



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**“Variación latitudinal en la anidación del cocodrilo de pantano  
(*Crocodylus moreletii*), en México”.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**GUILLERMO ADÁN MORALES PÉREZ**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU, INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO, ESTACIÓN DE BIOLOGÍA CHAMELA UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA, FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

**MÉXICO, D.F. JULIO 2014**



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.

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 Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de abril de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MORALES PEREZ GUILLERMO ADAN** con número de cuenta **512026570** con la tesis titulada "**Variación latitudinal en la anidación del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*), en México**", realizada bajo la dirección del **DR. GUSTAVO CASAS ANDREU**:

Presidente: DRA. GABRIELA PARRA OLEA  
Vocal: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ  
Secretario: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO  
Suplente: DR. MANUEL FERÍA ORTÍZ  
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de mayo de 2014.

*M del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por fomentar el desarrollo de conocimiento y cuidado dirigido al medio ambiente y a los animales; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la ayuda económica para la realización de esta investigación mediante la beca de maestría otorgada con registro de CVU 440703.

Al Dr. Gustavo Casas por la colaboración y su dirección en el desarrollo de esta investigación, al Dr. Andrés García y Dr. Jaime Zúñiga por sus comentarios que ayudan en mi formación como biólogo.



## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Agradezco a todos los individuos que colaboraron para la realización y el desarrollo de esta investigación; al M. en C. Marco López, a la Biol. Mariana González y la Biol. Blanca Rueda de la UJAT por la ayuda brindada en la obtención de los datos de Villahermosa; a la M. en C. Rosina Hernández por su gran ayuda en la planeación y búsqueda de nidos en Tuxpam, de igual manera al Biol. Uriel Pérez quien me acompañó en el monitoreo a lo durante esta investigación.

---

---

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS .....	3
OBJETIVOS.....	3
ANTECEDENTES .....	4
Clima y Reproducción .....	5
MATERIAL Y MÉTODOS .....	9
RESULTADOS .....	11
Material de Construcción de los Nidos.....	12
Características de los Nidos.....	13
Características de los Huevos .....	13
Relación entre los Nidos y los Huevos.....	16
Ciclos de Temperatura y Precipitación.....	17
DISCUSIÓN.....	19
Material de construcción del nido .....	19
Características de los Nidos de <i>Crocodylus moreletii</i> .....	20
Características de los Huevos de <i>Crocodylus moreletii</i> .....	21
Clima y Anidación.....	24
CONCLUSIONES.....	26
LITERATURA CITADA.....	27

---

---

## LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.- Ubicación de zonas de anidación y dimensiones de los nidos y huevos del <i>Crocodylus moreletii</i> . .....	10
Figura 2.- Hembra de <i>Crocodylus moreletii</i> protegiendo su nido, Laguna del Carpintero, Tampico 2013. ....	11
Figura 3.- Porcentaje de material de construcción de los nidos de <i>Crocodylus moreletii</i> , localizados durante las temporadas de los años 2011, 2012 y 2013. ....	12
Figura 4.- Grafica de los promedios con rangos de las características de los huevos de cada localidad de estudio de la distribución latitudinal del <i>Crocodylus moreletii</i> .....	15
Figura 5.- Correlación de las dimensiones de los huevos y las dimensiones de los nidos del <i>Crocodylus moreletii</i> .....	17
Figura 6.- Ciclo de Temperatura y ciclo de Precipitación de las localidades de estudio del <i>Crocodylus moreletii</i> a lo largo de su distribución latitudinal. ....	18
Tabla 1.- Promedios con intervalo de confianza de los huevos encontrados en cada nido y promedios con intervalo de confianza de los huevos de <i>Crocodylus moreletii</i> reportados para Belice y Catemaco. ....	14
Tabla 2.- Correlación de Pearson de los atributos medidos de la anidación del <i>Crocodylus moreletii</i> . ....	15
Tabla 3.- Análisis de varianza de los atributos medidos de la anidación del <i>Crocodylus moreletii</i> de las localidades de estudio a lo largo de su distribución latitudinal. ....	16

---

---

## RESUMEN

La época reproductiva del *Crocodylus moreletii* está sincronizada con los ciclos de precipitación y temperatura, esta sincronización reproductiva asegura que el desarrollo embrionario se presente cuando existan las condiciones óptimas en el ambiente para la supervivencia de las crías. Los cocodrilos se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales del planeta (Magnunsson, 1989), y no se encuentran más allá de los 35° N y 36° S de latitud (Lance, 2003), en las regiones donde la temperatura es el factor ambiental limitante, el inicio de la reproducción aparece con el cambio en la temperatura y para las regiones ecuatoriales la temporada de lluvia o los cambios en el nivel de los ríos y lagos pueden ser más importantes para el inicio de la reproducción (Lance, 1986). Las hembras de los cocodrilos cuentan con una energía finita que utilizan en la reproducción, su asignación energética puede distinguirse sobre tres parámetros: el peso del huevo, el tamaño de la puesta y la frecuencia de puesta; por lo que debe existir un *trade-off* entre el número y el tamaño de la descendencia que se espera puedan producir (Congdon *et al.*, 1982), las crías grandes presuntamente tendrían una ventaja en términos de supervivencia (Janzen, 1993), pero con un mayor costo para la fecundidad de las hembras, estos y otros costos asociados a la reproducción de los cocodrilos (defensa del nido, abrir el nido, protección de las crías) pueden alterar la relación entre la masa del huevo y el tamaño del nido (Thorbjarnarson, 1996). Debido que la anidación del *C. moreletii* se relaciona con los ciclos de precipitación y temperatura y estos a su vez están influenciados por la latitud de cada región geográfica, es importante conocer los aspectos anidatorios con mayor detalle y saber si existen diferencias en las características de la anidación con respecto a su distribución latitudinal; además, se estima que las poblaciones de *C. moreletii* en México representan el 88% de la distribución mundial de la especie (CONABIO, 2006). El trabajo de campo comprendió las temporadas reproductivas de los años 2011 en la Laguna de las Ilusiones, 2012 y 2013 en Tuxpam y la Laguna del Carpintero, con búsquedas en la época de anidación, en donde se determinó el material de construcción del nido y sus dimensiones (Longitud, Altura y Distancia entre el Nido y el Agua); se registró las características de los huevos (Tamaño de la Puesta, Longitud, Ancho y Peso); y se observó la viabilidad de cada huevo con la presencia de la banda opaca (Ferguson, 1985), con la que se estableció (aproximadamente) la temporada de anidación de cada localidad, en base al desarrollo embrionario de los huevos ( $75 \pm 11$  días, Platt *et al.*, 2008). Las pruebas estadísticas se realizaron con ayuda del programa estadístico STATISTICA versión 10 y tomando en consideración significativa los datos con un  $\alpha \leq 0.05$ .

---

---

De acuerdo a los resultados del material de construcción de los nidos, se observa que la materia orgánica se encuentra en mayor proporción, para la obtención de calor dentro de la cámara de los huevos mediante la descomposición de la materia orgánica (Ferguson, 1985; Magnusson *et al.* 1990) o para incrementar la retención de humedad dentro de los nidos (Mazzotti, 1989), ya que estos factores son cruciales en el adecuado desarrollo embrionario; la elección del material de nido dependerá de la disponibilidad del tipo de material en el sitio de anidación, y al no contar con las condiciones óptimas en su hábitat para la anidación utilizan materiales sustitutos para aumentar las probabilidades de eclosión de las crías. En la comparación de la estructura del nido a lo largo de su distribución geográfica, la altura y la distancia entre el nido y el agua no se presentó diferencias entre las localidades de estudio ( $F_{4,23}=0.09089$ ,  $P=0.98439$ ;  $F_{4,23}=1.5368$ ,  $P=0.22476$ , respectivamente); la altura y la distancia entre el nido y el agua pueden ser similares como una estrategia al evitar la inundación del nido, ya que al parecer las hembras responden a la fluctuación de los niveles de agua poniendo huevos en los niveles superiores dentro del nido (Kushlan y Kushlan 1979), pero manteniéndolos cerca de la orilla para su protección, debido a que la hidrología es un factor que influye en el éxito de anidación de los cocodrilos (Joanen y McNease, 1989; Thorbjarnarson, 1994); sin embargo, se debe considerar que las dimensiones del nido son atributos dependientes de las condiciones del hábitat, la topografía, la experiencia de anidación de la hembra y la competencia por los sitios de anidación; además el material de construcción influye en las dimensiones del nido y pueden variar en una misma zona de anidación. En cuanto a los resultados de la relación de las dimensiones de los huevos, el peso mantuvo una relación positiva con la longitud y el ancho de los huevos de *C. moreletii*; y en la comparación de las dimensiones de los huevos a lo largo de su distribución latitudinal se determinó que no había diferencias estadísticamente significativas ocasionadas por la variación latitud de la distribución geográfica de la especie; sin embargo, puede existir diferencias por factores locales como en el caso de los nidos de Catemaco, en donde se registró la mayor cantidad de precipitación en la temporada de anidación, lo que modifica el peso y ancho de los huevos. La temporada de anidación del *C. moreletii* parece reflejar un equilibrio de las presiones selectivas, donde la anidación ocurre cuando se dan los aumentos de temperatura y precipitación en el año y a lo largo de su distribución latitudinal los inicios en el aumento de la precipitación concuerdan entre las localidades de estudio. Se ha visto que la diferencia de latitud afecta aspectos de la anidación de los cocodrilos, como en el *C. niloticus* y *C. acutus* su temporada anidatoria cambia conforme su distribución latitudinal, y la variación latitudinal en el *Caiman latirostris* afecta el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos; sin embargo en el *C. moreletii* esta diferencia latitudinal es poca debido a su distribución geográfica y no se observa que influya de una manera considerable en la anidación a diferencia de otras especies de cocodrilos.

---

---

## ABSTRACT

The Morelet's crocodile breeding season is synchronized with the cycles of rainfall and temperature, this breeding synchronization ensures that embryonic development will display when the optimum conditions exist in the environment for the success survival of the offspring. The Crocodiles are distributed in tropical and subtropical regions of the world (Magnunsson, 1989) and not places about 35 ° N and 36 ° S latitude (Lance, 2003), in regions where the temperature is the environmental factor limiting, the start of the breeding appears with the change in temperature, and in the equatorial regions the rainy season and changes in the level of rivers or lakes may be more important in the onset of reproduction (Lance, 1986). The female crocodiles have a finite energy which use playback, this energy allocation can be distinguished on three parameters: the weight of the egg, clutch size and spawning frequency, so there must be a trade-off between the number and size of offspring that can be expected to produce (Congdon *et al.*, 1982), bigger offspring presumably would have an advantage in terms of survival (Janzen, 1993), but with a higher cost to the fecundity of females, these and other costs associated with the reproduction of Crocodiles (nest defense, open the nest, protection of offspring), can alter the relationship between egg mass and clutch size (Thorbjarnarson, 1996); because the nesting of *C. moreletii* is influenced to precipitation and temperature cycles and these in turn are related to the latitude of each region, it is important to know the anidatorios aspects in more detail and whether if there are differences in the characteristics of nesting with respect to latitudinal distribution, also estimated populations of *C. moreletii* in México representing 88 % of the global distribution of the species (CONABIO, 2006). The fieldwork comprised the breeding seasons of the year 2011 in the Laguna of Illusion, 2012 and 2013 in Tuxpam and Laguna del Carpintero, with searching the nesting season, where the nest building material was determined and dimensions (length, height and distance between the nest and water ), the characteristics of the eggs registered (clutch size, length, width and weight ) was recorded, each egg viability was observed in the presence of the opaque band (Ferguson, 1985), with which (approximately) established the nesting season in each zone, based on embryonic development of eggs ( $75\pm 11$  days, Platt *et al.*, 2008). Statistical tests were performed using the statistical program STATISTICA version 10 and taking into account the significant of data with  $\alpha \leq 0.05$ .

