



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

## **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**TEMPERATURAS DE INCUBACIÓN DE NIDOS DE *Crocodylus acutus*, SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES Y SU EFECTO EN EL PERIODO DE INCUBACIÓN, ÉXITO DE ECLOSIÓN Y PROPORCIÓN SEXUAL**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. FRANKLIN CUAPIÓ CHAVARRÍA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
DRA. NORMA ANGÉLICA MORENO MENDOZA  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS**

**MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**TEMPERATURAS DE INCUBACIÓN DE NIDOS DE *Crocodylus acutus*, SU  
RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES Y SU EFECTO EN EL PERIODO DE  
INCUBACIÓN, ÉXITO DE ECLOSIÓN Y PROPORCIÓN SEXUAL**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIÓL. FRANKLIN CUAPIO CHAVARRÍA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
DRA. NORMA ANGÉLICA MORENO MENDOZA  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS**

**MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015**



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de marzo de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **CUAPIO CHAVARRIA FRANKLIN** con número de cuenta **304080957** con la tesis titulada **"Temperaturas de incubación de nidos de *Crocodylus acutus*, su relación con variables ambientales y su efecto en el periodo de incubación, éxito de eclosión y proporción sexual"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU  
Vocal: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA  
Secretario: DRA. NORMA ANGELICA MORENO MENDOZA  
Suplente: DR. PIERRE ALEXANDRE REMY ROBERT HENRI CHARRUAU  
Suplente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de mayo de 2015.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por todas las facilidades brindadas en mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología “CONACyT” por la beca otorgada número 280033 para la realización de mis estudios de maestría.

Al PAPIIT/DGAPA por el apoyo económico brindado mediante el proyecto IN215011.

Al “Programa de Apoyo de Investigación para Estudiantes” del “Grupo de Especialistas de Cocodrilos UICN-SSC (IUCN-SSC Crocodile Specialist Group) por la beca otorgada para la realización de este proyecto.

A los miembros del comité tutor Dr. Fausto Méndez de la Cruz, Dra. Norma Angélica Moreno Mendoza y Dr. Andrés García Aguayo por toda la ayuda brindada y el conocimiento compartido en el desarrollo de esta investigación.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A la Universidad Nacional Autónoma de México en la cual me he formado desde el nivel medio superior.

Al Dr. Fausto Méndez de la Cruz, por aceptarme en su laboratorio, brindarme su apoyo, compartir su conocimiento y ser una gran persona.

Al Dr. Pierre Charruau, quien me enseñó el manejo de cocodrilianos y la búsqueda de nidos. Gracias por todo el apoyo brindado en campo y laboratorio.

A los miembros del jurado: Dr. Gustavo Casas Andreu, Dr. Hibraim Pérez Mendoza, Dra. Norma Moreno Mendoza, Dr. Pierre Charruau y Dr. Isaías Salgado Hugarte por sus valiosos comentarios, críticas y sugerencias para mejorar este trabajo.

A mis tutores de licenciatura Tizoc Altamirano y Marisela Soriano, por introducirme al estudio de la herpetología.

A la familia Brignone, en especial a Filippo Brignone por las facilidades para poder trabajar en los humedales de Cuixmala.

Al Biól. Alejandro Peña de Niz por su ayuda para poder trabajar en Cuixmala y mostrarme algunas áreas de anidación.

A la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología, UNAM, por el hospedaje, alimentación y todas las comodidades que hacen más placentera la estancia.

A todas las personas que ayudaron en el trabajo de campo: Sara Arias, David Brindis, Marcos García, Marisa Cárdenas, Bibiana Larios y Nefris Jacinto, su ayuda fue muy valiosa.

A Sara Arias por la revisión gramatical y a Raúl Gómez Trejo y Daniel Mejía por la revisión del abstract.

A aquellas personas que me han brindado su amistad y con quienes he compartido excelentes momentos: Sara, Beto, Luis Ángel, Oscar, Robert, Karensita y Tania.

A mis compañeros de laboratorio Alberto Rodríguez, Diego Arenas, Oscar Rodríguez, Raúl Gómez Trejo y Marcos García de quienes he aprendido un poco más acerca de la herpetología.

Finalmente a la Dirección General de Vida Silvestre, SEMARNAT por los permisos número: SGPA/DGVS/02398/13 y SGPA/DGVS/02406/14 para poder trabajar con el cocodrilo de río dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

## **DEDICATORIA**

A mis padres, por darme la vida, por la excelente educación que recibí y por incentivar me a continuar mis estudios profesionales, mil gracias por todo.

A mis hermanos: Pedro, Luis, Renato, Azucena y Jazmín, quienes me han apoyado en todas las decisiones que he tomado y quienes han sabido ser un gran ejemplo a seguir.

A mis tíos: Vicenta y Eduardo; primos: Eduardo, Mayté y Daniel, quienes han sido una segunda familia para mí, sin duda representan un gran pilar en mi formación, les estaré infinitamente agradecido por todo.

A Sarita Arias Castillo con quien he compartido los mejores momentos de mi vida, eres una excelente amiga y, sin duda, una excelente compañera de vida. Gracias por el cariño, comprensión, aliento y confianza en todo momento.



## ÍNDICE

1. RESUMEN .....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUCCIÓN .....	3
4. ANTECEDENTES .....	5
4.1.    Temperaturas de incubación en laboratorio.....	5
4.2.    Temperaturas de incubación en condiciones silvestres .....	7
4.3.    Aspectos ecológicos de la anidación de <i>C. acutus</i> en Chamela-Cuixmala.....	9
5. JUSTIFICACIÓN.....	10
6. HIPÓTESIS .....	11
7. OBJETIVOS.....	11
Objetivo general.....	11
Objetivos particulares .....	11
8. MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
8.1.    Descripción de la especie de estudio .....	12
8.2.    Área de estudio.....	13
8.3.    Caracterización de áreas de anidación .....	14
8.4.    Caracterización de nidos y nidadas .....	15
8.5.    Cálculo de la proporción sexual.....	16
8.6.    Análisis de datos .....	17
9. RESULTADOS .....	18
9.1.    Áreas de anidación y sus características físico-químicas .....	18
9.2.    Características de los nidos y nidadas .....	20
9.3.    Temperaturas de incubación, su fluctuación y relación con variables ambientales .....	23
9.4.    Temperatura de los nidos respecto al periodo de incubación .....	27
9.5.    Éxito de eclosión .....	28
9.6.    Temperaturas de incubación y proporción sexual.....	29
10. DISCUSIÓN .....	34
10.1.    Áreas de anidación y sus características físico-químicas .....	34
10.2.    Características de los nidos y nidadas .....	36
10.3.    Temperaturas de incubación, su fluctuación y relación con variables ambientales.....	39
10.4.    Temperatura de los nidos respecto al periodo de incubación .....	41
10.5.    Éxito de eclosión .....	42
10.6.    Temperaturas de incubación y proporción sexual.....	44
11. CONCLUSIONES .....	47
12. LITERATURA CITADA .....	48
13. ANEXO .....	55

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribución del cocodrilo de río ( <i>Crocodylus acutus</i> ). Elaboró: Sara Arias Castillo...	12
<b>Figura 2.</b> Cocodrilo de río ( <i>Crocodylus acutus</i> ) visto en Laguna de Corte, abril 2014. Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Foto: Klaus Dræby.....	13
<b>Figura 3.</b> Área de estudio dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Se observan las 4 áreas de anidación reportadas: Estero Cajones, Cabeza de Indio, la Manzanillera y Laguna de Corte. ....	14
<b>Figura 4.</b> Nidos de cada área de anidación donde se observa el tipo de sustrato: a) Estero Cajones, b) Cabeza de Indio, c) Manzanillera, d) Laguna de Corte (nido tipo montículo) y e) Laguna de corte (nido tipo hoyo).....	20
<b>Figura 5.</b> Características del área de anidación Laguna de Corte, Chamela-Cuixmala: a) islote que alberga un total de 10 nidos, b) sitio de anidación que muestra una pendiente aproximada de 30°, c) nido de <i>C. acutus</i> con sustrato rocoso y d) nido tipo montículo.....	22
<b>Figura 6.</b> Ciclos diarios de la temperatura del centro del nido 3 (L. Corte) y de la temperatura ambiental en 3 días de incubación: 30/04/2013 al 03/05/ 2013. Datos no promediados. ....	24
<b>Figura 7.</b> Registro de temperaturas de incubación de 3 nidos de <i>C. acutus</i> y temperatura ambiental del área. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala. ....	25
<b>Figura 8.</b> Diferencias y fluctuaciones en la temperatura de incubación (pre-PTS, PTS, post-PTS), metabólica y ambiental en función de la precipitación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala. ....	26
<b>Figura 9.</b> Fluctuación diaria de la temperatura en el centro de los nidos de <i>C. acutus</i> previo, durante y después del Periodo Termo-Sensible. ....	27
<b>Figura 10.</b> Relación entre la temperatura promedio al centro del nido y la duración del periodo de incubación.....	27
<b>Figura 11.</b> Modelo matemático de la relación de la temperatura de incubación (°C) y la frecuencia de machos, obtenido con ayuda del programa <b>TSD versión 4.0.3</b> . La curva representa el modelo mejor ajustado a partir de datos de campo de Charruau (2012) (puntos rojos). ....	29
<b>Figura 12.</b> Temperatura de incubación promedio durante el PTS, nido 13, “Estero Cajones”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C). ....	31
<b>Figura 13.</b> Temperaturas de incubación promedio durante el PTS. Sitio la “Manzanillera”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C). ....	32
<b>Figura 14.</b> Temperaturas de incubación promedio durante el PTS. Nidos registrados en “Laguna de Corte”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C). ....	32
<b>Figura 15.</b> Proporción sexual de neonatos de <i>C. acutus</i> por nido y áreas de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala. ....	33
<b>Figura 16.</b> Comparación de las temperaturas de incubación registradas en la Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro (Charruau, 2012) y las registradas en este trabajo. Las líneas negras punteadas señalan el intervalo transicional de temperatura (31-33°C). ....	41

<b>Cuadro 1.</b> Patrones de DST y patrones termales para 14 especies de cocodrilianos.....	6
<b>Cuadro 2.</b> Nidos registrados, depredados y eclosionados por área de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.....	18
<b>Cuadro 3.</b> Parámetros físico-químicos de las cuatro áreas de anidación de <i>C. acutus</i> registradas en Chamela-Cuixmala, temporada 2013.....	19
<b>Cuadro 4.</b> Pendientes registradas en el área de anidación “Laguna de Corte”, Chamela-Cuixmala.....	21
<b>Cuadro 5.</b> Características de las nidadas de <i>C. acutus</i> por sitio de anidación. Temporada 2013. Chamela-Cuixmala. Datos promedio $\pm$ D.E. (valor mínimo y máximo). N= número de nidos.....	22
<b>Cuadro 6.</b> Temperaturas promedio ( $\pm$ DE) registradas en el centro de los nidos durante todo el periodo de incubación, previo al periodo termo-sensible (pre-PTS), durante el PTS, y post-PTS. Y temperaturas ambientales y metabólicas de las áreas de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala. ....	23
<b>Cuadro 7.</b> Temperaturas de incubación durante el periodo termo-sensible (PTS) ( $\pm$ D.E.), promedio de su fluctuación diaria ( $\pm$ D.E.) y proporciones sexuales de los nidos de <i>C. acutus</i> , Chamela-Cuixmala, 2013.....	30
<b>Cuadro 8.</b> Temperaturas de incubación durante el periodo termo-sensible (PTS) ( $\pm$ D.E.) y proporciones sexuales de los nidos de <i>C. acutus</i> , calculadas con 4 modelos diferentes. M=macho, H=hembra. ..	56

## 1. RESUMEN

El cambio climático representa una amenaza evidente tanto para las especies como para los ecosistemas. Se ha documentado el impacto del cambio climático global en la fenología, rango de distribución, abundancia, biología reproductiva y en la extinción de las especies. Quizá los organismos más vulnerables al efecto del cambio climático son los ectotermos, en especial los que presentan el mecanismo de determinación sexual por temperatura (DST), ya que tanto la temperatura como la humedad afectan directamente el éxito de reproducción y por lo tanto su dinámica poblacional. Por tanto el objetivo de este estudio fue caracterizar las áreas de anidación, nidos y nidadas de *Crocodylus acutus* y registrar las temperaturas de incubación, su fluctuación y su relación con variables ambientales, así como el efecto en el periodo de incubación, éxito de eclosión y proporción sexual en la Reserva de Biósfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Se registraron un total de 30 nidos distribuidos en 4 áreas de anidación, de los cuales 11 fueron depredados por coatíes, 1 no eclosionó y los 18 restantes fueron exitosos (60%). Las características físico-químicas en las 4 áreas de anidación son diferentes: Estero Cajones y Cabeza de Indio se catalogaron como zonas cálidas y la Manzanillera y Laguna de Corte como frías. El promedio de huevos por nido fue de  $32.24 \pm 9.49$  (16-60) y no difiere entre áreas. Las temperaturas de incubación oscilaron entre 29.03 y 33.37°C, siendo E. Cajones el sitio más cálido (33.37°C) y la Manzanillera el más frío (29.03°C). Durante el periodo termo sensible "PTS", las temperaturas del nido (28.36-32.93°C) son más altas y más bajas que previo y post PTS respectivamente. Se describió a la radiación solar y al calor metabólico como las principales fuentes de calor en el nido y la distancia a un cuerpo de agua, la textura de suelo, la apertura del dosel y la precipitación como los causantes de fluctuación de la temperatura. El periodo de incubación fue de  $87.6 \pm 3.9$  (81-94) días y se correlacionó negativamente con la temperatura de incubación, a mayor temperatura en el nido el periodo de incubación disminuye. La proporción sexual global de neonatos, calculada con temperaturas del PTS, estuvo sesgada hacia hembras con un 68.4%. Cinco de los catorce nidos fueron unisexuales femeninos y ninguno produjo exclusivamente machos. En la Manzanillera hubo 2 nidos unisexuales femeninos y un sesgo hacia hembras con un 78.4%. L. Corte presentó 3 nidos unisexuales femeninos y un sesgo hacia hembras con un 68.6%. Finalmente E. Cajones, catalogado como el sitio cálido y con un único nido, fue sesgado hacia machos con 72.7%. Chamela-Cuixmala presenta un hábitat heterogéneo donde *C. acutus* es capaz de adaptarse y anidar en diferentes sustratos, generando un intervalo de temperaturas de incubación que benefician tanto a hembras como a machos.

**Palabras clave:** *Crocodylus acutus*, cambio climático, temperaturas de incubación, periodo de incubación, proporción sexual y heterogeneidad ambiental.

## 2. ABSTRACT

Climate change represents an evident threat both for species and ecosystems. The impact of climate change has been documented in the phenology, geographic distribution range, abundance, breeding biology and species extinction. Perhaps the most vulnerable organisms to climate change effects are ectotherms, specifically those which show the temperature-dependent sex determination (TSD) mechanism, because both temperature and humidity affect the breeding success and therefore their population dynamic. Hence, the study aim was to characterize the nesting areas, nests and clutches of *Crocodylus acutus* and record the incubation temperatures, its fluctuation level and its relation with environment variables, as well as the effect on the incubation period, hatching success and sex ratio, this in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco, Mexico. 30 nests were registered, all distributed in 4 nesting areas, of which 11 were predated by coatis, 1 did not hatch and the remaining 18 were successful (60%). The physicochemical features of the four nest areas are different: Estero Cajones and Cabeza de Indio were cataloged as warm areas and, Manzanillera and Laguna de Corte as cold areas. The average of eggs per nest was  $32.24 \pm 9.49$  (16-60) and there weren't any differences between areas. Incubation temperatures ranged between 29.03 and 33.37°C, being E. Cajones the warmest site (33.37°C) and Manzanillera the coldest (29.03°C). During thermo sensitive period "TSP", incubation temperatures (28.36-32.93) are highest and lowest than pre and post TSP respectively. Solar radiation and metabolic heat were described like the main sources of heat in the nest and the distance to a water body, soil texture, canopy opening and rainfall as causing temperature fluctuations. The incubation period was  $87.6 \pm 3.9$  (81.94) days and was negatively correlated with incubation temperature. The hatchling overall sex ratio, estimated with TSP's temperatures, was female-biased with 68.4%. Five of the fourteen nests were female unisexual and none produced exclusively males. In Manzanillera there were 2 female unisexual nests and a bias toward females with 78.4%. L. Corte had 3 female unisexual nests and a bias toward females with 68.6%. Finally, E. Cajones, classified as the warm place and a single nest, was skewed toward males with 72.7%. It's believed that Chamela-Cuixmala presents a heterogeneous habitat, where *C. acutus* is able to adapt and nest in different substrates, generating an incubation temperature range, which benefits both females and males.

**Key words:** *Crocodylus acutus*, climate change, incubation temperatures, incubation period, sex ratio and environmental heterogeneity

### 3. INTRODUCCIÓN

En los últimos 100 años la temperatura promedio de la superficie terrestre se ha incrementado en 0.74°C debido, principalmente, al aumento en la concentración de gases de efecto invernadero (GEI) generados por las actividades humanas (Thomson, 1995; Cox *et al.*, 2000; Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático IPCC, 2007). De continuar con la tasa de emisiones de GEI a la atmósfera, y aun reduciéndola considerablemente, se pronostica un aumento en la temperatura entre 1.4 y 5.8°C para los próximos 100 años (IPCC, 2007). Dicho escenario representa una amenaza evidente tanto para las especies como para los ecosistemas, ya que el clima afecta directamente la adecuación (fitness) de los individuos, la dinámica poblacional, la distribución y abundancia de especies y la estructura y función de ecosistemas (Inouye *et al.*, 2000; Parmesan *et al.*, 2000; McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002; Pearson & Dawson, 2003; Parmesan, 2006; Thuiller, 2007; Hulin *et al.*, 2009; Peterson *et al.*, 2010; Suransinghe, 2010).

Si bien, la mayoría de las especies son susceptibles a ser afectadas en alguna característica de historia de vida, existen algunas consideradas con mayor grado de vulnerabilidad, como es el caso de los ectotermos, específicamente aquellos que presentan el mecanismo de Determinación Sexual por Temperatura (DST), los cuales, además de depender de la temperatura ambiental para realizar funciones fisiológicas básicas tales como locomoción, crecimiento y reproducción (Gibbons *et al.*, 2000; López-Alcaide & Macip-Ríos, 2011; Deutsch *et al.*, 2008; Neuwald & Valenzuela, 2011; Paaijmans *et al.*, 2013), la determinación del sexo de los neonatos también depende de la temperatura a la cual se incuban. Tal mecanismo de DST ha sido registrado para muchas especies de reptiles, incluyendo la mayoría de especies de tortugas, algunas lagartijas, las dos especies de tuátaras y se ha considerado general en los cocodrilianos (Bull, 1980; Deeming & Ferguson, 1988; Janzen & Paukstis, 1991; Lang & Andrews, 1994).

En este último grupo, se ha observado un único patrón de DST de los 3 descritos (Bull, 1980), el cual es conocido como II o Female-Male-Female (F-M-F) debido a que temperaturas de incubación bajas (<32°C) y altas (>34°C) producen un 100% o una predominancia de hembras, mientras que los machos sólo se benefician a temperaturas

intermedias (33°C) (Aguilar-Miguel, 1994; Deeming, 2004a; Lang & Andrews, 1994; Ewert *et al.*, 1994). Tal condición en los cocodrilianos podría aumentar su riesgo de extinción, ya que, por efecto del cambio climático, podrían originarse grandes sesgos en las proporciones sexuales de neonatos (Janzen, 1994) o sobrepasar el intervalo de temperatura óptimo en el desarrollo embrionario (28-34°C), propiciando la aparición de malformaciones e incluso muerte embrionaria, afectando por tanto, el éxito de eclosión (Deeming, 2004a). Parámetros como el número de crías que ingresan a la población, su tasa de supervivencia y la proporción sexual son fundamentales en la dinámica poblacional, permitiendo su permanencia o extinción del medio (Nichols, 1987).

Por otro lado, las fluctuaciones en la temperatura y humedad de incubación desempeñan un papel muy importante en otras características de historia de vida, tanto de embriones como de neonatos de cocodrilianos, tales como su tasa de desarrollo, supervivencia, rendimiento locomotor, comportamiento, talla, peso, patrones de pigmentación y de termorregulación (Webb & Cooper-Preston, 1989; Deeming, 2004b; Booth, 2006; Hare *et al.*, 2008). Dichas fluctuaciones en el microclima de incubación podrían aumentar debido a las tendencias climáticas pronosticadas (aumento de la temperatura ambiental, modificación de la frecuencia y duración de eventos extremos como sequías, lluvias, huracanes y fenómeno del niño) (IPCC, 2007) y tener impactos catastróficos en estos organismos.

