen, 2008; Escobedo-Galván *et al.*, 2011).

Los cocodrilos pasaron por varios cambios climáticos globales durante su historia evolutiva (Markwick, 1998), lo que demuestra su capacidad y la del sistema de determinación del sexo para adaptarse a dichos procesos climáticos. Sin embargo, los cocodrilos actualmente no solo se enfrentan a cambios bruscos en la temperatura, sino también a los peligros de ciclones, patrones de lluvia alterados y amenazas tales como destrucción, modificación y contaminación de sus hábitats, caza ilegal, hibridación e impactos de especies invasoras. No obstante el cambio climático global es uno de los temas más importantes para la investigación de la conservación de la biodiversidad en la actualidad (Charruau *et al.*, 2017) ya que no se sabe con exactitud del impacto que pudiera tener este sobre los taxones, en particular con los reptiles.

II. ANTECEDENTES

2.1 Ecología poblacional de *Crocodylus acutus*

Los estudios sobre ecología y estatus de las poblaciones de *Crocodylus acutus* han sido realizados en casi todo su intervalo de distribución (Hernández-Hurtado *et al.*, 2011). Por lo que a continuación se mostrarán los principales trabajos relacionados a este tema y de manera regional:

Para Norteamérica; Thorbjarnarson (1989), estudió la distribución y abundancia en el sur de Florida; Kushlan y Mazzotii (1989), estudiaron el uso de hábitat, dispersión de organismos, estructura y densidad poblacional en el sur de Florida; Moler (1991), estudió la dinámica poblacional, así como Richards *et al.* (2003), analizaron mediante un modelo matemático la dinámica de la población de cocodrilos en Florida.

Para la región centroamericana; Rodríguez-Soberón (2000), estudió la distribución, tamaño de las poblaciones y zonas de anidación en Cuba; mientras que Buitrago (2003), estudió la distribución, densidad y tendencia de población, así como aprovechamiento de la especie y lineamientos de conservación en Nicaragua; y así mismo Thorbjarnarson (1989), realizó estudios de distribución y abundancia en dos poblaciones (Haití y República Dominicana).

En el caso de Sudamérica, Seijas (1990), estudió la distribución, densidad, estatus poblacional y medidas de conservación en Venezuela; y mientras que Balaguera-Reina y González-Maya (2008), estudiaron la estructura poblacional, densidad y el hábitat de esta especie en Colombia. Thorbjarnarson *et al.* (2006) realizaron una evaluación de todo el intervalo de distribución del cocodrilo Americano, el resultado fue la identificación de 69 unidades de conservación de cocodrilos (CCUs, siglas en inglés) que se consideran los sitios de mayor prioridad para la conservación a largo plazo de la especie. Estos sitios se distribuyeron en ocho bioregiones y representaban una amplia variedad de tipos de hábitats.

Particularmente en México; Cupul-Magaña *et al.* (2002) aportan información sobre el tamaño y densidad poblacional en un estero de Puerto Vallarta, Jalisco; Martínez-Ibarra *et al.* (1997), estimaron la densidad, uso de hábitat y zonas de anidación en la Reserva de la Biosfera de La Encrucijada en Chiapas; Charruau *et al.* (2005), determinaron el tamaño de la población, densidad y uso de hábitat en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro en Quintana Roo; Hernández-Hurtado *et al.* (2011), llevaron a cabo un estudio sobre ecología poblacional en San Blas, Nayarit.

En el caso del estado de Oaxaca, han sido realizados algunos estudios sobre ecología poblacional de *C. acutus*; García-Grajales *et al.* (2007), en el estero La Ventanilla, donde los resultados del estudio fueron los primeros de este tipo que se dieron a conocer para la especie en la costa de Oaxaca, contribuyendo al conocimiento sobre el tamaño y estructura poblacional y la proporción de sexos de esta especie en México, reportando así una tasa de encuentro por kilómetro (TE), con un promedio de 47.33 ind./km. Brandon-Pliego (2007), realizó un estudio poblacional en la laguna La Palmita, mostrando condiciones favorables para la conservación de la especie debido al tamaño poblacional registrado, a pesar de que la tasa de encuentro fue baja, 0.80 ind./km. García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014), estudiaron la abundancia y estructura poblacional en la laguna Palmasola, donde el tamaño poblacional estimado presentó valores altos con respecto a lo reportado en el estado y en otros estados de la República Mexicana, la tasa de encuentro promedio registrada fue de 142.02 ind./km; y García-Grajales y Buenrostro-Silva (2017), estimaron la población en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua, contribuyendo al conocimiento de *C. acutus* en la zona, donde la población estimada muestra valores altos respecto a otros sitios en Oaxaca y la República Mexicana (49 ind./km).

2.2 Evaluación de la temperatura en nidos de *Crocodylus acutus*

Actualmente solo hay evidencia de tres trabajos que han estudiado los efectos de las temperaturas de incubación sobre las proporciones de sexos en *C. acutus* y los tres sugirieron un patrón FMF, (Femenino-Masculino-Femenino) para la especie (Aguilar-Miguel, 1994, en el estado de Jalisco; Charruau, 2012, en Quintana Roo; Charruau, *et al.*, 2017, Isla Cozumel). González-Desales *et al.* (2016, Chiapas) evaluaron las temperaturas de incubación para esta especie, sin embargo se basaron en las sugerencias por Charruau (2012), para la determinación del sexo.

Aguilar-Miguel (1994) estudió el efecto de las temperaturas de incubación sobre la determinación del sexo bajo condiciones de laboratorio, utilizando solo tres temperaturas constantes (30, 32 y 34 °C). Mientras que Charruau (2012) evaluó las temperaturas en nidos silvestres con temperaturas variables naturales, donde pudo observar que las relaciones sexuales en neonatos están sesgadas hacia los machos. Con base en las sugerencias de Charruau (2012), González-Desales *et al.* (2016), concluyen que las temperaturas de incubación favorecen a una mayor producción de hembras.

El trabajo más reciente llevado a cabo por Charruau *et al.* (2017), bajo condiciones de laboratorio, confirma que *C. acutus* presenta un patrón TSD=FMF, con la producción de una mayoría de hembras a temperaturas bajas (≤ 31.0 °C) y altas (> 33.6 °C) y la producción de machos 100% a temperaturas intermedias (31.7-32.8 °C). Las temperaturas pivotales estimadas por Charruau *et al.* (2017), (es decir, 31.1 y 33.6 °C, respectivamente) difieren de las estimadas por Aguilar-Miguel (1994: 32. °C) y por Charruau (2012: 31 y 32.5 °C). Un factor que puede explicar estas diferencias es que Aguilar-Miguel (1994), utilizó la media de las temperaturas constantes durante la incubación; Charruau (2012), utilizó la media de las temperaturas de incubación naturales fluctuantes durante un cierto período de incubación; y Charruau *et al.* (2017) utilizó la media de temperaturas de incubación constantes durante el período crítico (TSP) para la determinación del sexo.

En ese sentido es probable que en el estudio actual realizado por Charruau *et al.* (2017), haya producido resultados más precisos que los dos anteriores. Además, el sexaje de recién nacidos de *C. acutus* no es fácil, por lo que Charruau *et al.* (2017), sexaron a las crías mensualmente durante un año, y no se observaron cambios en la proporción de sexos después de que estas cumplieron siete meses de edad.

Así mismo los hallazgos por Charruau, *et al.* (2017) sugieren que un aumento en la temperatura de incubación podría conducir a períodos de incubación más cortos y una mejor sincronización de eclosión, lo que mejoraría la supervivencia del embrión y del neonato. Sin embargo, las altas temperaturas de incubación (>34 °C) también causarían una alta mortalidad de embriones.

III. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que la mayoría de estudios de *C. acutus* son enfocados a la ecología de poblaciones, es importante seguir realizando evaluaciones, con el propósito de comparar el tamaño poblacional y ver el estado actual en diferentes puntos en el espacio y el tiempo (Bayliss, 1987; Nichols, 1992). No obstante a pesar de que existe información sobre algunas poblaciones de *C. acutus* en la costa oaxaqueña, también sitios que no han sido evaluados, aun cuando se sabe que hay poblaciones naturales de esta especie y se desconoce su estado. La mayoría de los estudios referentes al tamaño de las poblaciones realizados sobre esta especie, consideran seguir los cambios de las poblaciones de cocodrilos mediante la estimación de índices de abundancia relativa derivados de conteos visuales nocturnos (Chabreck, 1966).

Aun cuando existen algunos trabajos sobre la evaluación de la temperatura en nidos de *C. acutus*, es necesario tener un conocimiento más sólido sobre el efecto de la temperatura en nidos de esta especie. Teniendo presente que la anidación está influenciada directamente por la temperatura, afectando tanto en el éxito reproductivo como en la determinación del sexo de los individuos, lo cual podría estar repercutiendo en la estructura de las poblaciones. No obstante con los datos existentes hasta ahora y los datos que se puedan obtener por evaluaciones futuras sobre la temperatura en nidos de *C. acutus*, podrían ayudar a predecir los efectos de las temperaturas en las proporciones de sexos de neonatos, basadas en las temperaturas de incubación naturales actuales (Charruau *et al.*, 2017).

En ese sentido la costa de Oaxaca ha sido propuesta como una unidad de conservación de alta prioridad para *C. acutus*, con base en la identificación de asociaciones regionales de hábitat, que representan potencial variación en la ecología de esta especie y que son importantes para resguardar poblaciones viables a largo plazo (Thorbjarnarson *et al.*, 2006). Por tal motivo, realizar estudios de esta índole proporcionará bases más sólidas en la toma de decisiones para la conservación de *C. acutus* a lo largo de la costa de Oaxaca y México. Además conocer sobre el estado actual de sus poblaciones y los

factores implicados en la anidación de esta especie, toma relevancia al sumarse a aquellos estudios que intentan conocer más sobre la ecología de los cocodrilianos en una región prioritaria como lo es la costa de Oaxaca.

Por otra parte, los reportes existentes respecto al conflicto hombre-cocodrilo, demandan la necesidad de estudios exhaustivos sobre la abundancia de los cocodrilos y el diseño de estrategias para su conservación y aprovechamiento (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2014). Dado que lamentablemente se ha informado de decesos humanos, como desafortunadamente sucedió en el estero Vainilla (García-Grajales *et al.*, 2008) y el antecedente de haber ocurrido este tipo de conflictos en la laguna Palmasola y los cuerpos de agua cercanos, así como la regionalización de sitios con mayor incidencia de interacciones negativas entre humanos y cocodrilos (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2018).

IV. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

4.1 Hipótesis

1.-La laguna costera Palmasola proporciona las condiciones adecuadas tanto en hábitat como en alimentación, situaciones que la hacen viable para mantener una población saludable de cocodrilos. Por lo que se espera encontrar una población similar a lo reportado anteriormente.

2.-Las altas temperaturas que se registran en la costa de Oaxaca podrían tener una fuerte influencia en la temperatura a la que se incuban los nidos de *C. acutus* y por ende en las proporciones sexuales. Por lo que se espera un sesgo en las proporciones sexuales de todos los nidos, excepto en aquellos sitios donde la cobertura vegetal proporcione mayor sombra amortiguando la incidencia del sol.

4.2 Objetivo general

Estimar el tamaño poblacional y evaluar la temperatura en nidos de *Crocodylus acutus* en la laguna costera Palmasola en la costa central de Oaxaca, México.

4.3 Objetivos específicos

- Estimar el tamaño poblacional y las clases de tamaños de *C. acutus* en esta laguna costera.
- Evaluar el uso de hábitat temporal por clases de tamaño de *C. acutus* en dicha laguna.
- Analizar la temperatura de los nidos de *C. acutus* en la laguna objeto de estudio.
- Obtener datos de la ecología de anidación de *C. acutus* en la zona de estudio.

V. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la laguna costera Palmasola que se localiza aproximadamente a 15 min de Puerto Escondido (15° 48' 25.62" N, 97° 0' 42.91" O) dentro del municipio de Santa María Colotepec, distrito de San Pedro Pochutla, Oaxaca. La laguna Palmasola está ubicada dentro de la comunidad llamada Barra de Navidad que se sitúa en la desembocadura del río Colotepec (Figura 1). El clima de la región, según la clasificación de Köppen modificada por García (1998), es cálido subhúmedo (Aw) con lluvias en verano, con una temperatura media anual mayor a 28 °C, la precipitación anual es de aproximadamente 1000 mm (Marini, 1999).

El sistema lagunar se encuentra en la región hidrológica denominada Costa de Oaxaca. Esta región está constituida por tres cuencas: Río Astata, Río Copalita y Río Colotepec. A su vez la cuenca de Colotepec se divide en cuatro subcuencas; río Colotepec, río San Pedro Mixtepec, río Grande y río San Francisco. La laguna presenta un espejo de agua de 1.68 ha, recibe aportes de agua dulce del río Colotepec y se comunica con la laguna los Naranjos de mayor extensión (Figura 1, aproximadamente 63.6 ha) en época de lluvias (Silva *et al.*, 2000).

En el área de estudio podemos encontrar vegetación como mangle, el cual se encuentra alrededor de la laguna, la especie predominante es mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), acompañado de botoncillo (*Conocarpus erectus*). También está presente vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio, donde se reportan: *Pithecellobium lanceolatum*, *Guazuma ulmifolia*, *Thevetia* sp, *Corvia* sp. y *Sabal mexicana* (Silva *et al.*, 2000).

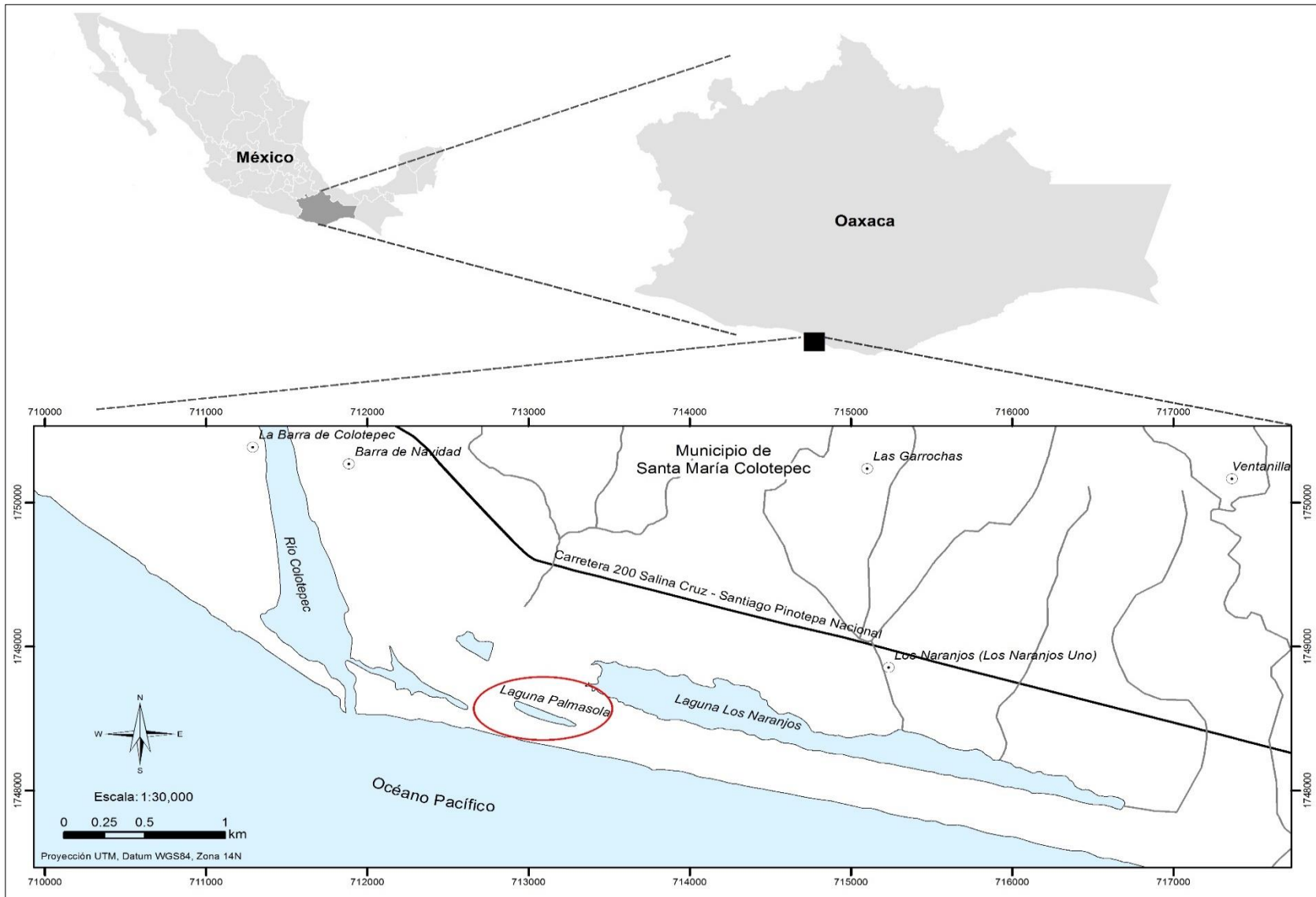


Figura 1. Ubicación del área de estudio, Laguna Palmasola, Municipio de Santa María Colotepec, Oaxaca. (Elaborada mediante ArcMap, versión 10.1)

VI. METODOLOGÍA

6.1 Estimación poblacional

Se realizaron 10 visitas a la laguna Palmasola, de noviembre de 2017 hasta mayo del 2018, con una duración de dos noches por visita. Para obtener la estimación de la población de *C. acutus* en la laguna, se llevaron a cabo recorridos nocturnos en una lancha propulsada por remos, para efectuar conteos mediante la técnica de detección visual nocturna (DVN; Chabreck, 1966). Esta técnica consistió en dirigir un haz de luz a los ojos de los cocodrilos con lámparas de entre 50, 000 a 2, 000, 000 de candelas, los cuales producían un destello color naranja rojizo al incidir en los ojos que delataba su ubicación. Los recorridos se efectuaron en noches de luna nueva, debido a que la ausencia de luminosidad lunar permitió ubicar con mayor facilidad el destello de los ojos de los cocodrilos, además de permitir en ocasiones un mayor acercamiento a los organismos por un efecto de encandilamiento (Sigler, 1998). Por cada noche se realizaron dos recorridos sistemáticos entre las 21 y 24 horas, con un descanso de media hora entre cada recorrido. Los recorridos en la segunda noche fueron considerados como réplicas.