---

---

According to the results of the material of construction of nests, it appears that organic matter in greater proportion, to generate heat within the egg chamber by the decomposition of matter organic (Ferguson, 1985, Magnusson *et al.*, 1990) or to increase the retention of moisture within the nests (Mazzotti, 1989), because these factors are crucial for suitable embryonic development; the choice of nest material depend on the availability of material on the nesting site, as to not have optimal habitat conditions for nesting use substitute materials to increase the likelihood of emergence of hatchlings. Regarding the comparison of the structure of the nest along its geographical distribution, height and distance between the nest and the water no difference was found between the study areas ( $F_{4,23}=0.09089$ ,  $P=0.98439$ ;  $F_{4,23}=1.5368$ ,  $P=0.22476$ , respectively), the height and the distance between the nest and the water may be similar as a strategy to avoid flooding the nest, since apparently females respond to fluctuating water levels laying eggs at higher levels within the nest (Kushlan and Kushlan 1979), but keeping them close to the shore for protection, because hydrology is a factor influencing the success of the nesting crocodiles (Joanen and McNease 1989; Thorbjarnarson, 1994 ); however, one must consider the dimensions of the nest attributes are dependent habitat conditions, topography, experience nesting female and competition for nesting sites, further the construction material influences the size of the nest and may vary in the same nesting area. As for the results of the ratio of the size of the eggs, the weight obtained a positive relationship with the length and width in off eggs of *C. moreletii*, in comparing the size of the eggs along the latitude variation of the geographical distribution of the species it was determine that there was no statistically significant difference, caused by the difference of latitude, however there may be differences by local factors like the case of Catemaco nests, where the greatest amount of rainfall is registered in the nesting season altering the weight and width of eggs. The nesting season of *C. moreletii* seems to reflect a balance of selective pressures, where nesting occurs when temperature increases and precipitation occur in the year and along its latitudinal distribution early in the match increased precipitation between study sites. It has been seen that the difference in latitude affects aspects of nesting crocodiles, as in *C. niloticus* and *C. acutus* changes as the season anidatoria; its latitude variation in *Caiman latirostris* affects clutch size and the size of eggs; however *C. moreletii* this latitudinal difference is small due to its geographical distribution and is not observed to influence a considerable effect on the nesting unlike other species of crocodiles.

---

---

## INTRODUCCIÓN

La relación que existe entre las condiciones climáticas y la anidación de los cocodrilos ha sido examinada anteriormente por distintos autores como Lance (1986), Mazzotti (1989, 1999), Webb y Cooper (1989), Grenard (1991), Thorbjarnarson (1996), y se ha podido establecer para el cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) que su época de reproducción esta sincronizada con los ciclos de precipitación y temperatura, como lo han reportado Casas y Rogel (1986), Platt *et al.*, (2008) y Casas *et al.*, (2011), siendo posible que las características de anidación puedan cambiar con el gradiente latitudinal en respuesta a la condiciones locales del medio ambiente (Thorbjarnarson, 1989); se sabe que el tamaño de la puesta de los reptiles puede variar estacionalmente y anualmente dependiendo de las condiciones climáticas (Seigel y Fitch, 1985); y los cocodrilos han evolucionado su ciclo de reproducción hasta estar sincronizado con los cambios estacionales en el ambiente en donde viven, asegurando que el desarrollo embrionario se presente cuando existan las condiciones óptimas en el ambiente para su supervivencia (Lance, 1986). El estímulo del medio ambiente en las hembras es un detonante en el comienzo del desarrollo folicular para iniciar la reproducción, probablemente varía entre las especies y los ambientes, estas mismas condiciones ambientales pueden limitar o extender el período de anidación (IUCN, Crocodile Specialist Group, 2012), las concentraciones hormonales preparan al cocodrilo para la reproducción, y con el tiempo llegaron a coincidir con el momento y lugar óptimo para la reproducción tal como en la disponibilidad de alimento, la disponibilidad de lugares adecuados para la anidación, la temperatura ambiental adecuada para el desarrollo embrionario, el aumento en las precipitaciones y el tiempo de baja depredación. Para las regiones en donde la temperatura es el factor ambiental más importante, el inicio de la temporada aparece con el cambio de la temperatura; y en las regiones tropicales, la temporada de lluvia y los cambios en el nivel de los ríos, lagos o cambios en la disposición de los alimentos pueden ser más importantes para en el inicio de la reproducción, lo que permite a los cocodrilos regular sus ciclos de reproducción con una precisión en sentido a estos cambios ambientales (Lance, 1986); estos ciclos fisiológicos han mejorado las posibilidades de éxito reproductivo y en consecuencia la tasa de supervivencia de las crías, hasta llegar a ser el control total de los sistemas de reproducción, ya que la hembra debe elegir un ambiente adecuado para el desarrollo del embrión (Lutz y Dunbar, 1984).

La energía asignada en cada evento reproductivo de las hembras de los cocodrilos puede distinguirse sobre tres parámetros: el peso del huevo, el tamaño de la puesta y la frecuencia de puesta; teniendo las hembras una energía finita para la inversión en la reproducción debe existir un *trade-off* entre el número y el tamaño de la descendencia que se espera puedan producir (Congdon *et al.*, 1982); la existencia de un *trade-off* entre el tamaño del huevo y el tamaño de la puesta es un principio básico en las historias de vida que ha generado gran discusión y análisis (Thorbjarnarson, 1996), las crías grandes presuntamente tendrían una ventaja en términos de supervivencia (Janzen, 1993), pero con un costo mayor para la fecundidad de las hembras; este esfuerzo reproductivo puede ser dividido en dos componentes de adecuación: el tamaño del huevo, que contribuye a la adecuación parental a través de la supervivencia de los neonatos y el tamaño de la puesta que tiene un efecto en

la concentración de energía dirigida a cada huevo en la nidada (Smith y Fretwell, 1974). Se sabe que los costos asociados a la reproducción de los cocodrilos como la defensa del nido, el abrir el nido y la protección de las crías pueden alterar la relación entre la masa del huevo y el tamaño del nido (Thorbjarnarson, 1996),

En los cocodrilos el tiempo de incubación, en general, está en un rango de 40-90 días dependiendo de la especie (Greenard, 1991); sin embargo, la incubación de los huevos se relaciona indirectamente con la temperatura de su ambiente que afecta a la temperatura de la cámara de incubación; y en áreas en donde el promedio de temperatura es elevada la incubación de los huevos es más rápida que en las zonas templadas, en los hábitats de los cocodrilos los rangos de temperatura, por lo general, son similares año tras año y las características de la anidación puede variar por efecto de la latitud como por ejemplo en el cocodrilo americano (*Alligator mississippiensis*) que se aparea y construye nidos entre determinadas semanas al año dependiendo la latitud en su distribución geográfica (Brazaitis y Watanabe, 2011), al igual que en el cocodrilo del río (*Crocodylus acutus*) en el cual se observa una tendencia latitudinal en el inicio de la anidación, siendo más temprana a bajas latitudes y más tardía a latitudes mayores (Casas, 2003) o como en el yacaré overo (*Caiman latirostris*) donde el tamaño de la nidada aumenta con la latitud de su distribución geográfica (Simoncini *et al.*, 2009).

Se ha comprobado que las condiciones de temperatura y humedad durante la incubación de los huevos de los reptiles, además de determinar el sexo de los embriones, pueden tener importantes efectos en el desarrollo y la supervivencia de los mismos, ya que si hay condiciones fuera de rangos normales puede ocasionar la muerte del embrión (Ferguson, 1985). Debido a que la anidación del *C. moreletii* se relaciona con los ciclos de precipitación y temperatura y estos a su vez están influenciados por la latitud de cada región geográfica, es importante conocer los aspectos anidatorios con mayor detalle y saber si existen diferencias en las características de la anidación con respecto a la distribución geográfica del *C. moreletii*, ya que será de importancia en el manejo y la conservación, ya que la etapa de anidación y de eclosión de los cocodrilos es donde se registra el mayor riesgo de mortalidad; por otra parte se debe considerar de importancia la distribución geográfica del *C. moreletii* en México ya que representa el 88% de la distribución mundial de la especie (CONABIO, 2006). Thorbjarnarson (1989) y Casas (2003), mencionan en que no se ha estudiado el efecto de la latitud en la fenología reproductiva de *C. moreletii* y es posible que cambie a lo largo de un gradiente latitudinal en respuesta a las condiciones del medio ambiente; por lo que la finalidad de esta investigación pretende determinar las características de la anidación del *Crocodylus moreletii* y compararlas latitudinalmente en su distribución geográfica, con base en investigaciones y a monitoreos en el Norte y Sur de México.

## **HIPÓTESIS**

La anidación de los cocodrilos esta sincronizada con los ciclos de precipitación y de temperatura y debido a que la latitud influye en el clima de cada región existirán diferencias en las características de la anidación del *Crocodylus moreletii* a lo largo de su distribución geográfica.

## **OBJETIVOS**

Determinar las características de los nidos y huevos del *Crocodylus moreletii* para su comparación conforme a la latitud de su distribución geográfica.

### Particulares

Determinar las características y dimensiones de los nidos y de los huevos del *Crocodylus moreletii* para su comparación entre las localidades de estudio.

Comparar los regímenes climáticos (temperatura y precipitación) de las localidades de estudio y relacionarlos con la temporada de puesta del *Crocodylus moreletii*.

## ANTECEDENTES

Los Cocodrilos modernos no se encuentran más allá de unos 35° N y 36° S de latitud (Lance, 2003), por razones fisiológicas basadas en los requisitos de temperatura o por razones ecológicas relacionadas con las estrategias de anidación que prevalecen. Las temperaturas geográficas o altitudinales puede definir los límites en que pueden existir los cocodrilos modernos (Brazaitis y Watanabe, 2011), actualmente se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales del planeta (Magnunsson, 1989). Existen 23 especies de cocodrilos en el mundo y en México se encuentran tres especies, el *Caiman crocodilus* el *Crocodylus acutus* y el *Crocodylus moreletii* que es de especial interés para México ya que se estima que la mayor parte de su distribución mundial de la especie se encuentra en la costa del Golfo con un 88% siguiendo la población en Guatemala y Belice (Álvarez del Toro, 1974; Ross, 1998; CONABIO, 2006). Se localiza en áreas tropicales, que de acuerdo con García (1988), estos tipos de clima son cálidos y húmedos con una temperatura media anual por arriba de los 22° C y con una precipitación anual de 2000 mm o más. Conforme a la distribución natural del *C. moreletii* en México, se tienen registros en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Chiapas, Campeche y Quintana Roo, Yucatán (Sigler y Domínguez, 2008). De acuerdo a Oscar Hinojosa en el año 2006, registra la población más Norsteña de *C. moreletii* en el Bayuco de Oro (24° 30' 47.56'' N, 97° 51' 42.42'' W) en el municipio de San Fernando, en el estado de Tamaulipas; en la distribución de esta especie se debe considerar las barreras geográficas después de esta zona en donde se encuentran terrenos circundantes áridos o agrícolas, lo que podría limitar su distribución geográfica más allá (Singler *et al.*, 2007). Por su parte Cedeño (2008) reporta la distribución más meridional de México en la Península de Yucatán en el de Río Hondo a 17° N de latitud; y en Belice Platt *et al.*, (1999, 2008), registran las poblaciones más meridionales de la distribución geográfica de la especie en Starstoon River (15° 53' N, 89° 13' W).