En el caso de nidos naturales de cocodrilos, la temperatura de incubación está influenciada por múltiples factores como la radiación solar, la cobertura vegetal arriba del nido, la fecha de desove, la ubicación del nido con respecto a los cuerpos de agua, la profundidad y material de construcción del nido, el proceso de descomposición de materia orgánica, la incidencia de lluvia y el calor generado por el metabolismo de los embriones (Magnusson, 1979; Rhodes & Lang, 1996; Thorbjarnarson *et al.*, 2001; Charruau, 2012). Sin embargo se ha planteado que la hembra puede regular la temperatura del nido, modificando algunos de estos factores a través de su comportamiento; por ejemplo en la selección del sitio de anidación (sitios más fríos o cálidos), la fecha de desove, la construcción del nido (material, profundidad y distancia al agua) y la asistencia al mismo (Lang *et al.*, 1989; Valenzuela & Janzen, 2001; Ewert *et al.*, 2005; Doody *et al.*, 2006; Warner & Shine, 2008; Escobedo, 2012). Por lo cual se considera que las hembras influyen directamente en las proporciones sexuales de la

población, eligiendo el sitio de anidación que favorezca a las proporciones sexuales deseadas y amortiguando así el efecto del cambio climático.

Aunque los cocodrilianos, han sobrevivido a numerosos cambios climáticos a través de millones de años (Booth, 2006), existe la preocupación de que el ritmo acelerado del cambio climático actual podría exceder la capacidad de los individuos o poblaciones de asimilarlo y adaptarse (Hughes, 2000; Thuiller, 2007, 2011; Peñuelas *et al.*, 2013), ya que además enfrentan la problemática global de la contaminación ambiental, cacería ilegal, introducción de especies invasoras y la modificación y degradación de su hábitat (Hall *et al.*, 1979; Kushlan & Mazzotti, 1989; Mazzotti, 1999; Gibbons *et al.*, 2000; Cupul-Magaña *et al.*, 2004). Dicha problemática nos obliga a realizar un mayor esfuerzo en el monitoreo de las temperaturas de incubación y de los posibles efectos del clima en la fenología, éxito de eclosión y en la proporción sexual de neonatos en *Crocodylus acutus*, parámetros importantes para la permanencia y conservación de la especie (Mazzotti, 1989); o indirectamente para el registro de las posibles respuestas o estrategias conductuales de los cocodrilos ante dichas amenazas.

#### **4. ANTECEDENTES**

La mayoría de la información existente sobre determinación sexual en cocodrilianos se ha generado en laboratorio, bajo incubaciones a temperaturas controladas (Ferguson & Joanen, 1983; Lang *et al.*, 1989; Lang & Andrews, 1994) pero en condiciones naturales, donde la temperatura de incubación varía de acuerdo a múltiples factores ambientales, son pocos los trabajos que han registrado y analizado las temperaturas de incubación, su fluctuación diaria, la relación con variables ambientales y su relación con las proporciones sexuales de neonatos. A continuación se presenta la información generada para algunas especies de cocodrilianos, en laboratorio, en condiciones silvestres y los aspectos ecológicos de la anidación de *C. acutus* para la zona de estudio.

##### **4.1. Temperaturas de incubación en laboratorio**

Las incubaciones realizadas en laboratorio bajo temperaturas controladas ha permitido conocer el patrón de DST para 14 especies de cocodrilianos (Charruau, 2010), los cuales parecen concordar con el patrón II (F-M-F), ya que, para la mayoría



de las especies, las temperaturas menores a 32°C y mayores a 33 o 34°C producen exclusivamente hembras, mientras que los machos son beneficiados en un intervalo de 32 a 33°C (Lang & Andrews, 1994) (cuadro 1).

Cuadro 1. Patrones de DST y patrones termales para 14 especies de cocodrilianos. Los guiones indican falta de información. Referencias: 1- Deeming 2004; 2- Lang & Andrews 1994; 3- Thorbjarnarson *et al.* 2001; 4- Piña *et al.* 2003; 5- Pinheiro *et al.* 1997; 6- Campos 1993; 7- Magnusson *et al.* 1990; 8- Webb *et al.* 1987; 9- Webb & Smith 1984; 10- Leslie 1997; 11- Lang *et al.* 1989; 12- Aguilar-Miguel 1994. Tomado de Charruau, 2010.

Especies	Patrón	Mayoría de hembras	Mayoría de machos	Mayoría de hembras	Referencia
<i>Alligator mississippiensis</i>	F-M-F	≤ 31	32.5-33.5	≥ 34.5	1
<i>Alligator sinensis</i>	F-M	≤ 30.5	33-35	-	2,3
<i>Caiman latirostris</i>	F-M-(FM)	≤ 31	33-34.5	-	4
<i>Caiman crocodilus crocodilus</i>	F-M-(FM)	≤ 31	31.5-33.5	≥ 34	2
<i>Caiman crocodilus yacare</i>	F-M	≤ 31.5	32 - 34	-	5,6
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	F-M	≤ 31.5	32	-	2,7
<i>Crocodylus johnsoni</i>	F-M-F	28-33	32	34	2,3,8,9
<i>Crocodylus niloticus</i>	F-M-F	28-31.7	32-34	≥ 34.5	2,10
<i>Crocodylus palustris</i>	F-M-F	≤ 31.5	32-32.5	≥ 33	2,11
<i>Crocodylus porosus</i>	F-M-F	≤ 31	32	≥ 33	8
<i>Crocodylus siamensis</i>	F-M-(FM)	≤ 32	32.5-33	-	2
<i>Crocodylus acutus</i>	F-M-F	≤ 31.5	32	≥ 34	12
<i>Crocodylus moreletii</i>	F-M-F	≤ 32	33 - 34	≥ 33.5	2, 12
<i>Gavialis gangeticus</i>	F-M-F	≤ 31.5	32	≥ 33	2

Para el caso específico de *C. acutus*, existe el trabajo de Aguilar-Miguel (1994) en el cual se determinó el efecto de la temperatura de incubación en la determinación del sexo. Las incubaciones se realizaron a 30, 32 y 34°C y las proporciones obtenidas fueron 100% de hembras a 30 y 34°C y de 50% para cada sexo a 32°C.

Los trabajos realizados en laboratorio también han permitido conocer el **Periodo Termo-Sensible (PTS)**: periodo embrionario en el cual se determina el sexo de los neonatos) (Janzen & Paukstis, 1991), las **Temperaturas Pivote o Umbral (TP)**: temperaturas que producen 50% de cada sexo) (Mrosovsky and Pieau, 1991), los **Intervalos de Temperaturas de Supervivencia** de embriones (**ITS**: temperaturas de incubación que permiten un desarrollo normal de los embriones) (28-34°C en cocodrilianos) (Ferguson & Joanen, 1982, Lang & Andrews, 1994), el **Rango Transicional de Temperatura (RTT)**: intervalo de temperatura de incubación en el cual se producen ambos sexos en proporciones variables) (Mrosovsky and Pieau, 1991) y el efecto de las fluctuaciones de la temperatura en la determinación sexual (Warner & Shine, 2011; Neuwald & Valenzuela 2011) tratando de simular lo que ocurre en nidos naturales, donde la temperatura nunca permanece constante.

Es entonces importante continuar realizando incubaciones en laboratorio para determinar el patrón de DST de cada especie, pero más importante es realizar estudios en condiciones naturales, donde las temperaturas de incubación varían en función de múltiples factores ambientales, con posibles efectos negativos en las proporciones sexuales de neonatos de cocodrilianos.

#### **4.2. Temperaturas de incubación en condiciones silvestres**

Para poder evaluar la amenaza del calentamiento global en organismos con DST es necesario estudiar las temperaturas de incubación en nidos naturales, su variación diaria, su relación con las variables ambientales y su relación con las proporciones sexuales. Algunos trabajos pioneros en el tema son los siguientes:

Rhodes y Lang (1996) investigaron la relación entre las temperaturas de incubación de 20 nidos naturales y las proporciones sexuales de neonatos de *Alligator mississippiensis* en la Costa de Carolina del Sur. Las temperaturas promedio durante el PTS (día 30-45 de incubación) oscilaron entre 29.1 y 33.8°C, y las fluctuaciones diarias dentro del nido entre 0.4-1.9°C. Las proporciones sexuales fueron establecidas de 2 formas: estimándolas con las temperaturas del PTS y sexando a todos los neonatos posibles. Al compararse, se observó una alta correlación ( $r=0.971$ ,  $P<0.001$ ,  $N=20$ ) entre ambos métodos. En general las temperaturas menores a 31.5°C produjeron hembras y mayores a 31.5°C produjeron proporciones variables de machos y hembras. El patrón observado en este estudio es similar al observado en laboratorio, donde a temperaturas menores a 31°C se producen hembras, a temperaturas intermedias los machos (32.5- 33.5°C) y a temperaturas mayores de 34°C nuevamente se producen exclusivamente hembras. La proporción sexual general fue sesgada hacia hembras con un 59%, mientras que los machos representan el 41% restante.

Charruau (2012) reportó las temperaturas de incubación de 20 nidos silvestres de *C. acutus* dentro de la Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro, para el periodo de 2007-2010. Además analizó la relación de dichas temperaturas con el periodo de incubación, supervivencia de embriones y proporción sexual de neonatos. Reportó un intervalo de temperaturas de incubación entre 29.84 y 33.11°C. En cuanto a las proporciones sexuales confirmó el patrón FMF ya que a temperaturas promedio de incubación de 30.25 y 31.6°C la proporción de hembras fue de 100%. Mientras que el

100% de machos se obtuvo a temperaturas entre 31.34 y 31.72°C. La proporción sexual de la población fue sesgada hacia machos (47 hembras: 90 machos).

Escobedo (2012) analizó la fluctuación termal diaria en 11 nidos de *Crocodylus moreletii* a 3 profundidades dentro del nido (parte superior, centro y fondo) y el efecto del clima en la temperatura de incubación. Las fluctuaciones termales fueron más altas en la parte superior del nido (0.52–6.21°C), mientras al fondo la temperatura permaneció relativamente constante (0.23-2.19°C) y al centro del nido la variación fue de 0.43-3.67°C, sugiriendo que las fluctuaciones dependen de la profundidad del nido. Además las temperaturas de incubación siguen el patrón de la temperatura ambiental y la precipitación es la mayor fuente de disminución de la temperatura del nido, lo cual podría afectar el éxito reproductivo.

Simoncini *et al.* (2014) analizó el efecto de las condiciones climáticas en las temperaturas de nidos y en el porcentaje de hembras producidas por *Caiman latirostris* para 7 temporadas reproductivas. En 78 nidos estudiados, el 29.5% produjo exclusivamente hembras y sólo 1 nido (1.3%) produjo exclusivamente machos. Los resultados globales muestran una proporción sexual sesgada hacia hembras con un 71%. Por otro lado se registraron las temperaturas de incubación, durante el Periodo Termo-Sensible (PTS), de 10 nidos silvestres, con temperaturas promedio entre 27.1 y 33.9°C. La temperatura ambiental promedio fue de 25.7°C. Aquellas temperaturas de incubación cercanas, o por debajo de 31°C produjeron un 100% de hembras. Tres nidos con temperaturas de incubación muy similares de: 30.6, 30.7 y 30.8°C difirieron en el porcentaje de hembras producidas, con 45.5, 100 y 66.7% respectivamente. Sin embargo presentan diferencias en las desviaciones estándar, las cuales reflejan la fluctuación de la temperatura, siendo de: 2.7, 1.5 y 1.87 para cada nido. El menor porcentaje de hembras, el cual fue de 14.3 y 22.2%, se observó en 2 nidos incubados a 32 y 33.9°C respectivamente. El porcentaje global sesgado hacia hembras nos indica una proporción 2.4 hembras por cada macho (2.4:1).

Por su parte Elsey y Lang (2014) registraron las temperaturas de incubación y las proporciones sexuales de neonatos de *A. mississippiensis* para un periodo de 5 años (1995-1999). En total analizaron 6226 individuos pertenecientes a 232 nidos. Durante los 5 años de estudio se observó un fuerte sesgo hacia hembras del 71.9% (intervalo

anual de 62.3% en 1998 a 89.4% en 1995). Del total de nidos registrados 78 produjeron exclusivamente hembras y sólo 5 produjeron exclusivamente machos. Las temperaturas registradas entre 29-31°C (durante el periodo termo-sensible) produjeron 100% de hembras, temperaturas intermedias producen una proporción sexual variada (incluyendo 100% de machos producidos en un nido a 32.8°C), 2 nidos a altas temperaturas (33-34°C) produjeron 74 y 78% de machos y el nido más cálido (35°C) produjo predominantemente hembras (79.2%).

#### **4.3. Aspectos ecológicos de la anidación de *C. acutus* en Chamela-Cuixmala**

La población de *C. acutus* localizada en la desembocadura y humedales del río Cuixmala, dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC), resalta por estar protegida y por ser una de las más conservadas y estudiadas. Los esfuerzos por la recuperación y conservación de esta población iniciaron en el año de 1987 (García *et al.*, 2010), destacando los trabajos de Casas-Andreu *et al.* (1990), Méndez y Casas (1992), Lazcano (1989), De Luna (1996), Thorbjarnarson (1998), Valtierra-Azotla (2001) y García *et al.* (2010) relacionados con aspectos poblacionales; y los de Casas-Andreu (2003) y Valtierra-Azotla (2007), relacionados con la reproducción y la ecología de anidación del cocodrilo de río.

Casas-Andreu (2003) dio a conocer los primeros datos sobre la ecología de anidación de *C. acutus* en la desembocadura del río Cuixmala, para las temporadas de 1990-1993. Localizó un total de 28 nidos distribuidos en toda la zona de humedales. La temporada de anidación fue durante abril y mayo y la de eclosión durante julio-agosto. Las nidadas presentaron un promedio de 27.9 huevos. Además describió características físicas de los sitios de anidación como: tipo de nido, tipo de vegetación, cobertura vegetal, distancia al cuerpo de agua y arbusto o árbol más cercano, y variables del suelo como pH, humedad y textura.

Por su parte Valtierra-Azotla (2007) presenta datos de la anidación de *C. acutus* para un periodo de 7 años (1997-2003). Reporta diferencias en la actividad reproductiva de *C. acutus* para 3 zonas: 1) Río Cuitzmala (hábitat natural con presión humana), 2) Zona Cuixmala (hábitat modificado por el hombre) y 3) Cabeza de Indio (hábitat natural conservado). Siendo la zona Cuixmala la más importante al albergar un 54% (= 129

nidos) del total de nidos registrados, seguido por Cabeza de Indio (36%= 87 nidos) y Río Cuitzmala (10%= 24 nidos). El promedio global de nidos por año fue de 34.3.

Sin duda la información generada sobre la anidación de *C. acutus*, para la RBCC, sirvió como una base importante para la ubicación de los nidos y para conocer las temporadas de anidación para este trabajo.

## 5. JUSTIFICACIÓN

Los cocodrilianos son un excelente modelo para el estudio del mecanismo de DST, ya que representan a un grupo de organismos que han sobrevivido a varios cambios climáticos a través de millones de años. Entonces ¿por qué se cree que el actual cambio climático puede afectarlos? La respuesta es simple, el actual cambio climático, producto de las actividades humanas, se está produciendo mucho más rápido que los anteriores sin dar tiempo a adaptaciones ecológicas por parte de los cocodrilos. Posiblemente el efecto más evidente y significativo del cambio climático sobre las especies con DST, sea el desequilibrio en la proporción de sexos y por consiguiente un aumento en su riesgo de extinción (Janzen, 1994).

Para principios de la década de 1930, las poblaciones de *C. acutus* se consideraban abundantes para la costa del Pacífico mexicano, sin embargo, su explotación comercial entre las décadas de 1940 a 1970 la llevó al borde de la extinción, lo cual derivó en el decreto de veda nacional en 1970 (Álvarez del Toro, 1974; Méndez y Casas, 1992; Álvarez del Toro y Sigler, 2001 en Hernández *et al.*, 2006; Casas-Andreu, 2010). A pesar de las iniciativas legales para su protección y conservación, ésta especie aún enfrenta amenazas como el tráfico ilegal, la modificación de su hábitat (Kushlan & Mazzotti, 1989) y el cambio climático global (Gibbons *et al.*, 2000), ya que las variaciones del clima pueden tener un impacto sobre las proporciones sexuales de neonatos de especies con DST (Janzen, 1994), como es el caso de *C. acutus*. Por lo tanto un sesgo en esas proporciones alteraría la dinámica poblacional aumentando su riesgo de extinción (Charruau, 2010).

Actualmente el cocodrilo de río se encuentra listado como especie sujeta a Protección Especial de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2010 (Diario Oficial de la Federación, 2010). La Unión Internacional para la Conservación de

la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN, 2012) lo cataloga como “Vulnerable”, y se encuentra listado en el Apéndice I de la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2012) (a excepción de la población de Cuba, la cual se encuentra desde el año 2005 en el apéndice II). Esto significa que su aprovechamiento está limitado debido a sus poblaciones reducidas y a su distribución restringida, siendo necesario propiciar su recuperación y conservación a largo plazo; por lo cual es de vital importancia tener un conocimiento completo sobre su ecología reproductora así como de los factores que determinan el éxito reproductor de la especie (Méndez y Casas, 1992), información necesaria para su adecuado manejo, su conservación y posible aprovechamiento sustentable.

## **6. HIPÓTESIS**

Si bien se ha planteado que el comportamiento de anidación por parte de las hembras de cocodrilianos, puede jugar un papel importante en el amortiguamiento del efecto del cambio climático global, la heterogeneidad ambiental puede ser un factor que favorezca dicho comportamiento. Sitios heterogéneos, que ofrecen diferentes micro-hábitats, potencialmente aprovechables para la anidación, pueden aumentar las posibilidades de la hembra para elegir sitios con temperaturas más frías o más cálidas para anidar y mantener la proporción sexual de la población sin grandes sesgos.

## **7. OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

- Realizar un estudio sobre la ecología de anidación del cocodrilo de río en la RBCC, enfatizando el efecto de las condiciones ambientales sobre las temperaturas de incubación y el efecto de dichas temperaturas en el periodo de incubación, éxito de eclosión y proporción sexual.

### **Objetivos particulares**

- Caracterizar los registros de áreas de anidación, nidos y nidadas del cocodrilo de río para este estudio y compararlo con los registros previos
- Registrar las temperaturas y sus oscilaciones en el nido durante el periodo de incubación
- Conocer el efecto de las variables climáticas sobre las temperaturas de incubación registradas

- Analizar la relación entre la temperatura de los nidos con el periodo de incubación, éxito de eclosión y proporción sexual

## 8. MATERIAL Y MÉTODOS

### 8.1. Descripción de la especie de estudio

El cocodrilo de río (*C. acutus*) es una de las tres especies de cocodrilianos presentes en México y la que tiene una mayor distribución, localizándose para la vertiente del Golfo de México y del Caribe, desde el norte de Veracruz hasta Quintana Roo; y para la costa del Océano Pacífico, desde el norte de Sinaloa hasta Chiapas (Thorbjarnarson, 1989, 2010, Méndez y Casas, 1992). Su distribución se continúa a Centroamérica, el norte de Sudamérica y en las islas caribeñas de Cuba, Jamaica y La Española (fig. 1).

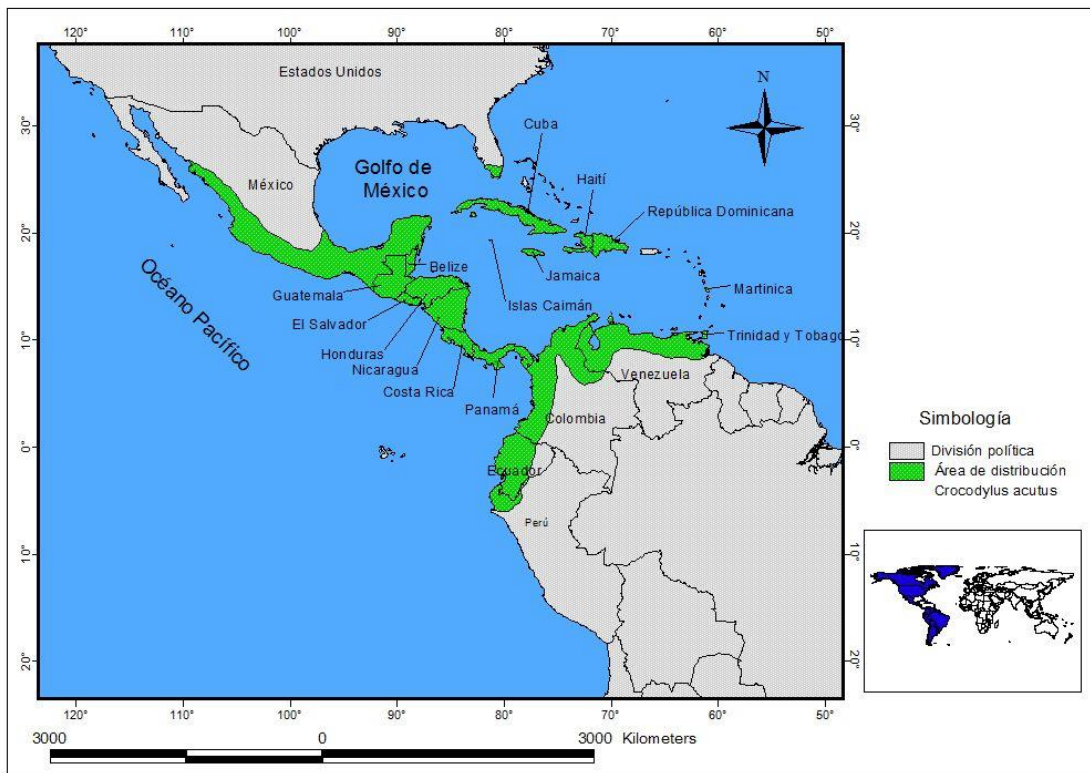


Figura 1. Mapa de distribución del cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*). Elaboró: Sara Arias Castillo.