Durante los recorridos, en cada avistamiento de un cocodrilo se estimó tanto la separación de los ojos del organismo, como la distancia de los ojos al hocico (siempre que fue posible) para poder determinar la longitud total (LT) (Messel *et al.*, 1981; Thorbjarnarson, 1989), esto permitió obtener la estructura poblacional por tamaño, agrupando a los organismos en distintas clases. Para fines de este trabajo se consideraron cinco clases de LT: clase I (LT= <30 a <60 cm, neonatos y crías), clase II (LT= 61 a 120 cm, juveniles), clase III (LT= 121 a 180 cm; subadultos), clase IV (LT= 181 a 240 cm, adultos), clase V (LT= >240 cm, reproductores) (Petersen, 1892 citado por Sparre and Venema, 1997), y solo los ojos (SO) cuando no fue posible determinar el tamaño del organismo (Platt y Thorbjarnarson, 2000; Sánchez *et al.*, 2011). De igual forma en cada recorrido se tomó nota del hábitat (en el agua, bajo el manglar y en las orillas de la laguna), donde cada organismo fue observado, con la finalidad de poder establecer el

uso de hábitat temporal por los organismos de las diferentes clases de tamaño (Brandon-Pliego, 2007; García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2014). Se tomaron datos adicionales como temperatura (ambiente y del agua) y humedad del ambiente con ayuda de un higrómetro (marca: Uni-T, modelo: UT333), la profundidad del agua medida con una piola graduada y la salinidad con ayuda de un refractómetro (precisión 0.001sg; 1%).

En cada recorrido realizado, se contabilizaron los cocodrilos para determinar la tasa de encuentro, la cual se obtuvo con el número de organismos observados entre la distancia recorrida en kilómetros (TE, cocodrilos/km lineal, Chabreck, 1966). Para poder estimar el tamaño de la población se usó el método de Messel *et al.* (1981), estimando previamente la porción visible de la población con la siguiente fórmula:

$$p = \frac{m}{(2s + m)1.05}$$

Donde p es el porcentaje de la población observada durante un muestreo promedio, m es un valor promedio de número de cocodrilos observados y s es la desviación estándar. Una vez calculada la fracción visible, se obtuvo el tamaño de la población (N) con un límite de confianza del 95%, de acuerdo a la siguiente ecuación (Messel *et al.*, 1981):

$$N = \frac{m}{p} \pm \frac{[1.96(s)]^{1/2}}{p}$$

Donde N es el tamaño de la población, p es el porcentaje de la población observada durante un muestreo promedio, m es un valor promedio de número de cocodrilos observados y s es la desviación estándar.

A pesar de que el modelo se basa en una distribución normal de frecuencias (Campana de Gauss; Messel *et al.*, 1981), se realizó una prueba de normalidad (Shapiro-Wilk) con el software XLSTAT (versión Ecology) para corroborar la normalidad de los datos (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2014). La estimación de la porción visible (p) como el tamaño

poblacional (N) se calculó de manera mensual. Así mismo se obtuvo la densidad poblacional media de todo el estudio y un valor mensual, dividiendo el tamaño poblacional (N) entre el área de la laguna (ha) (Cupul-Magaña *et al.*, 2002). Para establecer si existía diferencias significativas entre las abundancias mensuales estimadas y el número de individuos por clase de edad, se realizaron pruebas de bondad de ajuste (X^2) con un nivel de confianza del 95%; y se realizó un análisis de correlación lineal para determinar si el número de avistamientos se veía afectado por la profundidad de la laguna (Software Statistica, versión 7.0).

Posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías (mes de muestreo, hábitat donde se observó al cocodrilo y clase de edad por talla) (Brandon-Pliego, 2007; García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2014), a fin de detectar la existencia significativa de una relación entre el uso de hábitat temporal por clase de talla. Para calcular el uso de hábitat por clase de edad por talla, se obtuvo el porcentaje de organismos observados en cada hábitat. Posteriormente este se transformó con la función arcoseno (Zar, 2010), ya que las variables con porcentaje no presentan distribución normal. Adicionalmente a esos análisis se elaboraron histogramas de frecuencia (Feinsinger, 2001), para poder comparar los patrones de abundancia mensual de las clases de tamaño, donde se utilizó el valor máximo del número de individuos observados entre los cuatro recorridos realizados por las dos noches de muestreo en cada visita; así mismo se elaboraron histogramas de frecuencia (Feinsinger, 2001) para poder observar la proporción del uso de hábitat temporal por clase de tamaño a lo largo del estudio.

6.2 Evaluación de las temperaturas en los nidos

Se realizó una búsqueda intensiva alrededor de la laguna mediante recorridos a pie, de febrero a marzo del 2018 siguiendo la metodología descrita por Cedillo-Leal *et al.* (2013), para detectar los indicios de actividad de anidación de las hembras e identificar sitios potenciales para la puesta de huevos. En cada sitio donde se presentaron indicios de anidación, se utilizó una vara delgada, que sirvió para detectar la ubicación exacta del

nido (aunque algunas veces eso significara la ruptura de algún huevo, daño que no se considera significativo para los resultados y análisis). Permiso SEMARNAT: N° SGPA/DGVS/001949/18 (Anexo 4).

Todos los nidos identificados fueron georeferenciados con un GPS (marca Garmin, modelo 64s, precisión <3 m). Posteriormente se tomaron algunas características del área de anidación: con ayuda de una cinta métrica de 50 metros, se tomó la distancia del centro del nido a los árboles o arbustos más cercanos (Dn-Ar1 y Dn-Ar2) y se midió la distancia del centro del nido al cuerpo de agua (Dn-Ag). Una vez excavados los nidos, se determinó la orientación-exposición con ayuda de una brújula y se tomaron las medidas internas de los mismos, dividiéndose la medición en tres partes: 1) el tope, medido desde la superficie del suelo al primer huevo; 2) la cámara de incubación, medido desde el primer huevo hasta el fondo del nido (Cedillo-Leal *et al.* 2013); y 3) la profundidad total, medida de la superficie hasta el fondo del nido. Adicionalmente se midió el diámetro inferior y superior del nido. Así mismo se estimó la cobertura del dosel, mediante fotografías tomadas con un lente ojo de pescado para Smartphone (marca Aukey), con ayuda de un trípode a una altura de 1.20 m. Todas las fotografías se tomaron a las 5 de la tarde con el fin de estandarizar los datos y evitar la luz del sol directa sobre la cámara, posteriormente se analizaron las imágenes con el programa GLA (Gap Light Analyzer, versión 2.0).

Los huevos fueron extraídos cuidadosamente, los cuales fueron marcados ligeramente en la superficie dorsal con un lápiz anotando un orden (1, 2, 3 etc.), esto con el fin de regresarlos a la cámara de incubación manteniendo la orientación y posición original (Ferguson, 1985). Para la manipulación de los huevos, se utilizaron guantes de látex; y se utilizó una charola plástica con la finalidad de evitar dejar rastros y olores en los huevos así como en los sitios donde se ubicaban los nidos (Cedillo-Leal *et al.*, 2013). Se determinó el número de huevos (NH) en cada nido, registrando por cada huevo el largo (LH) y el ancho (AH) con ayuda de un vernier digital (Digital Caliper®, marca AIRAJ, modelo ARZ-150, con precisión de ± 0.1 mm); como el peso (PH) con ayuda de una báscula digital (tipo cuchara, marca Techmel, con precisión de ± 1 gr) y se determinó la

viabilidad (fertilidad) de los huevos mediante la presencia de la banda de desarrollo del embrión (Ferguson, 1985), clasificándolos de la siguiente manera: Fértiles (F), si presentaron la banda opaca sin alteraciones; Muerte Embrionaria (M), cuando la banda opaca mostró alteraciones en sus límites o el huevo se encontró en estado de descomposición o roto; y huevos no fertilizados (I), cuando no mostraron la banda opaca, o a la luz se observaron traslúcidos o amarillentos (Ferguson, 1985). Posteriormente los huevos fueron reubicados cuidadosamente de vuelta en el nido en el orden descendente de la colecta, junto con la materia orgánica e inorgánica con la que se encontraron inicialmente en ellos. Durante el proceso de reubicación de los huevos se introdujo el sensor térmico (HOBO Pendant, modelo UA-001-08) en el centro de la cámara de incubación del nido, (es decir, a la mitad del número de huevos que tuviese el nido). El sensor térmico se programó para medir la temperatura cada 30 min a lo largo de la incubación (desarrollo embrionario); este se retiró al final del periodo de incubación. A partir del 15 de mayo y en adelante se realizaron visitas frecuentes a cada nido, para registrar las fechas de las eclosiones y poder determinar el éxito de natalidad, así como la recuperación del sensor térmico de cada nido.

Se comparó el tamaño de los huevos entre los nidos, aplicando un análisis de varianza (ANOVA), usando una medida del volumen de un cilindro basado en el largo y ancho del huevo. Con la abundancia del número de nidos encontrados por área y sitios de anidación que se detectaron de la temporada pasada, se determinó el área de importancia para la anidación en la laguna (Gómez-González *et al.*, 2017). Se analizaron las fluctuaciones de las temperaturas obtenidas durante el periodo de incubación, para detectar cuáles fueron las temperaturas en los días críticos del periodo termo sensible TSP, entre los 25 y 45 días (Charruau, 2012); esto sirvió para poder inferir la proporción de sexos en cada uno de los nidos con base en los resultados y sugerencias de Charruau *et al.* (2017). Para comparar las temperaturas a las que se incubaron los nidos, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) entre las temperaturas a lo largo de la incubación y a las temperaturas durante el periodo termo-sensible (TSP, entre los 25 y 45 días). Por otra parte se realizaron análisis de correlación lineal entre los promedios de la temperatura de los nidos y variables físicas de estos.

VII. RESULTADOS

7.1 Estimación poblacional de *Crocodylus acutus*

Se obtuvo un total de 1864 registros visuales de cocodrilos en la laguna Palmasola, durante 40 recorridos que se llevaron a cabo en 20 noches de muestreo, entre las 21 y 24 horas en días de luna nueva. La prueba de normalidad de Shapiro-Wilk ($W=0.28$, $p<0.05$) resultó no significativa, mostrando normalidad en la distribución de los datos. La tasa de encuentro varió de 21.6 a 200 ind/km lineal (Cuadro 1), con un promedio de 125.9 ± 41.4 ind/km lineal y con un tiempo promedio de navegación de 15 min.

El tamaño poblacional mensual estimado tuvo una variación entre 15.2 y 84.81 individuos, siendo enero el mes con la mayor abundancia (84.81 ind) y abril el de menor abundancia (15.26 ind., cuadro 1). La densidad poblacional media que se registró para todo el estudio fue de 35.39 ind/ha, mientras que mensualmente la mayor densidad se registró en enero (50.48 ind/ha) y la menor en abril (9.08 ind/ha). Con la prueba de bondad de ajuste se observó que en los meses de noviembre, enero, marzo, abril, mayo y agosto existieron diferencias significativas entre las abundancias mensuales estimadas y el número de individuos por clase de edad (Cuadro 2). Respecto a la población mensual estimada se observó que el mes de abril presentó los valores más bajos de todo el muestreo. Sin embargo también fue el mes que la laguna presentó el nivel más alto en cuanto a profundidad, contrario a la situación del mes de enero donde se registró la mayor abundancia pero, la laguna registró su nivel más bajo en profundidad; en este sentido en el mes de enero el número de avistamientos fue mayor que en el mes de abril, por lo que se comprobó una correlación negativa significativa ($r=-0.78$ $p<0.05$), a mayor profundidad las observaciones de los cocodrilos disminuyen (Figura 2). La humedad varió entre 76 y 91.6%, con un promedio de 84.82%; la temperatura del agua varió entre 28 y 32.5 °C, con un promedio de 30.31 °C; mientras que la temperatura ambiente tuvo una variación entre 25.3 y 29.9 °C, con un promedio de 27.9 °C. La salinidad de la laguna se midió durante los primeros cinco meses de muestreo (nov/2017-marz/2018) y los últimos tres (jun-agos/2018), sin embargo la laguna no mostró ningún nivel de salinidad (0 ppm).

Cuadro 1. Abundancia mensual estimada de *Crocodylus acutus* en la laguna costera Palmasola, Oaxaca. Densidad= Ind/ha; TE= tasa de encuentro, p= porcentaje de la población observada durante un muestreo promedio, N±D.E.= tamaño poblacional estimado y desviación estándar.

Mes	Muestreos	Recorridos	N° de individuos avistados	Densidad Ind/ha	TE	p (%)	N±D.E.
Noviembre	Día 1	N1	42	32.1	113.5	0.84	54.075 ±2.88
		N2	44		118.9		
	Día 2	N3	48		129.7		
		N4	48		129.7		
Diciembre	Día 1	N5	41	26.64	110.8	0.91	44.76 ± 1.38
		N6	40		108.1		
	Día 2	N7	41		110.8		
		N8	42		113.5		
Enero	Día 1	N9	74	50.48	200.0	0.75	84.81 ± 5.31
		N10	68		183.8		
	Día 2	N11	59		159.5		
		N12	56		151.4		
Febrero	Día 1	N13	43	30.47	116.2	0.72	54.20 ± 4.80
		N14	30		81.1		
	Día 2	N15	42		113.5		
		N16	42		113.5		
Marzo	Día 1	N17	43	40.20	116.2	0.76	67.54 ± 4.51
		N18	56		151.4		
	Día 2	N19	53		143.2		
		N20	56		151.4		
Abril	Día 1	N21	12	9.08	32.4	0.70	15.26 ± 2.73
		N22	8		21.6		
	Día 2	N23	11		29.7		
		N24	12		32.4		
Mayo	Día 1	N25	41	37.41	108.1	0.70	62.85 ± 5.48
		N26	39		97.3		
	Día 2	N27	51		137.8		
		N28	51		137.8		
Junio	Día 1	N29	66	43.85	178.4	0.84	73.67 ± 3.36
		N30	58		156.8		
	Día 2	N31	59		159.5		
		N32	65		175.7		
Julio	Día 1	N33	52	39.47	140.5	0.82	66.32 ± 3.41
		N34	54		145.9		
	Día 2	N35	61		164.9		
		N36	53		143.2		
Agosto	Día 1	N37	50	42.36	135.1	0.72	71.17 ± 5.45
		N38	44		118.9		
	Día 2	N39	50		135.1		
		N40	63		170.3		

Cuadro 2. Prueba de bondad de ajuste (χ^2), $\alpha < 0.05$, $\chi^2 =$ valor observado. * Denota valores significativos

Mes	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago
χ^2	8.97	6.11	11.76	6.28	12.28	8.54	11.68	6.09	6.39	7.87
Valor-p	*0.030	0.106	*0.008	0.099	*0.006	*0.036	*0.009	0.107	0.094	*0.049

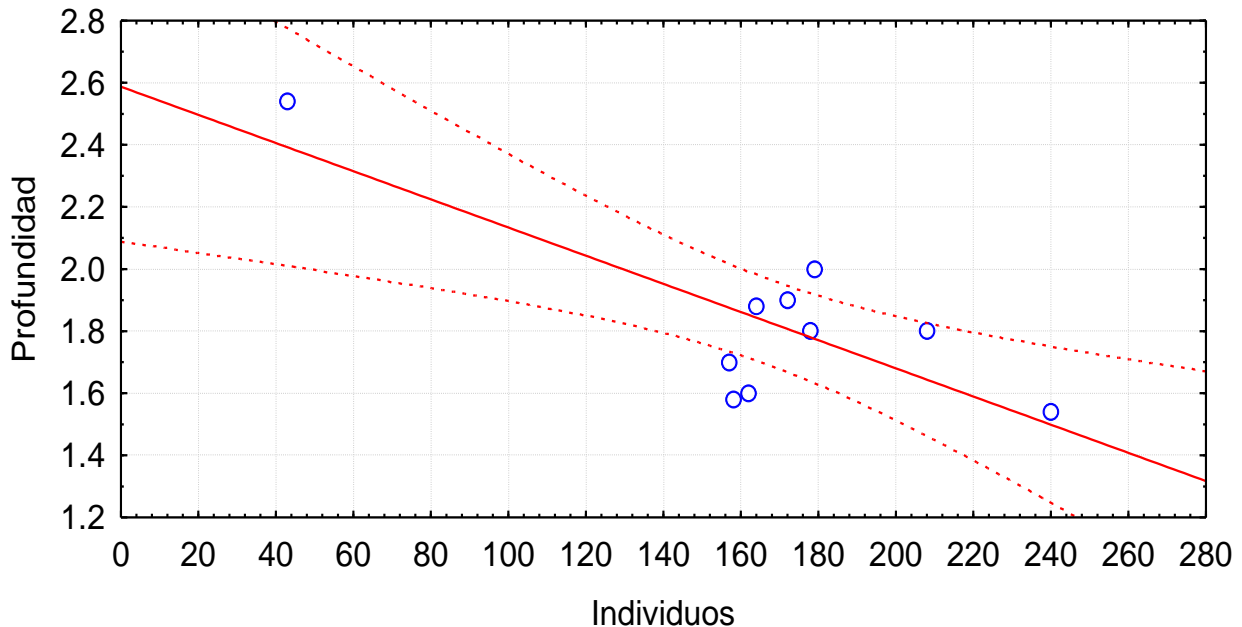


Figura 2. Análisis de correlación entre los avistamientos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) y la profundidad de la Laguna Palmasola ($r = -0.78$, $p < 0.05$), Oaxaca.

En cuanto a la estructura poblacional por clases de tamaño, existió una marcada dominancia de la clase II (juveniles) en los meses de mayo, junio, julio y agosto; seguida de la clase III (subadultos), excepto en el mes de junio. En el mes de abril la clase III (subadultos) presentó una marcada dominancia, seguida de la clase II (juveniles) y IV (adultos) quienes presentaron una abundancia semejante (Figura 3). La clase IV (adultos) presentó una abundancia que varió a lo largo de todo el estudio, siendo noviembre y abril los meses con los más altos registros (Figura 3). La clase V (reproductores) fue la clase con menor abundancia en todo el estudio, registrándose solo en los meses de diciembre, mayo y agosto. La clase I (crías) tuvo una notable abundancia en los meses de junio, julio y agosto. Los organismos sin poder determinar su largo total (SO, solo ojos), tuvieron una gran abundancia en los primeros cuatro meses de muestreo (nov-dic/2017 y ene-feb/2018), y disminuyó considerablemente en los meses restantes (marzo a agosto de 2018). La clase II (juveniles) fue la más abundante durante todo el estudio (37.79%),

seguida de la clase III (27.71%), los organismos sin poder determinar su largo total (SO, 15.50%), la clase I, IV y V (9.68%, 8.72% y 0.58%, respectivamente).