El *C. moreletii* es relevante por su importancia en el ámbito económico, ecológico y cultural; esta especie ha soportado una intensa explotación por más de un siglo siendo la piel el producto más cotizado, aunque en la actualidad se realiza la explotación de la carne y otras partes (Casas y Aguilar, 2007), por lo que en los tres países donde se distribuye la especie, incluyeron al cocodrilo en alguna categoría de riesgo (CONABIO, 2011). La destrucción del hábitat para esta especie también ha venido siendo cada vez más intensa, con la transformación de pantanos y manglares, ya sea para campos agrícolas, zonas turísticas, invadiendo el hábitat natural de la especie y las áreas de reproducción y anidación (Casas y Aguilar, 2007).

## Clima y Reproducción

Varios estudios han reportado la estrecha relación entre el clima y la actividad de los reptiles (Hill, 1980), ellos dependen de las condiciones físicas del ambiente para muchas funciones fisiológicas tales como la termorregulación (Seebacher *et al.*, 2003), la frecuencia de reproducción (Clerke y Alford, 1993), el tamaño de la puesta (Simoncini *et al.*, 2009) y también podría tener efecto sobre la duración del periodo de reproducción (Joanen y McNease, 1980; Mazaris *et al.*, 2008). La temperatura de incubación es un elemento crítico para el desarrollo embrionario, para los cocodrilos se mantiene dentro de un rango aproximado de 29 a 36°C, esto en función de la especie y del hábitat, los cocodrilos depositan sus huevos en un solo evento en la cámara del nido, el cual protege a los huevos de las fluctuaciones extremas de temperatura (Magnusson *et al.*, 1990). Todas las especies de cocodrilos practican comportamientos reproductivos comunes a ellos (Thorbjarnarson, 1996), y su ecología anidatoria se mantiene sincronizada con los regímenes de precipitación y temperatura (Webb y Cooper, 1989). El tiempo que tarda la incubación de los huevos y su eclosión está indirectamente relacionado con la temperatura ambiental y su efecto directo en la temperatura de la cámara de huevos; para los cocodrilos la precipitación a menudo define la temporada de crías en las regiones tropicales, también puede durar menos tiempo que en los climas templados; en áreas donde en promedio las temperaturas son más altas la incubación es más rápida en comparación de las zonas templadas (Grenard, 1991). La supervivencia de los cocodrilos recién nacidos aumenta bajo condiciones de inundación (Stanton y Dixon, 1977), y los nidos puestos en la temporada de lluvias asegura que la eclosión se produzca cuando los niveles de agua son elevados, lo que permite el acceso a los neonatos a la vegetación inundada que ofrece cobertura de protección y alberga una importante gama de presas de invertebrados (Platt *et al.*, 2002), la anidación en el comienzo de la estación húmeda maximiza el tiempo que pueden permanecer los neonatos en un hábitat favorable antes de la aparición de condiciones más estresantes como la estación seca.

Es habitual que las características anidatorias o el tamaño de la anidación aumenten con la latitud (Iverson *et al.*, 1993), el tamaño de la puesta de distintos animales incrementa con la latitud como ha sido conocido desde 1830 (Rensch, 1938), el tamaño de la puesta incrementa lejos del ecuador del Norte y Sur (Lack, 1968; Klomp, 1970). Stearns (1992) describe la variación geográfica dentro de las especies como una adaptación local, ya sea a través de la aislación genética o a través de normas de reacción, lo que adapta a una población a un amplio rango de condiciones. Los cocodrilos adoptan estrategias de comportamiento único que les permite vivir en diferentes hábitats y entornos; además, muestran comportamientos paralelos a muchos comportamientos que se observan en las aves, esto debido a que comparten un ancestro común (Brazaitis y Watanabe, 2011); Dodson (2003) presenta evidencia que relaciona a los cocodrilos y aves mediante la comparación del funcionamiento bioquímico; Bagwill *et al.* (2009) realizaron estudios sobre los cambios estacionales en el oviducto del cocodrilo americano (*A. mississippiensis*), señalando homologías estructurales compartidas con las aves; debido a esta cercanía filogenética que comparten los cocodrilos con las aves (Perutz *et al.*, 1981; Romer, 1956), se puede suponer que compartan algunas estrategias de anidación; en las aves la variación

en la anidación y el tamaño de la nidada, generalmente, se ha interpretado como una adaptación geográfica de los distintos factores ecológicos, como la disponibilidad del alimento y las condiciones ambientales, estas condiciones pueden tener efectos inmediatos en la eclosión y longitud de las crías (Lack, 1947; Price *et al.*, 1988); por ejemplo, las fuertes fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de alimentos en los ecosistemas de latitud media y alta pudieron haber promovido la evolución de estrategias para que los huevos eclosionen cuando la comida es abundante, similar que en los cocodrilos. La variación geográfica en el tamaño de la nidada es común en las aves, con una tendencia más frecuente al aumento del tamaño de la nidada a mayor latitud (Klomp, 1970).

Numerosas investigaciones han sido dirigidas a la variación latitudinal en la anidación de pequeños vertebrados sobre todo en aves, pero también se ha trabajado con peces, anfibios, reptiles y mamíferos, comprobando que las estrategias reproductivas pueden ser adoptadas por distintos animales y ser utilizadas similarmente en respuestas a las condiciones del medio ambiente, como por ejemplo el tamaño de la camada en los mamíferos presentan muchos paralelismos con el tamaño de la puesta en las aves, con una tasa de mortalidad mayor en camadas o nidadas de gran tamaño y las modificaciones adaptativas correlacionadas con el suministro de alimentos; el número de huevos puestos por las reinas de los insectos sociales depende del número de trabajadores disponibles y por lo tanto del suministro de alimentos; en los peces e invertebrados el adulto probablemente establece tantos huevos que sea fisiológicamente capaz de producir y las grandes diferencias en el número de huevos entre las diferentes especies son debido a diferencias en el tamaño de los huevos; en las poblaciones de salmón (*Oncorhynchus kisutch*) que se distribuyen latitudinalmente en Norte América, esta especie muestra un incremento en el tamaño de la puesta en su distribución geográfica, pero con una disminución en el tamaño de los huevos; al igual que el tamaño de puesta en aves aumenta frecuentemente con la latitud. Diversos organismos presentan clinas latitudinales en el número de huevos (Fleming y Gross, 1990), el tamaño de los huevos en particular se ha desarrollado en relación con la duración del tiempo durante el cual es ventajoso para el embrión o larva y la variación reproductiva dentro de las poblaciones responde a la densidad, al suministro de alimento y a la temperatura; además de la variación genética que contribuye diferencialmente en el tamaño de la puesta de individuos de la misma población (Stearns, 1992).

Stearns (1992), identifica dos enfoques que dominan el análisis de la evolución de la descendencia mediante el número y el tamaño, siendo el tamaño del huevo representativo del contenido de energía, su composición química y por lo tanto de la inversión de la hembra (Smirnov *et al.*, 1968); por su parte Hirshfield y Tinkle (1975), determinaron el esfuerzo reproductivo de acuerdo a la evolución de las estrategias reproductivas, definiéndolo como la proporción de energía total, adquirida en más de un intervalo de tiempo específico y biológicamente significativo que un organismo dedica a la reproducción, ya que el tamaño óptimo del huevo es proporcional a la relación en el tamaño y número de su descendencia, no consideran un incremento direccional del esfuerzo con la edad, ya que la edad por sí sola no es el factor más importante que afecta a la selección natural del esfuerzo reproductivo; en la teoría de las historias de vida se ha visto que el número y el tamaño de la descendencia producido en un evento reproductivo, ha sido

ajustado evolutivamente hacia el óptimo individual de adecuación, incluyendo las relaciones evolutivas con las condiciones ambientales (Stearns, 1992). Hay varias maneras en que un organismo puede aumentar su esfuerzo reproductivo, considerando a menudo la desviación de su energía hacia la reproducción a coste del crecimiento o mantenimiento del individuo, para las especies este desvío de recurso es limitado y un intento de aumentar el esfuerzo reproductivo a través de un aumento en el presupuesto de energía total al consumir una mayor cantidad de recursos, llevaría al aumento de la competencia intraespecífica, cuyo costo puede ser mayor que los beneficios, lo que implica un presupuesto fijo de la energía en el individuo. La morfología y la fisiología de la especie limitan la tasa a la que pueden alimentarse, la cantidad de energía que puede almacenar y que tan rápido pueden movilizar esas reservas, estas restricciones fisiológicas limitan el número de crías que pueden producir; para los poiquilotermos, la tasa de desarrollo va en función directa de la temperatura (Stearns, 1992).

Las hembras influyen en la calidad de la progenie a través de la elección de pareja, la cantidad de recursos que administran a cada huevo y la cantidad de cuidado paterno que otorgan, en algunas ocasiones las hembras también influyen en la calidad de las crías a través de la selección del ambiente post-natal; el primer ambiente que los reptiles experimentan es dentro del huevo y el ambiente del embrión está influenciado por su propio desarrollo y externamente por microambiente del huevo dentro de la hembra o dentro de un nido (Congdon *et al.*, 1995). Para los cocodrilos la anidación es el período más vulnerable en su vida, varios estudios han demostrado que existen seis factores principales que afectan negativamente el éxito de anidación (definido como el porcentaje de huevos fértiles en los nidos) y el éxito de eclosión (definido como el porcentaje de nidos que producen por lo menos una cría) de los cocodrilos: la fertilidad, la depredación, las temperaturas extremas, las condiciones de humedad, la erosión de los nidos y las perturbación de los nidos por parte de los humanos o de los animales. Las poblaciones de cocodrilos dependen del continuo éxito de anidación (Mazzotti, 1989) y la falla de la eclosión se puede asociar con la edad de las hembras (como hembras que anidan por primera vez, con nidadas pequeñas e infértiles); como lo descrito por Ferguson (1985), en los caimanes donde la infertilidad fue mayor para las hebras muy jóvenes y hembras muy mayores. El número de nidos es de utilidad como un indicador a largo plazo de la tendencia de la población, pero menos útil como una medida de corto plazo para la restauración de ecosistemas; ya que el fracaso de los nidos debido a las inundaciones por las lluvias podría ser más que compensado por el aumento de las tasas de crecimiento y la supervivencia de las crías de nidos exitosos; el crecimiento y la supervivencia de las crías son mejores indicadores del éxito de la restauración alternativa de los ecosistemas (Mazzotti, 1999).