El hábitat del cocodrilo de río incluye principalmente cuerpos costeros de agua salobre, tales como lagunas costeras, esteros y manglares. Sin embargo, es posible encontrarlos en cuerpos de agua dulce tierra adentro o en zonas costeras hipersalinas (Thorbjarnarson, 1989, 2010). El cocodrilo de río es una especie relativamente grande, con longitudes máximas en machos de entre 5-6 m. aunque algunos pueden llegar a 7

m. Generalmente los machos son más grandes que las hembras, las cuales alcanzan longitudes de 3-3.4 m. Una característica de identificación importante en esta especie es el arreglo de los osteodermos dorsales más reducido e irregular y la presencia de una elevación pre orbital muy pronunciada en el hocico de los adultos y sub-adultos (Thorbjarnarson, 1989, COMACRON, 2000).



Figura 2. Cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) visto en Laguna de Corte, abril 2014. Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Foto: Klaus Dræby.

La temporada de anidación ocurre durante la época seca del año y la eclosión durante el inicio de la temporada de lluvias (en abril y julio respectivamente para la RBCC) (Thorbjarnarson, 1989; Casas-Andreu, 2003). *C. acutus* construye nidos tipo “hoyo a ras de suelo” pero puede ser adaptable y crear montículos elevados del sustrato (Kushlan & Mazzotti, 1989), donde deposita camadas de entre 30 y 60 huevos, aunque han sido registrados nidos con menos de 20 huevos (Thorbjarnarson, 2010; Charruau, 2010).

## 8.2. Área de estudio

La RBCC, se localiza en la costa central del estado de Jalisco, aproximadamente a 120 km al norte de Manzanillo y abarca un total de 13,142 ha. Su altitud va de 0 a 500 msnm., el clima es tropical, con una temperatura y precipitación media anual de 24.9°C (19.5-30°C) y 782 mm respectivamente; presenta una estacionalidad bien marcada con periodos de lluvias de julio a octubre y secas de noviembre a junio. La reserva está dividida en dos secciones por la carretera federal 200 Barra de Navidad a Puerto Vallarta, al este de la carretera se localiza Chamela y al oeste Cuixmala (Ceballos *et al.*,



1999; Noguera *et al.*, 2002). En la sección de Cuixmala se cuenta con un sistema de canales, con una longitud total de 7.70 km. y lagunas costeras con un extensión de 67 ha, situadas entre la desembocadura del río Cuitzmala y playa Teopa (fig. 3). Aquí se puede observar vegetación de manglar, manzanillera, palma de coco, tule, carrizal y vegetación flotante (Casas-Andreu, 2003; García *et al.*, 2010) y es aquí donde se localiza la población del cocodrilo de río. Sin embargo por problemas de acceso no se pudo trabajar en toda el área, restringiéndose únicamente a las áreas más cercanas a Playa Teopa (fig. 3).



Figura 3. Área de estudio dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Se observan las 4 áreas de anidación reportadas: Estero Cajones, Cabeza de Indio, la Manzanillera y Laguna de Corte.

### 8.3. Caracterización de áreas de anidación

Se realizó una salida prospectiva durante el mes de febrero de 2013 para ubicar posibles sitios de anidación. Posteriormente la búsqueda de los nidos se realizó del 16 de abril al 02 de mayo del 2013, de acuerdo con la temporada de anidación registrada por Casas-Andreu (2003) y Valtierra-Azotla (2007), en un horario de 9 a 14 y de 17 a 19 horas. Se buscó a orillas de todos los cuerpos de agua, intensificando la búsqueda en sitios donde se encontraron huellas y rastros de excavaciones de cocodrilos. El área de

anidación se define como aquel sitio en el cual haya uno o varios nidos cercanos entre ellos, con una separación máxima de 100 m.

De cada área de anidación se determinó el tipo de vegetación predominante, si el área está sujeta a inundación y se tomó 1 kg de suelo a una profundidad promedio de la cámara de incubación de los nidos, para elaborar un perfil de los sitios que elige el cocodrilo de río para anidar, el cual incluye cantidad de materia orgánica, salinidad, pH y la distribución de partículas por tamaño (textura). Las muestras fueron procesadas en el laboratorio de Edafología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

Para el registro de la temperatura ambiental, en cada área se colocaron registradores de temperatura (HOBO UA-001-08, Onset Comp. Corp., Bourne, MA, USA) amarrados a un árbol o arbusto a un metro de altura, siempre a la sombra y a 3 o 4 metros de distancia del nido más cercano. Los datos de precipitación fueron obtenidos de la estación meteorológica ubicada en la Estación de Biología Chamela-Cuixmala, UNAM.

#### **8.4. Caracterización de nidos y nidadas**

Para este estudio se definió a un nido como el sitio exacto en el cual se depositan los huevos, y la nidada se refiere al total de huevos depositados en el nido. Cada nido encontrado fue excavado cuidadosamente para medir, con ayuda de un flexómetro, la profundidad hasta el primer y último huevo, así como el largo y ancho de la cámara de incubación. Del exterior se midió la distancia hasta el cuerpo de agua y arbusto más cercano y con ayuda de un densiómetro esférico convexo, la apertura del dosel, la cual se define como la proporción de cielo visible arriba de cada nido y toma valores de 0% para cielo totalmente obstruido, a 100% para cielo completamente despejado (Lemmon, 1956). Para registrar la variación de temperatura en los nidos durante el periodo de incubación se colocaron registradores de temperatura (HOBO UA-001-08), uno al centro de cada nidada (14 en total) y otro a un metro de la nidada pero a la misma profundidad que la cámara de incubación, esto para determinar el calor metabólico generado durante el desarrollo embrionario. Todos los registradores de temperatura se programaron para registrar datos cada 30 minutos.

Al excavar los nidos para contabilizar el número de huevos, se tuvo precaución de mantener su orientación y se procedió a la toma de datos: cada huevo se pesó, con una balanza electrónica ( $\pm 0.1$  g), y midió (largo y ancho) con un vernier ( $\pm 0.1$  mm). La

viabilidad se determinó con la presencia o ausencia de la banda de desarrollo embrionario.

Finalmente se volvieron a visitar las áreas de anidación hacia el final del periodo de incubación (del 08 al 20 de julio de 2013), con el fin de registrar el éxito de eclosión basándose en el criterio de Mazzotti (1999), quien considera un nido exitoso a aquel que presenta evidencia de cascarones de huevos eclosionados o presencia de neonatos.

### 8.5. Cálculo de la proporción sexual

Debido al nulo dimorfismo sexual en neonatos recién nacidos de cocodrilianos, no fue posible determinar el sexo de los neonatos de *C. acutus* en campo. Por tanto se procedió a hacer el estimado con ayuda del programa **TSD versión 4.0.3.**, el cual se basa en un modelo matemático desarrollado por Girondot (1999) y Godfrey (2003) cuya finalidad es estudiar la relación de las temperaturas de incubación y la proporción sexual de neonatos de reptiles a partir de datos obtenidos de incubaciones en laboratorio. Una vez construido el modelo, el programa permite introducir la temperatura de incubación registrada y arroja la posible proporción sexual en frecuencia de machos. Además este procedimiento calcula simultáneamente la **TP**, el **RTT** y sus varianzas, utilizando máxima verosimilitud. El cálculo de las proporciones sexuales se basa en una simple ecuación logística:

$$sr = \frac{1}{1 + e^{\frac{(P-t)}{s}}}$$

Donde  $t$  es la temperatura de incubación,  $P$  es la temperatura pivote y  $S$  define la forma de transición de temperaturas de masculinización a feminización (para más detalle ver Girondot, 1999).

Se elaboraron 4 modelos (anexo 1), de acuerdo a la información disponible sobre temperaturas de incubación y proporciones sexuales para *C. acutus*. Para el primer modelo se utilizaron los datos de incubaciones en laboratorio realizadas por Charruau (2014; datos no publicados). El segundo modelo fue elaborado con datos de temperaturas de incubación en campo y proporciones sexuales registradas por Charruau (2012). Un tercer modelo fue elaborado combinando los datos de incubaciones en laboratorio de Charruau y Aguilar-Miguel (1994). Finalmente, el cuarto

modelo lo constituye la combinación de toda la información disponible y utilizada en los 3 primeros modelos.

Se decidió usar el segundo modelo para realizar el cálculo de las proporciones sexuales en este estudio, debido a que las temperaturas de incubación en campo no son constantes y fluctúan como consecuencia de la temperatura ambiental, por tanto, no se pueden utilizar datos de laboratorio para representar lo ocurrido en campo. Además, la gráfica del modelo 2 (fig. 11), es más parecida al modelo de DST observado para incubaciones en campo, el cual es más parecido al tipo “lb”, en el que a temperaturas bajas (<31°C) se produce un 100% o una mayoría de hembras y a temperaturas altas (31-34°C) una mayoría de machos. Esto se debe a que, si bien, las temperaturas superiores a 34°C generan la producción de hembras, también disminuyen la supervivencia de los neonatos, por lo tanto es raro registrar temperaturas de incubación superiores a 34°C en campo (Eelsey & Lang, 2014).

Para cada nido registrado en este estudio, se obtuvo la temperatura promedio de incubación durante el **PTS**, se introdujo al programa y se obtuvo la posible proporción sexual en frecuencia de machos y se convirtió a porcentaje.

## **8.6. Análisis de datos**

Los datos de cada registrador de temperatura se promediaron por día para facilitar su análisis, y son presentados  $\pm$  su desviación estándar (DE) y valores mínimo y máximo entre paréntesis. Las fluctuaciones de temperatura se obtuvieron de la resta de la temperatura máxima menos la temperatura mínima diaria. De cada serie de datos se probó su distribución normal y homogeneidad de varianzas para decidir el tipo de análisis estadístico a utilizar. Todos los estadísticos se realizaron en el programa SigmaPlot 11.0 y son considerados como significativos con  $P < 0.05$ . El periodo termosensible (PTS) se estableció entre los días 25-45 de acuerdo a otros estudios (Lang y Andrews, 1994; Charruau, 2012). El periodo pre-PTS corresponde a los días del 1 al 24 de incubación y el post-PTS del 46 hasta la eclosión. Cabe resaltar que en E. Cajones solo se registró un nido, por lo que todas las comparaciones estadísticas en las cuales aparece, deben ser tratadas con cautela ya que el estadístico no comparó varianzas.

## 9. RESULTADOS

### 9.1. Áreas de anidación y sus características físico-químicas

Se registraron un total de 30 nidos distribuidos en 4 áreas de anidación: 1 en Estero Cajones, 3 en Cabeza de Indio, 10 en la Manzanillera y 16 en Laguna de Corte (cuadro 2); todas las áreas están cercanas a algún cuerpo de agua dulce. Las áreas de C. Indio y E. Cajones son las áreas más cercanas al mar, mientras que la Manzanillera y L. Corte, son las más lejanas (fig. 3).

Cuadro 2. Nidos registrados, depredados y eclosionados por área de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

Área de anidación	Nidos		Depredación	No eclosionado	Exitoso
	Hoyo	Montículo			
Esteros Cajones	1	0	0	0	1
Cabeza de Indio	3	0	2	0	1
La Manzanillera	10	0	5	1	4
Laguna de Corte	11	5	4	0	12
<i>Total</i>	<i>25</i>	<i>5</i>	<i>11</i>	<i>1</i>	<i>18</i>

Del total de nidos, 11 fueron depredados por coatíes (*Nasua narica*) (*Obs. pers.*), 1 no eclosionó y el resto (18) fueron exitosos (cuadro 2). Se obtuvieron datos de las nidadas en 21 nidos y sólo en 14 se registraron las temperaturas de incubación.

En cuanto al perfil de suelo, la mayoría de las áreas presentan una textura arenosa (80-100% arena) (cuadro 3), sin embargo, en L. Corte el porcentaje de arenas es menor (72-88%) y el de limos y arcillas mayor (8-14%) con respecto al resto de las áreas. En este sitio se tomaron 2 muestras de suelo, una para los nidos tipo montículo y otra para los tipo hoyo, siendo estos últimos los que mayor porcentaje de limos y arcillas contienen (14%), por lo que difieren levemente en textura, catalogándose como franco arenosos. Ninguna de las áreas es salina y el pH registrado va de ligeramente ácido (6.02) a ligeramente alcalino (7.5).

Cuadro 3. Parámetros físico-químicos de las cuatro áreas de anidación de *C. acutus* registradas en Chamela-Cuixmala, temporada 2013.

Área de anidación	Textura Clase: Arena-limo-arcilla (%)	Materia Orgánica (%)	Salinidad (mmhos)	pH	Apertura del dosel (%)
1. E. Cajones	Arena: 100-0-0	Rico (7.5)	No salino (0.71)	Neutro (6.71)	25.74 -
2. C. Indio	Arena: 100-0-0	Medio (2.1)	No salino (1.3)	Neutro (7.27)	7.95 (5.2-10.7)
3. Manzanillera	Arena: 94-6-0	Rico (5.1)	No salino (0.57)	Ligeramente alcalino (7.5)	55.95 (37.18-71.24)
4. L. Corte *	Arena: 88-8-4	Extre. Rico (17.25)	No salino (0.74)	Moderadamente ácido (6.06)	49.02
5. L. Corte *	Franco arenoso: 72-14-14	Rico (6.3)	No salino (0.46)	Ligeramente ácido (6.2)	(28.08-68.9)

\* En Laguna de Corte se encontraron 2 tipos de nido, la muestra 4 pertenece a uno tipo montículo y la 5 a uno tipo hoyo. Se presenta la apertura del dosel promedio (valor mínimo y máximo).

Los sitios de E. Cajones y C. Indio son los que presentan menor cobertura vegetal arriba del nido. Estos sitios son los más cercanos al área de playa (fig. 3) y están desprovistos de vegetación (poseen carrizal *Phragmites australis*, algunas plantas rastreras como *Ipomea sp* y en algunos sitios *Laguncularia racemosa*), lo cual influye en que posean una textura 100% arenosa y un porcentaje de materia orgánica de medio (2.1) a rico (7.5) (fig. 4 a y b). Por su parte la Manzanillera y L. Corte son sitios con mayor cobertura vegetal con especies como palmas de coco (*Cocus nucifera*), acacias (*Acacia hindsii*), manzanilla (*Hippomane mancinella*), burseras (*Bursera sp*), ciruelillo (*Phyllanthus elsiae*), anona (*Anona glabra*) y mangle (*Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*), lo cual influye para que el suelo contenga mayor cantidad de materia orgánica (rico-extremadamente rico) y mayor porcentaje de limos y arcillas en textura (6-14%). En L. Corte se encuentran los nidos tipo montículo, los cuales son una mezcla de arena-limo-arcilla y una gran cantidad de hojarasca, por lo cual la cantidad de materia orgánica es extremadamente rica (17.25) (cuadro 3; fig. 4 d y e).



Figura 4. Nidos de cada área de anidación donde se observa el tipo de sustrato: a) Estero Cajones, b) Cabeza de Indio, c) Manzanillera, d) Laguna de Corte (nido tipo montículo) y e) Laguna de Corte (nido tipo hoyo).

El monitoreo de la temperatura ambiental solo se realizó en 3 áreas debido a que en C. Indio se habían depredado los 2 nidos encontrados, el tercer nido se registró hasta la temporada de eclosión. La temperatura ambiental de los 3 sitios restantes (E. Cajones, L. Corte y la Manzanillera) (cuadro 6) no difiere estadísticamente entre sitios (Kruskal-Wallis;  $H_{0.05, 2}=5.572$ ;  $p=0.062$ ) y presenta un promedio de  $26.8^{\circ}\text{C}$  ( $14.99 - 40.7^{\circ}\text{C}$ ) y una variación diaria promedio de  $11.3^{\circ}\text{C}$  ( $2.81-16-48^{\circ}\text{C}$ ). Lo anterior significa que los sitios ofrecen condiciones de temperatura similares a los cocodrilos y lo que hace la diferencia de temperaturas al centro del nido son otros factores ambientales como el material del nido, la cobertura vegetal etc.

## 9.2. Características de los nidos y nidadas

Los sitios donde anida el cocodrilo de río son áreas abiertas y soleadas entre la vegetación, con distancias promedio de  $7.2\pm 3.9\text{m}$  ( $1.3-16\text{m}$ ) hasta el cuerpo de agua más cercano y de  $0.98\pm 0.6\text{m}$  ( $0.1-2.7\text{m}$ ) hasta el árbol o arbusto más cercano.

Las medidas promedio de la cámara de incubación son de  $30.8 \pm 5.7$  cm (20-44 cm) de ancho y  $37.9 \pm 8.9$  cm (28-69) de largo. La profundidad promedio de los nidos, hasta el primer y último huevo, es de  $26.13 \pm 10$  (7-43) y  $38.47 \pm 9.3$  (23-55) cm respectivamente.

Cuadro 4. Pendientes registradas en “Laguna de Corte”, Chamela-Cuixmala, 2013.

Nido	Pendiente (°)
3	29.6
7	17.5
10	22.2
11	21
12	25.7
27	31.2
30	28.4

De los 30 nidos registrados, 25 fueron típicos hoyos excavados a ras de suelo y en 5 se observaron indicios de formación de montículos de tierra, rocas y hojarasca, con dimensiones de 2m de ancho x 2.37m de largo x 0.375m de alto en promedio y fueron encontrados únicamente en el sitio conocido como L. Corte (fig. 5 a y d), el cual incluye un islote dentro de la laguna y los alrededores. Dicho islote representa un sitio importante para la anidación por el número de nidos que alberga, por las características de los mismos y por estar aislado de depredadores. De los 10 nidos registrados dentro del islote, 7 se encuentran en pendientes entre 17.5 y 31.2 ° (cuadro 4, fig. 5b), poco usuales en *C. acutus*, el resto se encuentran en las partes bajas a 0° de pendiente.





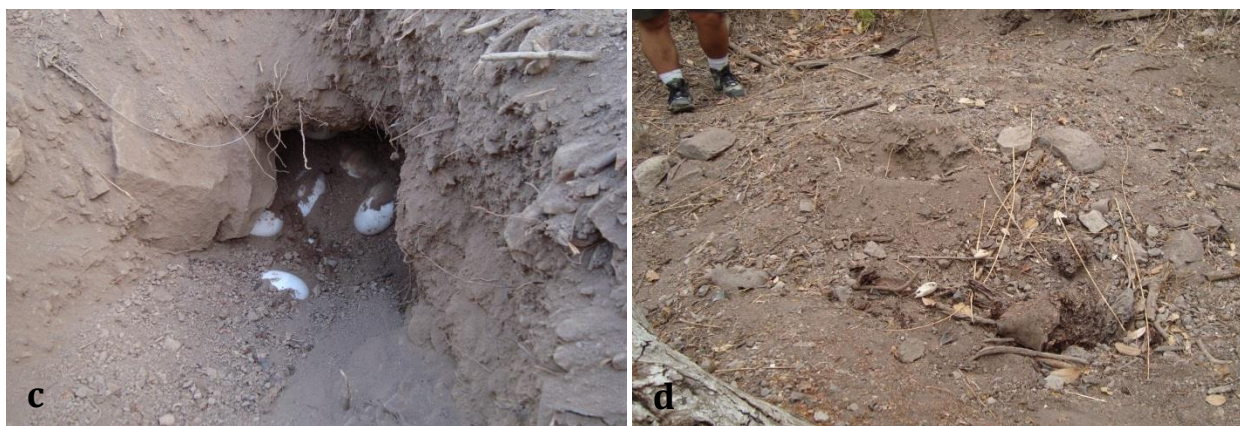


Figura 5. Características del área de anidación Laguna de Corte, Chamela-Cuixmala: a) islote que alberga un total de 10 nidos; b) sitio de anidación que muestra una pendiente aproximada de 30°; c) nido de *Crocodylus acutus* con sustrato rocoso y d) nido tipo montículo.