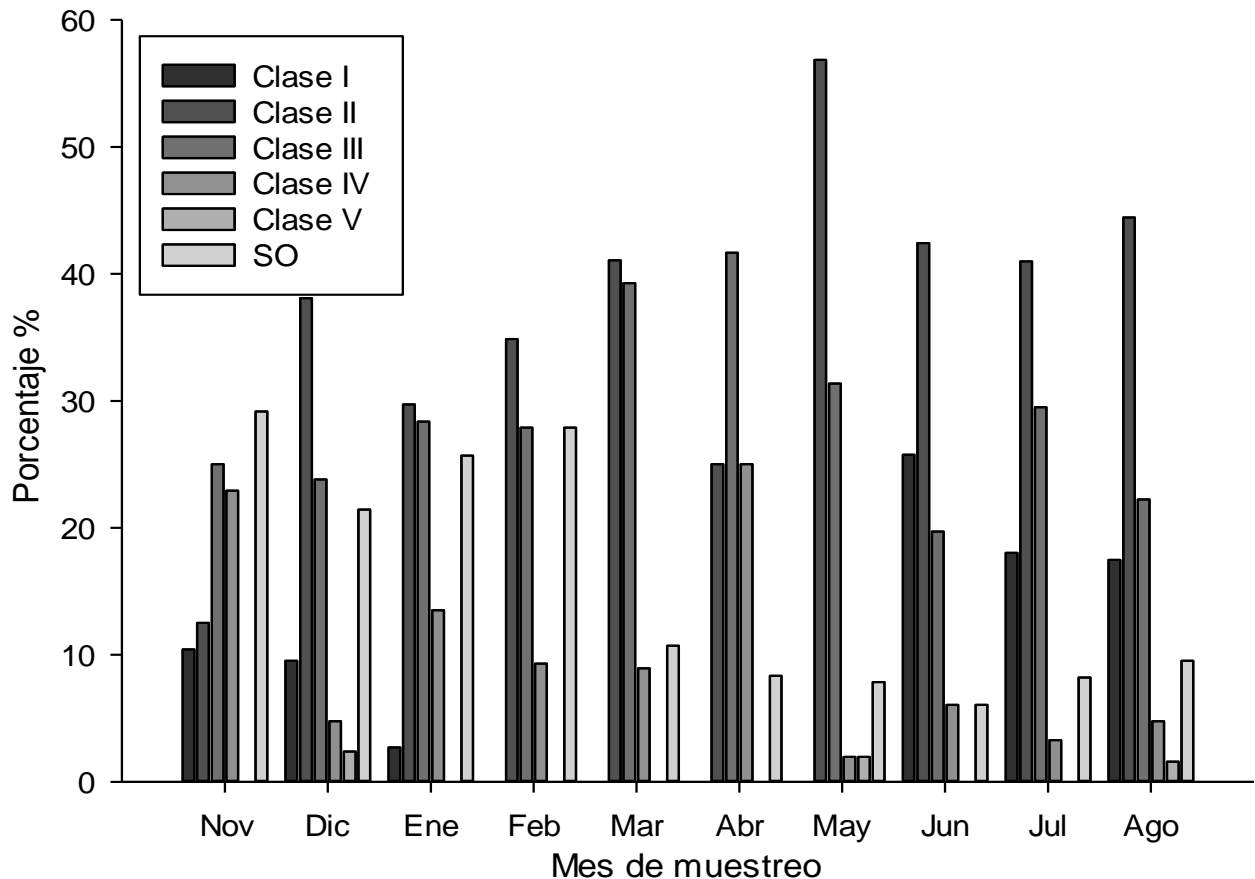


Figura 3. Estructura poblacional del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca. Clase I (neonatos), Clase II (juveniles), Clase III (subadultos), Clase IV (adultos), Clase V (reproductores) y SO (solo ojos) organismos sin determinación de tamaño.

En lo que refiere a la frecuencia de uso de hábitat por clases de tamaño, los individuos de la clase I (crías) de la temporada 2017 y 2018 que se lograron avistar, se observaron en mayor proporción bajo el mangle (8.50%). Los individuos juveniles (clase II) se observaron con mayor proporción bajo el mangle que cubre la orilla de la laguna (31.03%) y en menor proporción en la orilla de la laguna desprovista de vegetación (6.43%). Los individuos subadultos (clase III) se observaron con mayor frecuencia nadando sobre el espejo de agua sin vegetación flotante (17.47%) y ocasionalmente bajo el mangle (11.95%), mientras que los adultos (clase IV) y adultos reproductores (clase V) fueron

observados en mayor proporción nadando en el espejo de agua (9.42 y 0.45%, respectivamente). Los organismos sin determinación de tamaño (SO) se observaron con mayor frecuencia bajo el mangle (72.5%) y con la misma proporción en el agua y las orillas (13.75%) (Figura 4).

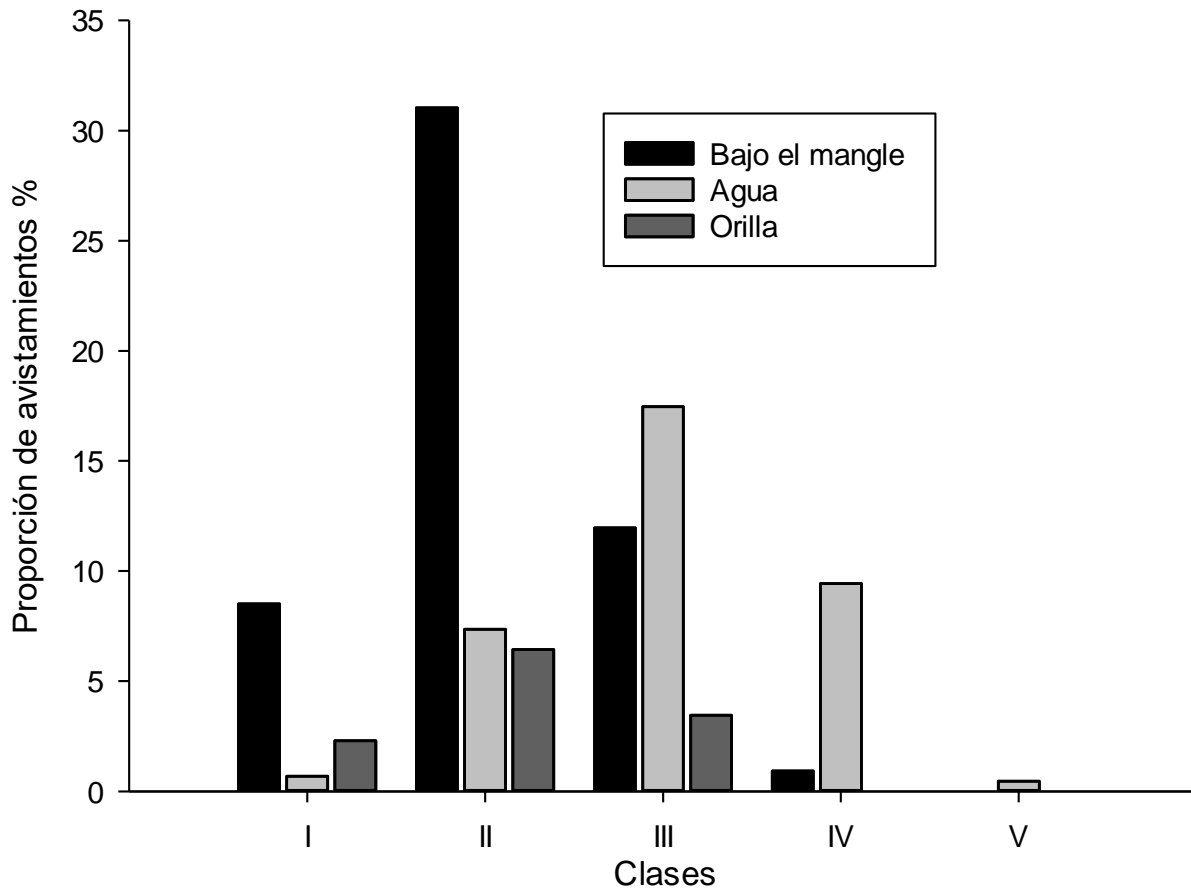


Figura 4. Frecuencia de uso por ambientes del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca. Clase I (neonatos), Clase II (juveniles), Clase III (subadultos), Clase IV (adultos), Clase V (reproductores).

En cuanto al uso de hábitat por clase de tamaño, se encontraron diferencias significativas en la abundancia por clase de edad ($F_3=13.92$ $p < 0.0001$), sin embargo no se observaron efectos estadísticamente significativos entre los meses y las clases de tamaño ($F_{27}=0.37$ $p < 0.99$) y entre la clase de tamaño y el uso de hábitat ($F_6=1.43$ $p < 0.22$); y debido a la baja abundancia de la clase V durante el estudio, no fue posible realizar una comparación estadística entre los factores (mes, clase de tamaño y hábitat).

7.2 Ecología de anidación y evaluación de las temperaturas en los nidos de *Crocodylus acutus*

Durante la temporada reproductiva 2018 del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, se registraron un total de 27 nidos, de los cuales solo 22 fueron muestreados y en los que se introdujeron sensores térmicos durante el desarrollo embrionario. Los cinco nidos restantes fueron detectados al final de la temporada. Los nidos hallados se encontraron en áreas de anidación gregarias (Figura 5). El periodo aproximado de ovoposición fue de 16 días (26 de febrero al 13 de marzo). Considerando desde la puesta de los huevos hasta las eclosiones de los cocodrilos, la temporada de anidación ocurrió, de febrero-marzo ovoposición y mayo para la eclosión. Los nidos se encontraron entre la vegetación de la orilla de la laguna y en lugares abiertos y consistieron en hoyos excavados a ras de suelo y presentaron una depresión ligera en la superficie denominada cama (Casas-Andreu, 2003). Del total de nidos se observaron 10 nidos fallidos, debido a que se inundaron por la presencia del fenómeno natural mar de fondo durante el mes de abril, sin embargo los huevos de estos nidos presentaron formación embrionaria. Adicionalmente tres nidos presentaron depredación, de los cuales el nido 11 sufrió pérdida total de los huevos, el nido 2 se quedó solo con tres huevos y el nido 4 con 20 huevos hasta el final de la incubación (Cuadro 3).

Durante la visita a los nidos para la recuperación de los sensores térmicos (mayo) se escucharon llamados de las crías (en los nidos 2, 3, 4, 5, 16, 22, 23 y 25), los cuales emiten cuando están listas para eclosionar, llamado que atrae a la madre, debido a esto se decidió esperar un lapso de tres días, esperando la asistencia de la madre al nido. Sin embargo, como esto no ocurrió los nidos fueron asistidos (Cuadro 3), sacando los huevos y liberando a las crías en la laguna que aún se encontraron vivas, puesto que algunas de ellas murieron asfixiadas, al no salir a la superficie una vez que rompieron el cascarón. La mayoría de los nidos (74.07%) se ubicaron en la zona sur de la laguna la cual colinda con el mar (océano Pacífico, figura 5) mientras que el resto se ubicó en la zona norte (25.92%) zona colindante a la laguna los Naranjos (Figura 1 y 5).

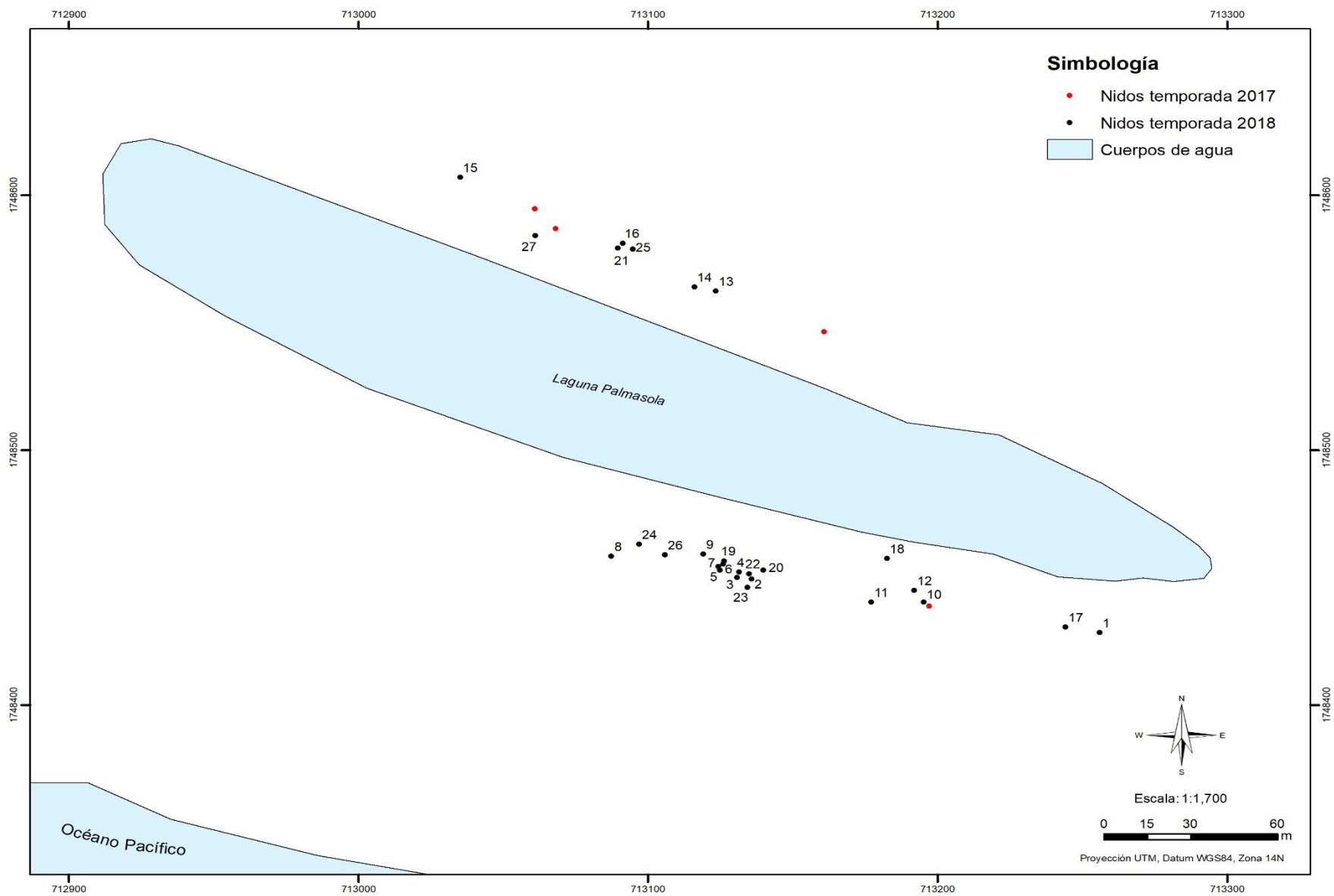


Figura 5. Ubicación de los nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca.

Cuadro 3. Número de huevos, viabilidad, muerte embrionaria, infertilidad y natalidad de los nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca. (Temporada 2018). *nidos depredados (número de huevos al final del periodo embrionario después de ser depredados), **nidos afectados por la inundación y ●nidos asistidos.

Nido	Número de huevos (n=24)	Viabilidad % (n=22)	Muerte embrionaria % (n=22)	Infértiles % (n=22)	Natalidad % (n=17)
**1	40	87.50	2.50	10	-
*2●	19 (3)	84.21	5.26	10.53	33.33
3●	35	94.29	0	5.71	84.84
*4●	30 (20)	90	0	10	45
5●	46	89.13	8.70	2.17	26
**6	31	70.97	0	29.03	-
7	39	94.87	5.13	0	94.20
8	20	95	0	5	100
**9	30	80	3.33	16.67	-
**10	34	97.06	0	2.94	28
*11	34(0)	91.18	2.94	5.88	-
**12	33	100	0	0	-
**13	38	94.74	5.26	0	-
**14	21	95.24	4.76	0	-
15	29	86.21	3.45	10.34	100
16●	43	97.67	0	2.33	32.43
17	17	82.35	0	17.65	100
**18	33	90.91	0	9.09	-
**19	28	100	0	0	-
**20	26	80.77	3.85	15.38	-
21●	34	70.59	2.94	26.47	45.45
22	29	86.21	13.79	0	55.55
23●	17	-	-	-	41.17
24	-	-	-	-	100
25●	31	-	-	-	93.54
26	-	-	-	-	100
27	-	-	-	-	100
Promedios	30.7	89.04	2.81	8.15	71.6

Se determinó la orientación-exposición de los nidos, el 55.55% de los nidos estuvieron expuestos hacia el norte, el 22.22% estuvieron expuestos hacia el este y al sur (Respectivamente), excepto hacia el oeste donde no existió ningún nido con esta orientación (Cuadro 4). La distancia de los nidos a la orilla del agua fue muy variable, con una distancia mínima de 3.7 y una máxima de 24.1 m. La distancia al árbol o arbusto más cercano 1 (D-ar1) varió entre 0.6 y 9.4 m, mientras que la distancia al árbol o arbusto más

cercano 2 (D-ar2) tuvo una variación entre 2.2 y 11.9 m (Cuadro 5). La profundidad de la cámara de incubación y del nido en sí, fue una excavación ligeramente en diagonal antero-posterior (con respecto al cuerpo de la hembra) (Casas-Andreu, 2003) que fluctuó entre 15 y 40 cm, la profundidad del tope del nido (del primer huevo a la superficie) varió entre 15 y 45 cm y la profundidad total del nido tuvo una variación entre 35 y 70 cm. El ancho superior del nido varió entre 28 y 42 cm y el ancho inferior varió entre 22 y 35 cm. La cobertura arbórea fluctuó entre 0 y 95%, solo 15 nidos presentaron cierto porcentaje de cobertura arbórea, mientras que el resto de los nidos estuvieron expuestos a la irradiación solar directamente (Cuadro 5).

Cuadro 4. Exposición-orientación de los nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca (N=27).

Exposición	Número de nidos	%
NORTE	15	55.55
SUR	6	22.22
ESTE	6	22.22
OESTE	0	0

Cuadro 5. Variables físicas de los nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca.