El proceso de construcción del nido puede tardar varios días en completarse y no se iniciará hasta que la hembra está lista para depositar sus huevos, la hembra primero selecciona un sitio adecuado para anidar, puede investigar una serie de sitios en varias noches, incluso iniciar nidos de partida y luego abandonarlos si la hembra determine que es inadecuado. La disponibilidad de los sitios potenciales de anidación puede variar de un año a otro, esto depende de las condiciones climáticas, debido a la exposición de tierra que se localizan

durante las estaciones secas o la posibilidad de que en la época de lluvia puedan ser inundadas estas zonas, especialmente en años lluviosos; la primera evidencia de la construcción de nidos de tipo montículo puede incluir el rascado junto de la vegetación circundante, a menudo llamado un "pull" sucesivamente se observa más actividad de la construcción durante varios días, la hembra amontona la vegetación en un montículo rascado hacia atrás con sus patas traseras hacia el centro del sitio del nido (Bagwill *et al.*, 2009). En México la época de anidación para el *C. moreletii* descrita varía por autores comprende de mediados del mes de abril a septiembre y según Platt *et al.*, (2008) va de junio a mediados de septiembre para el caso de Belice. El apareamiento puede variar de un lugar a otro de acuerdo con las condiciones locales, siendo posiblemente más tardía en los lugares con mayor efecto de frentes fríos, como en el Norte (Casas *et al.*, 2011). De los estudios realizados con *C. moreletii* donde se mencionan aspectos de la anidación se cuentan con los trabajos de: Álvarez del Toro (1974), quien describió la ecología de anidación del *C. moreletii*; Casas *et al.*, (1986, 2011), López *et al.*, (2011), Escobedo *et al.*, (2011) y Villegas (2011), quienes mencionan aspectos de la anidación y el tamaño de los huevos para el caso de México y Platt *et al.*, (2008), quienes estudiaron la reproducción del cocodrilo de pantano en Belice. En cuanto a estudios comparando la anidación y la distribución latitudinal en cocodrilos algunos autores han mencionado esta relación como Thorbjarnarson (1989), quien menciona que es posible que las características de anidación puedan cambiar con el gradiente latitudinal; Casas (2003) con el *Crocodylus acutus*, observa una tendencia latitudinal en el inicio de la anidación, siendo más temprana a bajas latitudes y más tardía a altas latitudes; Simoncini *et al.*, (2009), quienes comparan los nidos de *Caiman latirostris* en el Sur del Continente Americano, determinando que el tamaño de la nidada aumenta con la latitud y Brazaitis y Watanabe (2011), mencionan una diferencia en el inicio de la anidación dependiendo la latitud en el *Alligator mississippiensis*. La identificación, cuidado y restauración de las zonas de anidación será una buena estrategia de conservación para las poblaciones del *C. moreletii*; además, el conocimiento de las características de la anidación y las relaciones climáticas de cada localidad podrá maximizar el éxito de eclosión de los huevos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La búsqueda de los nidos se realizó en la época de anidación de cada temporada, se dividió la distribución latitudinal del *C. moreletii* en zonas del norte, centro y sur con la finalidad de cubrir la distribución geográfica de la especie; el primer monitoreo fue en el año 2011 en la zona sur en la Laguna de las Ilusiones en Villahermosa, Tabasco a 18° 00' N de latitud; durante los años del 2012 y 2013 se monitoreó la zona norte en Tuxpam, Veracruz a 20° 54' N de latitud y la Laguna del Carpintero en Tampico, Tamaulipas a 22° 13' N latitud; además se contaron con registros de la zona centro de la distribución geográfica de la especie por parte de Villegas (2011) con nidos de Catemaco, Veracruz a 18° 26' N de latitud y de la zona sur de la distribución geográfica de la especie por parte de Platt *et al.*, (2008) con nidos de Belice a 17° 8' N de latitud.

Mediante caminatas en el día, se identificaron áreas potenciales de anidación (Figura 1) como los asoleaderos, huellas, rastros de cascarón de huevos de temporadas pasadas o la aglomeración de crías en la orilla; una vez identificado el nido se registró la geoposición con la ayuda de un GPS; se midieron las dimensiones del nido (Figura 1), con un flexómetro, la longitud del nido, su altura que se midió desde el suelo a la cima del nido, la distancia del centro del nido al cuerpo de agua más cercano, que generalmente se identificó como el camino que hace el cocodrilo al visitar el nido; se asignó un porcentaje al material de construcción del nido designado por apreciación del investigador para evitar el menor daño en la estructura del nido, con tres categorías: I) Material Orgánico, que involucra hojarasca y ramas; II) Material Inorgánico, como tierra y piedras y III) Basura, que es visto en hábitats contaminados o cercanos a asentamientos humanos.

Después de tomar las medidas del nido se procedió a la apertura del nido, localizando la cámara de huevos y evitando que los huevos giren de su posición para evitar la muerte del embrión, se registró la longitud y ancho de cada huevo con la ayuda de un vernier (0.01 mm), el peso de cada huevo se obtuvo con una balanza digital (0.1 gr) y mediante el conteo total de los huevos viables depositados se estableció el tamaño de la puesta, por último se observó la viabilidad de cada huevo con la presencia de la banda opaca (Figura 1), que es una medida indirecta del desarrollo del embrión (Ferguson, 1985), con la que se estableció la temporada de anidación de cada localidad con referencia al tiempo que tarda el desarrollo de los embriones descrita por Platt *et al.*, (2008) en un rango 61-100 días con un promedio  $75 \pm 11$  días, siendo un promedio similar a lo reportado por otros autores para el *C. moreletii*. Los ciclos climáticos de temperatura y precipitación de las localidades de estudio en México se obtuvieron al consultar los datos de las estaciones climáticas del Servicio Meteorológico Nacional de las estaciones más cercanas a las zonas de anidación, con un promedio de los registros de 30 años y para el caso de Belice los datos climáticos fueron obtenidos de la base del National Meteorological service Belize.

La comparación de los datos fue realizado con un análisis de varianza (ANOVA) entre las localidades de estudio con el promedio obtenido de las dimensiones de los huevos, la longitud, ancho, peso y el tamaño de la puesta; se realizó un análisis de correlación de Pearson para medir el grado de la relación entre las variables medidas de los nidos y de los huevos. Para comparar los ciclos de precipitación y temperatura en la época de anidación de las localidades de estudio, se efectuó un análisis de varianza de dos vías. Todas las pruebas se realizaron con ayuda del programa estadístico STATISTICA versión 10 y tomando en consideración significativa los datos con un  $\alpha \leq 0.05$  (Zar, 2010).



Figura 1.- Ubicación de zonas de anidación (A, B y C); Dimensiones de los nidos (D) y huevos del *Crocodylus moreletii* (E).

## RESULTADOS

La búsqueda de los nidos durante la temporada 2011 se trabajó en la región de Villahermosa, Tabasco a 18° 00' N de latitud en la Laguna de las Ilusiones, se localizaron 15 nidos de los cuales se pudo registrar las características de los nidos a 13 de ellos y para el registro de las dimensiones de los huevos se utilizaron de 10 nidos, debido a que los nidos restantes fueron depredados o eclosionaron antes de poder tomar las medidas deseadas.

En la temporada de anidación del año 2012 se realizó la búsqueda de nidos en la región de Tampico, Tamaulipas a 22° 13' N latitud en la Laguna del Carpintero, en donde se encontraron restos de cascarón de un nido y otro nido que fue saqueado, en el cual la hembra y el macho todavía permanecían resguardando el nido; durante esta temporada también se realizó la búsqueda de nidos en la región de Tuxpam, Veracruz a 20° 54' N de latitud; encontrando 3 nidos activos.

Para la última temporada de anidación en el año 2013 se volvió a la Laguna del Carpintero, Tamaulipas dos semanas antes de la fecha de la temporada pasada para revisar los nidos encontrados, pero lamentablemente esta zona había sido alterada al estar siendo construido un parque por parte del Gobierno de Tampico y no se apreciaba que la hembra o el macho estuvieran cerca a este sitio como el año pasado ni alguna señal de otro nido; sin embargo, se pudo localizar en la zona sur de la laguna restos de nidos de temporadas pasadas y un nido activo (Figura 2) del cual se pudo obtener los datos deseados, también para esta temporada se localizaron 3 nidos más en el municipio de Tuxpam en diferente zona de la temporada pasada.



Figura 2.- Hembra de *Crocodylus moreletii* protegiendo su nido, Laguna del Carpintero, Tampico 2013.

### Material de Construcción de los Nidos

En cuanto a la comparación del material de construcción de los nidos se puede observar en la Figura 3, que las hembras utilizan preferentemente materia orgánica (hojarasca y ramas) para la construcción de los nidos; durante el monitoreo se observó que el material de construcción puede estar influenciado por su ambiente, ya que las hembras al no tener suficiente material pueden utilizar otro tipo de material que se encuentre cercano al sitio escogido para la anidación, esto es el caso observado en la Laguna de las Ilusiones que se encuentra en medio de la ciudad, en un ambiente contaminando y fragmentado y siendo en esta localidad donde se registró nidos con algún porcentaje de basura, quizá amontonado dentro de la hojarasca que la hembra junto para la construcción del nido; otro caso fueron los restos de un nido de la Laguna del Carpintero en Tampico (temporada 2012) el cual estaba hecho de ramas de diferentes tamaños y algunos fragmentos de vidrio; estos materiales alternos siempre se encontraron en menor medida que el material orgánico, esto puede representar una respuesta plástica en la utilización de material cercano a la construcción del nido al intentar que el nido tenga un tamaño adecuado para la puesta de los huevos.

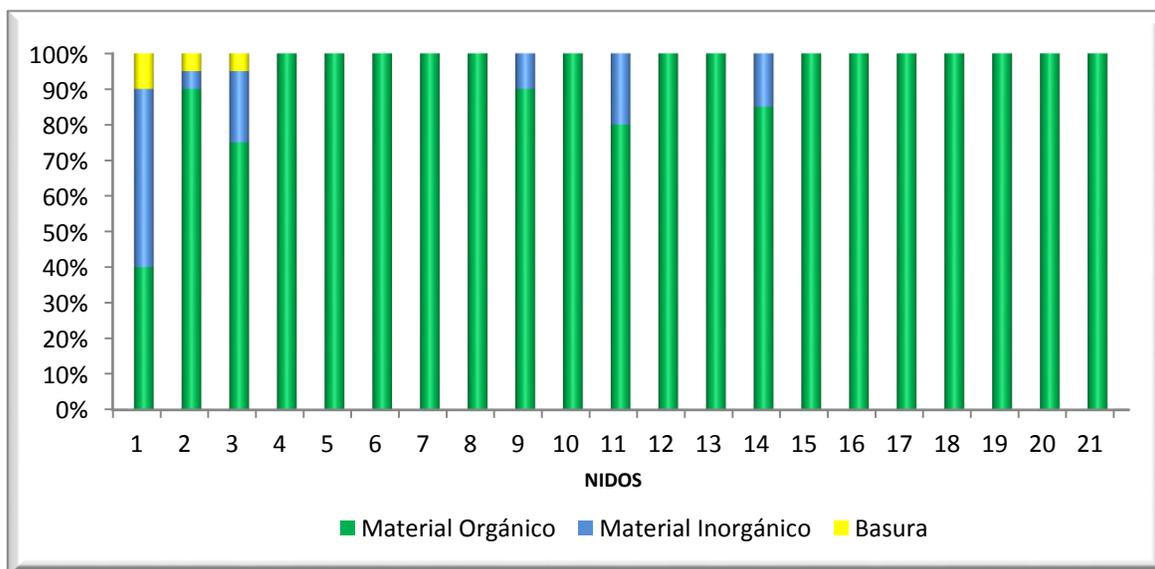


Figura 3.- Porcentaje de material de construcción de los nidos de *Crocodylus moreletii*, localizados durante las temporadas de los años 2011, 2012 y 2013.