En cuanto a las características de las nidadas, se tomaron datos de un total de 692 huevos pertenecientes a 21 nidos. Cada nido en promedio tiene un total de  $34.24 \pm 9.49$  huevos, con un mínimo de 16 y un máximo de 60 (cuadro 5). Al comparar el número de huevos promedio por sitio, se observa que L. Corte y la Manzanillera son mayores a los otros dos sitios, pero estadísticamente no presentan diferencias significativas (ANOVA,  $F_{1, 17} = 1.026$ ;  $P = 0.325$ ). Respecto al ancho ( $H_{0.05, 3} = 4.58$ ;  $P = 0.205$ ), largo ( $H_{0.05, 3} = 3.556$ ;  $P = 0.314$ ), peso de huevos ( $H_{0.05, 3} = 1.794$ ;  $P = 0.616$ ), peso de nidadas ( $H_{0.05, 3} = 2.439$ ;  $P = 0.486$ ) y fertilidad ( $H_{0.05, 2} = 3.194$ ;  $P = 0.203$ ) tampoco se encontraron diferencias significativas al compararse entre sitios.

Cuadro 5. Características de las nidadas de *Crocodylus acutus* por sitio de anidación. Temporada 2013. Chamela-Cuixmala. Datos promedio  $\pm$  D.E. (valor mínimo y máximo). N= número de nidos.

Sitio	Tamaño nidada	Peso (g)	Largo (mm)	Ancho (mm)	Peso nidada (kg)	Fertilidad (%)	N
<b>E. Cajones</b>	28	101.47 $\pm$ 5.28	78.57 $\pm$ 2.3	46.25 $\pm$ 0.7	2.84	74.07	1
	–	(89.4-115.2)	(74-84)	(44-47)	–	–	
<b>C. Indio</b>	27	105.98 $\pm$ 2.59	75.96 $\pm$ 2.14	48 $\pm$ 1.14	2.86	–	1
	–	(96.9-111.4)	(73-81)	(45-49)	–	–	
<b>Manzanillera</b>	34.57 $\pm$ 5.35	101.46 $\pm$ 4.92	74.19 $\pm$ 2.85	47.69 $\pm$ 0.74	3.5 $\pm$ 0.5	93.48 $\pm$ 9.58	7
	(29-42)	(93.87-108.5)	(68.93-76.67)	(46.72-48-87)	(2.83-4.13)	(72.97-100)	
<b>L. Corte</b>	35.16 $\pm$ 11.78	101.14 $\pm$ 4.93	76.48 $\pm$ 2.26	47.1 $\pm$ 0.88	3.54 $\pm$ 1.16	97.61 $\pm$ 3.63	12
	(16-60)	(92.45-111.32)	(73.62-80)	(45.06-48.48)	(1.57 - 6.19)	(88.23-100)	
<b>General</b>	34.24 $\pm$ 9.49	101.2 $\pm$ 4.76	75.83 $\pm$ 2.45	47.19 $\pm$ 0.98	3.46 $\pm$ 0.9	94.99 $\pm$ 8.05	21
	(16-60)	(92.45-111.32)	(68.93-80)	(45-48.87)	(1.57-6.19)	(72.97-100)	

### 9.3. Temperaturas de incubación, su fluctuación y relación con variables ambientales

Las temperaturas promedio, durante todo el periodo de incubación, de los 14 nidos de *C. acutus*, oscilaron entre 29.03 y 33.37°C (cuadro 6), temperaturas idóneas para la supervivencia y desarrollo de los embriones. E. Cajones (nido 13) presenta la temperatura más alta (33.37°C) registrada al centro del nido y la Manzanillera (nido 9) la más baja (29.03°C). Al comparar las temperaturas promedio por área, se observó que difieren estadísticamente (ANOVA,  $F_{1, 11}=7.662$ ;  $P=0.018$ ) y una prueba *post hoc* de comparación múltiple de Tuckey ( $P=0.046$ ) indicó que la temperatura que difiere es la de E. Cajones (33.37°C) respecto a la de la Manzanillera (30.29°C).

Cuadro 6. Temperaturas promedio ( $\pm$  DE) registradas en el centro de los nidos durante todo el periodo de incubación, previo al periodo termo-sensible (pre-PTS), durante el PTS, y post-PTS. Y temperaturas ambientales y metabólicas de las áreas de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

Sitio/nido	Temperatura promedio (°C)					Ambiental	Metabólico
	Periodo completo	Pre-PTS	PTS	Post-PTS			
<b>E. Cajones</b>						26.72 $\pm$ 4.56	
N13	33.37 $\pm$ 2.3	30.62 $\pm$ 0.6	32.93 $\pm$ 0.8	34.95 $\pm$ 2.01*		1.41	
<b>Manzanillera</b>						26.92 $\pm$ 4.08	–
N9	29.03 $\pm$ 1.53	27.21 $\pm$ 0.8	28.39 $\pm$ 0.7	30.15 $\pm$ 0.8*		–	
N18	31.22 $\pm$ 1.5	29.6 $\pm$ 0.7	30.75 $\pm$ 0.6	32.32 $\pm$ 0.9*		–	
N19	29.88 $\pm$ 1.6	28.9 $\pm$ 0.6	28.91 $\pm$ 0.5	31.1 $\pm$ 0.9*		–	
N26	31.06 $\pm$ 1.1	30 $\pm$ 0.5	30.47 $\pm$ 0.4	31.7 $\pm$ 0.9*		–	
<b>L. Corte</b>						26.78 $\pm$ 4.19	
N3	30.39 $\pm$ 1.5	28.73 $\pm$ 0.7	29.87 $\pm$ 0.5	31.39 $\pm$ 1.2*		1.42	
N4	31.55 $\pm$ 1.6	29.72 $\pm$ 0.7	30.39 $\pm$ 0.4	32.71 $\pm$ 1.2*		2.49	
N5	29.18 $\pm$ 1.3	27.67 $\pm$ 0.5	28.36 $\pm$ 0.5	30.16 $\pm$ 0.7*		0.22	
N6	30.59 $\pm$ 1.4	28.99 $\pm$ 0.5	29.84 $\pm$ 0.4	31.7 $\pm$ 1.01*		1.62	
N7	32.43 $\pm$ 2.5	30.65 $\pm$ 1.1	32.55 $\pm$ 0.6	33.38 $\pm$ 2.2*		3.43	
N10	31.5 $\pm$ 1.8	29.53 $\pm$ 0.8	30.81 $\pm$ 0.7	32.87 $\pm$ 1.3*		2.46	
N11	31.06 $\pm$ 1.8	29 $\pm$ 0.9	30.79 $\pm$ 0.6	32.25 $\pm$ 1.5*		2.1	
N12	30.68 $\pm$ 1.4	29.08 $\pm$ 0.8	30.48 $\pm$ 0.4	31.62 $\pm$ 1.01*		1.72	
N23	32.09 $\pm$ 2.05	29.73 $\pm$ 0.9	30.52 $\pm$ 0.6	33.75 $\pm$ 1.2*		2.9	

\* Con diferencias estadísticamente significativas entre las temperaturas pre-PTS, PTS y post-PTS (Kruskal-Wallis;  $P<0.05$ ).

Sin embargo, durante el PTS las temperaturas de incubación oscilan entre 28.36 y 32.93°C, siendo más altas que las previas al PTS y más bajas que las posteriores al PTS y que las temperaturas promedio de todo el periodo de incubación (cuadro 6). Durante este mismo periodo, la temperatura más alta registrada sigue siendo la del nido 13 (32.93°C) (E. Cajones) y la más baja corresponde a los nidos 5 (28.36°C) (L. Corte) y 9 (28.39) (Manzanillera).

Debido al comportamiento inusitado de *C. acutus*, de elaborar nidos tipo montículo en Chamela-Cuixmala, se compararon las temperaturas promedio de nidos tipo hueco vs tipo montículo, sin encontrar diferencias significativas en las dos pruebas *t* de *Student* realizadas: la primera para las temperaturas de todos los nidos ( $t_{12}^{0.025}=0.286$ ;  $P=0.780$ ) y la segunda únicamente para las temperaturas registradas en nidos de L. Corte ( $t_7^{0.025}=0.520$ ;  $P=0.619$ ), sitio en el cual se encontraron dichos nidos.

Las temperaturas de incubación, en general, presentan ciclos diarios de máximos y mínimos inversos a los de la temperatura ambiental. Durante el día el nido registra la mínima temperatura y durante la noche la máxima (fig. 6).

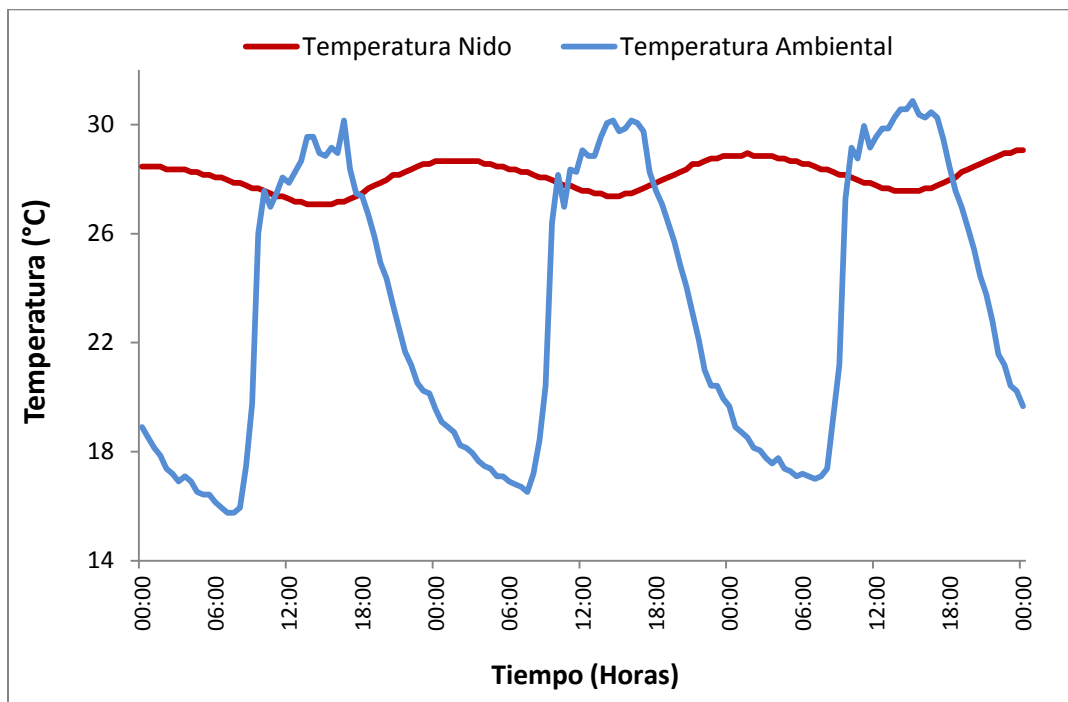


Figura 6. Ciclos diarios de la temperatura del centro del nido 3 (Lagua de Corte) y de la temperatura ambiental en 3 días de incubación: del 30 de abril al 03 de mayo de 2013. Datos no promediados.

Todas las temperaturas de los nidos presentan un incremento a través del periodo de incubación, producto de la temperatura ambiental y del calor metabólico generado por los embriones (cuadro 6 y fig. 7), dicho incremento es significativamente mayor hacia el final de la incubación (pos-PTS) comparado con el inicio (pre-PTS) (Kruskal-Wallis,  $P < 0.05$ ), pero el PTS comparado con el pre-PTS y post-PTS no difieren. La temperatura ambiental, a través de la radiación solar, es la principal fuente de calor y de fluctuación de la temperatura al centro del nido, además de factores como la precipitación, la cual causa disminuciones abruptas en la temperatura, incrementando las fluctuaciones al centro del nido (fig. 8). Como se observa en la figura 8, el inicio de la precipitación coincide con el periodo final de la incubación y con la eclosión de los neonatos de *C. acutus*.

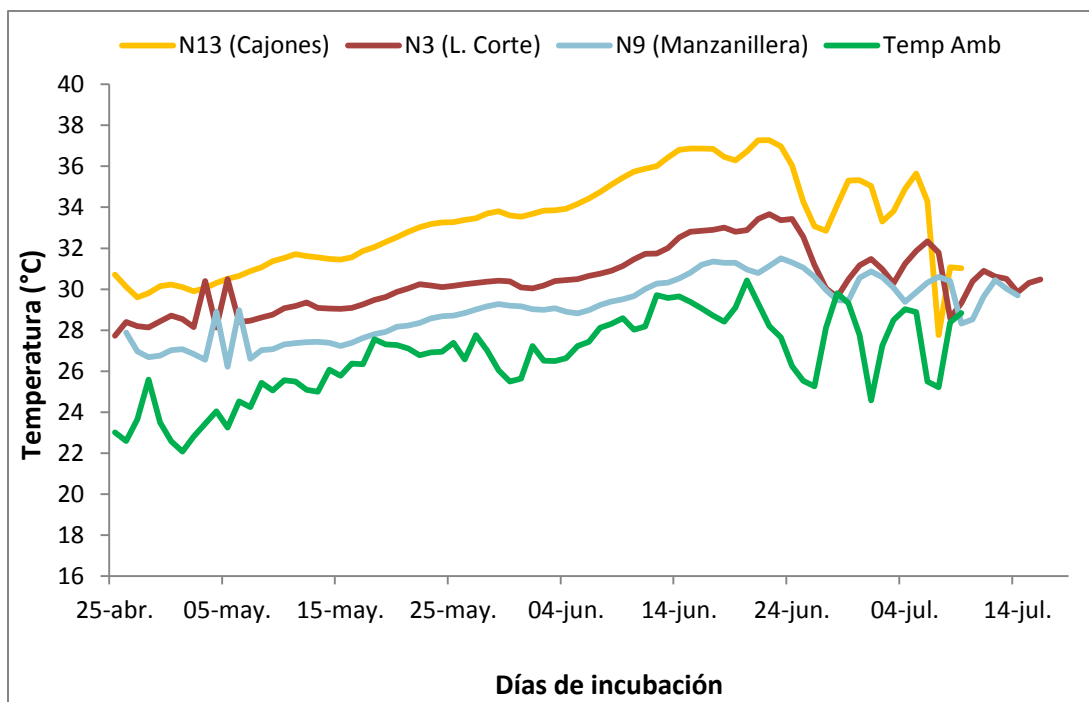


Figura 7. Registro de temperaturas de incubación de 3 nidos de *Crocodylus acutus* (N13: nido 13, N3: nido 3 y N9: nido 9) y temperatura ambiental del área. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

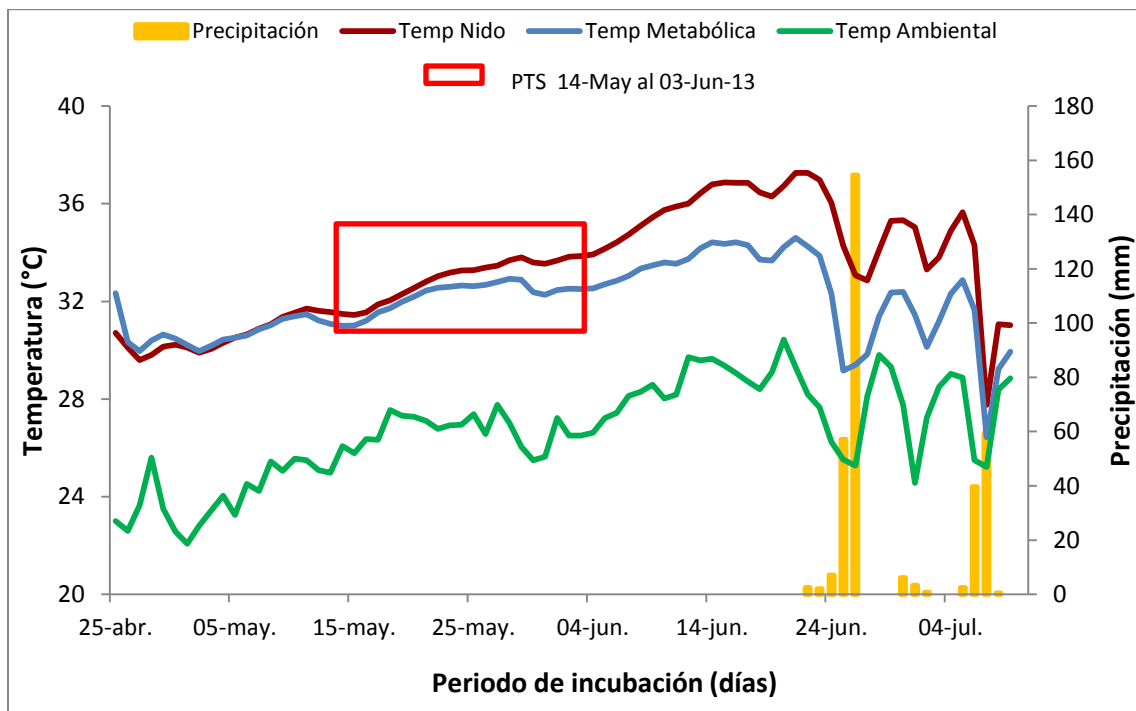


Figura 8. Diferencias y fluctuaciones en la temperatura de incubación (pre-PTS, PTS, post-PTS), metabólica y ambiental en función de la precipitación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

Las fluctuaciones diarias, para todo el periodo de incubación, registradas al centro de los nidos oscilaron entre 0.38 y 1.36°C, un solo nido (7) presentó una fluctuación alta de 4.13°C. Las fluctuaciones son menores durante el PTS (cuadro 7) (que es cuando se da la determinación del sexo de los embriones) y mayores hacia el final del periodo de incubación (post-PTS) (fig.9). Al comparar las fluctuaciones durante el pre-PTS, PTS y post-PTS no se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $H_{0.05, 2}=2.669$ ;  $P=0.263$ ).

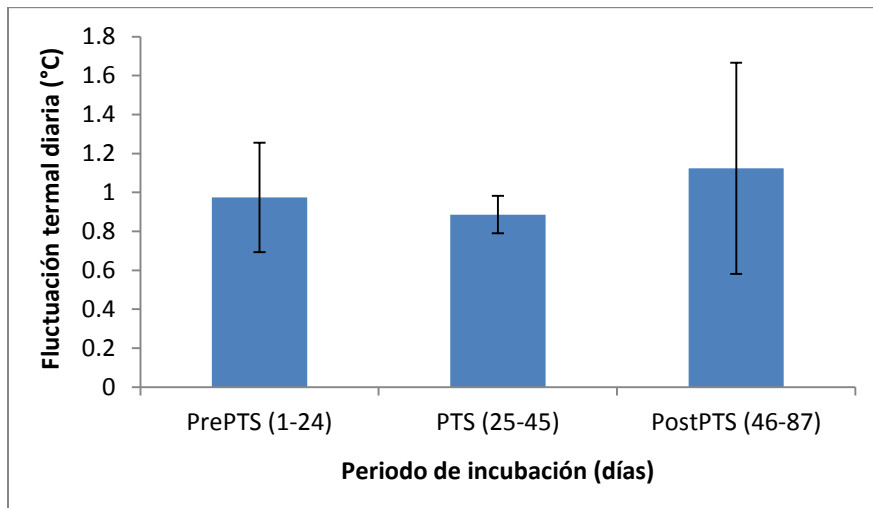


Figura 9. Fluctuación diaria de la temperatura en el centro de los nidos de *C. acutus* previo, durante y después del Periodo Termo-Sensible.

#### 9.4. Temperatura de los nidos respecto al periodo de incubación

De cada nido se estimó la fecha de desove de acuerdo al tamaño de la banda de desarrollo embrionario, con fechas del 12 al 24 de abril. Con ayuda de los registradores de temperatura se determinó la fecha de eclosión entre el 09 y el 20 de julio; estos datos nos permitieron estimar el periodo de incubación, el cual en promedio fue de  $87.6 \pm 3.9$  días (mínimo de 81 y máximo de 94). Posteriormente se realizó un análisis de regresión entre la temperatura promedio del nido y la duración del periodo de incubación, encontrando una relación de tipo negativa (fig. 10) y significativa ( $r = -0.901$ ;  $F_{1, 12} = 51.84$ ;  $P < 0.001$ ).

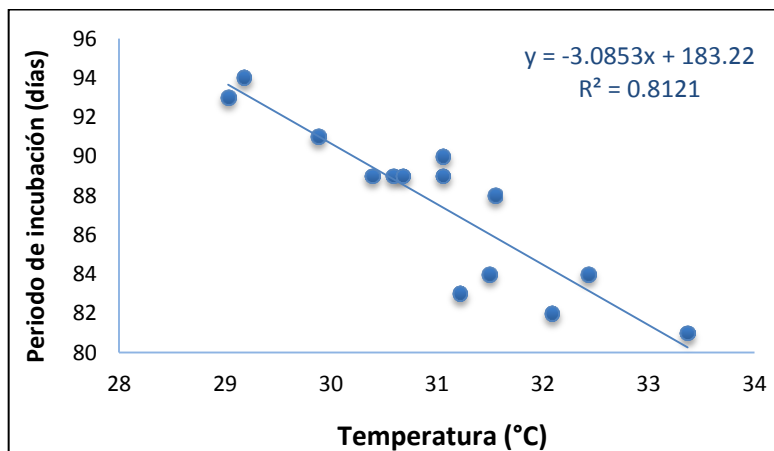


Figura 10. Relación entre la temperatura promedio al centro del nido y la duración del periodo de incubación.