Variable	Media ± D.E.	Intervalo
Distancia al agua (m) (n=27)	13.59 ± 4.78	3.7 - 24.1
Distancia nido-árbol 1 (m) (n=27)	3.28 ± 2.64	0.35 - 10
Distancia nido-árbol 2 (m) (n=27)	4.96 ± 2.43	0.75 - 11.9
Profundidad tope del nido (cm) (n=24)	25.52 ± 8.38	15 - 45
Profundidad cámara de incubación (cm) (n=24)	27.3 ± 7.24	15 - 40
Profundidad total del nido (cm) (n=24)	52.82 ± 9.07	35 - 70
Ancho superior del nido (cm) (n=24)	33.36 ± 3.73	27 - 42
Ancho inferior del nido (cm) (n=24)	27.72 ± 4.36	22 - 35
Cobertura del dosel % (n=27)	24.78 ± 26.98	0 - 95

El sustrato de los nidos fue mayoritariamente de arena, arena-grava, limo-arenoso y con hojarasca, pasto seco y ramas secas trituradas, aunque los nidos de la zona norte de la laguna (Figura 5) tenían piedras en su interior, esto se debe a que en esa área de la laguna está constituida por una gran cantidad de arena, piedras y arena. Se contabilizaron un total de 737 huevos, el número de huevos por nido fluctuó entre 17 y 46 con un promedio de 30.7 ± 7.83 huevos. De los 737 huevos solo se midieron y pesaron

689 huevos, dado que fue el número de huevos que se encontró durante el periodo de ovoposición (febrero marzo); el largo de los huevos tuvo un promedio de 74.01 ± 3 mm con una variación entre 60.4 y 83.78 mm, el ancho promedió 45.6 ± 1.64 mm y tuvo una variación entre 40.25 y 49.91 mm, el promedio del peso fue 88.97 ± 7.95 g y varió entre 56.4 y 107.4 g (Cuadro 6).

Cuadro 6. Longitud (mm), ancho (mm) y peso (g) de los huevos de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca. (N=22 nidos, 689 huevos).

Nidos	N° de huevos	Longitud media \pm D.E (mm)	Ancho medio \pm D.E (mm)	Peso medio \pm D.E (g)
1	40	76.45 \pm 2.58	46.42 \pm 0.84	93.88 \pm 4.96
2	19	76.09 \pm 3.29	45.77 \pm 0.61	94.07 \pm 3.72
3	35	75.57 \pm 2.16	47.64 \pm 0.8	99.73 \pm 2.86
4	30	74.29 \pm 2.29	45.31 \pm 0.61	88.86 \pm 4.88
5	46	73.02 \pm 2.58	45.83 \pm 0.97	89 \pm 3.83
6	31	72.18 \pm 1.97	44.94 \pm 0.57	84.87 \pm 3.08
7	39	72.84 \pm 1.97	44.89 \pm 0.55	85.91 \pm 3.14
8	20	73.64 \pm 2.36	43.65 \pm 1.10	81.69 \pm 5.32
9	30	72.62 \pm 2.22	44.67 \pm 0.86	83.93 \pm 3.60
10	34	71.08 \pm 1.98	43.88 \pm 0.75	79.1 \pm 3.50
11	34	72.94 \pm 1.92	46.89 \pm 0.89	90.68 \pm 4.54
12	33	77.17 \pm 2.12	44.12 \pm 0.69	88.62 \pm 4.94
13	38	75.89 \pm 2.25	46.34 \pm 0.83	94.12 \pm 3.19
14	21	74.44 \pm 2.31	45.82 \pm 0.82	90.85 \pm 3.39
15	29	70.77 \pm 1.67	43.28 \pm 0.68	76.1 \pm 3.20
16	43	75.86 \pm 2.85	45.54 \pm 1.16	92.34 \pm 4.42
17	17	73.47 \pm 1.79	44.42 \pm 1.08	83.57 \pm 3.56
18	33	73.35 \pm 2.32	45.07 \pm 0.67	86.03 \pm 3.76
19	28	75.42 \pm 1.63	47.19 \pm 0.62	92.26 \pm 3.68
20	26	69.42 \pm 3.10	43.42 \pm 1.27	73.65 \pm 5.85
21	34	74.23 \pm 2.29	48.48 \pm 1.03	98.02 \pm 3.23
22	29	76.43 \pm 1.89	47.80 \pm 0.76	101.98 \pm 2.81
Promedio	30.7 \pm 7.83	74.01 \pm 3	45.6 \pm 1.64	88.97 \pm 7.95

Se determinó la viabilidad de los huevos a través de la observación de la banda opaca, donde se dividieron en fértiles, infértiles y muerte embrionaria. La fertilidad de los huevos en los nidos tuvo una variación entre 70.59 y 97.67%, con un promedio de 89.24%; la infertilidad promedio fue de 8.15% con una variación entre 0 y 29.03%; y la muerte embrionaria promedio fue de 2.81 % con una variación entre 0 y 13.79% (Cuadro 3). La

causa principal de la muerte embrionaria fue la ruptura de cascarones, en los nidos con mayor profundidad, en el caso de los nidos de la zona norte se encontraron aplastados con las piedras del interior del nido.

La natalidad observada fluctuó entre el 28% y 100% (Cuadro 3), las eclosiones se presentaron cuando comenzó el periodo lluvioso, a mediados del mes de mayo. Para determinar el éxito de natalidad, se consideró la proporción de las crías que llegaron a formarse completamente al final del periodo de incubación, tanto si estaban vivas o muertas. En algunos nidos las crías se encontraron perfectamente formadas pero muertas, con su hocico perforando la cáscara del huevo, como resultado de la falta de asistencia materna durante la eclosión. Se observaron diferencias significativas, comparando el volumen de los huevos entre 22 nidos ($F_{2,1}=102.4$ $p < 0.0001$ $n=678$ huevos, Figura 6), estas diferencias entre el volumen de los huevos de los nidos sugieren que las hembras anidadoras en esta temporada eran de distintos tamaños (longitud total).

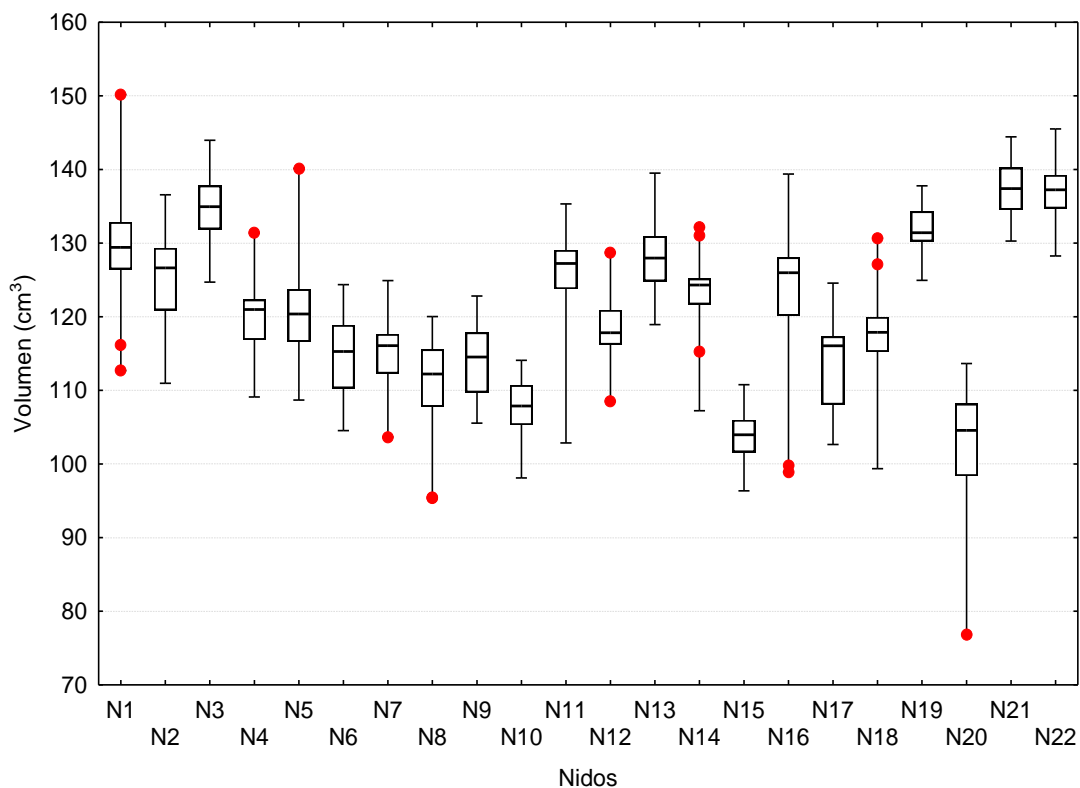


Figura 6. Promedios, cuartiles y valores atípicos (círculos rojos) del volumen de los huevos de cada nido del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca.

En cuanto a las temperaturas de incubación, solo se consideraron los registros de 10 nidos, debido a que fueron los únicos nidos que presentaron sobrevivencia de embriones y los sensores térmicos usados en estos no se vieron afectados por depredación o alguna falla del mismo. Gran parte de los nidos con sensor térmico fueron afectados por la inundación de la laguna en el mes de abril y las crías no llegaron a formarse completamente (Anexo 1), y en algunos casos ni siquiera hubo desarrollo del embrión. Se realizó un ANOVA entre las temperaturas a lo largo de la incubación de cada nido y un ANOVA entre las temperaturas de los nidos entre los días 25 y 45 (TSP, por sus siglas en inglés, periodo termo-sensible) de incubación de cada nido. El análisis de varianza entre las temperaturas de incubación entre los 25 y 45 días mostró diferencias significativas entre los diez nidos ($F_9=6669$ $p < 0.0001$, figura 7), así mismo hubo diferencias significativas entre las temperaturas a lo largo de toda la incubación ($F_9=2969.8$ $p < 0.0001$, figura 8) entre los diez nidos.

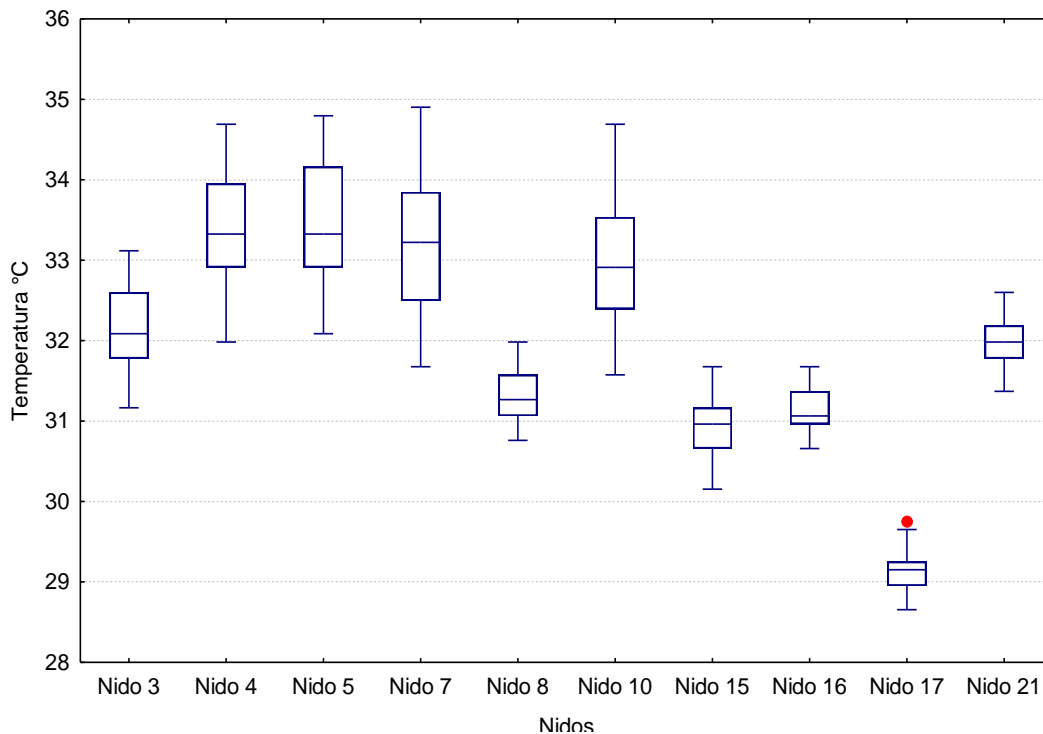


Figura 7. Promedios, cuartiles y valores atípicos (círculos rojos) de la temperatura entre los 25 y 45 días de incubación (TSP, periodo termo-sensible) de 10 nidos del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca.

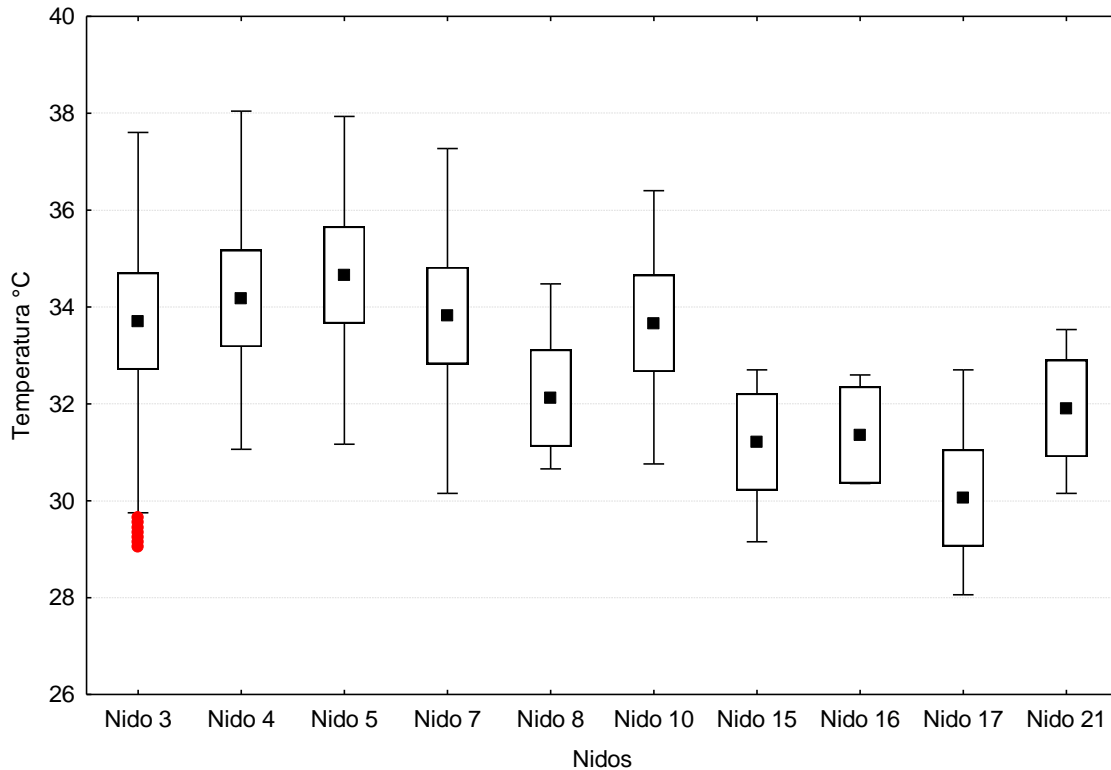


Figura 8. Promedios, cuartiles y valores atípicos (círculos rojos) de la temperatura a lo largo de todo el periodo de incubación en 10 nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la laguna Palmasola, Oaxaca.

El periodo de incubación promedio duro 77.6 ± 5.89 días. Las temperaturas promedio a lo largo de la incubación fluctuaron entre 30.06°C y 34.66°C . Las temperaturas promedio durante el periodo termo-sensible (25 y 45 días) fluctuaron entre 29.13°C y 33.46°C (Cuadro 7). En la mayoría de los nidos la temperatura tuvo un amplio intervalo de variación durante todo el periodo de incubación (28.06 a 38.04°C); sin embargo en el nido 16 el intervalo de temperatura fue menor al resto (30.35 a 32.6°C), a diferencia del nido 3 el cual tuvo un amplio intervalo de variación en los registros de su temperatura (29.05 a 37.6°C) (Figura 9), estas variaciones de temperatura podrían estar influenciadas por diversos factores, como la cobertura del dosel, la profundidad del nido, el número de huevos dentro de los nidos (temperatura metabólica), el sustrato y la humedad.

Cuadro 7. Temperaturas promedio del periodo de incubación (T^a incubación) y del TSP (periodo termo-sensible, T^a TSP), desviación estándar; días de incubación y proporción sexual sugerida (PSS) en la laguna Palmasola Oaxaca.

Nidos	T^a incubación °C	D.E.	T^a TSP °C	D.E.	Días/incub.	PSS
3	33.71	2.56	32.15	0.51	86	100% machos
4	34.18	1.74	33.38	0.67	85	50 y 50% ambos sexos
5	34.66	2.25	33.46	0.73	84	50 y 50% ambos sexos
7	33.82	2.27	33.20	0.84	76	50 y 50% ambos sexos
8	32.12	1.19	31.32	0.29	70	100% machos
10	33.67	1.81	33.01	0.72	75	50 y 50% ambos sexos
15	31.22	0.84	30.94	0.36	76	60% hembras y 40% machos
16	31.36	0.55	31.14	0.26	80	100% machos
17	30.06	1.12	29.13	0.20	70	80% hembras y 20% machos
21	31.91	0.85	31.98	0.28	74	100% machos

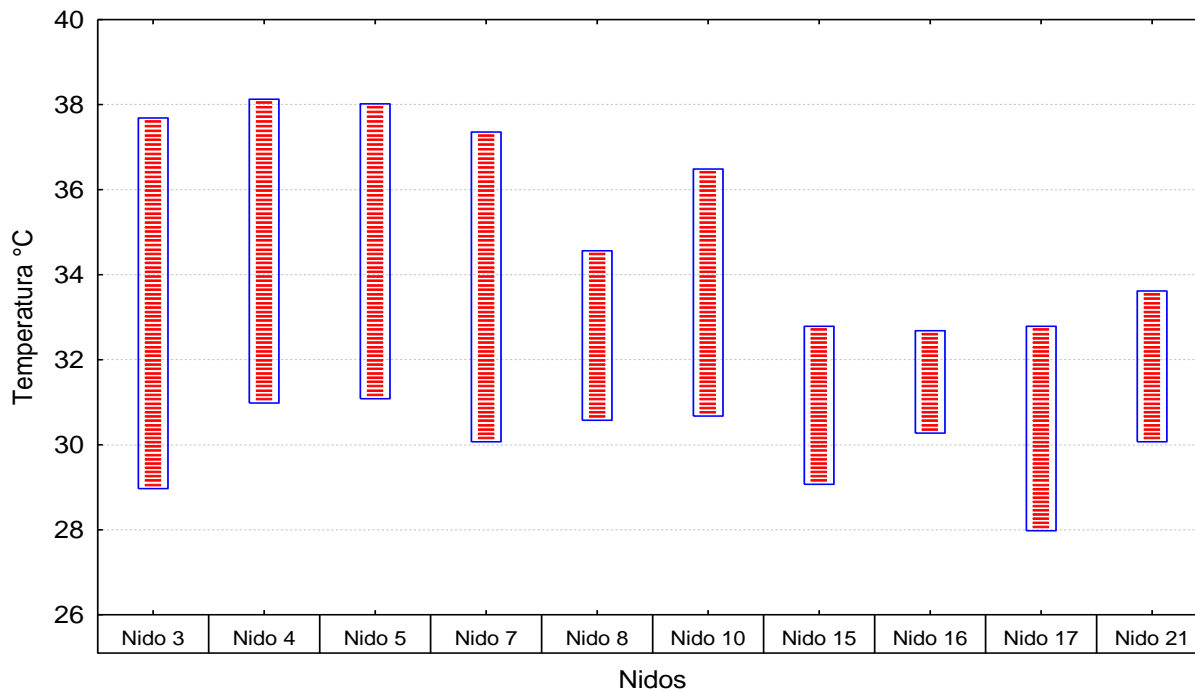


Figura 9. Intervalo de variación de la temperatura durante todo el periodo de incubación, de 10 nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*), en la laguna Palmasola, Oaxaca.