### **Características de los Nidos**

En cuanto a las características medidas de los nidos se obtuvo un promedio  $\pm$ I.C. de la longitud de nido de  $185.22 \pm 24.32$  cm, una altura promedio de  $45.10 \pm 3.87$  cm y una distancia promedio entre el nido y agua de  $9.05 \pm 3.35$  m; no se encontró alguna correlación estadísticamente significativa entre las variables medidas (Tabla 2); mediante el análisis de varianza (ANOVA) se identificó que existen diferencias significativas en la comparación de la longitud de los nidos en las distintas localidades ( $F_{4,23}=9.7426$ ,  $P=0.00009$ ), sin embargo los atributos de la altura del nido y la distancia entre el nido y el agua no presentan diferencias a lo largo de su distribución latitudinal de las localidades de estudio ( $F_{4,23}=0.09089$ ,  $P=0.98439$ ;  $F_{4,23}=1.5368$ ,  $P=0.22476$ , respectivamente), sin embargo se debe considerar que las dimensiones de los nidos podrán verse influenciadas por las condiciones locales del hábitat, el nivel de descomposición de la materia orgánica, la madurez de la hembra, la topografía de la zona y otras variables que no fueron consideradas.

### **Características de los Huevos**

La información de las dimensiones de los huevos por nido se resume en la Tabla 1, donde se presentan los promedios con sus intervalos de confianza.

El monitoreo de la anidación en la temporada de anidación del año 2011 en la Laguna de las Ilusiones se pudo obtener información de huevos depositados en 10 nidos y el promedio  $\pm$ I.C. respecto al tamaño de puesta fue de  $31.6 \pm 4.05$  huevos/nido, la longitud promedio de los huevos fue de  $66.3 \pm 0.32$  mm, un ancho promedio de  $41.03 \pm 0.19$  mm y un peso promedio de  $59.55 \pm 0.79$  gr. En cuanto a la región de Tuxpam se localizaron 6 nidos en las temporadas de anidación de los años del 2012 y 2013, con un promedio  $\pm$ I.C. del tamaño de puesta fue de  $34.67 \pm 9.43$  huevos/nido, con una longitud promedio de los huevos de  $68.1 \pm 0.40$  mm, un ancho promedio de  $42.81 \pm 0.2$  mm y un peso promedio de  $72.57 \pm 1.13$  gr. Para la Laguna del Carpintero en la temporada de anidación del 2013 se localizó un nido con un tamaño de puesta de 34 huevos, con una longitud promedio de los huevos de  $66.18 \pm 0.62$  mm, un ancho promedio de  $41.24 \pm 0.30$  mm y un peso promedio de  $69.88 \pm 1.40$ .

Tabla 1.- Promedios con intervalo de confianza de los huevos encontrados en cada nido y promedios con intervalo de confianza de los huevos de *Crocodylus moreletii* reportados para Belice y Catemaco \*.

LOCALIDAD	TEMPORADA DE ANIDACIÓN	LATITUD	NIDO	# HUEVOS VIABLES	LONGITUD mm	ANCHO mm	PESO gr	
*BELICE	1992-1995	17° 8' N	73	25	68.80 ±4.10	41.1 ±1.80	69.94 ±9.40	
	2011	18° 0' N	1	31	63.98 ±0.60	41.93 ±0.38	59.04 ±1.19	
	2011	18° 0' N	2	37	68.12 ±0.68	39.78 ±0.24	57.96 ±1.77	
	2011	18° 0' N	3	24	67.15 ±1.15	40.76 ±0.72	61.30 ±1.69	
	LAGUNA DE LAS ILUSIONES	2011	18° 0' N	4	22	65.45 ±1.20	42.87 ±1.05	65.66 ±2.11
		2011	18° 0' N	5	33	67.74 ±0.53	40.67 ±0.20	62.82 ±1.04
		2011	18° 0' N	6	40	67.14 ±0.53	40.81 ±0.14	64.25 ±0.71
		2011	18° 0' N	7	36	62.46 ±0.72	39.10 ±0.24	48.48 ±1.24
		2011	18° 0' N	8	28	66.53 ±1.08	42.09 ±1.04	57.23 ±3.79
		2011	18° 0' N	9	32	66.81 ±0.98	41.38 ±0.34	56.72 ±1.85
2011		18° 0' N	10	30	67.56 ±1.10	42.15 ±0.28	64.75 ±2.57	
*CATEMACO	2008	18° 26' N	6	31.5	69.23 ±3.50	44.52 ± 1.40	98.16 ± 15.7	
TUXPAM	2012	20° 51' N	1	24	67.29 ±0.88	40.75 ±0.86	58.20 ±0.73	
	2012	20° 52' N	2	31	69.03 ±1.58	42.58 ±0.43	73.25 ±2.86	
	2012	20° 52' N	3	42	69.42 ±0.66	44.04 ±0.18	76.65 ±2.49	
	2013	20° 54' N	4	32	64.88 ±0.85	42.13 ±0.28	67.15 ±0.93	
	2013	20° 54' N	5	48	69.21 ±0.64	43.77 ±0.17	79.50 ±0.84	
	2013	20° 54' N	6	30	67.63 ±0.48	42.17 ±0.20	72.32 ±0.69	
LAGUNA DEL CARPINTERO	2013	22° 13' N	1	34	66.18 ±0.62	41.24 ±0.30	69.88 ±1.40	

En los datos obtenidos de los huevos de los nidos, se observó que el peso de los huevos se relaciona positivamente con su longitud ( $r=0.51$ ,  $P<0.001$ ,  $N=554$ ) y su ancho ( $r=0.58$ ,  $P<0.001$ ,  $N=554$ ), también se relacionó positivamente el peso de la nidada con el tamaño de puesta ( $r=0.91$ ,  $P<0.001$ ,  $N=17$ ). En la comparación de las dimensiones de los huevos entre las zonas de estudio a lo largo de la distribución latitudinal del *C. moreletii*, en la Figura 4 se presentan los promedios de cada localidad de estudio, donde se aprecia la similitud de los atributos con excepción del ancho y peso de los huevos de Catemaco, que estadísticamente difieren mediante el análisis de varianza (ANOVA) (Tabla 3) y con el método de la diferencia significativa honesta de Tukey (DSH), este resultado es debido a la cantidad de precipitación presente en esta zona (Figura 6), lo que altera el peso y el ancho de los huevos. La similitud en el tamaño de los huevos puede deberse a la inercia filogenética dentro de la especie sin diferencias de sus atributos entre poblaciones y las diferencias expresadas pueden ser atribuidas a la adecuación de la hembra o factores locales.

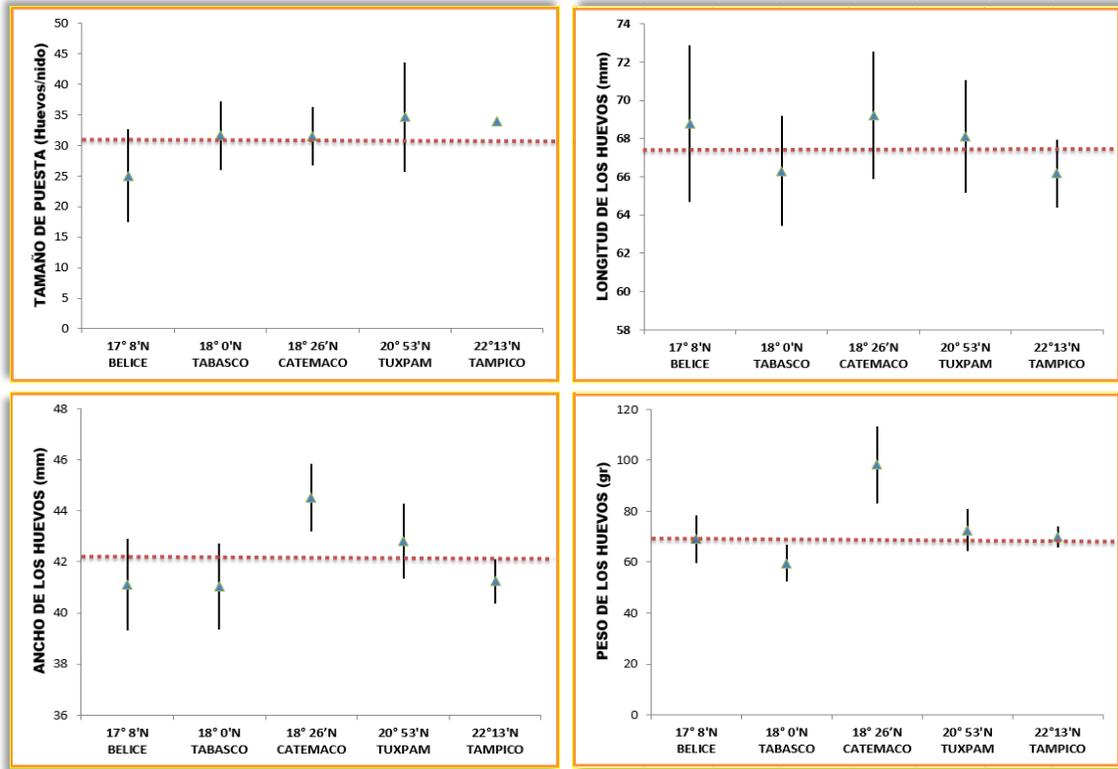


Figura 4.- Grafica de los promedios con rangos de las características de los huevos de cada localidad de estudio de la distribución latitudinal del *Crocodylus moreletii*, (Belice n=73, Tabasco n=10, Catemaco n=6, Tuxpam n=6 y Tampico n=1); la línea punteada indica el promedio poblacional determinado de cada atributo.

Tabla 2.- Correlación de Pearson de los atributos medidos de la anidación del *Crocodylus moreletii*.

CORRELACIÓN DE PEARSON P<0.05, Nidos N=23; Huevos N=554; Nidos y Huevos N=18		NIDOS			HUEVOS			
		LONGITUD cm	ALTURA cm	DIST. ENTRE NIDO Y AGUA m	TAMAÑO DE PUESTA	LONGITUD mm	ANCHO mm	PESO gr
NIDOS	LONGITUD cm	1	0.3820 p=.144	-0.4400 p=.088	0.3678 p=0.161	0.2647 p=0.322	0.4834 p=0.058	0.6343 p=0.008
	ALTURA cm		1	-0.1354 p=.617	0.5911 p=0.016	0.0933 p=0.731	0.3437 p=0.192	0.2906 p=0.275
	DIST. ENTRE NIDO Y AGUA m			1	0.0239 p=0.930	-0.2322 p=0.387	-0.6779 p=0.004	-0.5594 p=0.024
HUEVOS	TAMAÑO DE PUESTA				1	0.2928 p=0.271	0.2072 p=0.441	0.3793 p=0.147
	LONGITUD mm					1	0.4851 p=0.057	0.5148 P<0.001
	ANCHO mm						1	0.5811 P<0.001
	PESO gr							1

Tabla 3.- Análisis de varianza de los atributos medidos de la anidación del *Crocodylus moreletii* de las localidades de estudio a lo largo de su distribución latitudinal.