También se analizó la posible relación entre la temperatura del nido vs la profundidad del nido ( $r=0.291$ ;  $F_{1,12}=1.109$ ;  $P=0.313$ ), la temperatura del nido vs el tamaño de nidada ( $r=0.113$ ;  $F_{1,12}=0.156$ ;  $P=0.7$ ), la temperatura del nido vs la cobertura vegetal ( $r=0.728$ ;  $F_{1,12}=13.54$ ;  $P=0.003$ ) y la temperatura del nido vs la distancia al cuerpo de agua más cercano ( $r=0.750$ ;  $F_{1,12}=15.41$ ;  $P=0.002$ ). Encontrando una relación negativa y positiva en las 2 últimas correlaciones respectivamente. Es decir, la temperatura del nido aumenta cuando disminuye la cobertura vegetal arriba del nido y con la distancia a un cuerpo de agua.

### **9.5. Éxito de eclosión**

No fue posible determinar el porcentaje de éxito de eclosión por nido, debido a que estos siempre son asistidos por la madre, quien arrastra y dispersa los cascarones al intentar acercar a sus neonatos al cuerpo de agua más cercano. Después los cascarones quedan expuestos a la intemperie en suelo o agua y nuevamente son arrastrados por agua, viento u otros organismos. Por tanto sólo se tomó en cuenta el éxito global de anidación siguiendo el criterio de Mazzotti (1999) descrito en la metodología. Del total de nidos registrados, 18 fueron exitosos, lo cual equivale a un 60%, un nido no eclosionó, quizá por no ser asistido por la madre, y el resto fueron depredados por coatíes (*obs. pers.*) (cuadro 2). El nido que no recibió asistencia por parte de la madre fue el nido 9 de la Manzanillera, el cual se encontraba bien hasta el día 18-07-2013, al ser revisado en la siguiente temporada de anidación (2014), se encontraron todos los huevos podridos y con restos de esqueleto, por lo que se infiere la falta de asistencia de la madre. Todos los nidos exitosos muestran rasgos de asistencia por parte de la madre y todos registraron temperaturas dentro del intervalo de supervivencia de embriones de cocodrilianos (28-34°C) (Ferguson & Joanen, 1982, Lang & Andrews, 1994).

## 9.6. Temperaturas de incubación y proporción sexual

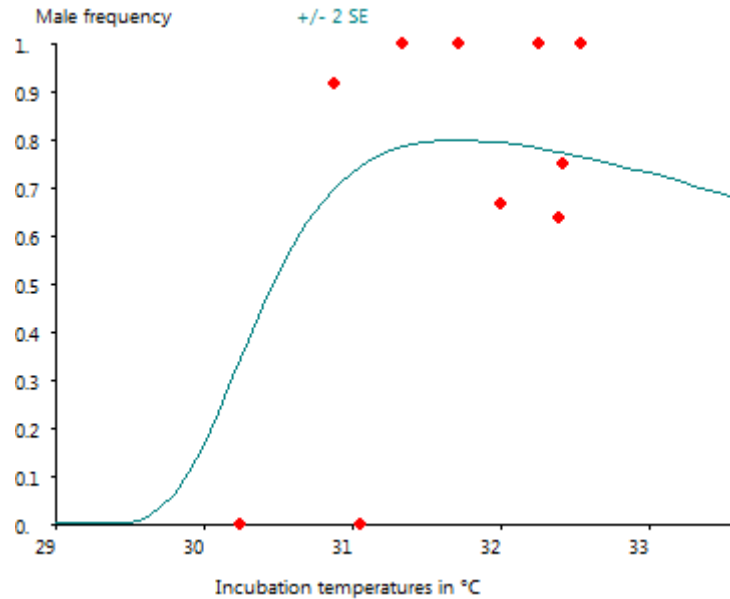


Figura 11. Modelo matemático de la relación de la temperatura de incubación (°C) y la frecuencia de machos, obtenido con ayuda del programa **TSD versión 4.0.3**. La curva representa el modelo mejor ajustado a partir de datos de campo de Charruau (2012) (puntos rojos).

En la figura 11 se muestra la curva del modelo matemático elegido para calcular las proporciones sexuales de la población de *C. acutus* en Chamela-Cuixmala; en ella se observa que temperaturas por debajo de 29.8°C benefician a un 100% de hembras, mientras que el intervalo de 29.8 a 34°C produce una proporción variable de hembras y machos. Entre 29.8 y 30.7°C la proporción de machos aumenta de 0 a 50%. La curva de proporción de machos sigue aumentando conforme aumenta la temperatura, alcanzando su máxima frecuencia (0.8=80%) a los 31.6°C, posteriormente comienza a disminuir hasta un 60% a los 34°C, que es la temperatura máxima crítica de supervivencia de embriones. El modelo arroja dos posibles **TP**: 30.7 y 35.6°C, sin embargo, las temperaturas de incubación no rebasan los 34°C durante el **PTS**, por tanto únicamente se tiene como **TP** 30.7°C.

De manera general, podemos observar que la frecuencia de hembras puede tomar valores desde un 100 a un 20%, sin llegar a 0, es decir, que todo el intervalo de temperaturas produce hembras en diferentes proporciones. Por el contrario, los machos presentan frecuencias desde 0 a 80%, sin llegar a 100 (nido unisexual) (fig. 11).



Cuadro 7. Temperaturas de incubación durante el periodo termo-sensible (PTS) ( $\pm$  D.E.), promedio de su fluctuación diaria ( $\pm$  D.E.) y proporciones sexuales de los nidos de *Crocodylus acutus*, Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

Sitio/nido	Temperatura (°C) (PTS)	Hembras (%)	Machos (%)	Fluctuación (°C)
<b>E. Cajones</b>				
N13	32.93 $\pm$ 0.8	27.3	72.7	0.58 $\pm$ 0.08
<b>Manzanillera</b>				
N9	28.39 $\pm$ 0.7	100	0	1.01 $\pm$ 0.09
N18	30.75 $\pm$ 0.6	41.5	58.5	1.01 $\pm$ 0.12
N19	28.91 $\pm$ 0.5	100	0	0.36 $\pm$ 0.07
N26	30.47 $\pm$ 0.4	72	28	0.34 $\pm$ 0.07
<b>L. Corte</b>				
N3	29.87 $\pm$ 0.5	100	0	1.09 $\pm$ 0.11
N4	30.39 $\pm$ 0.4	81.3	18.7	0.29 $\pm$ 0.06
N5	28.36 $\pm$ 0.5	100	0	0.28 $\pm$ 0.07
N6	29.84 $\pm$ 0.4	100	0	0.48 $\pm$ 0.08
N7	32.55 $\pm$ 0.6	24.3	75.7	3.91 $\pm$ 0.25
N10	30.81 $\pm$ 0.7	36.8	63.2	0.5 $\pm$ 0.09
N11	30.79 $\pm$ 0.6	38	62	1.29 $\pm$ 0.1
N12	30.48 $\pm$ 0.4	70.8	29.2	1.03 $\pm$ 0.1
N23	30.52 $\pm$ 0.6	65.8	34.2	0.24 $\pm$ 0.05
<b>Total</b>		<b>68.4</b>	<b>31.6</b>	

Los 14 nidos estudiados presentaron temperaturas de incubación promedio entre 28.36 y 32.93°C (cuadro 7). Cinco de ellos (nidos: 3, 5, 6, 9 y 19) (35.7%) presentan temperaturas promedio entre 28.36 y 29.87°C, por lo tanto se clasifican como nidos unisexuales, es decir nidos que solo producen un sexo, en este caso hembras. Otros cuatro nidos (nidos: 4, 26, 12 y 23) (28.6%) con temperaturas promedio entre 30.39 y 30.52°C, produjeron una proporción sesgada hacia hembras, con porcentajes de 81.3 a 65.8%. Finalmente, los cinco nidos restantes (nidos: 18, 11, 10, 7 y 13) (35.7%), con temperaturas promedio de 30.75 a 32.93°C, se inclinan hacia una proporción mayor de machos, con porcentajes de 58.4 a 75.7%.

La distribución de los nidos unisexuales femeninos (que produjeron únicamente hembras) ocurre solo en la Manzanillera y L. Corte, con 2 y 3 nidos respectivamente. Y los nidos con la mayor proporción de machos se encuentran en L. Corte y E. Cajones, con 75.73 y 72.69% respectivamente.

Las temperaturas de incubación y su variación diaria durante el **PTS**, pueden ser visualizadas por áreas de anidación en las figuras 12, 13 y 14. En cada una de ellas se graficó la temperatura promedio durante el PTS y con líneas sólidas se delimitó el intervalo transicional de temperaturas: por debajo de 30 y arriba de 34°C la proporción sexual es 100% hembras. Temperaturas intermedias (30 - 34°C) originan una proporción variable de hembras y machos, esto de acuerdo al modelo matemático elaborado.

En E. Cajones (fig.12), el nido 13 registró una temperatura promedio de 32.93°C, y como se puede observar, durante todo el PTS, la temperatura se mantuvo en el intervalo que origina una proporción sesgada hacia machos, por lo que la proporción de los mismos fue de 72.7%, y la variación de la temperatura fue de 0.58°C (cuadro 7).

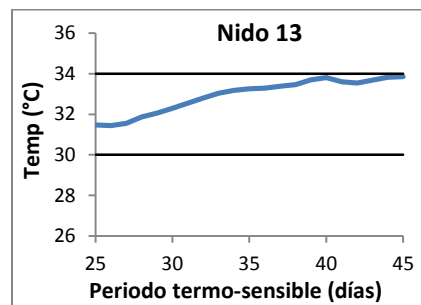


Figura 12. Temperatura de incubación promedio durante el PTS, nido 13, “Estero Cajones”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C).

En la Manzanillera, los nidos 9 y 19, presentaron claramente una temperatura de incubación por debajo de 30°C durante todo el PTS, por lo cual se consideraron como nidos unisexuales femeninos (fig. 13). El nido 18 presenta una temperatura promedio de 30.75°C, originando así una proporción sesgada hacia machos con 58.5%; el nido 26, con una temperatura promedio de 30.47°C muestra un sesgo hacia hembras (72%), y las variaciones en la temperatura de los nidos oscilaron entre 0.34 y 1.01°C. La proporción sexual general para el área es sesgada hacia hembras con un 78.4% y el resto (21.6%) son machos.

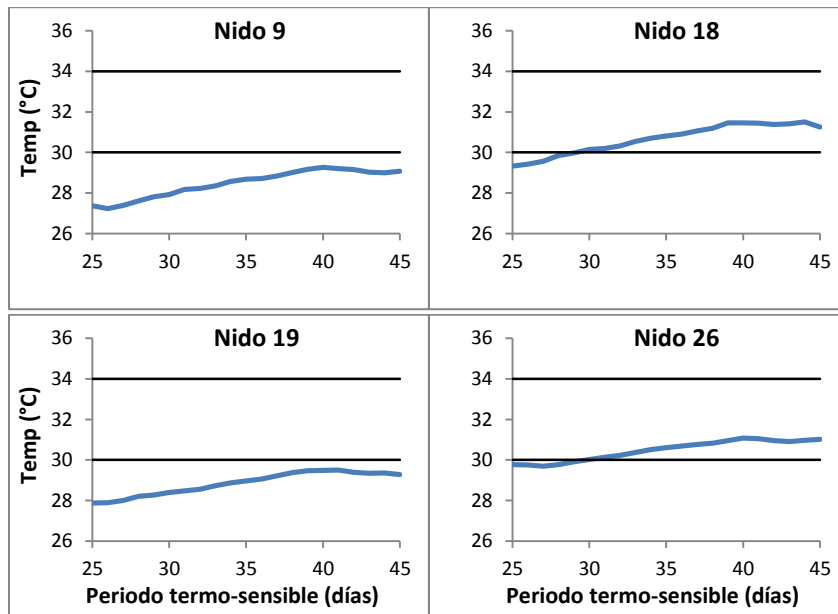


Figura 13. Temperaturas de incubación promedio durante el PTS. Sitio la “Manzanillera”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C).

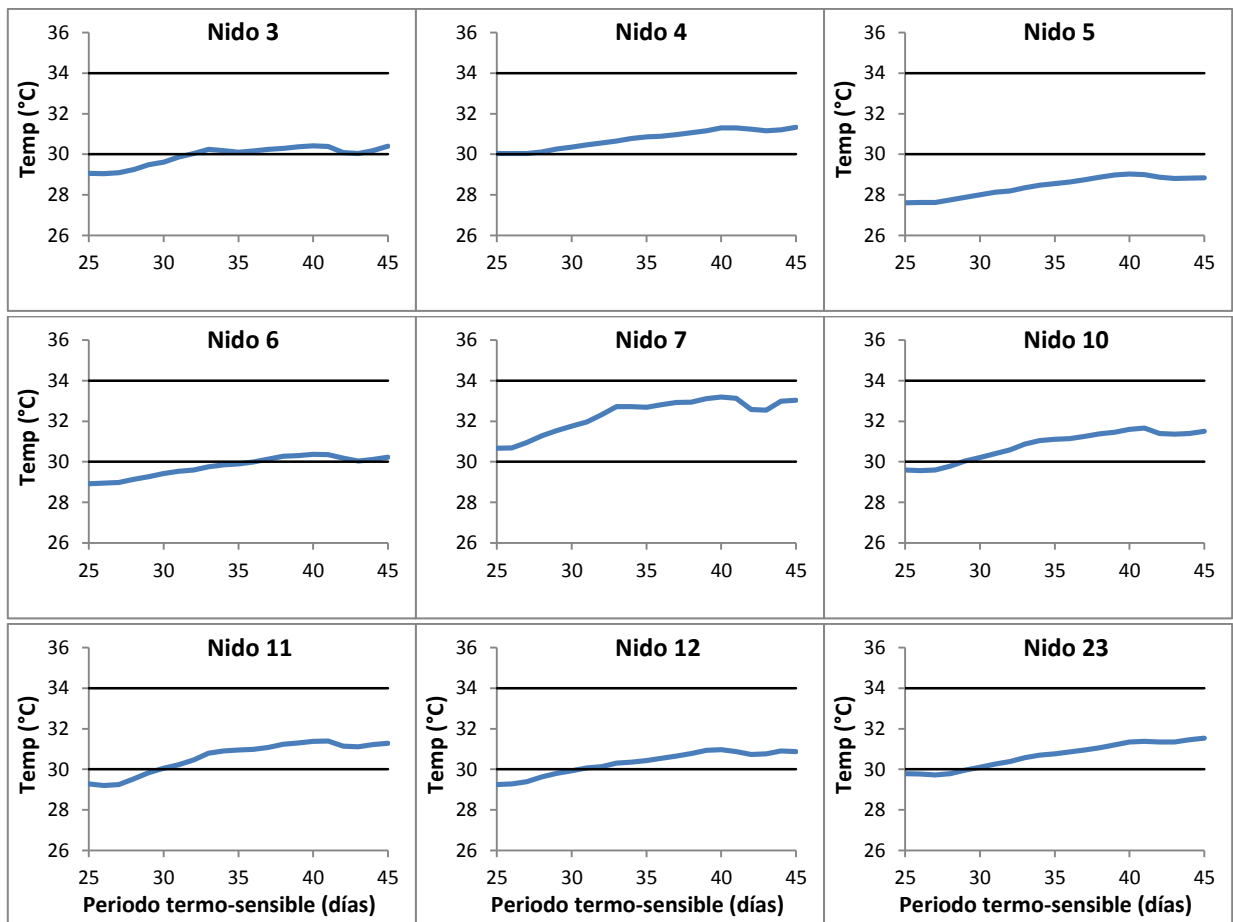


Figura 14. Temperaturas de incubación promedio durante el PTS. Nidos registrados en “Laguna de Corte”. Las líneas negras horizontales denotan el intervalo transicional de temperatura (30-34°C).

En L. Corte se presentaron 3 nidos unisexuales femeninos (3, 5 y 6), los cuales presentan temperaturas promedio por debajo de 30°C y fluctuaciones mínimas de 0.28 a 1.09°C (cuadro 7). Los nidos 4, 12 y 13, con temperaturas de 30.39, 30.48 y 30.52°C presentaron un sesgo hacia hembras, con porcentajes de 81.3, 70.8 y 65.8% respectivamente. Los nidos 7, 10 y 11, con temperaturas un poco más elevadas que los anteriores (32.55, 30.81 y 30.79°C), son segados hacia machos con porcentajes de 75.7, 63.2 y 62% para cada nido (fig. 14). Al igual que el área de la Manzanillera, la proporción sexual para L. Corte es sesgada hacia hembras con un 68.6%

Finalmente, la proporción sexual global de neonatos de *C. acutus* para Chamela-Cuixmala, durante la temporada 2013, fue sesgada hacia hembras con un 68.4%, por un 31.6% de machos (fig. 15), lo cual equivale a aproximadamente 151 machos y 328 hembras de un total de 479 huevos incubados, esto significa que hay en promedio 2.17 hembras por 1 macho.

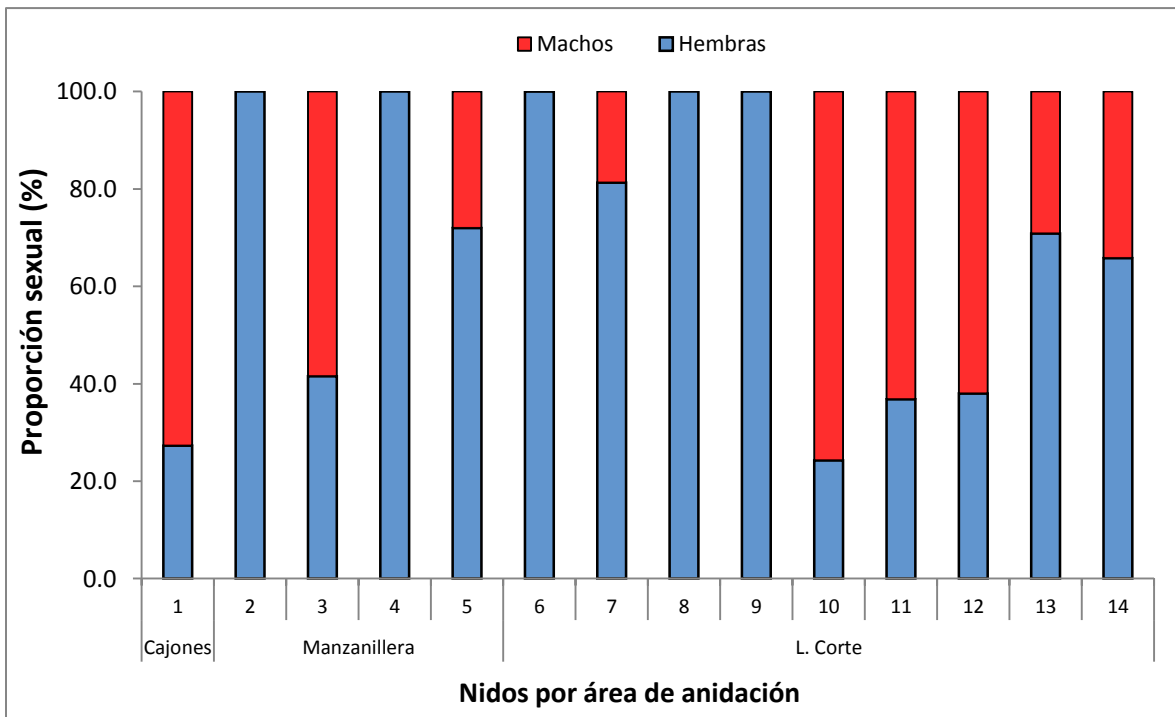


Figura 15. Proporción sexual de neonatos de *Crocodylus acutus* por nido y áreas de anidación. Temporada 2013, Chamela-Cuixmala.

A pesar de que las fluctuaciones de temperatura durante el PTS son bajas (promedio: 0.89°C) (cuadro 7), las proporciones sexuales aquí calculadas deben tratarse con cautela ya que el modelo es una mera aproximación de lo que realmente

ocurre con la proporción sexual en el nido, donde muchos factores modifican la temperatura de incubación y por tanto la proporción sexual.