Se observó una correlación negativa significativa entre la cobertura arbórea y la temperatura promedio del periodo de incubación ($r=-0.73$ $p<0.05$, Figura 10). También se observó una correlación positiva significativa entre la temperatura promedio y los días de incubación ($r=0.66$ $p<0.05$, Figura 10), este resultado muestra lo contrario de lo que hasta ahora se ha reportado, ya que como se ha mencionado, los huevos que se incuban

a altas temperaturas ($>33^{\circ}\text{C}$), el periodo de incubación se vuelve más corto (bajo condiciones de laboratorio, Charruau *et al.*, 2017). Sin embargo este análisis podría estar influenciado por los nidos que no fueron asistidos por las madres y se tuvo que intervenir. No hubo relación estadísticamente significativa entre la temperatura promedio, el éxito de natalidad y la profundidad media del nido ($r=-0.43$ $p<0.05$ y $r= 0.51$ $p<0.05$, respectivamente, figura 10). El número de huevos de cada nido también tuvo una correlación positiva con la temperatura promedio ($r=0.60$ $p<0.05$, figura 11).

En cuanto a la proporción de sexos en los nidos, las temperaturas registradas en el periodo termo-sensible (25 y 45 días) siguiendo las sugerencias de Charruau *et al.* (2017), la proporción de sexos en cuatro nidos la producción fue de 100% o en su mayoría machos, mientras que en cuatro nidos la producción fue 50 y 50% para ambos sexos y en dos de ellos favorece en mayor porcentaje a las hembras (60 y 80% respectivamente, Cuadro 7). Sin embargo es importante resaltar que aunque las temperaturas favorecen a los machos, las temperaturas registradas están en los límites que favorecerían a las hembras.

Durante los días que se recuperaron los sensores térmicos, se recuperaron 19 crías de cuatro nidos (nido: 3, 4, 5 y 10, Cuadro 8), las cuales habían muerto dentro de los nidos por falta de asistencia materna, pero que alcanzaron su formación completa, por lo que fueron preservadas en formol y llevadas al laboratorio para poder identificar su sexo a través de técnicas histológicas, realizando la abertura del celoma y buscando las gónadas (Anexo 2).

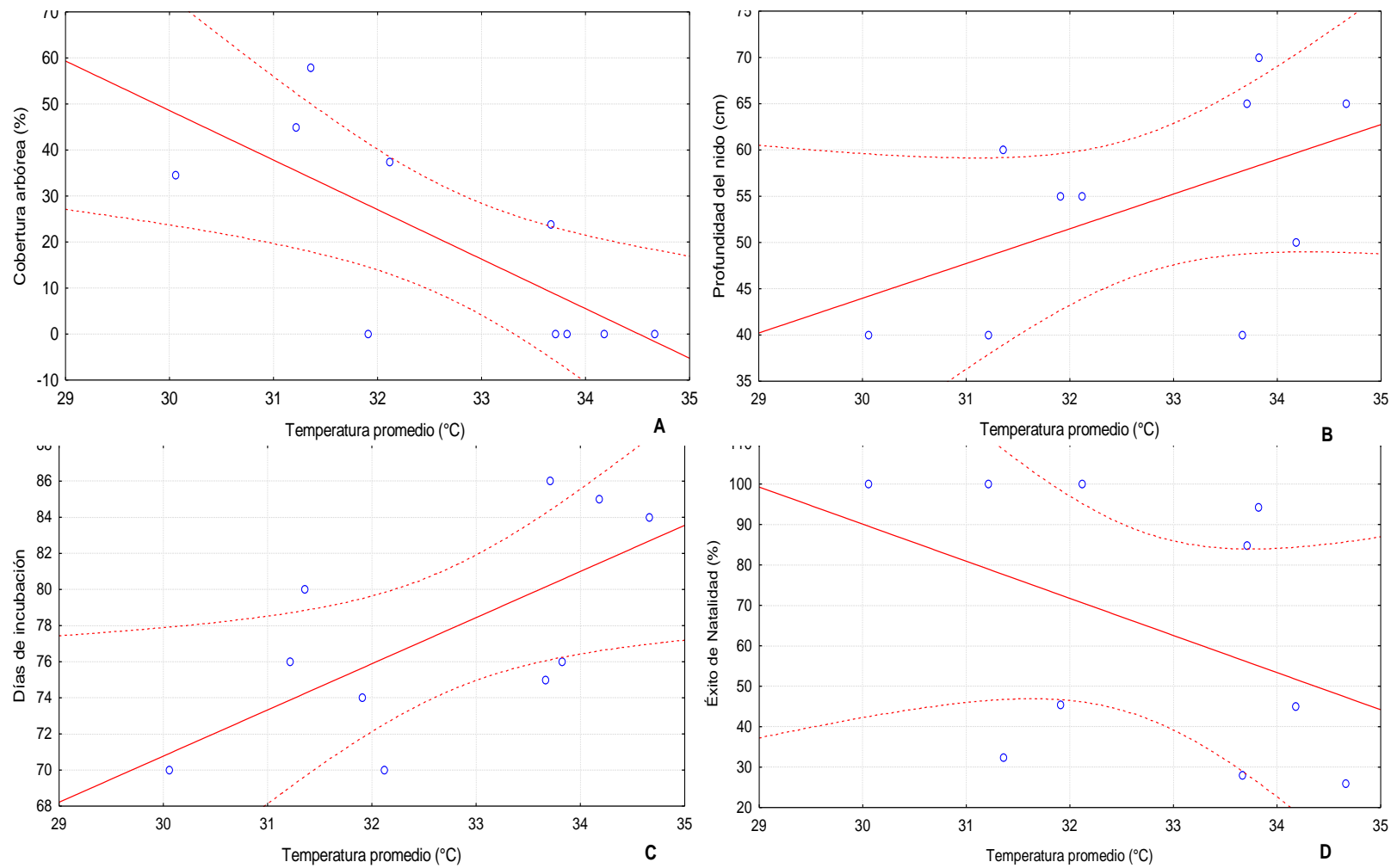


Figura 10. Correlaciones entre la temperatura promedio y algunas variables de los nidos: (A) cobertura arbórea ($r = -0.73$ $p < 0.05$), (B) profundidad media del nido ($r = 0.51$ $p < 0.05$) y entre algunos atributos de la anidación: (C) días de incubación ($r = -0.66$ $p < 0.05$) y (D) éxito de natalidad ($r = -0.43$ $p < 0.05$).

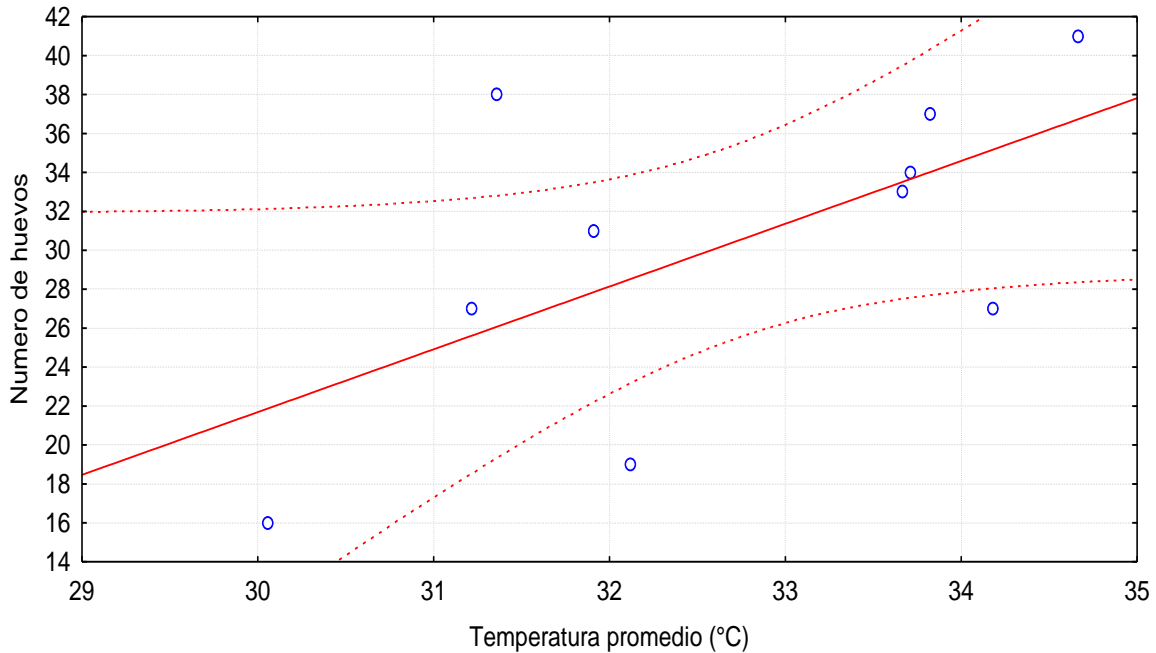


Figura 11. Correlación entre la temperatura promedio y el número de huevos de cada nido ($r=0.60$ $p<0.05$) del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*) en la Laguna Palmasola, Oaxaca.

Las temperaturas durante el TSP produjo ambos sexos, pero la proporción de sexos favoreció a los machos siguiendo las sugerencias de Charruau *et al.* (2017), al igual que en la muestra al azar de 19 individuos a los cuales muestras histológicas mostraron la producción de machos (13 de ellos fueron machos y seis hembras cuadro 8). De los 10 nidos considerados para el análisis de temperatura, cinco de ellos presentaron temperaturas ($>34.5^{\circ}$) por arriba del intervalo de temperatura donde se considera un alto grado de mortalidad para los embriones, durante diferentes etapas del periodo de incubación y uno de ellos presentó un alto porcentaje de natalidad (94.20%, nido 7, cuadro 3), ningún nido presentó temperaturas bajas ($<28^{\circ}\text{C}$) donde de igual manera se considera mortal para los embriones (Figura 12).

Cuadro 8. Proporción de sexos de las crías colectadas al azar de cuatro nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*), en la laguna Palmasola, Oaxaca.

Nido	3	4	5	10
Individuos	4	6	5	4
Sexo	3 machos 1 hembra	2 machos 4 hembras	5 machos	3 machos 1 hembra

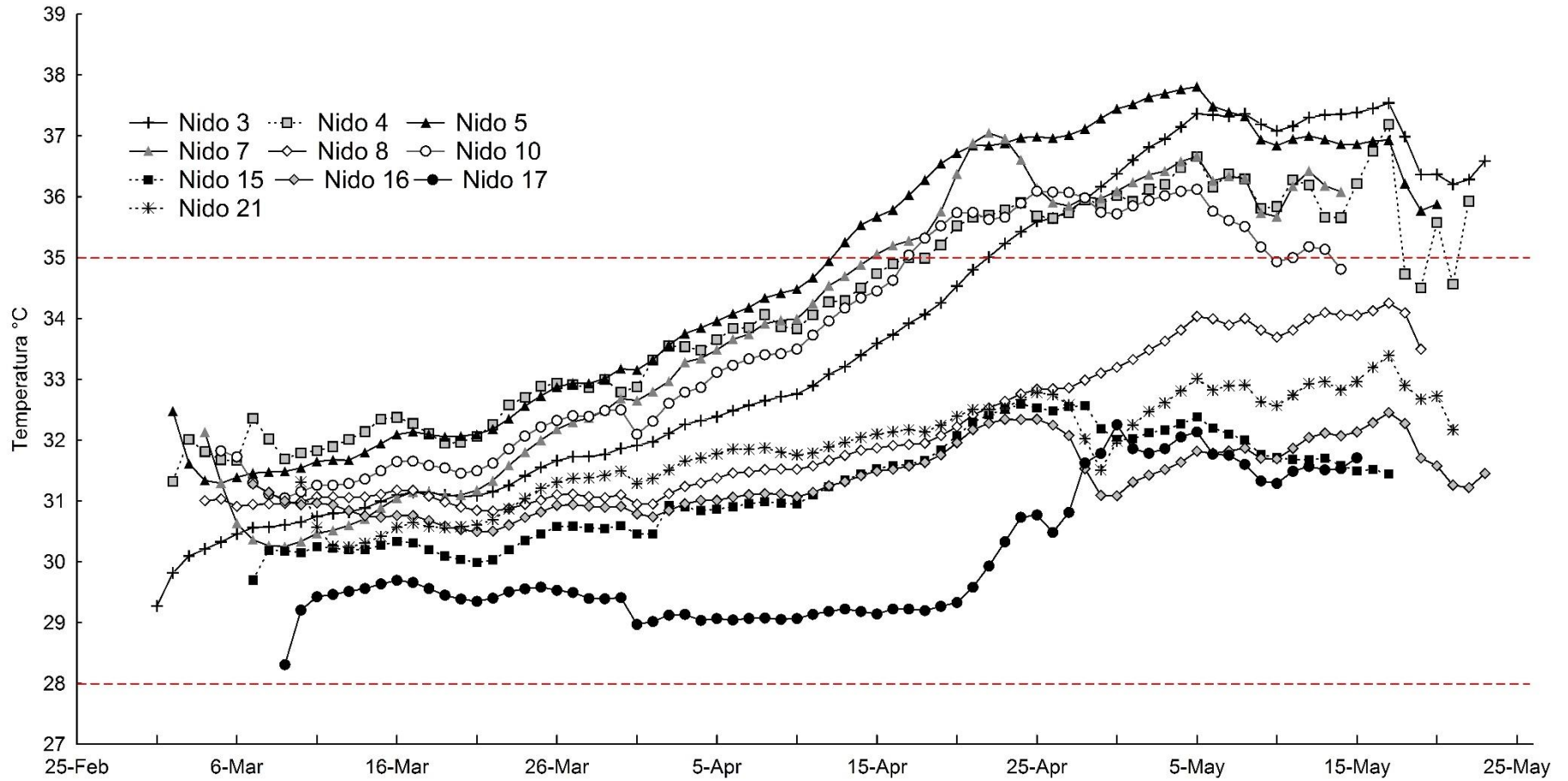


Figura 12. Temperaturas de incubación de 10 nidos del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*), en la laguna Palmasola, Oaxaca. Líneas punteadas en rojo indican los límites de temperatura letal para los embriones (Sugerido por Charruau *et al.*, 2017).

VIII. DISCUSIÓN

8.1 Ecología poblacional

El comportamiento de la distribución y abundancia de los cocodrilos, está en función de las características biológico-ambientales de los sitios donde se distribuyen, como alimentación, reproducción, temperatura y salinidad (Kushlan y Mazzotti, 1989; Thorbjarnarson, 1989). En México la principal herramienta para la estimación de la abundancia y comparación de los cocodrilos ha sido con base en la TE (Sigler *et al.*, 2011) debido a que el implemento de esta técnica representa un bajo costo (García-Grajales *et al.*, 2007). En ese sentido, las TE se continúan efectuando de manera comparativa; sin embargo, la escala espacial sigue siendo el factor que permite establecer las comparaciones entre sitios (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2017).

Aunque dentro de los objetivos del estudio no se planteó evaluar los hábitos alimenticios y la disponibilidad de recursos para el cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*), durante los recorridos siempre se observaron, crustáceos, peces, reptiles, aves, excretas de mamíferos medianos (*Procyon lotor*) y en ocasiones se observaron mefitidos, que forman parte de la dieta del cocodrilo (Casas-Andreu y Barrios, 2003), por lo que se considera que en la Laguna Palmasola existe una buena fuente de recursos alimenticios, una de las razones por lo cual se explicaría el por qué se ha mantenido una gran población de esta especie.

La tasa de encuentro promedio reportada en este estudio (TE=114.8 ind/km), no es similar a lo reportado por García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014) (TE= 142.02 ind/km) en la laguna Palmasola, sin embargo sigue siendo un registro considerablemente alto y superior en comparación con otros estudios en Oaxaca; como en la Ventanilla, (47.33 ind/km García-Grajales y Espinosa-Reyes, 2001), en La Palmita (0.8 ind/km Brandon-Pliago, 2007) y en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua (49 ind/km García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2017). Al igual que otros estudios realizados en otros estados de la República Mexicana: la Encrucijada, Chiapas (2.1 ind./km, Martínez-Ibarra *et al.*, 1997), en Jalisco (45.4 ind./km; Huerta-Ortega, 2005), como estero Boca Negra (51.25 ind/km;

Cupul-Magaña *et al.*, 2002) y Chamela-Cuixmala (32.52 ind/km; García *et al.*, 2010), San Blas, Nayarit (4.1 ind/km; Hernández-Hurtado *et al.*, 2011) y Sinaloa (7.7 ind./km; Navarro-Serment, 2001). Una razón que podría explicar las diferencias en la estimación poblacional del trabajo de García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014) y el presente estudio es la ampliación y recuperación de los canales que alimentan a la laguna, los cuales están cubiertos por mangle y es de difícil acceso para el ser humano, García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014) reportan que durante su estudio un evento climatológico afectó una gran cantidad de manglares, eliminándolos, actualmente con la recuperación de estos manglares se crean nuevos refugios y sitios más seguros para la alimentación de los cocodrilos, por tal motivo se esperaría que un gran porcentaje de la población prefiera estos sitios. No obstante la laguna Palmasola colinda con una laguna de mayor dimensión (laguna los Naranjos) y durante los recorridos se observaron individuos cruzando de una laguna a otra y rastros en el suelo que dejan al cruzar, así mismo pobladores de la comunidad quienes todos los días bajan al mar a pescar, mencionan que con mucha frecuencia tienen encuentros con animales de mediano y gran tamaño.