<b>ANOVA</b>	<b>F</b>	<b>P-valor</b>
# HUEVOS, $F_{(4, 19)}$	0.582746	0.678872
LONGITUD HUEVOS mm, $F_{(4, 19)}$	1.634483	0.206753
ANCHO HUEVOS mm, $F_{(4, 19)}$	7.86015	0.000649
PESO HUEVOS gr, $F_{(4, 19)}$	16.13095	<0.000
LONGITUD NIDO cm, $F_{(4, 23)}$	9.7426	0.00009
ALTURA NIDO cm, $F_{(4, 23)}$	0.09089	0.98439
DISTANCIA ENTRE NIDO Y AGUA m, $F_{(4, 23)}$	1.5368	0.22476

### **Relación entre los Nidos y los Huevos**

En cuanto a la relación del tamaño del nido y las características de los huevos, se encontró que el tamaño de la puesta tiene una relación positiva con la altura del nido ( $r=0.59$ ,  $P=0.016$ ,  $N=18$ ); el peso promedio de los huevos se relaciona con la longitud del nido ( $r=0.6343$ ,  $P=0.008$ ,  $N=18$ ) y la distancia entre el nido y el agua ( $r=-0.56$ ,  $P=0.024$ ,  $N=18$ ); además, la distancia entre el nido y el agua también se relaciona negativamente con el ancho de los huevos ( $r=-0.6779$ ,  $P=0.004$ ) Figura 5. Estas características pueden estar influenciadas por presiones locales y la energía asignada a la reproducción por parte de la hembra, lo que se verá reflejada en el tamaño de los huevos y la construcción del nido, por lo que a un cierto tamaño de puesta y peso de los huevos será necesario un nido con las características estructurales necesarias para el desarrollo adecuado de los embriones. Las características de los huevos y la estructura del nido puede ser una estrategia de cuidado parental del *C. moreletii*, ya que al tener una puesta grande y mayor inversión energética en el peso de los huevos, la hembra construye un nido con las características adecuadas y a una determinada distancia del agua para su cuidado, ya que podrá enfrentar rápidamente a los depredadores, pero a una distancia adecuada para evitar la inundación del nido, ya que el fracaso en la anidación representaría una pérdida de su energía; también se debe señalar que estos atributos pueden verse influenciados por las condiciones físicas y la disposición de lugares adecuados de anidación en el hábitat del cocodrilo.

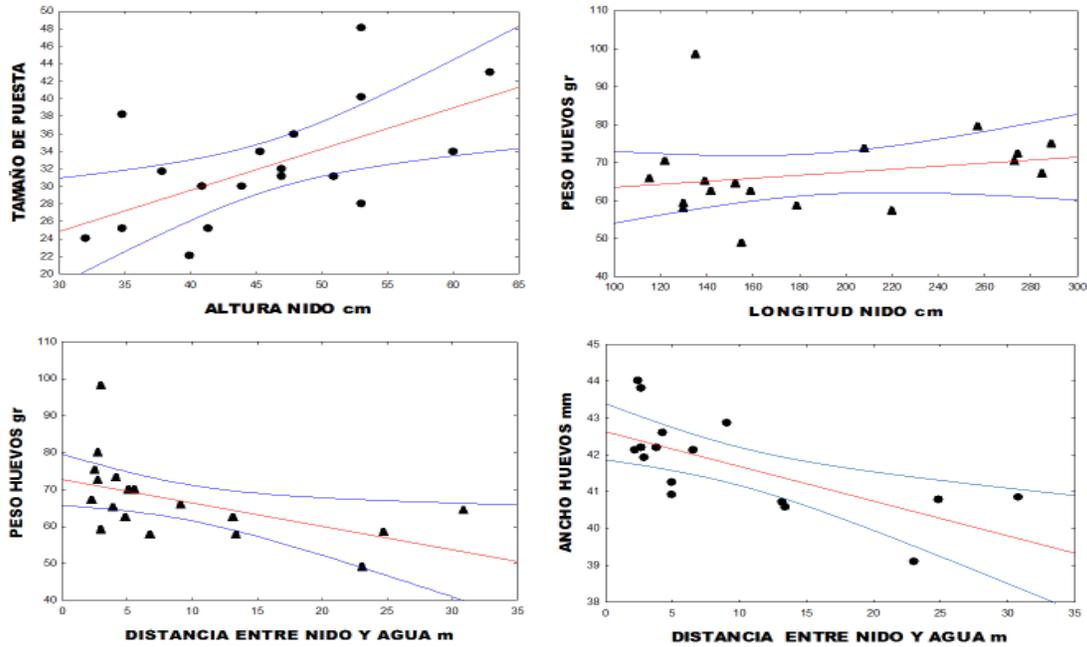


Figura 5.- Correlación de las dimensiones de los huevos y las dimensiones de los nidos del *Crocodylus moreletii*, grafica A)  $r=0.5911$ ,  $P=0.016$ ,  $N=18$ ; B)  $r=0.6343$ ,  $P=0.008$ ,  $N=18$ ; C)  $r=-0.5594$ ,  $P=0.024$ ,  $N=18$ ; D)  $r=-0.6779$ ,  $P=0.004$ .

### Ciclos de Temperatura y Precipitación

Con respecto a los datos de precipitación y temperatura en la Figura 6, se presentan los ciclos climáticos de las localidades de estudio, donde se puede observar el aumento en los valores a mediados del mes de mayo, lo que coincide con el inicio de la época de anidación del *C. moreletii* descrita en la literatura y refuerza la relación mencionada entre la precipitación, la temperatura y la época reproductiva. Aunque para la identificación del periodo completo de la temporada de anidación en cada localidad de estudio es necesario un trabajo más extenso y particular, es posible tener una idea aproximada mediante la fecha en que son encontrados los nidos y el desarrollo embrionario determinado indirectamente por la banda opaca y el tiempo promedio que tardan los embriones para su desarrollo ( $75 \pm 11$  días), además en algunos de los nidos registrados en esta investigación en Tuxpam y Villahermosa, se observó el inicio de la eclosión de algunas crías y el llamado a su madre; tomando esto en cuenta y relacionándolo con los ciclos climáticos, se puede establecer la estrecha relación entre la temporada de anidación del *C. moreletii* y el ciclo de temperatura y precipitación como se ha mencionado.

Mediante un análisis de la varianza de dos vías (ANOVA), se comparó los promedios de los ciclos climáticos en los meses de anidación del *C. moreletii*, entre los diferentes sitios de estudio, mostrando diferencias estadísticas entre los ciclos de temperatura ( $F_{4,16}=3.34$ ,  $P=0.036$ ) y precipitación ( $F_{4,16}=7.75$ ,  $P=0.0011$ ); sin embargo, entre las localidades se mantienen una similitud en el inicio del aumento de los ciclos y es posible que la influencia latitudinal no sea suficiente para que exista diferencias en los atributos de anidación del *C. moreletii* causadas por el gradiente de su distribución latitudinal.

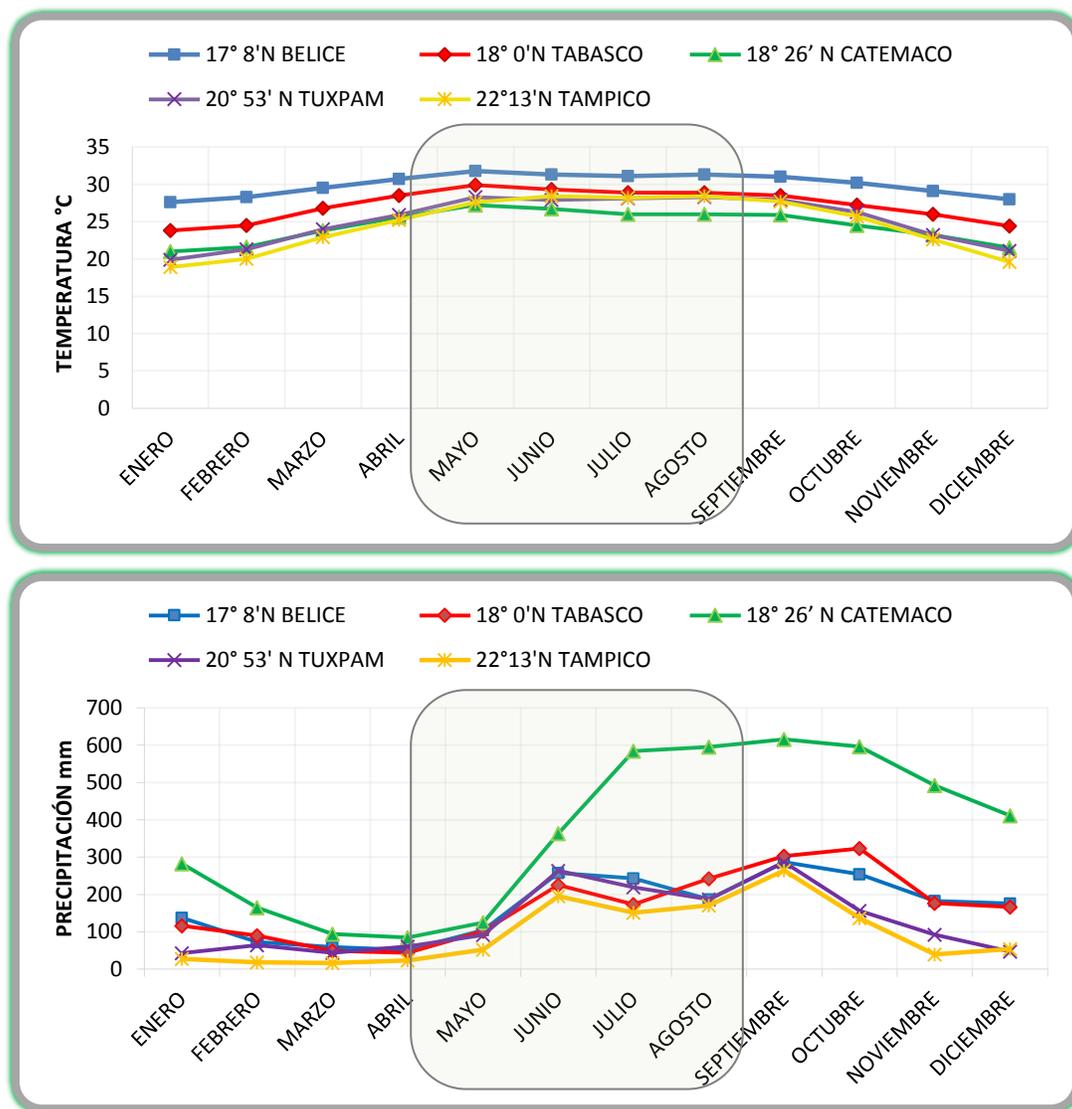


Figura 6.- Ciclo de Temperatura y ciclo de Precipitación de las localidades de estudio del *Crocodylus moreletii* a lo largo de su distribución latitudinal; climas promedio de registro de 30 años. El área sombreada representa el periodo de anidación mencionado en la literatura y determinado para las localidades.