## **10. DISCUSIÓN**

### **10.1. Áreas de anidación y sus características físico-químicas**

Se diferenciaron 4 áreas de anidación de acuerdo con la distancia que hay entre cada nido. De las cuales, C. Indio, E. Cajones y la Manzanillera ya habían sido registradas previamente por Casas-Adreu (2003) y Valtierra-Azotla (2007), sin embargo, L. Corte se presenta como nuevo sitio de anidación para Chamela-Cuixmala, siendo el más importante del área estudiada, con un total de 16 nidos. Cabe recalcar que únicamente se trabajó en un área pequeña de los humedales de la reserva, a diferencia de los trabajos previos, lo cual nos hace pensar en un número mucho mayor de nidos para toda la zona, corroborando la recuperación de la población de *C. acutus* registrada por García *et al.* (2010).

Las cuatro áreas de anidación descritas difieren en cuanto a características físicoquímicas (cuadro 3), lo cual pone en evidencia la heterogeneidad ambiental del área de estudio. Primero, la textura parece estar asociada con la cercanía a la zona de playa, siendo C. Indio y E. Cajones las más cercanas a playa Teopa y las que poseen texturas 100% arenosas. Después L. Manzanillera y L. Corte son sitios más adentrados hacia el continente por lo que la cantidad de limos y arcillas aumenta, modificando la textura de arenosa a franco-arenosa. Esto concuerda con lo registrado por Casas-Adreu (2003), quien catalogó 3 tipos de sustratos para Chamela-Cuixmala: arenosos, areno-limosos y areno-limo-arcillosos. Sin embargo en el presente estudio no se caracterizó la zona de la desembocadura del río Cuixmala y la zona del poblado de Cuixmala (fig. 3) donde se encuentran los nidos areno-limosos y areno-arcillosos. Además, el sitio de L. Corte presenta nidos con características semejantes a las registradas por Valtierra-Azotla (2007), ya que se encontraron nidos con una cantidad considerable de piedra de cerro y los nidos tipo montículo presentan una mezcla de arena, grava y materia orgánica (fig. 4), sin embargo sólo fueron catalogados como “arenosos” o “franco arenosos” por la cantidad de arenas, limos y arcillas.

Como se puede ver, el cocodrilo de río es una especie muy adaptable para anidar en diferentes tipos de sustrato y además se ha sugerido que la selección del sitio

no es al azar (Thorbjarnarson, 1989; Charruau *et al.*, 2010). Por ejemplo Platt y Thorbjarnarson (2000), Charruau *et al.* (2010) y Cedillo *et al.* (2013) catalogaron nidos “arenosos” para la costa de Belice, Banco Chinchorro y la costa de Oaxaca respectivamente; Ogden (1978) describe sustratos turbosos, margosos y arenosos para Florida; Thorbjarnarson (1988) observó nidos construidos en montículos de carbón (restos de hornos de carbón vegetal) para Haití; Kushlan y Mazzotti (1989) reportaron 4 tipos de sustratos en el sur de la bahía de Florida: “arenoso, margoso, turboso y rocoso”, y Valtierra-Azotla (2007) cataloga nidos “arenosos”, una mezcla de “limo y materia orgánica”, “limo-piedra de cerro” y “limo-grava de río” para Chamela-Cuixmala.

Otras propiedades químicas como la cantidad de materia orgánica y el pH son influenciados por la cobertura vegetal arriba del nido. La vegetación actúa como la principal fuente de aporte de materia orgánica, la cual al entrar en estado de descomposición genera un pH ligeramente ácido (Jaramillo, 2002). Lo anterior explica el que las áreas de E. Cajones y C. Indio, con aperturas de dosel de 74.26 y 92.05% respectivamente, sean “rico” y “medio” en cantidad de materia orgánica (cuadro 3). En la Manzanillera y L. Corte ocurre algo similar, poseen aperturas de dosel más reducidas (44.05 y 50.98%) por lo tanto el aporte de materia orgánica es mayor (rico y extremadamente rico). Ahora bien, el pH, en sitios donde la cantidad de materia orgánica es de medio a rico (E. Cajones, C. Indio y Manzanillera), se cataloga como neutro o ligeramente alcalino (6.71-7.5), pero donde hay mucha materia orgánica (nido tipo montículo, L. Corte) el pH se vuelve un tanto ácido (6.06) quizá por el proceso de descomposición de la misma (Jaramillo, 2002; Martínez *et al.*, 2008). Los valores de pH aquí registrados (6.06 a 7.5), son más bajos que los obtenidos por Casas-Andreu (2003) (7.1 a 8.8). Sin embargo cabe resaltar que la cobertura vegetal también difirió, siendo mayor en este estudio (intervalo de 5.2 a 71.24% vs 0-30%).

En cuanto a la salinidad, se registraron sustratos no salinos. Algunos trabajos mencionan una relación negativa entre la salinidad y la conductividad térmica (Noborio and McInnes, 1993; Abu-Hamdeh and Reeder, 2000), es decir al aumentar la salinidad del suelo, disminuye su conductividad térmica. Posiblemente *C. acutus* elige estos sitios para asegurar que el nido mantenga una temperatura de incubación idónea para la sobrevivencia y desarrollo de los embriones, a través de la conductividad de la radiación solar hacia el nido.

La temperatura ambiental registrada en 3 de las 4 áreas, resultó ser la misma, sin embargo, las temperaturas de incubación difieren entre ellas, dicha diferencia puede ser explicada por dos premisas: 1) la heterogeneidad ambiental y 2) por el comportamiento de selección del sitio de anidación por parte de la hembra. La primera se refiere a la disponibilidad de microhábitats para anidar, por ejemplo sitios soleados o con sombra, sitios con diferentes sustratos y por tanto con diferente conductividad térmica y su ubicación con respecto a los cuerpos de agua. La segunda se refiere a la capacidad de la hembra de seleccionar sitios fríos o cálidos, decidir la fecha de desove y la construcción del nido (material, profundidad y ubicación).

## **10.2. Características de los nidos y nidadas**

Las características ecológicas de los nidos de *C. acutus*, como la distancia al cuerpo de agua y al arbusto más cercano, la cobertura vegetal arriba del nido y las dimensiones de la cámara de incubación (largo, ancho y profundidad) han sido documentadas en varios trabajos para diferentes regiones (Ogden, 1978; Kushlan & Mazzotti, 1989; Platt & Thorbjarnarson, 2000; Casas-Andreu, 2003; Charruau *et al.*, 2010; Cedillo *et al.*, 2013) y los resultados aquí obtenidos concuerdan con los intervalos registrados para la especie.

Los cocodrilianos pueden elaborar 2 tipos de nidos: huecos y montículos, siendo los primeros característicos de especies que habitan en playas o zonas arenosas y los segundos de zonas pantanosas (Greer, 1971; Campbell, 1972; Ogden, 1978). Y aunque en *C. acutus* se han registrado principalmente nidos tipo hueco, en Florida existen registros de montículos, cuya función principal es evitar la muerte de los huevos por inundación (Ogden, 1978; Mazzotti, 1989; Kushlan & Mazzotti, 1989). Nuestros datos aportan información sobre nidos tipo montículo para Chamela-Cuixmala, los cuales, presumiblemente, cumplen la misma función: evitar la inundación del mismo. Si bien, la zona de L. Corte no es pantanosa, los nidos montículo son los más cercanos al espejo de agua (promedio 5.9 m de distancia y entre 0.5-1.5 m de altura) de un total de 16 nidos, y se localizan en las partes bajas de pequeños lomeríos que rodean a L. Corte, muy cercanos a la zona de borde de la laguna, donde, si la precipitación aumentara, correrían el riesgo de inundarse. Estos datos difieren de lo reportado por Casa-Andreu (2003) quien no reporta este tipo de nidos, quizá por el número reducido de hembras reproductoras que reporta (28 para un periodo de 5 años), pero corrobora lo reportado

por Valtierra-Azotla (2007) quien menciona 6 nidos montículo específicamente para *C. Indio*. Dichas variantes en la construcción del nido, evidencian que *C. acutus* puede utilizar estrategias para aumentar las probabilidades de éxito del nido, pero se desconoce si un solo individuo es capaz de modificar dichas estrategias dependiendo de las condiciones de la temporada de reproducción.

Dentro del islote de L. Corte (fig. 5a) se localizaron 10 nidos totalmente aislados de depredadores, 3 se encuentran en las partes bajas y son los tipo montículo, el resto se encuentran dentro del islote a pendientes entre 17.5 y 31.2° (fig. 5b), el suelo, además de compacto, se compone de grava, arena, limo, arcilla, piedra de cerro y hojarasca. La descripción de estos nidos, no tan comunes en *C. acutus*, contribuye a catalogar a Chamela-Cuixmala como un área heterogénea y a mostrar la alta capacidad de adaptación que posee la especie para anidar en condiciones extremas, con tal de asegurar el máximo éxito de anidación y posiblemente, para buscar temperaturas de incubación que produzcan proporciones sexuales estables para la población.

Respecto al tamaño de la nidada, el promedio de  $34.24 \pm 9.49$  (16-60) huevos aquí registrado, concuerda con el promedio para la especie que es de 36 (15-75) huevos (COMACRON, 2000; Torres *et al.*, 2013). Algunos otros trabajos mencionan nidadas más chicas, por ejemplo Platt & Thorbjarnarson (2000) registraron nidadas promedio de 22.3 (12-32) huevos para Belice; Charruau *et al.* (2010) de 16.2 (9-27) huevos para Banco Chinchorro en Quintana Roo y Torres *et al.* (2013) de 28 (14-35) huevos para Cuba. Por el contrario, nidadas más grandes han sido registradas por Kushlan & Mazzotti (1989) para Florida, con un promedio de 38 (15-56) huevos; Ogden (1978) de 44 (19-81) huevos también para Florida y Cedillo *et al.* (2013) de 35.3 huevos para Oaxaca.

En relación a los trabajos previos en Chamela-Cuixmala, el tamaño de la nidada promedio aquí registrado es similar a la encontrada por Valtierra-Azotla (2007) de 35.9 huevos (18-57) y mayor que el registrado por Casas-Andreu (2003), quien reportó nidadas de 27.9 (9-54) huevos. Lo anterior puede deberse a que el trabajo de Casas-Andreu (2003) fue llevado a cabo entre 1990-1993, cuando la población de *C. acutus* era más reducida y se encontraba en recuperación, es entonces posible que la población haya estado conformada en su mayoría por hembras reproductoras juveniles



y/o de talla pequeña, las cuales han sido relacionadas, en algunos trabajos, con nidadas pequeñas (Thorbjarnarson, 1996 Platt & Thorbjarnarson, 2000). Las estimaciones poblacionales para Chamela-Cuixmala en 1987 eran de 35 individuos, entre 1989-1992 eran de 200 individuos y actualmente se calculan en 440 (García *et al.*, 2010). Al igual el número de nidos ha ido en aumento, los primeros trabajos sobre ecología de anidación, realizados entre 1988-1989 registraron 10 nidos (Casas-Andreu *et al.*, 1990; Casas-Andreu & Méndez, 1992; Méndez & Casas, 1992), para 1989-1993 28 nidos (Casas-Andreu, 2003) y para 1997-2003 aumentó a 34.3 nidos por año (mínimo 28-máximo 40) (Valtierra-Azotla, 2007). Sin duda, el número de nidos actual para toda la zona de humedales, rebasa por mucho esta cifra ya que en este estudio se contabilizaron 30 nidos únicamente en la zona que Valtierra-Azotla (2007) denomina “Cabeza de Indio” más el nuevo sitio registrado en L. Corte. Valtierra-Azotla (2007) subdivide 3 zonas: Cuixmala, Cabeza de Indio y Río Cuitzmala; con la mayor actividad registrada en Cuixmala (18.4 nidos/año), seguido de C. Indio (12.4 nidos/año) y finalmente Río Cuitzmala (3.4 nidos/año). El aumento en el número de nidos y por lo tanto de hembras adultas reproductoras es evidente, pues de un promedio de 12.4 nidos/año ahora contabilizamos 30 nidos/año. Estos resultados nos alientan a continuar con el monitoreo de la anidación de *C. acutus* en Chamela-Cuixmala con el fin de evaluar los cambios en la estructura y dinámica poblacional del cocodrilo de río y determinar el éxito de conservación en esta área natural protegida a largo plazo.

El tamaño de los huevos (largo, ancho y peso) y su fertilidad concuerda con lo registrado por Cedillo *et al.* (2013) para Oaxaca, Casas-Andreu (2003) y Valtierra-Azotla (2007) para Chamela-Cuixmala y es mayor que lo registrado por Platt & Thorbjarnarson (2000) para Belice y Charruau *et al.* (2010) para Banco Chinchorro. En resumen, el tamaño de las nidadas y las características de los huevos (largo, ancho, peso y fertilidad) de Chamela-Cuixmala, se encuentran dentro del promedio más alto registrado para la especie.

Las características de los huevos (largo, ancho, peso y fertilidad) son las mismas en las 4 áreas de anidación, lo cual muestra un mismo esfuerzo reproductor por parte de las hembras. Algunos trabajos han mostrado una relación positiva entre el tamaño y peso de la nidada con el tamaño y edad de la hembra (Thorbjarnarson, 1996; Ferguson & Joanen, 1983): hembras jóvenes se relacionan con nidadas pequeñas y bajo

porcentaje de fertilidad; hembras adultas y más grandes se relacionan con nidadas más grandes y fértiles. Sin embargo, hembras que superan la edad fértil, o sea viejas, también se relacionan con nidadas pequeñas e infértiles o simplemente dejan de reproducirse. Con lo anterior podemos inferir que las hembras reproductoras en dichas zonas son similares en edad y tamaño. Además el intervalo del tamaño de la nidada (16-60 huevos) y el intervalo de la fertilidad (72.9-100%) sugiera la presencia tanto de hembras jóvenes como de hembras adultas, en plena madurez sexual.

### **10.3. Temperaturas de incubación, su fluctuación y relación con variables ambientales**

Las temperaturas de incubación registradas en los diferentes nidos, se encuentran dentro del intervalo de temperaturas de supervivencia de embriones de cocodrilianos (28-34°C; Ferguson & Joanen, 1982, Lang & Andrews, 1994). Dichas temperaturas, para todo el periodo de incubación oscilan entre 29.03 y 33.37°C y para el PTS son menores y oscilan entre 28.36 y 32.93°C.

La temperatura de incubación depende de varios factores como la radiación solar (Magnusson, 1979; Lutz & Dunbar-Cooper, 1984), el material de construcción del nido (Magnusson *et al.*, 1990; Abu-Hamdeh & Reeder, 2000; Thorbjarnarson *et al.*, 2001), las características del mismo (como la profundidad, ubicación, cobertura vegetal etc.) (Charruau, 2012), el metabolismo embrionario (Broderick *et al.*, 2001; Ewert & Nelson, 2003; Charruau, 2012) y cualquier evento natural que modifique la temperatura ambiental como lluvias, huracanes etc. (Magnusson, 1979; Magnusson *et al.*, 1985; Charruau *et al.*, 2010). Aunque como lo menciona Charruau (2012), la principal fuente de calor que mantiene la temperatura del nido es la radiación solar, la cual por medio de la conductividad térmica es transferida del sustrato hacia el nido. Lo anterior explica el intervalo de temperaturas registradas en este estudio, y las diferencias estadísticas encontradas en la temperatura promedio por área. E. Cajones registró la mayor temperatura promedio y la Manzanillera la menor. E. Cajones es uno de los sitios más cercanos a playa Teopa y con poca cobertura vegetal (25.74%) por lo que la radiación solar que recibe el nido es mayor que en la Manzanillera. Además el sustrato es 100% arenoso y no salino, características que le brindan una alta conductividad térmica (Lutz & Dubar-Cooper, 1984; Abu-Hamdeh & Reeder, 2000; Abu-Hamdeh, 2001), a diferencia

de la Manzanillera donde el sustrato además de arena, contiene limos y la cobertura vegetal es mucho mayor (55.95%).

En C. Indio no se registró la temperatura de incubación debido a la depredación, sin embargo posee características similares a las de E. Cajones (sustrato con textura arenosa, ricos en materia orgánica, no salino y áreas con escasa cobertura vegetal: 7.95%), por lo que se cree que la temperatura de incubación podría ser alta, parecida a la de E. Cajones. Por su parte, L. Corte es un sitio que posee una textura diferente (grava, arena, limo, arcilla y piedras de cerro), es extremadamente rico en materia orgánica y la cobertura vegetal es media (49.02%), características que disminuyen la conductividad térmica del sustrato.

Sin duda, la composición o textura del suelo juega un papel muy importante en su conductividad térmica e influencia el microclima del mismo (Ghauman y Lal, 1985), sin embargo, una alta conductividad del suelo también resulta en una alta fluctuación diaria de la temperatura y un acelerado enfriamiento con las lluvias. El proceso de conductividad térmica y el tiempo en el cual se realiza, explican los ciclos de máximos durante la noche y mínimos durante el día que presenta la temperatura de incubación diaria.

El intervalo de temperaturas registradas en este trabajo (29.03-33.37°C) es más amplio que el registrado por Charruau (2012) (29.84-33.11°C) (fig. 16) en Banco Chinchorro, esto podría deberse a la heterogeneidad ambiental presentada en Chamela-Cuixmala vs la homogeneidad de Banco Chinchorro. Un sitio heterogéneo puede permitir a las hembras buscar sitios fríos o cálidos para anidar. Por el contrario, sitios homogéneos, con un solo tipo de sustrato disponible para anidar (en este caso arena), brindan en su mayoría temperaturas cálidas.

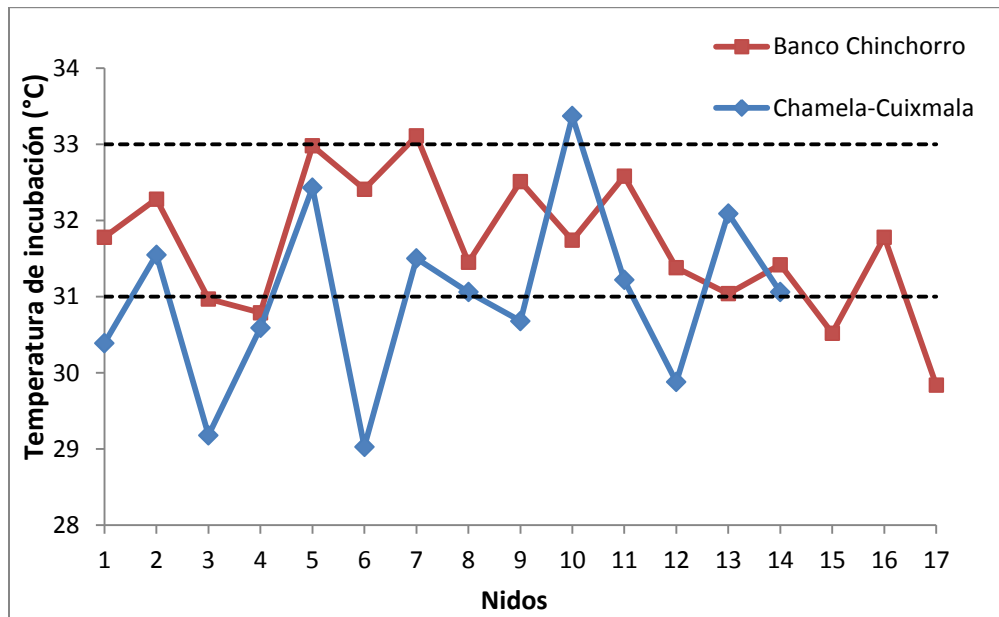


Figura 16. Comparación de las temperaturas de incubación registradas en la Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro (Charruau, 2012) y las registradas en este trabajo “RBCC”. Las líneas negras punteadas señalan el intervalo transicional de temperatura (31-33°C).

Varios trabajos han relacionado la temperatura de incubación y su fluctuación con la temperatura ambiental y con otros fenómenos naturales como la precipitación y los huracanes (Lutz & Dubar-Cooper, 1984; Magnusson, 1979, Magnusson *et al.*, 1985; Charruau *et al.*, 2010; Escobedo, 2012). En este caso, el incremento de la temperatura de los nidos a través del periodo de incubación, está fuertemente influenciado por la temperatura ambiental y por el calor metabólico, y las grandes fluctuaciones hacia el final del periodo se deben al inicio de la precipitación.

#### 10.4. Temperatura de los nidos respecto al periodo de incubación

Se sabe que la temperatura de incubación, en cocodrilianos y otro reptiles, juega un papel muy importante en la supervivencia, en la tasa de desarrollo embrionario y en la determinación del sexo, así como en otras características de los neonatos después del nacimiento tales como la talla, peso, rendimiento locomotor etc. (Webb & Cooper-Preston, 1989; Booth, 2006). Respecto al desarrollo embrionario, en condiciones de laboratorio, se ha establecido una relación negativa entre la duración del periodo de incubación y la temperatura de la nidada, es decir a mayor temperatura del nido, el periodo de incubación disminuye. Lang & Andrews (1994) describieron esa relación para *A. mississippiensis*, Lang *et al.* (1989) para *C. palustris*, Webb & Cooper-Preston

(1989) para *C. porosus*, Aguilar-Miguel (1995) para *C. acutus* y *C. moreletii* y Piña *et al.* (2003) para *C. latirostris*.