Aunque en el presente estudio no se midió la salinidad durante todos los meses de muestreo, además de no registrar algún porcentaje de este parámetro en la laguna, sin embargo es un parámetro que se ha determinado importante para la distribución de esta especie. Richards *et al.* (2004) reportan que organismos adultos soportan altos porcentajes de salinidad (>35‰), mientras que las tallas más pequeñas (subadultos y juveniles) se encuentran relegados a rangos de salinidad entre 18 y 35‰. Hernández-Hurtado *et al.* (2011) reportan una mayor distribución de esta especie a baja salinidad entre 4.92 y 11.03‰; mientras que reportan una menor distribución con alta salinidad entre 24.76 y 35.85‰, en los sistemas estuarinos de San Blas, Nayarit. Hernández-Hurtado *et al.* (2006) reportan una distribución de cocodrilos en salinidades de 41‰ en los esteros de bahía de Banderas entre Jalisco y Nayarit, y Thorbjarnarson (1989) observó una pequeña población en el lago Enriquillo de República Dominicana a salinidades de 78‰, sin embargo las crías tenían que dispersarse en áreas de agua dulce que bordeaban el lago o como consecuencia no lograban sobrevivir. La nula salinidad en la laguna podría ser un factor que determine el gran número de cocodrilos que se registra,

a pesar de ser una especie que tolera alta salinidad, sobre todo en cocodrilos de gran tamaño (>2m), parece ser que tiene una preferencia por baja salinidad como se ha reportado en trabajos anteriores.

A pesar de no existir evidencia de un efecto de la profundidad sobre la estimación poblacional, en este estudio se encontró una correlación negativa ($r=-0.78$) entre estas dos variables, donde a mayor profundidad el número de avistamientos disminuye. Kushlan y Mazzotti (1989) y Hernández-Hurtado *et al.* (2011) reportan en sus estudios que la mayor abundancia de cocodrilos se registró en canales con profundidades apenas mayores a un metro, y la menor abundancia en canales más anchos con mayor flujo de agua. Las fluctuaciones en los niveles de profundidad en la laguna se debe al fenómeno natural denominado localmente como mar de fondo, esto provoca un cierre de la boca barra e impide el flujo natural del agua proveniente del río Colotepec, por tal motivo el agua del río aumenta el nivel de la laguna, por lo que los bajos avistamientos se deben a dos razones: la primera; debido a que el nivel del agua aumenta, esta llega al follaje de los manglares lo que dificulta aún más las observaciones de los cocodrilos, a diferencia cuando el nivel del agua es bajo y se pueden apreciar a través de las raíces, y la segunda; puede que exista una preferencia de los cocodrilos por aguas no tan profundas <2 m por lo que prefieren introducirse en los canales con baja profundidad cuando se inunda la laguna, sitios de difícil acceso para el humano (Thorbjarnarson, 1989).

En cuanto a la estructura de la población y a pesar del inminente sesgo que existe en la estimación de la estructura poblacional por observación a distancia (Ron *et al.*, 1998) en este estudio se observó una mayor abundancia de individuos de la clase II (juveniles) seguido de los individuos subadultos (clase III). Mientras que las clases IV y V (adultos y reproductores respectivamente) presentaron abundancias muy bajas, este tipo de estructura ya se ha reportado en México, siendo común una mayor abundancia y densidad de individuos juveniles y bajas abundancias de individuos subadultos (Navarro-Vargas, 1999; Cupul-Magaña *et al.*, 2002; Brandon-Pliego, 2007). García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014), reportan para el mismo sitio de estudio en la laguna Palmasola una mayor abundancia de la clase III (subadultos) seguido de la clase II (juveniles), lo

contrario a lo reportado en este estudio, pero con la similitud de una baja abundancia de adultos.

Álvarez del Toro (1974), Kushlan y Mazzotti (1989) y Thorbjarnarson (1989), mencionan que los organismos con tallas que varían entre 100 y 200 cm son la fase biológica que más dispersión presenta en una población, refugiándose en manglares y sitios intrincados de difícil acceso para el humano. El bajo porcentaje de subadultos (clase III) observados en el estudio puede deberse a una alta mortalidad natural de juveniles o cierto nivel de marginación ejercida por adultos (Thorbjarnarson, 1989). Una razón a la cual se le podría atribuir la baja abundancia de subadultos y una mayor abundancia en juveniles (clase II), es al número de nidos que se encontraron en la zona (27 nidos) y los nacimientos de la clase I (crías) por lo que podría existir un gran porcentaje de individuos en el reclutamiento a la clase II. Por otra parte también es de considerar la dimensión de la laguna lo que podría ser la razón de la baja abundancia de adultos y reproductores, ya que al ser organismos con despliegue de conducta territorial (Tucker *et al.*, 1997) es poco probable encontrar un gran número de individuos de estas clases (adultos y reproductores) en una laguna con dimensiones pequeñas, si la comparamos con la laguna vecina (laguna los Naranjos) la cual es de mayor tamaño (laguna Palmasola; 1.68 ha y laguna Los Naranjos; 7.5 ha) por lo que se esperaría encontrar una mayor cantidad de adultos y reproductores en la laguna vecina, además podría considerarse a la laguna Palmasola un sitio exclusivo para la reproducción.

En cuanto a la frecuencia de uso del hábitat, la mayoría de los registros se obtuvieron en el manglar, con mayor proporción de uso por individuos de la clase II (juveniles) lo que coincide con lo reportado por Thorbjarnarson (1989) y García-Grajales y Buenrostro-Silva (2014), quienes mencionan que los cocodrilos frecuentemente prefieren permanecer escondidos en las raíces del mangle. Navarro-Serment (2001), menciona que hay una preferencia de los juveniles a ocupar zonas someras, con abundante alimento y protección. Los ejemplares observados con mayor frecuencia nadando en el agua fueron subadultos y adultos, ya que sólo estos tamaños corporales se aventuran a abandonar la seguridad que proporcionan las riberas cubiertas por manglar (Hernández-Vázquez,

2001). Brandon-Pliego (2007) y García-Grajales y Buenrostro-Silva (2017), reportan una interacción significativa entre el mes, hábitat y clase de tamaño, lo que indica que la actividad de los organismos depende de la edad y la temporada del año, en este estudio no se pudo comprobar esta interacción debido a la baja abundancia de las clases IV y V (adultos y reproductores respectivamente).

8.2 Ecología de anidación y evaluación de las temperaturas en nidos de *Crocodylus acutus*

Thorbjarnarson (1989), mostró que la temporada de reproducción iniciaba en diferentes fechas dependiendo de la localidad (ej. Haití; enero-marzo, Florida, USA; Abril-mayo) por tal razón concluyó que la temporada reproductiva del cocodrilo Americano tiene una tendencia latitudinal, por lo que el inicio de la temporada de anidación tiende a ser más tempranamente en bajas latitudes y más tardía en altas latitudes. Además Thorbjarnarson (1989), señala que *C. acutus* sigue el patrón típico de las especies con nidos tipo hueco, ovipositando en la época de sequía y eclosionando en la época de lluvias, reduciendo así la posibilidad de inundaciones de los nidos y aumentando la disponibilidad de alimento para las crías (Cott 1961, Thorbjarnarson 1989). Tomando en cuenta lo realizado por González-Desales *et al.* (2016) en Chiapas, la tendencia latitudinal no se ve reflejada en este estudio, debido a que demostraron que no existe una relación significativa entre latitud y el comienzo de la temporada de anidación, sus resultados sugieren que el inicio de la temporada se debe a la disponibilidad de recursos naturales en las áreas de anidación que podrían ser usadas por las hembras. González-Desales *et al.* (2016) reportan que el inicio de la temporada de anidación para *C. acutus* en Chiapas comienza en marzo, mientras que en este estudio comenzó desde febrero, por tal motivo si se tomara en cuenta lo que refiere Thorbjarnarson (1989), en Chiapas el inicio de la temporada debería empezar más temprano (enero o febrero) a lo reportado en este estudio (febrero-marzo), sin embargo hay evidencia de que existe mayor productividad primaria neta en las costas Oaxaqueñas (González-Desales *et al.*, 2016), en comparación con otros sitios donde se distribuye el cocodrilo Americano, esto podría explicar por qué la temporada de anidación en las costas Oaxaqueñas comienza desde febrero.

Los nidos registrados se distribuyeron en zonas de anidación gregarias lo cual también se ha descrito en el sur de Florida (Kushlan y Mazzotti, 1989), Cuba (Rodríguez-Soberón *et al.*, 2002) y Jalisco (Valtierra-Azotla, 2007). Los criterios para la selección del sitio de anidación por el cocodrilo americano en la Laguna Palmasola son similares a los descritos en otros estudios para esta especie (Kushlan y Mazzotti, 1989; Platt y Thorbjarnarson 2000; Soberón *et al.*, 2002). En este estudio se observó que las hembras eligieron en su mayoría zonas abiertas para anidar, lo que maximiza la radiación solar incidente, que es una fuente importante de calor para la incubación de huevos en nidos tipo hueco (Charruau *et al.*, 2010), estas zonas contaban con densa vegetación a sus alrededores lo que confiere protección a los nidos de fuertes vientos y huracanes, así mismo los sitios donde se encontraban los nidos eran suelos arenosos lo que facilita el intercambio de gases (Lutz y Dunbar-Cooper, 1982; Thorbjarnarson, 1988).

Mazzotti (1999) registró 101 nidos anualmente en el sur de Florida en un área de 12 000 ha, Casas-Andreu (2003) registró 39 nidos anualmente en un área de 1 000 ha en Cuitzmala, Jalisco y Hernández-Hurtado *et al.* (2011) registraron 26 nidos anualmente en un área de 5 732.54 ha en San Blas, Nayarit. En el presente estudio se registraron 27 nidos en un área de 1.68 ha, con un aproximado de 810 huevos por temporada, con esto se puede considerar que las condiciones del hábitat de la laguna Palmasola tienen un gran potencial para la reproducción de esta especie, y no existen resultados similares reportados en la República Mexicana.

Aunque la depredación no fue un factor para el fracaso de los nidos en la laguna Palmasola, si existió depredación; no obstante el valor está por debajo (11.53% para este estudio) de lo observado por Ogden (1978) y Kushlan y Mazzotti (1989), en Florida quienes señalan que el 14% de las nidadas fueron depredadas, principalmente por mapaches (*Procyon lotor*). La inundación se ha reportado como un factor importante de pérdida de los nidos en varias especies de cocodrilianos (Crawshaw y Schaller, 1979; Mangnusson, 1982; Mazzotti *et al.*, 1988; Charruau *et al.*, 2010) esto ocurrió en la Laguna Palmasola, por efecto del fenómeno de “mar de fondo” que se presentó constantemente

en las costas Oaxaqueñas durante el periodo de incubación y afectó el 38.46% de los nidos. El exceso de humedad en el sustrato de los nidos reduce la capacidad de difusión del oxígeno en la superficie del cascarón, causando malformaciones, asfixia y posteriormente la muerte del embrión en desarrollo (Mazotti *et al.*, 1988; Thorbjarnarson, 1989; Ji *et al.*, 2002). En los nidos afectados por la inundación se observó formación embrionaria (Anexo 1), excepto en un nido (nido 18) el cual al momento de realizar el conteo, el sustrato (arena) se encontraba con un exceso de humedad debido a la cercanía y la altura de este con relación al cuerpo de agua (3.7m). La elección de este sitio para anidar se le atribuiría a una hembra primeriza, sin embargo por el tamaño de la nidada (33 huevos) no se consideraría una hembra primeriza y el tamaño de la nidada correspondería a una hembra mayor a los 2.8 m (Casas-Andreu, 2003). Mazzotti (1989) señaló que las nidadas pequeñas están asociadas a hembras primerizas (jóvenes), por tal motivo no se consideraría una hembra primeriza, lo que podría causar discrepancia respecto al sitio elegido para ovopositar.

No existe suficiente información sobre la orientación-exposición en la que construyen los nidos las hembras cocodrilos, sin embargo los resultados de este estudio son similares a lo reportado por Casas-Andreu (2003), quien menciona que la mayoría de nidos tiene exposición al norte y sur y ninguno al oeste, esa orientación podría conferirles cierta protección contra huracanes generados en el Pacífico y que pudiesen entrar en el área durante la temporada de incubación, afectando negativamente el éxito en el desarrollo y la viabilidad de los huevos en el nido (Casas-Andreu, 2003).

El promedio del número de huevos por nido (30.7 ± 7.83 huevos) reportado en este estudio, es menor a lo reportado por Cedillo-Leal *et al.* (2013; 34.67 huevos) para el mismo sitio (Laguna Palmasola), al igual que en otros sitios, Ogden (1978) menciona 44 huevos, pero mayor que lo reportado por Platt y Thorbjarnarson (2000), Rodríguez-Soberón *et al.* (2002), Casas-Andreu (2003) y Charruau *et al.* (2010, 2011) quienes reportan un número promedio de huevos por nido entre 16.2 y 27.9. La diferencia que existe en el número de huevos promedio reportado por Cedillo-Leal *et al.* (2013) y lo reportado en este estudio, posiblemente se deba al tamaño de muestra (nidos) dado que

en su estudio solo censaron tres nidos, mientras que en este estudio se censaron 22 nidos. En cocodrilos, el tamaño de la nidada generalmente aumenta con el tamaño y la edad de la hembra (Thorbjarnarson 1996; Platt *et al.*, 2008), en ese sentido en esta temporada de anidación (2018) podríamos considerar que hubo hembras de gran tamaño (>2.5m) así como hembras a las cuales no se les consideraría reproductivas (<2.5 m, de acuerdo al tamaño de la nidada) tomando en cuenta la clasificación por talla, a las cuales no se considerarían dentro de la clase reproductora (clase V).

En este estudio el promedio de la viabilidad de los huevos fue de 89.04 %, similar a lo reportado por Kushlan y Mazzotti (1989) y Thorbjarnarson (1988), quienes encuentran viabilidades de alrededor de 90% en esta especie. Cedillo-Leal *et al.* (2013) reporta una viabilidad de 89.3% en la laguna Palmasola, prácticamente igual a lo reportado en este trabajo, en general la viabilidad de los huevos reportada en este estudio se podría considerar buena, misma que se estima adecuada para poblaciones saludables (Casas-Andreu, 2003), sin embargo aunque la viabilidad se considere buena, el éxito de eclosión (67.5 %) estuvo por debajo de la viabilidad, la razón principal de esto fue la inundación de los nidos y por consecuencia la pérdida de los huevos, así como también las altas temperaturas registradas durante la incubación, afectaron el éxito de eclosión.

Los promedios de la distancia del nido al cuerpo de agua (13.59 m), la distancia a los árboles o arbustos más cercanos (3.28 y 4.96 m), la profundidad del nido (25.52 cm) y el ancho de la cámara de incubación (33.36 cm), se encuentran entre los intervalos reportados para *C. acutus* (Cupul-Magaña *et al.* 2002; Casas-Andreu 2003; Charruau *et al.* 2010; Cedillo-Leal *et al.*, 2013). El sustrato encontrado en todos los nidos fue arenoso, similar a lo que reporta Charruau *et al.* (2010) en Quintana Roo, y Cedillo-Leal *et al.* (2013) para la laguna Palmasola, pero difiere a lo reportado por Casas-Andreu (2003), quien menciona tres tipos de sustratos; los arenosos, los areno-limosos y los areno-limo-arcillosos en la costa de Jalisco, sin embargo Cedillo-Leal *et al.* (2013), reportan un bajo porcentaje de los sustratos limo y limo-arcilla dentro de los nidos, y considerando la pequeña muestra en su estudio (2 nidos con análisis de sustrato), se sugiere un análisis

de granulometría más robusto que nos permita determinar con exactitud si el sustrato en los nidos es completamente arenoso.

El periodo de incubación fluctuó entre 70 y 86 días, con un promedio de 77.6 días, esto es similar a lo reportado por Álvarez del Toro (1974; 75 y 80 días) y por González-Desales *et al.* (2016; 74.6 días), pero por debajo de lo reportado por Casas-Andreu (2003; 80 a 90 días con un promedio de 83 días), los resultados del presente estudio se encuentran ligeramente fuera del intervalo (80 a 90 días) reportado para otras poblaciones de *C. acutus* (Thorbjarnarson, 1989). No obstante el promedio de días de incubación reportado en este estudio, podría estar influenciado por aquellos nidos donde no hubo asistencia materna y los días de incubación (periodo) fueron inferidos de acuerdo a lo observado en los nidos. Sin embargo también es de considerar las altas temperaturas registradas en los nidos durante el periodo de incubación, motivo por el cual los días de incubación fueron menores en algunos nidos (Cuadro 7), ya que es bien sabido que los periodos de incubación en *C. acutus* dependen de la temperatura, como se informó previamente en esta especie y otras especies de cocodrilos (Hutton 1987, Thorbjarnarson 1989, Piña *et al.*, 2003) y más recientemente bajo condiciones de laboratorio (Charruau *et al.*, 2017). Los periodos de incubación disminuyen a medida que aumentan las temperaturas durante la incubación, y las bajas temperaturas extienden el tiempo de incubación (Charruau, 2010). Sin embargo los resultados de este estudio arrojan una correlación positiva débil ($r=-0.66$ $p<0.05$), entre mayor es la temperatura de incubación mayor serán los días de incubación, contrario de lo que se ha reportado y puede causar discrepancia con lo reportado anteriormente en otros estudios, no obstante cabe mencionar que de los 10 nidos analizados, cinco de ellos fueron asistidos por la madre y cinco se asistieron manualmente, razón por la cual este resultado puede estar afectado.

La cobertura arbórea mostró una correlación negativa significativa ($r=-0.73$ $p<0.05$) con la temperatura promedio del periodo de incubación, a menor cobertura arbórea más elevada es la temperatura dentro de los nidos, esto nos demuestra la importancia que tiene la radiación solar, puesto que es la principal y más importante fuente de calor para los nidos (Charruau, 2012), ya que esta (radiación solar) calienta la superficie del suelo

por encima de los nidos y el calor se transfiere al nido por la conductividad térmica del sustrato, aumentando sucesivamente las temperaturas en la parte superior, central y finalmente en la parte inferior del nido (Charruau, 2012), entonces los factores climáticos (macroclima), los sitios de anidación (mesoclima) y los procesos que ocurren en el nido (microclima) determinarán la temperatura de incubación y sus fluctuaciones (Escobedo-Galván, 2012).