## DISCUSIÓN

### Material de construcción del nido

El material de construcción de los nidos, se observó que la materia orgánica siempre se encuentra en mayor proporción, este resultado concuerda con lo mencionado por Álvarez del Toro (1974), Platt *et al.*, (2008), López *et al.*, (2011) y Villegas (2011) para los nidos de *C. moreletii*; siendo posible que la elección de este material sea para la obtención de calor dentro de la cámara de los huevos mediante la descomposición de la materia orgánica, como lo describe Ferguson (1985) y Magnusson *et al.* (1990), por parte de López *et al.*, (2011) consideran que la hembra de *C. moreletii* podría controlar la cantidad de material de construcción para modificar la temperatura del nido, además se sabe que la materia orgánica ayuda al incrementar la retención de humedad dentro de los nidos como lo menciona Mazzotti (1989), siendo estos factores cruciales para un adecuado desarrollo embrionario. Sin embargo hay que considerar que la elección del material de nido dependerá de la disponibilidad del tipo de material en el sitio de anidación (Casas y Rogel, 1986), ya que en zonas de anidación con asentamiento humanos cercanos se puede localizar basura en el hábitat del cocodrilo y su utilización en la construcción del nido, como lo visto en esta investigación en la Laguna de las Ilusiones y la Laguna del Carpintero, además de lo reportado por López *et al.*, (2011). El *C. moreletii* puede expresar una estrategia reproductiva en la elección del material para la construcción del nido y como consecuencia al no contar con suficiente cantidad de materia orgánica utiliza lo que se encuentre cercano para aumentar el tamaño del nido; ya que además de la basura encontrada en los nidos se observó que también utilizan tierra, arena y algunas ramas de tamaño grande similar a lo reportado por Casas y Rogel (1986), Platt *et al.*, (2008), López *et al.*, (2011) y Villegas (2011); asimismo en la literatura se ha mencionado la utilización de distintos materiales encontrados en los nidos de *C. moreletii*, como lo reportados por Platt *et al.*, (2008) quienes registraron un nido con restos de conchas de caracol manzana (*Pomacea bridgesii*) y otro nido sobre restos en descomposición de Palma de Corozo (*Orbignya cohune*); además de los reportes de distintos materiales en la construcción del nido de *C. moreletii* informan de estrategias anidatorias que implementa al no contar con las condiciones adecuadas, como nidos flotantes reportado por Platt (2008) y Escobedo *et al.*, (2011), y nidos enterrados en un agujero poco profundo excavado en el suelo de arcilla reportado por Platt *et al.*, (2008), similar a las observaciones en el Zoológico del Bronx con los cocodrilos *Alligator sinensis*, *C. rhombifer*, *C. siamensis* y *Tomistoma schlegelii*, donde todas las especies anidan construyendo montículos de materia orgánica y al ser privadas de material orgánico las hembras excavaron un agujero en cualquier sustrato que está disponible para depositar sus huevos y cubiertos con el mismo sustrato (Brazaitis y Watanabe, 2011); estos reportes pueden ser considerados como evidencia de la plasticidad en la anidación del *C. moreletii*. Ferguson (1985) determino algunos de los factores que influyen en la construcción del nido, estos factores pueden incluir las interacciones sociales con otros animales, el tipo de vegetación, la proximidad del nido al agua, la temperatura, los grados de inclinación, la altura por encima del nivel de agua y la exposición solar. El sitio adecuado para la anidación es un factor crucial y la disponibilidad de hábitat de anidamiento adecuado es un factor limitante en la expansión de la población de cocodrilos (Joanen, 1969; Brazaitis *et*

al., 1998; Ryberg *et al.*, 2002), la competencia por los sitios de anidación aumenta cuando no hay disponibilidad de lugares o material para la construcción; Blake y Loveridge (1987), reportan esta conducta de competencia con la especie *C. niloticus* en condiciones de cautiverio, en donde se incrementa la competencia así como agresividad de la hembras y observaron que las hembras pueden escavar y destruir los huevos de otra hembra; además, informan de una doble anidación de una hembra que abandono su primer nido con huevos fértiles y comenzó a defender un nuevo sitio de anidación ignorando completamente el anterior; esta doble anidación también ha sido documentada por Whitaker y Whitaker (1984) en el *Crocodylus palustris*. Estas conductas de los cocodrilos pueden ser consideradas como estrategias reproductivas, ya que al no tener las condiciones óptimas en su hábitat para la anidación utilizan materiales sustitutos para mejorar las probabilidades de eclosión de las crías y en condiciones de cautiverio y contar con la condiciones adecuadas para la anidación las hembras pueden anidar más de una vez en la misma temporada.

### **Características de los Nidos de *Crocodylus moreletii***

En cuanto a la estructura del nido se debe considerar que las dimensiones de los nidos son atributos dependientes de las condiciones del hábitat, la topografía, la experiencia de anidación de la hembra y la competencia por los sitios de anidación; además, el material de construcción influye en las dimensiones del nido y pueden variar en una misma zona.

La comparación de la medición de la longitud del nido en las localidades de estudio a lo largo de su distribución latitudinal, mostro una diferencia estadística ( $F_{4,23}=9.7426$ ,  $P=0.00009$ ), debido quizás al arrastre de la hojarasca que hace la hembra al visitar el nido; pero en cuanto a la altura y la distancia entre el nido y el agua no se encontró diferencia entre las localidades de estudio, estos atributos pueden ser similares como una estrategia intentando evitar la inundación del nido, debido que la hidrología es un factor que influyen en la ecología de la anidación de los cocodrilos, afecta su supervivencia (Joanen y McNease, 1989; Thorbjarnarson, 1994), y las hembras responden a la fluctuación de los niveles de agua poniendo huevos en los niveles superiores dentro del nido (Kushlan y Kushlan, 1979), pero manteniéndolos cerca de la orilla para su protección. La mortalidad de los huevos de *C. moreletii* por inundación ha sido reportado por Platt *et al.*, (2008) en Belice y por Villegas (2011) en Catemaco Veracruz; la mortalidad por inundación del nido es un aspecto crucial en la dinámica de las poblaciones de cocodrilos, como en *A. mississippiensis* Kushlan y Jacobsen (1990), determinaron que el éxito anidación en los Everglades, queda restringido principalmente por la mortalidad de los huevos debido a las inundaciones por las fluctuaciones del nivel de agua, ya que los huevos de los cocodrilos son susceptibles a los cambios de humedad, a bajos niveles la capa de la membrana se seca y marchita, por lo tanto lleva al embrión a la muerte y en condiciones mayores de humedad, los poros grandes del huevo son letales (Ferguson, 1985). Al respecto de la distancia entre el nido y el agua, un factor que puede altera esta relación es la fragmentación del hábitat se

sabe que la destrucción del hábitat modifica aspectos ecológicos de las poblaciones de cocodrilos (Casas y Aguilar, 2007; López *et al.*, 2011), esto se observa en la Laguna de las Ilusiones y la Laguna del Carpintero, en donde las lagunas se encuentran en medio de la ciudad limitando a las poblaciones de cocodrilos en sus sitios de anidación.

Por otra parte, se observó la defensa de dos nidos por parte de las hembras (Figura 2), en los nidos encontrados en la Laguna del Carpintero, un hábitat con frecuente paso de personas en el perímetro de la laguna y en donde la hembra salía del agua a defender su nido; esta conducta es semejante a lo determinado por Kushlan y Kushlan (1980), con *A. mississippiensis*, encontrando una respuesta diferencial en la intensidad de la agresión dependiendo el tipo y la experiencia que tenga la hembra de la amenaza hacia el nido; Blake y Loveridge (1987), mencionan que la defensa agresiva del nido a la presencia humana en vida silvestre es poco frecuente pero en condiciones de cautiverio se ha documentado el ataque a maniqués. Debido al paso frecuente de personas en la Laguna del Carpintero, las hembras mostraban este comportamiento de agresividad a las personas cercanas a sus nidos y por lo que no se registró esta conducta en Tuxpam siendo una zona de difícil acceso con bote o caminando.

### **Características de los Huevos de *Crocodylus moreletii***

El tamaño de la puesta puede estar limitado dentro de los linajes de manera que no es posible una variación (Stearns, 1992), esto se observa en los resultados del tamaño de puesta registrado en los diferentes sitios de estudio de la anidación del *C. moreletii*, donde estadísticamente son similar a lo largo de su distribución latitudinal; esto no quiere decir que el número se mantenga constante en todos los nidos, ya que puede existir variación dentro de un rango, en misma población o hábitat. En esta investigación se encontraron nidos que contenían de 22 a 48 huevos, resultado similar a lo reportado por López *et al.*, (2011) quienes encontraron nidos con 14 a 44 huevos y Villegas (2011) quien registro puestas de 22 a 35 huevos por nido, contrario a lo indicado por Casas y Rogel (1986) reportan nidadas de 11 a 52 huevos por nido, al igual que Platt *et al.*, (2008) quienes encontraron nidos de 9 a 42 huevos y Casas *et al.*,(2011) en un cautiverio donde tenían nidos desde 6 a 50 huevos por nido; sin embargo el promedio determinado en cada investigación se mantiene dentro de la media poblacional de  $31.35 \pm 3.82$  huevos por nido, que es parecido al promedio reportado por Thorbjarnarson (1996). Stearns (1992), menciona que las diferencias en el tamaño de la puesta pueden deberse a diferencias en la edad y el rendimiento fisiológico el cual se ve afectado por la cantidad de comida, la temperatura y los parásitos; Ferguson y Joanen (1983), observaron huevos grandes, infértiles, de doble yema o muy pequeños, estos huevos anormales de cocodrilos son usualmente puestos al inicio o final de la ovoposición y comúnmente son nidos de hembras jóvenes; el tamaño de la puesta también puede estar restringido fisiológicamente, ya que los cocodrilos invierten considerablemente sus recursos energéticos en las crías y algunas veces es insuficiente para reproducirse cada año (Ferguson, 1985), las hembras agotan sus

niveles de calcio, lípidos y proteínas en los huevos de cada nido y en muchas especies tardan todo un año en recobrar sus niveles (Grenard, 1991); como por ejemplo en el *A. mississippiensis* una nidada de 40 huevos con un peso de 60 gr cada huevo causa una reducción considerable en el almacenamiento de lípidos, proteínas, y las reservas de calcio en los huesos de las hembras; en el caso de cautiverio, las hembras aparentemente pueden reponer estas perdida y anidar todos los años (Lance, 1986). Otro factor a considerar son las limitaciones físicas, Congdon y Gibbons (1987) presentan evidencia de que la estructura pélvica en tortugas (*Chrysemys picta* y *Deirochelys reticulada*) que limita el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos, esta limitación estructural se puede considerar como un compromiso adaptativo resultado de la acción de la selección; por otra parte se sabe que en las aves el tamaño de la puesta óptimo en su adecuación va en respuesta a la flexibilidad del suministro de alimentos, así mismo, la morfología y la fisiología de la hembra limita la tasa a la que pueden alimentarse, la cantidad de energía que puede almacenar y que tan rápido pueden movilizar esas reservas, estas limitaciones fisiológicas restringen el número de crías que pueden producir (Stearns, 1992); sin embargo, un organismo podría aumentar la proporción de energía dedicada a la reproducción, al sacrificar el crecimiento y mantenimiento del presupuesto total de energía (Hirshfield y Tinkle, 1975). El tamaño óptimo de la puesta está relacionado con el tamaño de los huevos, este *trade-off* es central en el entendimiento de la evolución de las historias de vida, donde la asignación de energía entre dos o más funciones que compiten por el mismo recurso dentro de un individuo (Williams, 1966; Stearns, 1992).