En condiciones silvestres se encontró un único trabajo que documenta la relación entre las temperaturas de los nidos y la duración del periodo de incubación: Charruau (2010) estableció esa relación para *C. acutus* en Monte Cabaniguán, Cuba, pero no para Banco Chinchorro. El presente trabajo es el segundo que documenta dicha relación, mostrando una correspondencia muy fuerte entre las variables, corroborando la dependencia del periodo de incubación respecto a la temperatura.

*C. acutus* presenta un intervalo en el periodo de incubación que va de 80 a 90 días (Thorjarnarson, 1989), el cual concuerda con el periodo de incubación registrado en este trabajo, que es de  $87.6 \pm 3.9$  días (81-94). También en otras regiones, como Florida, se ha documentado un periodo de incubación promedio de 85 días (Kushlan y Mazzotti, 1989), en Quintana Roo un periodo de  $81.1 \pm 6.9$  días (Charruau *et al.*, 2010) y en la misma área de estudio se tienen registros previos de 83 días (80-90) (Casas-Andreu, 2003) y de 80-90 días (Valtierra-Azotla, 2007). Por el contrario, existen trabajos que difieren con este intervalo, por ejemplo Cedillo *et al.* (2013) registraron un periodo de 77.1 días (72-80) para Oaxaca. Si tomamos en cuenta que los nidos se encontraron en un sustrato 100% arenoso, lo cual beneficia a la conductividad térmica, y que además presentaron poca cobertura vegetal (23.68%), podemos inferir que las temperaturas de incubación fueron mayores que las registradas en este trabajo lo cual explica que el periodo de incubación sea más corto, pero además, estos datos nos alertan para realizar un monitoreo de las proporciones sexuales de neonatos en ese sitio ya que podría estarse beneficiando un solo sexo con dichas temperaturas.

### **10.5. Éxito de eclosión**

El éxito global de eclosión fue del 60%, un poco por debajo de lo registrado por Platt & Thorbjarnarson (2000) de 80% para Belice, Charruau *et al.* (2010) de 73.2% para Banco Chinchorro, Cedillo *et al.* (2013) de 75.1% para Oaxaca y superior a lo registrado por Ogden (1978) de 57.5% y Gaby *et al.* (1985) de 59%, ambos para Florida. Con relación al trabajo de Valtierra-Azotla (2007), el éxito global registrado es de 75.27% (137 nidos de 182), sin embargo para *C. Indio*, que corresponde a la zona

de estudio de este trabajo, el éxito de eclosión es de 42.3% (30 de 71), siendo la depredación la principal causa de pérdida del nido.

El nido que no eclosionó por no recibir asistencia por parte de la hembra, ubicado en la Manzanillera, se cree que pertenece a una hembra joven por las características que presenta: fue el nido más cercano al cuerpo de agua (1.3 m.), la cobertura del dosel fue la más alta registrada (71.24%), fue el nido más superficial (7 y 23 cm hasta el primer y último huevo) y el de menor temperatura de incubación (29.03°C). Sin embargo cuando se recuperó el registrador de temperatura (18-07-2013) nos percatamos que los embriones estaban vivos, pero se decidió dejar el nido intacto para no interferir con la hembra. En la siguiente temporada se encontraron los huevos podridos y con restos de esqueletos, lo cual indica que la hembra no ayudó a la eclosión

A diferencia del trabajo de Casas-Andreu (2003), donde no se reportó pérdida de nidos por depredación, Valtierra-Azotla (2007) menciona un alto número de nidos depredados por coatíes (41 de 71) en la misma zona, durante un periodo de 5 años (1999-2003). En el presente estudio también se registró la depredación de 11 de 30 nidos (36.6%), siendo los coatíes los principales depredadores (*obs. pers.*). La depredación es una de las principales causas de pérdida del nido de acuerdo a diferentes trabajos, siendo los mapaches (*Procyon lotor*) y coatíes (*Nasua narica*) los principales depredadores (Ogden, 1978; Mazzotti, 1989, 1999; Kushlan y Mazzotti, 1989; Platt y Thorbjarnarson, 2000). Además, como lo mencionan Dietz y Hines (1980), la manipulación del nido por parte del investigador, puede aumentar las probabilidades de ser depredado por mamíferos con un desarrollado sentido del olfato, tal como los mapaches y coatíes. Sin embargo, en el presente estudio, de un total de 20 nidos vulnerables (excluyendo a 10 nidos presentes en el islote de L. Corte, exentos de depredación) sólo 11 fueron depredados: 5 previo a su encuentro (sin interferencia del investigador) y 6 después de ser manipulados por el investigador. Si bien, no se descarta por completo que la manipulación aumente la probabilidad de depredación, el número casi igual de nidos depredados previo y post encuentro nos señala poca influencia humana.

La depredación se puede explicar por la dinámica poblacional del coatí, y otros depredadores como mapaches. Ya que durante la época seca del año, cuando el

alimento escasea y cuando el cocodrilo de río anida, el coatí tiende a distribuirse cerca de los cuerpos de agua permanentes en busca de alimento, modifica sus patrones de actividad y aumenta su ámbito hogareño (Valenzuela y Ceballos, 2000), de tal forma que la densidad poblacional anual en Cuixmala ( $55.5 \text{ ind/km}^2$ ), donde se localizan los humedales, es mayor que en otras zonas de la reserva (Valenzuela, 1998).

#### **10.6. Temperaturas de incubación y proporción sexual**

El patrón de DST para cocodrilianos es el llamado “FMF”, descrito en laboratorio bajo temperaturas controladas, sin embargo en nidos naturales, donde la temperatura de incubación está supeditada a múltiples factores ambientales parece ocurrir algo diferente, pues la producción de hembras ocurre a bajas temperaturas ( $28\text{-}31^\circ\text{C}$ ) y la de machos a altas ( $31\text{-}34^\circ\text{C}$ ). Si bien, las temperaturas superiores a  $33$  o  $34^\circ\text{C}$  deben generar el desarrollo de hembras, también están asociadas a malformaciones o muerte embrionaria (Ferguson, 1989; Mazzotti, 1989), por lo que es raro o nulo registrarlas en nidos silvestres. La curva obtenida (fig. 11) con el programa **TSD 4.0.3** propuesto por Girondot (1999) y Godfrey (2003), parece ajustarse a lo ocurrido en nidos naturales, quizá por haber sido alimentado con datos de temperaturas y proporciones sexuales registradas en campo. La proporción sexual global calculada con dicho modelo fue sesgada hacia hembras, tal como se ha registrado en otros estudios (Elsey & Lang, 2014; Simoncini *et al.*, 2014).

Como se describió anteriormente, las principales fuentes de calor en los nido de *C. acutus* son: el calor metabólico generado por los embriones y la radiación solar, y los factores que modifican, aumentando o disminuyendo la temperatura, son: la distancia a algún cuerpo de agua, la cobertura vegetal arriba del nido, la temperatura ambiental, la precipitación y posiblemente la textura del sustrato, sin embargo esto último no fue abordado. De las 3 áreas de anidación registradas, en la Manzanillera y L. Corte se presentaron los nidos unisexuales femeninos y es donde la proporción sexual estuvo sesgada hacia hembras, lo cual se debe a las características antes descritas: menor distancia a los cuerpos de agua, sustrato areno-limo-arcilloso con gran cantidad de materia orgánica y mayor cobertura vegetal, generando bajas temperaturas de incubación y por tanto la mayor producción de hembras. Por el contrario, no se registraron nidos unisexuales masculinos, quizá por el intervalo de temperatura tan pequeño que determina este sexo (Lang and Andrews, 1994) y por las fluctuaciones en

la temperatura, las cuales tienen la capacidad de revertir sexos (Neuwald and Valenzuela, 2011; Warner and Shine, 2011). Pero en E. Cajones donde se registró la mayor temperatura de incubación, la proporción sexual sí estuvo sesgada hacia machos. Esto se debe a la poca cobertura vegetal arriba del nido y al tipo de sustrato, el cual es altamente conductor del calor, propiciando mayores temperaturas de incubación.

La proporción sexual global en este trabajo estuvo sesgada hacia hembras con un 68.4%, lo cual concuerda con varios trabajos que han registrado sesgos hacia hembras hasta en un 83% en neonatos de cocodrilianos (Ferguson & Joanen, 1983 (*A. mississippiensis*); Hutton, 1987 (*C. niloticus*); Lang *et al.*, 1989 (*C. palustris*); Rhodes & Lang, 1995, 1996 (*A. mississippiensis*); Leslie, 1997 (*C. niloticus*); Lance *et al.*, 2000 (*A. mississippiensis*); Leslie & Spotila, 2001 (*C. niloticus*); Simoncini *et al.*, 2014 (*C. latirostris*); Elsey & Lang, 2014 (*A. mississippiensis*). A pesar de estos sesgos, se cree que eso no representa una amenaza en la dinámica poblacional y más bien se ve como una ventaja (Phelps, 1992; Woodward and Murray, 1993), pues se ha demostrado que existe una tasa de supervivencia diferencial en hembras y machos (Ferguson & Joanen, 1983), siendo estos últimos los más beneficiados; debido a que fueron incubados a mayores temperaturas presentan mayores tasas de crecimiento, mayor desempeño y supervivencia (Webb *et al.*, 1987; Rhen & Lang, 1995; Shine and Harlow, 1996, Shine *et al.*, 1997) de tal forma que al llegar a la edad reproductiva, quizá la proporción sexual se encuentre balanceada y no difiera de una proporción 1:1 (Escobedo-Galván, 2013).

Aun así, la preocupación por el efecto del calentamiento global en las proporciones sexuales de reptiles con DST, como los cocodrilianos, continua. Sin embargo, la supervivencia de estos organismos a través de millones de años y varios cambios climáticos (Booth, 2006) supone una alta probabilidad de supervivencia. La posible solución para contrarrestar o evitar los efectos del cambio climático en la proporción de sexos, se encuentra en la plasticidad fenotípica individual (Schwanz & Janzen, 2008), vista como la capacidad de ajuste en la fenología de anidación, para elegir entre temporadas cálidas o frías según sus necesidades, y en el comportamiento de la hembra en la construcción del nido (ubicación, material, profundidad, distancia a cuerpos de agua, cobertura vegetal) (Charruau, 2010; Escobedo-Galván *et al.*, 2011).



Los resultados del presente estudio apuntan a que el conjunto de condiciones utilizadas para el éxito del nido, muestran la estrategia para amortiguar el efecto del cambio climático, sin embargo, también creemos que la diversidad del hábitat disponible para anidar, juega un papel muy importante. De tal forma que podemos distinguir dos tipos de hábitats, homogéneos (con sustratos arenosos y poca cobertura vegetal) y heterogéneos (con varios tipos de sustratos y variada cobertura vegetal). En el primero resultaría mucho más complicado para la hembra modificar su comportamiento en la selección del sitio de anidación, ya que prácticamente toda el área ofrece las mismas condiciones, obligándola únicamente a modificar la fecha de desove o la profundidad del nido, sin embargo con nidos más profundos se corre el riesgo de minimizar el intercambio gaseoso, poniendo en riesgo al embrión. En el segundo, las condiciones del hábitat permitirían a las hembras modificar más fácilmente su comportamiento de selección del nido, ya que el sitio ofrece diferentes microhábitats con diferentes temperaturas y diferente capacidad de conductividad térmica, factores que afectan directamente a las temperaturas de incubación y por lo tanto a la proporción de sexos. No obstante, es necesario documentar las estrategias utilizadas a lo largo de la distribución de la especie para tener una proyección más detallada de los riesgos que enfrenta ante el cambio climático, ya que pueden existir efectos antagónicos (enfriamiento o inundación de nidos por aumento en la intensidad y frecuencia de la precipitación) en zonas con mayor influencia de tormentas tropicales (Charruau, 2010).

En este trabajo describimos la variedad de áreas donde es capaz de anidar el cocodrilo de río y observamos que el intervalo de temperaturas registradas en el nido abarca temperaturas favorables para el desarrollo de ambos sexos, por lo cual lo consideramos como un sitio heterogéneo, a diferencia de las temperaturas descritas para Banco Chinchorro (fig. 16) (Charruau, 2012) donde la mayoría generó una tendencia unisexual hacia la producción de machos. Además presenta un único sustrato: arenoso, y poca cobertura vegetal, por ello podríamos catalogarlo como homogéneo. Con base en esta comparación podemos inferir que el efecto del calentamiento global en la proporción sexual, puede ser mayor en áreas homogéneas que en heterogéneas.

Finalmente, las temperaturas de incubación proveen una útil forma de estimar las proporciones sexuales de neonatos, sin embargo se recomienda monitorear las proporciones sexuales examinando a los neonatos directamente (Rhodes & Lang, 1996) para tener datos más certeros, ya que como lo menciona Escobedo-Galván (2013), considerar a la temperatura de incubación promedio, como el único parámetro termal para predecir la proporción sexual en condiciones naturales, podría conducir a conclusiones erróneas. Por ello en este trabajo se calculó la temperatura de incubación promedio durante el periodo termo-sensible, así como su fluctuación, intentando ser más precisos en la temperatura registrada únicamente en ese periodo. Así mismo las fluctuaciones fueron bajas, a excepción del nido 7 cuya fluctuación fue de 3.91°C, el resto oscilaron entre 0.24 y 1.29°C.

## 11. CONCLUSIONES

- *C. acutus* es una especie adaptable para anidar en una gran variedad de sustratos ya que las áreas de anidación aquí descritas difieren en cuanto a características físico-químicas, poniendo en evidencia la heterogeneidad del hábitat.
- *C. acutus*, en Chamela-Cuixmala elabora nidos tipo hoyo y montículo, siendo más frecuentes los primeros.
- El promedio del tamaño de la nidada es de 34.24 huevos, con un mínimo de 16 y un máximo de 60.
- Las temperaturas de incubación de los nidos de *C. acutus*, en Chamela-Cuixmala, oscilaron entre 29.03 y 33.37°C, la cuales se encuentran dentro del intervalo de temperaturas de supervivencia de embriones de cocodrilianos.
- Las temperaturas de incubación durante el pre-PTS, PTS y post-PTS son estadísticamente diferentes.
- Las principales fuentes de calor en los nidos son la radiación solar y el calor metabólico, y los factores de fluctuación son la distancia a cuerpos de agua, la cobertura vegetal, la temperatura ambiental, la precipitación y la textura del suelo.
- El periodo de incubación es de  $87.6 \pm 3.9$  días con un intervalo de 81-94 y se correlaciona de forma negativa con la temperatura de incubación.
- El número elevado de nidos sugiere un buen estado de conservación de la población, con un éxito de eclosión de 60% y la depredación como el principal factor de pérdida del nido.

- La proporción sexual global está sesgada hacia hembras con un 68.4%
- Se presenta a la heterogeneidad ambiental como un factor que puede ayudar a amortiguar el efecto del cambio climático en la proporción de sexos.

## 12. LITERATURA CITADA

- Abu-Hamdeh, N. H.** & Reeder, R. C. 2000. Soil Thermal Conductivity: Effects of Density, Moisture, Salt Concentration and Organic Matter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1285-1290.
- Abu-Hamdeh, N. H.** 2001. Measurement of the thermal conductivity of Sandy loam and clay loam soils using single and dual probes. *J. Agric. Engng Res*, 80(2): 209-216.
- 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 D.F. 63pp.
- Álvarez del Toro, M.** 1974. Los Crocodylia de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C., México. 75p.
- Booth, D. T.** 2006. Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology*. 79(2): 274-281.
- Broderick, A. C.,** Godley, B. J. & Hays, G. C. 2001. Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 74(2): 161-170.
- Bull, J. J.** 1980. Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology*. 55: 3-21.
- Campbell, H. W.** 1972. Ecological or phylogenetic interpretations of crocodylian nesting habits. *Nature*. 238: 404-405.
- Casas-Andreu, G.,** Reyna-Trujillo, T. & Méndez de la Cruz, F. 1990. Estado actual de *Crocodylus acutus* en la costa del Pacífico de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 41: 57-62.
- Casa-Andreu, G.** & Méndez de la Cruz, F. 1992. Observaciones sobre la ecología de *Crocodylus acutus* en el río Cuitzmala, Jalisco, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 43: 71-80.
- Casas-Andreu, G.** 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 89: 111-128.
- Casas-Andreu G.** 2010. Contribuciones para la historia del conocimiento de los cocodrilos en México. *Revista Latinoamericana de Conservación* 1(2): 17-24.
- Ceballos G.,** A. Szekely, A. García, P. Rodríguez & F. Noguera. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAP, México, D.F.
- Cedillo, L. C.,** García G. J., Martínez, G. J. C., Briones E. F. & Cienfuegos, R. 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: 164-177.
- 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. 302 p.

- Charruau, P.**, Thorbjarnarson, J. B. & 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.
- 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.
- CITES.** 2012. <http://www.cites.org/esp/app/appendices.php> Consultado el 24-noviembre-2012.
- COMACROM.** 2000. Proyecto para la conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de los Crocodylia de México. Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-Instituto de Ecología. México.
- Cox, P. M.**, Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A. & Totterdell, I. J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*. 408: 184-187.
- Cupul-Magaña, F. G.**, De Niz-Villaseñor, A., Reyes-Juárez, A. & Rubio-Delgado, A. 2004. Historia natural del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en el estero Boca Negra, Jalisco, México: anidación y crecimiento de neonatos. *Ciencia y Mar*. 8(23): 31-42.
- De Luna, C. O.** 1996. Fluctuación anual de la densidad de una población de *Crocodylus acutus* en Cuitzmala, Jalisco, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 7(4): 15-16.
- Deeming, D. C.** & Ferguson, M. W. J. 1988. Environmental regulation of sex determination in reptiles. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Science*. 322(1208): 19-39.
- Deeming, D. C.** 2004a. Prevalence of TSD in crocodylians. In: Valenzuela N and Lance VA (eds), Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates. *Smithsonian Institute Press*, Washington, DC. Pp. 33-41.
- Deeming, D. C.** 2004b. Post-hatching phenotypic effects of incubation in reptiles. Pp. 211-228. In D.C. Deeming (ed). *Reptilian incubation environment, evolution and behavior*. Nottingham University Press, Nottingham.
- Deutsch, C. A.**, Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Hakk, D. C. & Martin, P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(18): 6668-6672.
- Diario Oficial de la Federación.** 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 en riesgo.
- Dietz, D. C.** & T. C. Hines. 1980. Alligator nesting in north central Florida. *Copeia*. 249-528.
- Doody J. S.**, Guarino, E., Georges, A., Corey, B., Murray, G. & Ewert, M. 2006. Nest site choice compensates for climate effects on sex ratios in a lizard with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology*. 20:307-330.
- Elsley, R. M.** & Lang, W. J. 2014. Sex Ratios of Wild American Alligator hatchlings in Southwest Louisiana. *Southeastern naturalist*. 13(2):191-199.
- Escobedo-Galván, A. H.**, González-Salazar, C., López-Alcaide, S., Arroyo-Peña, V. B. & Martínez-Meyer, E. 2011. Will all species with temperature-dependent sex determination respond the same way to climate change? A reply to Kallimanis (2010). *Oikos*.120: 795-799.