Por otra parte se observó una correlación positiva entre el número de huevos de cada nido y la temperatura promedio ($r=0.60$ $p<0.05$), esta correlación podría explicar de cierta manera el papel que desempeña el calor metabólico, ya que este es generado por el desarrollo del embrión una vez que comienza la incubación (Charruau, 2012). Broderick *et al.* (2001), encontraron que en nidos de tortugas verdes (*Chelonia mydas*) el calor metabólico generado se correlacionó positivamente con el tamaño de la nidada, sin embargo el tamaño de muestra de este estudio podría explicar la correlación débil en los resultados, además se tendría que obtener la diferencia entre la temperatura del suelo y del nido la cual proporciona la temperatura metabólica (Charruau 2012), la cual no se obtuvo para este estudio. La temperatura metabólica aumenta significativamente a lo largo del período de incubación y durante los períodos previos al TSP, post-TSP y TSP, y se duplica entre cada uno de estos períodos (Charruau, 2012). En ese sentido la temperatura metabólica se vuelve un factor importante durante todo el periodo de incubación, así como el tamaño de la nidada, ya que mientras más huevos se encuentren dentro de un nido la temperatura metabólica será mayor y junto con la radiación solar podría aumentar significativamente la temperatura dentro del nido y afectar el desarrollo del embrión.

Las temperaturas medias de incubación variaron de 30.05 a 34.66 °C, y son similares a lo reportado por González-Desales *et al.* (2016; 29.6-34.2 °C) y Charruau (2012; 29.8-33.1 °C), tomando en cuenta los promedios de las temperaturas se podría determinar que se encuentran dentro del intervalo óptimo para el desarrollo embrionario (Lang y Andrews, 1994). Por lo anterior, cabe mencionar que en cinco nidos se registraron temperaturas superiores a los 35 °C, esta temperatura es mortal para la sobrevivencia de

los embriones tal como lo reporta Charruau *et al.* (2017), bajo condiciones de laboratorio; sin embargo no se ha estudiado con precisión en qué periodo del desarrollo embrionario las altas temperaturas podrían causar la muerte. Las temperaturas registradas durante el TSP (conocido) en los nidos en este estudio no salen del intervalo donde se considerarían mortales (<28°C y >35°C), sin embargo durante el último tercio de la incubación se registraron temperaturas de hasta 38 °C (nido 4) y aunque este nido no presentó un alto porcentaje de natalidad (45%, crías vivas y muertas pero que completaron su desarrollo) los registros de temperatura con la información que se tiene hasta ahora señalarían una muerte embrionaria del nido en su totalidad (Aguilar-Miguel, 1994; Charruau *et al.*, 2017), mismo caso para los nidos 3, 5 y 10 quienes registraron temperaturas superiores a 36°C, el caso especial es lo sucedido con el nido 7 quien también registra temperaturas de hasta 37 °C, presentando un alto porcentaje de natalidad (94.20%, asistido por la madre) y con este mismo porcentaje de crías vivas, este resultado llama la atención, ya que se esperaba un alto porcentaje de mortalidad en los embriones.

No obstante en los nidos 3, 4 y 5 el éxito de natalidad (84.84, 45 y 26% respectivamente) no fue igual a las crías que lograron sobrevivir, pero hay que resaltar que en estos nidos no hubo asistencia de la madre por tal motivo las crías que alcanzaron su desarrollo dentro del huevo no lograron salir a tiempo a la superficie y murieron asfixiadas. Cabe señalar que el resto de las crías en estos nidos llegaron a formarse completamente pero no alcanzaron la madurez y tamaño adecuado, observándose una gran cantidad de vitelo (Anexo 3), y algunos huevos se observaron con alto grado de desecación, en ese sentido esto se le puede atribuir a las altas temperaturas registradas en los nidos y la baja humedad, siendo este último el que causó el mayor efecto negativo. Aunque en este estudio no se midió la humedad dentro de los nidos, en el momento que se asistieron manualmente algunos nidos, se observó que el sustrato estaba completamente seco, por lo que las altas temperaturas y la baja o nula humedad pudieron haber causado la muerte y frenado el desarrollo del embrión. Mazzotti *et al.* (1988) mencionan que un cierto grado de desecación disminuye los intercambios de grasa y el desarrollo embrionario, así mismo a diferencia de los nidos 3, 4, 5 y 10, el nido 7 (nidos que presentaron temperaturas mayores a 36 °C) se encontraba más cercano y a menor altura respecto a

la laguna, en ese sentido el gradiente de humedad del suelo influye directamente en la humedad dentro de los nidos, ya que al llevarse a cabo la temporada de anidación durante la estación seca, la única fuente que podría proporcionar humedad a los nidos es el agua de la laguna.

Las temperaturas registradas durante el TSP basándose en lo sugerido por Charruau *et al.* (2017) parece producir ambos sexos. Sin embargo favorece la producción de los machos (no significativamente), al igual que las muestras histológicas de individuos analizadas, la mayoría resultaron machos, sin embargo las temperaturas medias del TSP están en los límites donde favorecería la producción de hembras. No obstante hay que resaltar que las sugerencias de Charruau *et al.* (2017) son basadas en resultados bajo condiciones de laboratorio, donde se utilizó la media de las temperaturas constantes durante el TSP (25 y 45 días). En este estudio se utilizó la media de las temperaturas naturales fluctuantes durante el TSP, Charruau (2012) realizó un estudio en condiciones silvestres utilizando de igual manera la media de las temperaturas naturales fluctuantes durante TSP, si los resultados del presente estudio se basaran en este último estudio mencionado, la producción en su mayoría favorecería a las hembras, sin embargo el TSP del estudio de Charruau (2012) fue estimado y no fue en un periodo de días establecido como en este estudio (25 y 45 días de incubación), Charruau *et al.* (2017) mencionan que su trabajo pudo haber arrojado los resultados más precisos en cuanto al patrón TSD, donde temperaturas altas y bajas ($>34^{\circ}\text{C}$ y $<31^{\circ}\text{C}$) favorecen la producción de hembras, y temperaturas intermedias (32°C) favorece la producción de machos; no obstante hay que considerar las variaciones de temperatura que hay dentro de los nidos silvestres y sobre todo durante el TSP, ya que durante este periodo en algunos días las temperaturas fluctuantes podrían favorecer a las hembras y algunos otros días podrían favorecer a los machos, además bajo condiciones de laboratorio parece ser que hay una alta mortalidad cuando se incuban los huevos a una temperatura constante mayor a 34.8°C . En este estudio hubo un alto porcentaje de natalidad a temperaturas mayores a lo descrito anteriormente, si bien es cierto que estas altas temperaturas en vida silvestre no son constantes, estas estuvieron presentes durante el último tercio del periodo embrionario, durante el cual fueron aumentando. Algunas poblaciones de *C. acutus* muestran

proporciones de sexos sesgadas en adultos y este sesgo suele ser hacia los machos (Escobedo-Galván *et al.*, 2011), incluso en Oaxaca previamente se ha reportado un sesgo poblacional hacia los machos (García-Grajales *et al.*, 2007). Charruau (2012) y Murray *et al.* (2015), detectaron en estudios recientes relaciones de sexos de neonatos sesgadas por los machos en poblaciones de *C. acutus* y esto podría amenazar su supervivencia, aunque en este estudio al parecer la producción favoreció a los machos no se puede saber con exactitud la relación de sexos y si esta relación podría traer problemas en un futuro amenazando la supervivencia de la población.

Por otra parte, en los dos estudios antes mencionados utilizaron huevos de *C. acutus* genéticamente puros, de poblaciones sin superposición geográfica, lo que hace que las diferencias genéticas entre las poblaciones sean una posibilidad (Charruau *et al.*, 2017). La procedencia de los huevos de este estudio también se podrían considerar de una población genéticamente pura, sin embargo habría que realizar un estudio genético para afirmarlo, en ese sentido las poblaciones de la misma especie pueden mostrar diferencias en su TRT y PT, (por sus siglas en inglés; rango transitorio de temperatura y temperatura pivotal) lo que sugiere un polimorfismo genético intraespecífico del patrón TSD y ajustes a los climas regionales (Ewert *et al.*, 2004, 2005).

IX. CONCLUSIONES

El presente trabajo contribuye al conocimiento del estado actual de la población de *Crocodylus acutus* en la laguna Palmasola, y se considera que el estado actual es estable y saludable durante los últimos seis años, sin embargo hay que considerar seguir realizando monitoreos constantes en la laguna y cuerpos de agua cercanos, como la laguna los Naranjos y el río Colotepec. Así mismo considerar en estudios futuros la toma de datos que hasta ahora en los estudios más recientes no se le toma importancia, como la profundidad de los cuerpos de agua, y la salinidad, este último parámetro ha demostrado ser importante en la distribución de la especie.

Aunque no se pudo comprobar una relación entre el uso de hábitat temporal, el mes y las clases de tamaño como en otros estudios, es importante seguir evaluando estos factores en estudios futuros con el fin de obtener un acercamiento al uso de hábitat por los cocodrilos de las distintas clases de tamaño.

El presente trabajo refleja que las altas temperaturas ocasionadas por la radiación solar, tienen una influencia importante sobre los nidos de la Laguna Palmasola, sobre todo en aquellos nidos sin cobertura arbórea y los más lejanos al cuerpo de agua, sin embargo hay que considerar y a pesar de no haber medido la humedad, las observaciones y evidencias colectadas apuntan que la falta de humedad fue el factor que afectó la sobrevivencia y el desarrollo del embrión en los nidos que no sufrieron inundación.

Aunque las temperaturas parecen favorecer a la producción de machos, las altas temperaturas registradas durante el periodo de incubación (>36 °C), hacen que exista la posibilidad de una variabilidad geográfica en el TRT y la TP y por consecuencia en el TSP, entre poblaciones de la costa del Pacífico y las del mar Caribe y vertiente del Golfo. Así mismo el alto porcentaje de natalidad y sobrevivencia que se presentaron durante el último tercio del periodo de incubación ponen en duda el efecto que tienen las altas temperaturas sobre los embriones, esto significaría un hallazgo y con más razón se podría creer en la existencia de la variabilidad geográfica.

Este estudio destaca la necesidad de generar más estudios que involucren analizar las temperaturas de incubación en nidos silvestres del cocodrilo Americano en las costas del Pacífico, añadiendo a estos la toma de más datos; como temperatura ambiente, temperatura del suelo (para obtener la temperatura metabólica), humedad, entre otros, así como incluir el sexado de las crías para comprender más los patrones del TSP, así mismo llevar a cabo estudios de laboratorio con incubación artificial de los huevos donde se realice un seguimiento de cada etapa en el desarrollo del embrión y determinar con exactitud en que días se lleva la formación de las gónadas y con esto la determinación del sexo.

X. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Miguel, X. 1994. Efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de México (Estudio Comparativo). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México D.F. p. 70.
- Balaguera-Reina, S. A. and González-Maya, J. F. 2008. Population structure, density, and habitat of *Crocodylus acutus* Cuvier 1807 in the Via Parque Isla de Salamanca, Magdalena Department, Colombia. *Herpetotropicos*. 4: 59-63.
- Bayliss, P. 1987. Survey methods and monitoring within crocodile management programmes. *In*: Webb, G. J. W., Manolis, S. C. and Whitehead, P. J. (Eds.). *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Surrey Beatty and Sons, Australia. pp. 157-175.
- Buitrago, F. 2003. Aprovechamiento de los cocodrilos de Nicaragua. Cuadernos de Investigación 11. Universidad Centroamericana de Managua, Nicaragua. p. 75.
- Brandon-Pliego, J.D. 2007. Estudio poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) (Reptilia: Crocodylia) en Jamiltepec, Oaxaca. *Ciencia y Mar*. 33:29-37.
- Broderick, A. C., Godley, B. J. and 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.
- Campbell, H. A., Dwyer, R. G., Wilson, H., Irwin, T. R., and Franklin, C. E. 2015. Predicting the probability of large carnivore occurrence: a strategy to promote crocodile and human coexistence. *Animal Conservation*. 18(4): 387-395.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del Río Cuitzmala, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 89: 111-128.
- Casas-Andreu, G. y Barrios, Q. G. 2003. Hábitos alimenticios de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) determinados por el análisis de sus excretas en la costa de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*. 74: 35-42.
- Cedillo-Leal, C., García-Grajales, J., Martínez-González, J. C., Briones-Encinia, F. y Cienfuegos-Rivas, E. 2013. Aspectos ecológicos de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en dos localidades de la costa de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 29(1): 164-177.
- Chabreck, R. H. 1966. Methods of determining the size and composition of alligator populations in Louisiana. *Wild Life and Fisheries Commission*. 20: 105-112.

- Charruau, P. 2010. Ecología y etología de anidación del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*): un estudio para su conservación. Tesis de doctorado. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México. p. 252.
- Charruau, P. 2012. Microclimate of American crocodile nests in Banco Chinchorro Biosphere Reserve, Mexico: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. *Journal of Thermal Biology*. 37: 6-14.
- Charruau, P., Martínez, D. A., Cantón, G. and Méndez de la Cruz, F. R. 2017. Adicional details on temperatura-dependent sex determination in *Crocodylus acutus*. *Salamandra*. 53 (2): 304-308.
- Charruau, P., Thorbjarnarson, J. B. and Hénaut, Y. 2010. Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. *Journal of Natural History*. 44: 741-761.
- Cifuentes, J. L. y Cupul-Magaña, F. G. 2004. ¿Los Terribles Cocodrilos? Fondo de Cultura Económica. México. 136. p.
- Cott, H. B. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and northern Rhodesia. *The Transactions of the Zoological Society of London*. 29(4): 211-356.
- Crawshaw, P. C. and Schaller, G. B. 1979. Nesting of Paraguayan caimán (*Caiman yacaré*) in Brazil. Report N° 11 to IBDF. pp. 19.
- Cupul-Magaña, F. G. 2009. ¡A contar cocodrilos! Comentarios y ejercicios básicos sobre algunos métodos para evaluar poblaciones silvestres. *Ciencia y Mar*. 38:3-14.
- Cupul-Magaña, F. G., Rubio-Delgado A., Reyes-Juárez, A. y Hernández-Hurtado, H. 2002. Sondeo poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) en el estero Boca Negra, Jalisco. *Ciencia y Mar*. 6: 45-50.
- Cupul-Magaña, F.G., Rubio-Delgado, A., Reyes-Juárez, A., y de-Niz Villaseñor, A. 2002. Historia Natural del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en el Estero Boca Negra, Jalisco, México: anidación y crecimiento de neonatos. *Ciencia y Mar*. 8:31-42.
- Deeming, D. C. 2004. Prevalence of TSD in Crocodylians. *In*: Valenzuela, N. and Lance, V. (Eds.), *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. pp. 33-41.
- Escobedo-Galván, A. 2012. Efecto del clima sobre la proporción de sexos del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y cocodrilo de pantano (*C. moreletii*) y posibles Implicaciones ante el cambio climático. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF. P. 60.

- Escobedo-Galván, A. H., González-Salazar, C., López-Alcaide, S., Arroyo-Peña, V. B. and Martínez-Meyer, E. 2011. Will all species with temperature-dependent sex determination respond the same way to climate change? A reply to Kallimanis. *Oikos*. 120(5): 795-799.
- Ewert, M. A., Etchberger, C. R. and Nelson, C. E. 2004. Turtles sex-determining modes and TSD patterns, and some TSD pattern correlates. *In*: Valenzuela, N. and Lance, V. (Eds): Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 21-32
- Ewert, M. A., Lang, J. W. and Nelson, C. E. 2005. Geographic variation in the pattern of temperature-dependent sex determination in the American snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Journal of Zoology*. 265(1): 81–95.
- Feinsinger, P. 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. The nature conservancy and Island Press. Washington, D.C. p.212.
- Ferguson, M. W. J. 1985. Reproductive biology and embryology of the Crocodylians. *In*: Gans, C., Billet, F. and Maderson, P. F. A. (Eds.). *Biology of the Reptilia. Development A*. Wiley, New York. pp: 329-500.
- García, A., Valtierra-Azotla, M., Cuarón, A. y Ceballos G. 2010. Tendencias poblaciones de *Crocodylus acutus* en condiciones de protección en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. *Revista Latinoamericana de Conservación*. 1(2): 52-62
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. México, D.F.: Offset Larios, S.A. p. 91.
- García-Grajales, J. 2013. El conflicto hombre-cocodrilo en México: causas e implicaciones. *Interciencia*. 38(12): 881-884.
- García-Grajales, J. y López-Luna, M. A. 2010. Análisis bibliográfico del conocimiento de los cocodrilianos de México. *Revista Latinoamericana de Conservación*. 1(2): 25-31
- García-Grajales, J. y Buenrostro-Silva, A. 2014. Abundancia y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la laguna Palmasola, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. 62(1): 165-172.
- García-Grajales, J. y Buenrostro-Silva, A. 2015. Áreas de interacción entre humanos y cocodrilos (*Crocodylus acutus* Cuvier) en Chacahua, Oaxaca, México. *Agro Productividad*. 8(5): 25-33.
- García-Grajales, J. y Buenrostro-Silva, A. 2017. Estimación poblacional del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en el Parque Nacional Lagunas de Chacagua, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88: 936-943.

- García-Grajales, J. y Buenrostro-Silva, A. 2018. Crocodile attacks in Oaxaca, Mexico: An update of its incidences and consequences for management and conservation. *Acta Universitaria*. 28(online first): 1-8.
- García-Grajales, J., Aguirre-León, G. y Contreras-Hernández, A. 2007. Tamaño y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier 1807) (Reptilia: Crocodylidae) en el estero La Ventanilla, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 23(1):53-71.
- García-Grajales, J., Buenrostro-Silva, A. y Escobedo-Galván, A. H. 2007. Análisis de los métodos usados para estimar la abundancia de las poblaciones silvestres de cocodrilianos (Crocodylia) en México. *Ciencia y Mar*. 31: 23-32.
- Girondot, M., Delmas, V., Rivalan, P., Courchamp, F., Prevot-Julliard, A. and Godfrey, M. H. 2004. Implications of temperature-dependent sex determination for population dynamics. *In: Valenzuela, N. and Lance, V. (Eds.). Temperature-dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Institute Press. Washington, DC. pp. 148-155.*
- Gómez-González, J. J., Narváez-Barandica, J. C., Báez, L. y Patiño-Flores, E. 2017. Ecología de anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en Bahía Portete, La Guajira, Colombia. *Revista de Biología tropical*. 65(1): 211-228.
- González-Desales, G. A., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M. and Charruau, P. 2016. Nesting ecology of the American crocodile in La Encrucijada Biosphere Reserve, Mexico. *Amphibia-Reptilia*. 37:261-271.
- Hernández-Hurtado, H., García de Quevedo, R. M. y Hernández-Hurtado, P. 2006. Los cocodrilos de la costa Pacífico occidental (Michoacán, Colima y Jalisco) de México. *In: Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Jiménez-Quiroz, M. C. y Espino-Bar, E. (eds.). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación/ Instituto Nacional de la Pesca/ Centro Regional de Investigaciones Pesqueras-Manzanillo, Colima. pp. 375-388.*
- Hernández-Hurtado, H., Romero-Villaruel, J. J. y Hernández-Hurtado, P. S. 2011. Ecología poblacional de *Crocodylus acutus* en los sistemas estuarinos de San Blas, Nayarit, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 887-895.
- Hernández-Vázquez, S. 2001. Observaciones diurnas del cocodrilo de río *Crocodylus acutus* en el estero La Manzanilla, Jalisco, México. *Bol. Centro Invest. Biol* 35(3): 283-294.
- Huerta-Ortega, S. 2005. Dinámica poblacional del caimán (*Crocodylus acutus*, Cuvier 1807, Crocodylidae) en Jalisco, México. Tesis de maestría. Universidad de Guadalajara. Jalisco, México. p. 78.

- Huey, R. B. and Janzen, F. J. 2008. Climate warming and environmental sex determination in tuatara: the last of the sphenodontian? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275: 2181-2183.
- Hutton, J. M. 1987. Incubation temperatures, sex ratios and sex determination in a population of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*). *Journal of Zoology*. 211: 143-155
- Ji, X., Qiu, Q. B. and Doing, C. H. 2002. Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *The Journal of Experimental Zoology*. 292: 649-659.
- Kushlan, J. A. and Mazzotti, F. J. 1989. Population biology of the American crocodile. *Journal of Herpetology*. 23:7-21.
- Lamarque, F., Anderson, J., Fergusson, R., Lagrange, M., Osei-Owusu, Y. and Bakker, L. 2009. Human-wildlife conflicts in África: causes, consequences and management strategies. Forestry Paper N° 157. FAO. Roma, Italia. pp. 108.
- Lang, J. W. and Andrews, H. V. 1994. Temperature-dependent sex determination in crocodilians. *The Journal of Experimental Zoology*. 270: 28-44.
- Lutz, P. L., and Dunbar-Cooper, A. 1982. The nest environment of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). Everglades National Park, South Florida Research Center. Report T-671. p. 38.
- Magnusson, W. E. 1982. Mortality of eggs of the crocodile *Crocodylus porosus* in Northern Australia. *Journal of Herpetology*. 16: 121-130
- Marini, Z. F. 1999. Apropiación comunitaria y ordenamiento ecológico, principios de soberanía sustentabilidad. Tesis de Maestría. Inédita. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca, Nazareno, Oaxaca. p. 213.
- Martínez-Ibarra, J. A., Naranjo, E. y Nelson, C. 1997. Las poblaciones de cocodrilos (*Crocodylus acutus*) y caimanes (*Caiman crocodilus*) en una zona pesquera de la reserva de biosfera "La Encrucijada", Chiapas, México. *Vida Silvestre Neotropical* 6: 21-28.
- Markwick, P. J. 1998. Crocodilian diversity in space and time: the role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. *Paleobiology*. 24: 470-497.
- Mazzotti, F. J., Kushlan, J. A. and Dunbar-Cooper, A. 1988. Desiccation and cryptic nest flooding as probable causes of egg mortality in the American crocodile, *Crocodylus acutus*, in Everglades National Park, Florida. *Florida Scientist*. 51: 65-72.

- Mazzotti, F. J. 1989. Factors affecting the nesting success of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, in Florida bay. *Bulletin of Marine Science*. 44: 220-228.
- Mazzotti, F.J.1999. The American crocodile in Florida Bay. *Estuaries*. 22: 552-561.
- Meraz-Hernando, J. y Ávila-Nahon, E. 2006. Observations on young captive american crocodiles (*Crocodylus acutus*) at La Ventanilla, Oaxaca, México. *Crocodile Specialist Group News*. 25(2): 4-5.
- Messel, H., Vorlicek, G. C., Wells, A. G. and Green, W. J. 1981. Surveys of tidal river systems in Northern Territory of Australia and their crocodile populations. Monograph 1. Pergamon Press. Sydney.
- Montes-Cuevas, D., Hernández de Luna, A. y Muñiz, M. I. 2001. Observaciones técnicas sobre cocodrilos en lagunas de Chacagua, Oaxaca. *In: Memorias de la Tercera Reunión de Trabajo del Subcomité COMACROM, Culiacán, Sinaloa, México*. pp 90-91
- Moler, P. E. 1991. American Crocodile population dynamics. Bureau of Wildlife Research, Florida Game and Fresh Water Fish Commission, Tallahassee, Florida, United States of America. Final report. Study number: 7532.
- Murray, C. M., Easter, M., Padilla, S., Garrigós, D. B., Stone, J. A., Bolaños-Montero, J., Sasa, M. and Guyer, C. 2015. Cohort-dependent sex ratio biases in the American crocodiles (*Crocodylus acutus*) of the Tempisque basin. *Copeia*, 103: 541-545.
- Navarro-Vargas, M. P. 1999. Distribución, abundancia y caracterización de hábitat del cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) en la costa centro-sur de Michoacán. *In: Memorias de la Tercera Reunión de Trabajo del Subcomité COMACROM. Culiacán, Sinaloa, México*. pp. 27-30.
- Navarro-Serment, C. J. 2001. Uso de hábitat y conservación de *Crocodylus acutus* en el estero El Verde, Sinaloa. *In: Memorias de la Tercera Reunión de Trabajo del Subcomité COMACROM, Culiacán, Sinaloa, México*. pp. 49.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models: Using marked animals to study population dynamics. *BioScience*. 42: 94-102.
- Ojasti, J. y Dallmeier, F. (Editor). 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB series # 5. Smithsonian Institution/MAB. Biodiversity Program, Washington, D.C. p. 290.
- Parachú-Marcó, M. V., Piña, C. I., Simonchini, M. and Larriera, A. 2010. Effects of incubation and rearing temperatures on *Caiman latirostris* growth. *Zoological Studies*. 49: 367-373.

- Piña, C. I., Larriera, A., Cabrera, M. R. 2003. Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success, and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal Herpetology*. 37: 199-202.
- Piña, C. I., Siroski, P., Larriera, A., Lance, V. and Verdade, L. M., 2007. The temperature-sensitive period (TSP) during incubation of broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*) eggs. *Amphibia-Reptilia*. 28: 123-128.
- Platt, S. G. y Thorbjarnarson, J. B., 2000. Nesting ecology of the American crocodile in the Coastal Zone of Belize. *Copeia*. 2000(3): 869-873.
- Platt, S. G., Rainwater, T. R., Thorbjarnarson, J. B., McMurry, S. T. 2008. Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal Zoology*. 275: 177–189.
- Ponce-Campos, P., Thorbjarnarson, J. B. and Velasco, A. 2012. *Crocodylus acutus*. The IUCN Red List of Threatened Species. (IUCN SSC Crocodile Specialist Group): e.T5659A3043244.
- Rhen, T., and Lang, J. W. 2004. Phenotypic effects of incubation temperature in reptiles. *In: Valenzuela, N. and Lance, V. (Eds.). Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC, pp. 90-98.
- Richards, P. M., Mooij, W. M. and De Angelis, D. L. 2003. Evaluating the relative effects of life history stages in the conservation of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*) in Florida. *Florida Scientist*. 66: 273-286.
- Richards, P. M., Mooij, W. M. and de Angelis, D. L. 2004. Evaluating the effect of salinity on a simulated American crocodile (*Crocodylus acutus*) population with applications to conservation and Everglades restoration. *Ecological Modelling*. 180: 371–394.
- Rodríguez-Soberón, R. 2000. Situación actual de *Crocodylus acutus* en Cuba. *In: Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. IUCN. The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge. pp. 17-41.
- Rodríguez-Soberón, R., Alonso-Tabet, M. and Berovides, V. 2002. Nidificación del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el refugio de fauna "Monte Cabaniguan", Cuba. *In: Verdade, L. and Larriera Piracicab, A. (Eds.). La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina, V.2*. C.N. Editorial. São Paulo, Brasil. pp. 135-156.
- Ron, S. R., Vallejo, A. y Asanza, E. 1998. Human influence on the wariness of *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus* in Cuyabeno, Ecuador. *Journal of Herpetology*. 32: 320-324.

- Sánchez, H. O., López, S. G., García N. O. H. A. y Benítez, D. H. 2011. Programa de Monitoreo del Cocodrilo de Pantano (*Crocodylus moreletii*) México-Belice-Guatemala. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 270.
- Seijas, A. E. 1990. Status of the American crocodile in Venezuela. *In: crocodiles: Proceedings of the 9th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group, International Union for Conservation of Nature. IUCN. The World Conservation Union, Gland and Cambridge. pp. 144-156.*
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002.
- Sigler, L., Cedeño, J. R. y Cupul-Magaña F. G. 2011. Método de detección visual nocturna. *In* O. Sánchez, G. López, A. García-Naranjo, y H. Benítez (Eds.), Programa de monitoreo del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) México, Belice, Guatemala. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. pp. 105-127
- Sigler, L. 2002. Conservación y manejo de *Crocodylus acutus* en México. *In: Verdade, L. M. y Larriera, A. (Eds.). La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Editorial CN. Vol. II. Piracicaba, São Paulo, Brasil. pp. 167-184.*
- Sigler, L. 1998. Monitoreo y captura de cocodrilianos silvestres. Manuscrito presentado en "1er Curso Taller para el Proyecto de Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de los Cocodrilianos de México". Pantanos de Centla, Tabasco. pp. 8.
- Silva, R. M. E., Bonilla, C., Cisneros, E., Cruz, G. H., Ruiz, J., De los Santos, R., Acosta, S., Aquino, T., Ortiz, S., Ruiz, F., Zurita, G., Cruz, J. y Sánchez, G. 2000. Investigación y aprovechamiento de especies acuáticas de importancia socioeconómica en los humedales Los Naranjos y Palmasola, municipio de Santa María Colotepec, Oaxaca. Informe técnico final CIIDIR-Oaxaca. p 152.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 36: 23-46.*
- Soberón, R. R., Alonso-Tabet, M. y Berovides-Álvarez, V. 2002. Nidificación del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna "Monte Cabaniguan", Cuba. *In: Verdade, L. M. y Larriera, A. (Eds.). La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Editorial CN. Vol. II. Piracicaba, São Paulo, Brasil. pp. 135-150.*
- Sparre, P. y Venema S. C. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1: Manual. Documento Técnico de Pesca, FAO 306/1, Rev. 2. Roma.

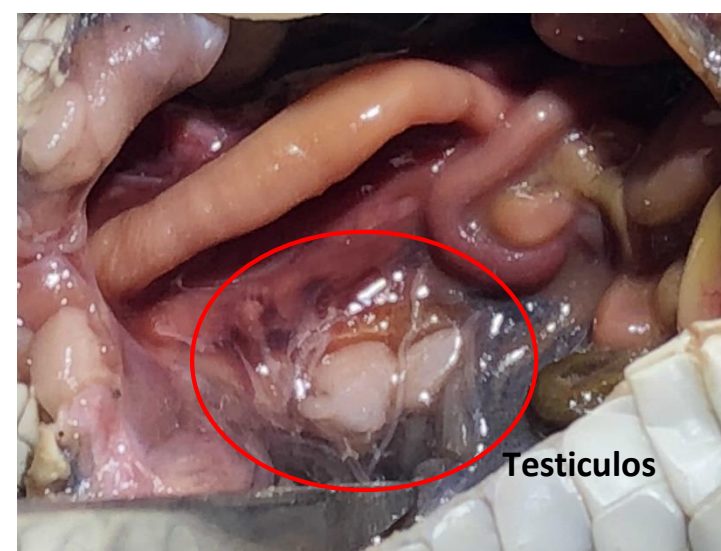
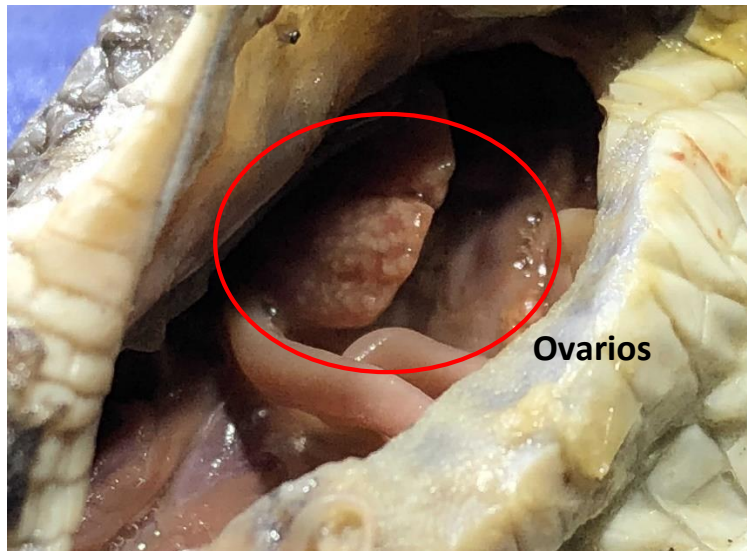
- Tellería, J. L. 1986. Manual para el censo de vertebrados terrestres. Editorial Raíces. Madrid, España. pp. 273.
- Thorbjarnarson, J. B. 1988. Status and ecology of the American crocodile in Haiti. Bull Fla State Mus. 33(1):1-86.
- Thorbjarnarson, J. B. 1989. Ecology of the American crocodile, *Crocodylus acutus*. In: Crocodiles, their ecology, management and conservation. IUCN Publications New Series, Gland. pp. 228-259.
- Thorbjarnarson, J. B. 1996. Reproductive characteristics of the order Crocodylia. Herpetologica. 52: 8-24.
- Thorbjarnarson, J. B. 2010. American Crocodile *Crocodylus acutus*. In: Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. Manolis, S. C and Stevenson, C. (Eds). Third Edition. Crocodile Specialist Group: Darwin. pp. 46-53
- Thorbjarnarson, J. B., Mazzotti, F., Sanderson, E., Buitrago, F., Lazcano, M., Minkowski, K., Muñiz, M., Ponce, P., Sigler, L., Soberon, R., Trelancia A. M. and Velasco, A. 2006. Regional habitat conservation priorities for the American Crocodile. Biological Conservation. 128: 25-36.
- Tucker, A. D., Limpus, C. J., Mc Callum, H. I. and Mc Donald, K. R. 1997. Movements and home range of *Crocodylus johnstoni* in the Lynd river, Queensland. Wildlife Research. 24: 379-396.
- Valenzuela, N. and Lance, V. 2004. Temperature-dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Valtierra-Azotla, A. M. 2007. Ecología poblacional y reproductiva del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*), en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala. Tesis Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Villaseñor-Gómez, J. F. y Santana, E. 2003. El monitoreo de poblaciones: herramienta necesaria para la conservación de aves en México. In: Gómez de Silva, H. y Oliveras de Ita, A. (Eds.). Conservación de las aves: experiencias en México. CIPAMEX, México. pp. 224-262.
- Warner, D. A. and Shine, R. 2008. Maternal nest-site choice in a lizard with temperature-dependent sex determination. Animal Behaviour. 75: 861-870.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. New Jersey: Prentice-Hall. p. 944.

XI. ANEXOS

Anexo 1. Embriones de *Crocodylus acutus* que no alcanzaron su desarrollo y formación completa debido a las inundaciones presentadas en la laguna.





Anexo 2. Búsqueda de gónadas mediante abertura de celoma para la determinación del sexo en Crías de *C. acutus* que murieron asfixiadas por falta de asistencia materna en el nido.



Anexo 3. Crías de *C. acutus* con gran cantidad de vitelo que no alcanzaron el crecimiento adecuado para emerger del cascaron, debido a las altas temperaturas registradas en los nidos y la baja humedad.



Anexo 4. Permiso de colecta científica otorgado por la SEMARNAT

 <p>SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES</p>		<p>SUBSECRETARÍA DE GESTIÓN PARA LA PROTECCIÓN AMBIENTAL DIRECCIÓN GENERAL DE VIDA SILVESTRE</p>
<p>Oficio N° SGPA/DGVS/ 001949 /18</p>		
<p>Ciudad de México, a 05 de marzo de 2018</p>		
<p>BIÓL. RENÉ BARRAGÁN LARA ESTUDIANTE DE MAESTRÍA CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL - UNIDAD OAXACA INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL CALLE CÉSAR A. RUIZ No. 240 COL. DEL MAESTRO OAXACA DE JUÁREZ, OAXACA C.P. 68010-MÉXICO TEL. 01 (951) 205 4546, E-MAIL: barraganlr@hotmail.com</p>		
<p>En atención a la solicitud de licencia de colecta científica o con propósitos de enseñanza en materia de vida silvestre, recibida en esta Dirección General el 08 de febrero de 2018, a la cual se le asignó la bitácora 20/K5-0108/02/18 y considerando que ha dado cumplimiento a los requisitos establecidos para efectuar investigación y colecta científica de flora y fauna silvestres en territorio mexicano y con fundamento en el Artículo 32 Bis fracciones I, III, XXII, XXXIX de la Ley Orgánica de la Administración Pública Federal; Artículo 19 fracción XXV y 32 fracción VI, XVIII, XXI, XXIV del Reglamento Interior de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, publicado en el Diario Oficial de la Federación el 26 de noviembre de 2012; 79, 80 fracción I, 82, 83 y 87 párrafo cuarto de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente; Artículos 9º. Fracción XII, 97 y 98 de la Ley General de Vida Silvestre; 12, 123 Fracción IV y 126 del Reglamento de la Ley General de Vida Silvestre; Artículo 85, Artículo 88, fracciones I y II, Artículo 105, fracciones II y III del Reglamento de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente; las disposiciones relativas de la Norma Oficial Mexicana NOM-126-SEMARNAT-2000, por la que se establecen las especificaciones para la realización de actividades de colecta científica de material biológico de especies de flora y fauna silvestres y otros recursos biológicos en el territorio nacional; la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo, la Dirección General de Vida Silvestre autoriza la licencia de colecta científica o con propósitos de enseñanza en materia de vida silvestre por proyecto sobre especies o poblaciones en riesgo o sobre hábitat crítico, para desarrollar las siguientes actividades inherentes al proyecto de investigación denominado “Estado actual de la población y evaluación de la temperatura en los nidos del cocodrilo americano (<i>Crocodylus acutus</i>, Reptilia: Crocodylidae) en una laguna de la costa central de Oaxaca, México”, con el objetivo de estimar el tamaño poblacional, evaluar la temperatura en nidos y tener datos de la ecología de anidación de <i>Crocodylus acutus</i>:</p>		
<ul style="list-style-type: none">• Monitoreo mediante la observación de poblaciones de “cocodrilo de río” <i>Crocodylus acutus</i> para estimar la estructura poblacional.		
<p>Página 1 de 3 Ejército Nacional Núm. 223, Colonia Anáhuac, Delegación Miguel Alemán, C.P. 11120 Ciudad de México Tel. (55) 5493 0900 / 01800 0000 47 www.semarnat.gob.mx</p>		