- Escobedo, G. A. H.** 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 doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 60pp.
- Escobedo-Galván, A. H.** 2013. Temperature-dependent sex determination in an uncertain world: advances and perspectives. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2): 727-730.
- Ewert, M. A.,** Jackson, D. R. & Nelson, C. E. 1994. Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles. *Journal of Experimental Zoology*. 270: 3-15.
- Ewert, M. A. & Nelson, C. E.** 2003. Metabolic heating of embryos and sex determination in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Journal of Thermal Biology*, 28:159-165.
- Ewert, M. A.,** Lang, J. W. & Nelson, C. E. 2005. Geographic variation in the pattern of temperature-dependent sex determination in the American snapping turtle (*Chelidra serpentina*). *Journal of Zoology*. 265: 81-95.
- Ferguson, M. W. J.** 1989. Birth defects in American alligators. En: C. A. Ross y Garnett, S. (eds.), crocodiles and alligators. New York: Facts on file. Pp. 98.
- Ferguson, M. W. J. & Joanen, T.** 1982. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligatore mississippiensis*. *Nature*. 5860 (296): 850-853.
- Ferguson, M. W. J. & Joanen, T.** 1983. Temperature-dependent sex determination in *Alligator mississippiensis*. *The Zoological Society of London*. 200: 143-177.
- Gaby, R.,** McMahan, M. P., Mazzotti, F. J., Gillies, W. N. & Ross, J. 1985. Ecology of a population of *Crocodylus acutus* a power plant site in Florida. *Journal of Herpetology*, 19:189-198.
- García, A.,** Valtierra-Azotla, M., Cuarón, A & Ceballos, G. 2010. Tendencias poblacionales de *Crocodylus acutus* en condiciones de protección en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. *Revista Latinoamericana de Conservación*. 1(2): 52-62.
- Ghauman, B. S. & R. Lal.** 1985. Thermal conductivity, thermal diffusivity, and thermal capacity of some Nigerian soils. *Soil Sci*. 139: 74-80.
- Gibbons, J. W.,** Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. & Winne, C. T. 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience*. 50(8): 653-666.
- Girondot, M.** 1999. Statistical description of temperature-dependent sex determination using maximum likelihood. *Evolutionary Ecology Reseach*. 1:479-486.
- Godfrey, M. H.,** Delman, V. & Girondot, M. 2003. Assessment of patterns of temperature-dependent sex determination using maximum likelihood model selection. *Ecoscience*. 10:265-172.
- Greer, A. E.** 1971. Crocodylian nesting habits and evolution. *Fauna*, 2: 20-28.
- Hall, R.J.,** Kaiser, T. E., Robertson, W. B. & Patty, P. C. 1979. Organochlorine residues in eggs of the endangered American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Bull. Environm. Contam. Toxicol*. 23: 87-90.
- Hare, K. M.,** Pledger, S. & Daugherty, C. H. 2008. Low incubation temperatures negatively influence locomotor performance and behavior of the nocturnal lizard *Oligosoma suteri* (Lacertidae: Scincidae). *Copeia*. 1:16-22.
- Hernández, H. H.,** García de Quevedo, M. R. & Hernández, H. P. S. 2006. Los cocodrilos de la costa Pacífico occidental (Michoacán, Colima y Jalisco) de México. Pp. 375-389. En: Jiménez, Q. M. & Espino, B. E. (eds.). 2006. Los recursos pesqueros y acuícolas de

- Jalisco, Colima y Michoacán. Secretaria de Agricultura Ganadería Desarrollo Rural y Pesca. Instituto Nacional de Pesca. México.
- Hughes, L.** 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*. 15(2): 56-61
- Hulin, V., Delmas, V., Girondot, M., Godfrey, M. H. & Guillon, J. M.** 2009. Temperature-dependent sex determination and global change: are some species at greater risk? *Oecologia*. 160: 493-506.
- Hutton, J. M.** 1987. Incubation temperatures, sex ratios and sex determination in a population of Nile crocodiles, *Crocodylus niloticus*. *J. Zool.* 211:143-156.
- Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B. & Inouye, B. D.** 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97(4):1630-1633.
- IPCC.** 2007: *Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. & Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 págs.
- Jaramillo, J. D. F.** 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Medellín. 613pp.
- Janzen, F. J. & Paukstis, G. L.** 1991. Environmental sex determination in Reptiles: Ecology, Evolution, and Experimental design. *The Quarterly Review of Biology*, 66(2): 149-179.
- Janzen, F. J.** 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 91:7487-7490.
- Kushlan, J. A. & Mazzotti, F. J.** 1989. Population biology of the American crocodile. *Journal of Herpetology*. 23 (1): 7-21.
- Lance, V. A., Elsey, R. M. & Lang, J. W.** 2000. Sex ratios of American Alligators (Crocodylidae): male or female biased. *J. Zool. Lond.* 252: 71-78.
- Lang, J. W., Andrews, H. & Whitaker, R.** 1989. Sex determination and sex ratios in *Crocodylus palustris*. *American Zoologist*. 29(3): 935-952.
- Lang, J. W. & Andrews H.V.** 1994. Temperature-dependent sex determination in Crocodylians. *The Journal of Experimental Zoology*. 270: 28-44.
- Lazcano-Barrero, M. A.** 1989. Report of the status and conservation of the American crocodile population in Cuixmala, Jalisco, Mexico. Department of Wildlife and range Sciences. University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- Lemmon, P. E.** 1956. A spherical densitometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*. 2(4):314-320.
- Leslie, A. J.** 1997. The ecology and physiology of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*, in Lake St Lucia, Kwazulu/Natal, South Africa. Ph. D. Thesis. Drexel University. 316pp.
- Leslie, A. J. & Spotila, J. R.** 2001. Alien plant threatens Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) breeding in Lake St. Lucia, South Africa. *Biological Conservation*. 98: 347-355.
- Alcaide, S. & Macip-Ríos, R.** 2011. Effects of Climate Change in Amphibians and Reptiles. *Biodiversity Loss in a Changing Planet*, PhD. Oscar Grillo (Ed.), ISBN: 978-953-307-707-9, InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/biodiversity-loss-in-a-changing-planet/effects-of-climate-change-inamphibians-and-reptiles>.
- Lutz, P. L. & Dunbar-Cooper, A.** 1984. The nest environment of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*). *Copeia*. 1: 153-161.

- McCarty, J. P.** 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*. 15(2): 320-331.
- Magnusson, W. E.** 1979. Maintenance of temperature of crocodile nests (Reptilia, Crocodylidae). *Journal of Herpetology*. 13(4): 439-443.
- Magnusson, W. E.,** Lima, A. P. & Sampaio, R. M. 1985. Sources of heat for nests of *Paleosuchus trigonatus* and a review of crocodylian nest temperatures. *Journal of Herpetology*. 19(2): 199-207.
- Magnusson, W. E.,** A. P. Lima, J. M. Hero, T. M. Sanaiotti & M. Yamakoshi. 1990. *Paleosuchus trigonatus* nests: sources of heat and embryo sex ratios. *Journal of Herpetology*. 24(4):397-400.
- Martínez, H. E.,** Fuentes, E. J. P. & Acevedo, H. E. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Revista de la Ciencias del Suelo y Nutrición Vegetal*, 8(1): 68-96.
- Mazzotti, F. J.** 1989. Factors affecting the nesting success of the American Crocodile, *Crocodylus acutus*, in Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*. 44(1): 220-228.
- Mazzotti, F. J.** 1999. The American Crocodile in Florida Bay. *Estuaries*. 22(2B): 552-561.
- Méndez de la Cruz, F. R. &** Casas, A.G. 1992. Status y distribución de *Crocodylus acutus* en la costa de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*. 63: 125-133.
- Mrosovsky, M. &** Pieau, C. 1991. Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia*. 12: 169-179.
- Neuwald, J. L. &** Valenzuela, N. 2011. The lesser known challenge of climate change: thermal variance and sex-reversal in vertebrates with Temperature-Dependent Sex Determination. *Plos ONE*. 6(3): e18117.
- Nichols, J. D.** 1987. Population models and crocodile management. En: G. J. W. Webb, S.C. Manolis & P. J. Whitehead (ads.), *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Australia. Pp. 157-175.
- Noborio, K. &** K. J. McInnes. 1993. Thermal conductivity of salt-affected soils. *Sci. Soc. Am J*. 57: 329-334.
- Noguera, F. A.,** Vega, R. J. H., García, A. A. N. & Quesada, A. M. 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 568pp
- Ogden, J. C.** 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus*, (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. *Journal of Herpetology*, 12 (2): 183-196.
- Paaijmans, K. P.,** Heinig, R. L., Seliga, R. A., Blanford, J. I., Blanford, S., Murdock, C. C. & Thomas, M. B. 2013. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 19: 2373–2380. doi: 10.1111/gcb.12240.
- Parmesan, C.,** Root, T. L. & Willig, M. R. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society*. 81(3): 443-450.
- Parmesan, C.** 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 37: 637-669.
- Pearson, R. G. &** Dawson T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelop models useful? *Global Ecology & Biogeography*. 12: 361-371.
- Peñuelas, J.,** Sardans, J., Estiarte, M., Ogaya, R., Carnicer, J., Coll, M., Barbeta, A., Rivas-Ubach, A., Llusiá, J., Garbulsky, M., Filella, I. & Jump, A. 2013. Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*. 19: 2303-2338.

- Peterson, A. Townsend;** Menon, Shaily; & Li, Xingong, "Recent Advances in the Climate Change Biology Literature: Describing the Whole Elephant" (2010). *Peer Reviewed Publications*. Paper 30. <http://scholarworks.gvsu.edu/biopeerpubs/30>
- Phelps, F. M.** 1992. Optimal sex ratio as a function of egg incubation temperature in the crocodylians. *Bulletin of Mathematical Biology*. 54: 123-148.
- 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 of Herpetology*. 37(1): 199-202.
- Platt, G. S. &** Thorbjarnarson, J. B. 2000. Status and conservation of the American crocodile *Crocodylus acutus*, in Belize. *Biological Conservation*. 96:13-20.
- Rhen, T. &** J. W. Lang. 1995. Phenotypic plasticity for growth in the common snapping turtle: effects of incubation temperature, clutch, and their interaction. *American Naturalist*. 146: 726-747.
- Rhodes, W. E. &** Lang, J. W. 1995. Sex Ratios of Naturally-incubated Alligator Hatchlings: Field Techniques and Initial Results. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wild. Agencies*. 49:640-646.
- Rhodes, W. E. &** Lang, J. W. 1996. Alligator nest temperatures and hatchling sex ratios in Coastal South Carolina. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*. 50: 521-531.
- Schwanz, L. E. &** Janzen F. J. 2008. Climate change and Temperature-Dependent Sex Determination: can individual plasticity in nesting phenology prevent extreme sex ratios? *Physiological and Biochemical Zoology*. 81(6): 826-834.
- Shine, R. &** P. S. Harlow. 1996. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology*. 77: 1808-1817.
- Shine, R.,** M. J. Elphick & Harlow, P. S. 1997. The influence of natural incubation environments on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Ecology*, 78(8): 2559-2568.
- Simoncini, M. S.,** Cruz, F. B., Larriera, A & Piña C. I. 2014. Effects of climatic conditions on sex ratios in nest of broad-snouted caiman. *Journal of Zoology*. doi: 10.1111/jzo.12140.
- Suransinghe, T.** 2010. The effects of climate change on global wildlife and terrestrial ecosystems. *TAPROBANICA*. 02: 30-47.
- Thorbjarnarson, J. B.** 1988. The Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. *Bull. Florida State Museum, Biological Sciences*, 33(1): 1-86. Consultado en línea: 14-Nov-2014 <http://ufdc.ufl.edu/UF00099064/00001/1j>
- Thorbjarnarson, J. B.** 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). En: Crocodiles: Their ecology, management and conservation. IUCN Publication New Series. Pp. 228-258.
- Thomson, D. J.** 1995. The seasons, global temperature and precession. *Science*. 258:59-68.
- Thorbjarnarson, J. B.** 1996. Reproductive characteristics of the Orden Crocodylia. *Herpetologica*, 52: 8-24.
- Thorbjarnarson, J. B.** 1998. Crocodiles in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco, México. *Crocodile Specialist Group Newsletter*. 17(4).
- Thorbjarnarson, J.** Wang, X. & He, L. 2001. Reproductive ecology of the Chinese Alligator (*Alligator sinensis*) and implications for conservation. *Journal of Herpetology*. 35(4): 553-558.

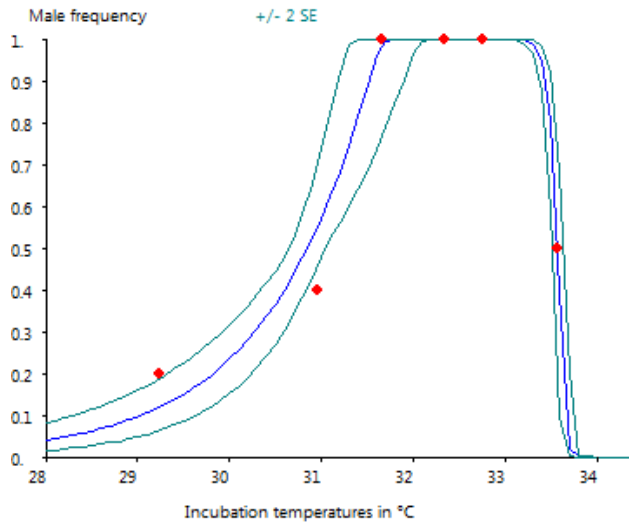


- Thorbjarnarson, J. B.** 2010. American Crocodile *Crocodylus acutus*. Pp. 46-53. En: Crocodiles. Survey and Conservation Action Plan. Third Edition, ed. By S. C. Manolis & C. Stevenson. *Crocodiles Specialist Group*: Darwin.
- Thuiller, W.** 2007. Climate change and the ecologist. *Nature Publishing Group*. 448: 550-552.
- Torres, M. L.,** Bango, F. J. C. & Aguilera, G. P. E. 2013. Nidificación y eficiencia reproductiva del cocodrilo americano en una reserva ecológica del Manatí. *Tlatemoani*. 13: 1-20.
- UICN.** 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 24 November 2012.
- Valenzuela, D.** & Ceballos, G. 2000. Habitat selection, home range and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican dry forest. *Journal of Mammalogy*. 81 (3): 810-819.
- Valenzuela, D.** 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica*, in a tropical dry forest of western Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 3: 26-44.
- Valenzuela, N.** & Janzen, F. J. 2001. Nest-site philopatry and the evolution of temperature-dependent sex determination. *Evolutionary Ecology Research*. 3: 779-794.
- Valtierra, A. M.** 2001. Estado actual de la población de *Crocodylus acutus* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: trece años de conservación, recomendaciones para un manejo sostenible. Memorias de la Tercera reunión del COMACROM, SEMARNAT. Culiacán, Sinaloa. P. 61-68.
- Valtierra-Azotla, M.** 2007. Ecología poblacional y reproductiva del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*), en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Recursos Naturales. Facultad de Ciencias, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. 68pp.
- Warner, D. A.** & Shine, R. 2008. Maternal nest-site choice in lizard with temperature-dependent sex determination. *Animal Behaviour*. 75: 861-870.
- Warner, D. A.** & Shine, R. 2011. Interactions among thermal parameters determine offspring sex under temperature-dependent sex determination. *Proceedings of the Royal Society B*. 278: 256-265.
- Walther, G.-R.,** Post, E. Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 416: 389-395.
- Webb, G.,** Beal, A. M. Manolis, S. C. & Dempsy, K. E. 1987. The effects of incubation temperature on sex determination and embryonic development rate in *Crocodylus johnstoni* and *C. porosus*. In wildlife management: crocodiles and alligators. Pp. 507-531.
- Webb, G. J. W.** & Cooper-Preston, H. 1989. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. *Amer.Zool.* 29:953-971.
- Woodwar, D. E.** & Murray, J. D. 1993. On the effect of Temperature-Dependent Sex Determination on sex ratio and survivorship in Crocodylians. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 252: 149-155.

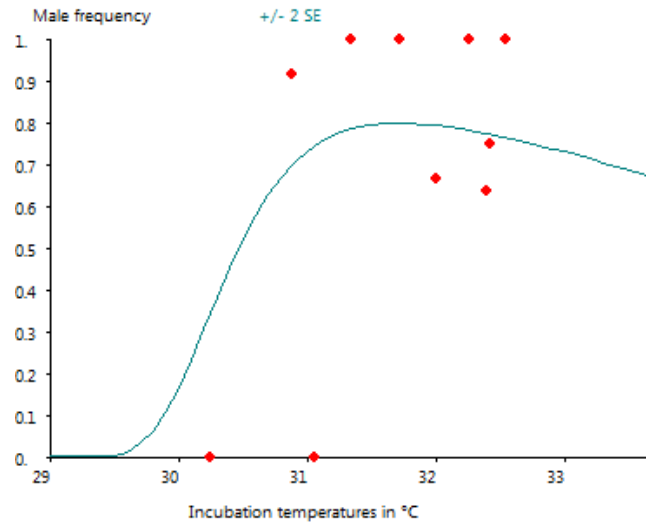
### 13. ANEXO

**Anexo 1.** Modelos de DST para predecir proporciones sexuales de *C. acutus* y proporción sexual calculada.

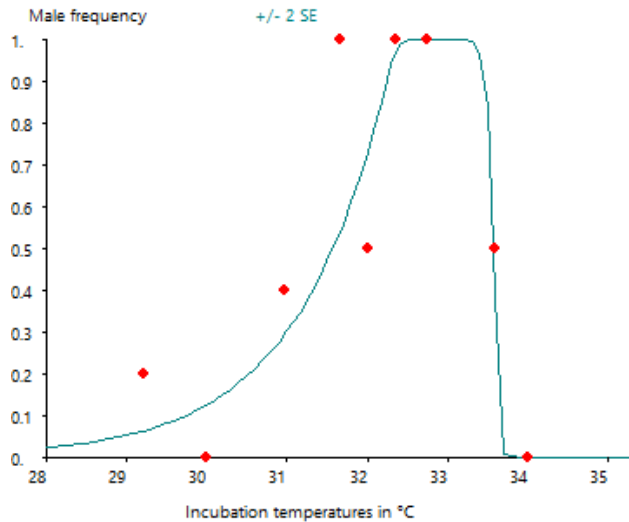
**Modelo 1.** Datos de incubaciones en laboratorio (Charruau, 2014, datos no publicados).



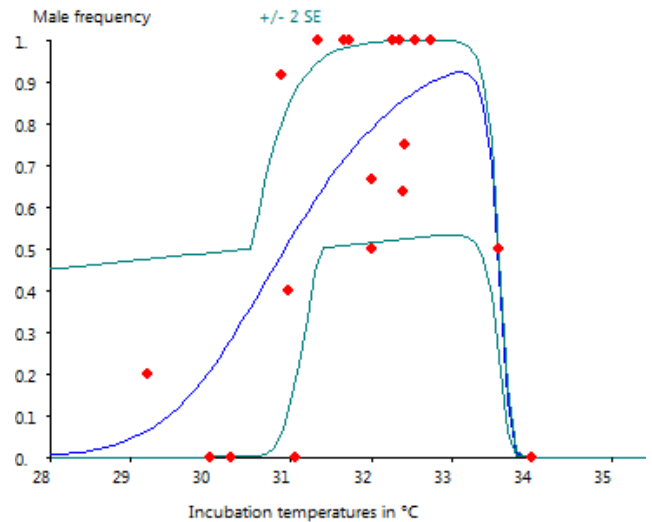
**Modelo 2.** Datos de temperaturas de incubación y proporciones sexuales en campo (Charruau, 2012).



**Modelo 3.** Combinación de datos de incubaciones en laboratorio de Charruau, 2014 (datos no publicados) y Aguilar-Miguel (1994).



**Modelo 4.** Combinando toda la información disponible usada en los 3 modelos anteriores.



Proporciones sexuales calculadas de acuerdo a los modelos elaborados en el programa TSD versión 4.0.3 (cuadro 8).

Cuadro 8. Temperaturas de incubación durante el periodo termo-sensible (PTS) ( $\pm$  D.E.) y proporciones sexuales de los nidos de *Crocodylus acutus*, calculadas con 4 modelos diferentes. M=macho, H=hembra.

Sitio/nido	Tem (°C) (PTS)	Modelo 1		Modelo 2		Modelo 3		Modelo 4	
		M (%)	H (%)	M (%)	H (%)	M (%)	H (%)	M (%)	H (%)
<b>E. Cajones</b>									
N13	32.93 $\pm$ 0.8	100	0	72.7	27.3	100	0	91.3	8.7
<b>Manzanillera</b>									
N9	28.39 $\pm$ 0.7	5.6	94.4	0	100	3	97	1.2	98.8
N18	30.75 $\pm$ 0.6	45.6	54.4	58.5	41.5	24	76	44	56
N19	28.91 $\pm$ 0.5	8.9	91.1	0	100	4.7	95.3	3.6	96.4
N26	30.47 $\pm$ 0.4	35.6	64.4	28	72	18.8	81.2	34.7	65.3
<b>L. Corte</b>									
N3	29.87 $\pm$ 0.5	20.9	79.1	0	100	11	89	17.6	82.4
N4	30.39 $\pm$ 0.4	33.1	66.9	18.7	81.3	17.5	82.5	32.2	67.8
N5	28.36 $\pm$ 0.5	5.5	94.6	0	100	2.9	97.1	1.1	98.9
N6	29.84 $\pm$ 0.4	20.3	79.7	0	100	10.8	89.3	16.9	83.1
N7	32.55 $\pm$ 0.6	100	0	75.7	24.3	99.9	0.1	87.4	12.6
N10	30.81 $\pm$ 0.7	48.1	51.9	63.2	36.8	25.4	74.6	46	54
N11	30.79 $\pm$ 0.6	47.3	52.7	62	38	24.9	75.1	45.3	54.7
N12	30.48 $\pm$ 0.4	35.9	64.1	29.2	70.8	18.9	81.1	35.1	64.9
N23	30.52 $\pm$ 0.6	37.2	62.8	34.2	65.8	19.6	80.4	36.4	63.6
<b>Total</b>		<b>38.8</b>	<b>61.2</b>	<b>31.6</b>	<b>68.4</b>	<b>27.2</b>	<b>72.8</b>	<b>35.2</b>	<b>64.8</b>