En cuanto a los resultados de la relación de las dimensiones de los huevos, el peso obtuvo una relación positiva con su longitud y su ancho en los huevos de *C. moreletii*, este resultado fue similar a lo reportado por Casas y Rogel (1986), quienes señalan una relación donde los huevos más anchos son los más pesados, contrario a lo reportado por Villegas (2011), donde el ancho no tuvo relación con los huevos más pesados pero si con los más ligeros, señala también, que es posible que el tamaño y peso de los huevos varía debido a factores ambientales (humedad en el ambiental y en los nidos) y los huevos más hidratados tienden a ser más largos, lo que podría modificar las dimensiones de los huevos en Catemaco. En esta investigación se obtuvo una relación positiva del tamaño de la puesta y el peso de la nidada, por lo que a un mayor número de huevos mayor es el peso de la nidada, similar a lo identificado por Thorbjarnarson (1996), quién además señala una tendencia en donde las hembras grandes, tienen un tamaño de puesta grande y el peso de la nidada es grande. Es posible que al asignar una mayor cantidad de energía en el peso y el ancho de los huevos la hembra de *C. moreletii* proporcione un nido de tamaño adecuado para el óptimo desarrollo de los huevos y dedique una protección proporcional a su energía invertida; como lo propone Thorbjarnarson (1996), quien señala que los costos asociados a la reproducción de los cocodrilos (defensa del nido, abrir el nido, protección de las crías), puede alterar la relación entre la masa del huevo y el tamaño del nido; sin embargo, hay que considerar que la asignación energética hacia los huevos puede variar debido a presiones locales de selección (Fleming y Gross, 1990). Casas y Rogel (1986) mencionan que el número de huevos y el peso promedio de los mismos por nidada puede variar en función del estado nutricional de la hembra al momento de la anidación, la densidad poblacional y la competencia.

En los resultados de la comparación de las dimensiones de los huevos de *C. moreletii* a lo largo de su distribución latitudinal, se determinó que no había diferencias estadísticamente significativas al excluir el ancho y peso de la zona de Catemaco, ya que las diferencias en esta zona fueron ocasionadas por la de humedad en los nidos debido a la cantidad de precipitación, debido a que el líquido dentro del huevo es un factor que interviene en el peso (Webb *et al.*, 1987; Lutz y Dunbar-Cooper, 1984), y considerando que la cantidad de precipitación es mayor que las otras localidades de estudio durante la época de anidación, es posible que la humedad de los nidos y del ambiente afecte estos atributos; la cantidad de precipitación pluvial en Catemaco provoca la mortalidad de los huevos y nidadas completas en esta zona de Catemaco (Com. Per. Villegas, 2013). El promedio de la longitud de los huevos se mantuvo similar en la distribución latitudinal, teniendo la media poblacional de  $67.7 \pm 1.41$  mm, este valor se ajusta con el promedio reportado por Álvarez del Toro (1974), Casas y Rogel (1986), Platt *et al.*, (2008) y Villegas (com. Per., 2013); la media poblacional obtenida para el ancho del huevo fue de  $42.1 \pm 1.52$  mm, parecido a lo reportado por Casas y Rogel (1986), Platt *et al.*, (2008) y la media poblacional para el peso de los huevos fue de  $73.8 \pm 14.46$  gr, similar a lo reportado por Casas y Rogel (1986), Thorbjarnarson (1996) y Platt *et al.*, (2008). Thorbjarnarson (1996) considera que el tamaño del huevo, el tamaño de la puesta y la masa de la puesta mantienen una correlación positiva con el tamaño de la hembra en un nivel intraespecífico; de igual forma Reiss (1989), concluye que a una escala intraespecífica la inversión reproductiva incrementa con la masa corporal de la hembra debido a que hembras grandes dedican menos energía a crecer en comparación de los individuos pequeños; Thorbjarnarson (1994), observó que la inversión en reproducción en el *Caiman crocodilus* (medida por el peso de la puesta) aumentó en términos relativos y absolutos a medida que las hembras iban creciendo; por lo que el tamaño del huevo es muy representativo del contenido de energía del huevo, la composición química y por lo tanto de la inversión de la hembra (Smirnov *et al.* 1968), esta energía destinada hacia la reproducción aumentará la adecuación de las crías y de la hembra, ya que los huevos grandes producen crías grandes (Ferguson, 1985; Janzen, 1993), y el éxito reproductivo de la hembra se ve afectado no solamente por número de huevos por nido, sino también del tamaño de las crías (Campos y Magnusson, 1995); las crías grandes presuntamente tendrían una ventaja en términos de supervivencia (Janzen, 1993), pero con un costo para la fecundidad de las hembras; el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos puede permanecer similar a lo largo de la distribución de la especie producto de una estrategia evolutivamente estable, donde la asignación de la energía de la hembra se diversifica desde el apareamiento, defensa de territorio, el tamaño de los huevos, tamaño de la puesta y el cuidado parental (Congdon y Gibbons, 1987), y las diferencias encontradas pueden ser debido a presiones locales, como la precipitación pluvial en Catemaco.

## Clima y Anidación

La temporada de anidación del *C. moreletii* ocurre cuando se dan los aumentos de temperatura y precipitación en el año, lo que aumenta la probabilidad de eclosión de las crías; en la comparación de las temperaturas medias de las localidades de estudio en la época reproductiva, con el análisis estadístico ANOVA de dos vías, se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ( $F_{4,16}=3.34$ ,  $P=0.036$ ); sin embargo, la distribución del *C. moreletii* se mantiene restringida a zonas con clima templado y no se encuentre más allá de los límites de los trópicos, con ciclos de temperatura ambiental similar a lo largo de su distribución; en esta investigación se consideraron localidades de anidación que se encuentran dentro del trópico que van desde los 17°N en Belice a los 22°N en Tamaulipas; Lance (1986), menciona que en las regiones ecuatoriales la temperatura se mantiene similar a lo largo del año y el detonante para la reproducción se da con los cambios en los niveles de ríos o lagos. Al igual que en el *C. moreletii*, Simoncini *et al.*, (2011) estudiaron los efectos latitudinales en la reproducción con el *Caiman latirostris* y no observaron relación entre la puesta de nidos y la temperatura ambiental debido a la similitud de las latitudes de su distribución de esta especie; sin embargo, se sabe que cuando la diferencia de latitud es significativa, altera la ecología anidatoria de los cocodrilos como en el *A. mississippiensis* en el que el apareamiento y la construcción de nidos se dan en determinadas semanas al año dependiendo de la latitud (Brazaitis y Watanabe, 2011); Kushlan y Kushlan (1980), Joanen y McNease (1980), determinaron para el *A. mississippiensis*, que su temporada de anidación se correlaciona con las temperaturas ambientales, debido a que es una especie que se distribuye en el Sureste de E.U. a una latitud superior de la zona tropical y establecen el punto máximo de anidación en relación al promedio de temperatura ambiental. La temperatura influye en diferentes rasgos de la historia de vida de los cocodrilos, desde el momento para la reproducción, la anidación, la determinación del sexo, la tasa metabólica, la respuesta inmune y el crecimiento del cocodrilo (Ferguson y Joanen, 1982; Cooper *et al.*, 1985; Lance, 1986; Hutton, 1987 y Lang, 1987), y en áreas donde el promedio de temperatura es elevada la incubación y el desarrollo de los huevos es más rápida que en las zonas más frías (Grenard, 1991); en general, la temperatura modifica aspectos de la ecología reproductiva de los cocodrilos, y en el *C. moreletii* la similitud de temperatura de los sitios de su distribución, parece no alterar las características de la anidación, debido a la poca diferencia latitudinal. La hidrología es otro factor principal que influye en la ecología de la anidación de los cocodrilos (Joaanen y McNease, 1989; Thorbjarnarson, 1994); según Grenard (1991), para los cocodrilos de las regiones tropicales, la precipitación determina el inicio de la temporada reproductiva y en la comparación de la precipitación media de las localidades de estudio, se determinó que existen diferencias estadísticamente significantes en la temporada de anidación ( $F_{4,16}=7.75$ ,  $P=0.001$ ); esta diferencia podría representar un cambio en la temporada de la puesta de los nidos, aunque es necesario la determinación exacta de la puesta de cada zona; no obstante Magnusson *et al.*, (1990), mencionan que las diferencias de temperatura o precipitación pueden afectar en el tiempo de la anidación por diferencias solo de semanas; en el *C. moreletii* la temporada de anidación a lo largo de su distribución latitudinal concuerda con los inicios en el aumento de la precipitación en cada sitio de estudio; esta estrategia de anidar en el aumento de la precipitación es similar en otras

especies de cocodrilos como el *C. niloticus* (Cott, 1961); *A. mississippiensis* (Magnusson *et al.*, 1989); *C. acutus* (Thorbjarnarson, 1992); *Caiman latirostris* (Simoncini *et al.*, 2011). Esta estrategia anidatoria ha sido estudiada por Staton y Dixon (1977), Lance (1986) y Brazaitis y Watanabe (2011), donde la sincronía con el aumento de los niveles de agua, incrementa la supervivencia de las crías al proporcionar mayor cantidad de comida, refugio y baja depredación; aumentando el éxito reproductivo y en consecuencia la adecuación de los padres. La temperatura y la humedad son factores de importancia para la supervivencia del embrión, desarrollo, determinación sexual y crecimiento (Ferguson, 1985); estos ciclos climáticos pueden variar por efectos de la latitud e influir en la reproducción de los cocodrilos como en el *C. niloticus* que se distribuye en el trópico de África, en países como Uganda y Kenia, anidando en dos periodos separados del año, debido a que hay variación en la temperatura y diferentes patrones de precipitación a lo largo del año cerca del ecuador, sin embargo, en regiones frías donde se presentan los límites meridionales de distribución de esta especie la temporada de anidación es solamente una vez (Magnusson *et al.*, 1989); en el *C. acutus* con distribución en las costas del Atlántico y del Pacífico del sureste de México, así como en las Islas del Caribe, Cuba, Jamaica y en la punta del Suroeste de Florida, Casas (2003) menciona una tendencia latitudinal en el inicio de la anidación siendo más temprana a bajas latitudes y más tardía a altas latitudes; y en el *Caiman latirostris* se determinó que el tamaño de la nidada aumenta con la latitud, además se ha visto que en las latitudes bajas el tamaño de la puesta es pequeña, pero los huevos son de tamaño similar como los huevos de altas latitudes (Simoncini *et al.*, 2009). La temporada de anidación del *C. moreletii* está sujeta a las condiciones climáticas como lo han mencionado Casas y Rogel (1986), Platt *et al.*, (2008) y Casas *et al.*, (2011); pero debido a que su distribución se mantiene restringida, no se observa que la latitud influya de una manera considerable para que modifique las características de anidación, sin embargo estas pueden cambiar en respuesta a las condiciones locales del medio ambiente como lo menciona Thorbjarnarson (1989).

## CONCLUSIONES

La latitud en la distribución geográfica del *C. moreletii* no representa un factor que modifique el tamaño de la anidación, ni las dimensiones de los huevos o las características de los nidos, debido a que la diferencia de latitud es poca entre las poblaciones y las diferencias encontradas son producidas por factores locales.

La relación que existe en el inicio de la temporada anidatoria del *C. moreletii* y el aumento de los valores de los ciclos de precipitación y temperatura, se mantiene similar a lo largo de la distribución geográfica de la especie.

Es necesario determinar una estrategia que maximice el éxito de anidación en cada localidad, mediante la identificando de zonas de anidación para su protección y restauración; además la identificación de las fluctuaciones de los ciclos climáticos que puedan afectar las características de la anidación del *C. moreletii*.

## LITERATURA CITADA

- ◆ Álvarez del Toro M. 1974. Los Crocodylia de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. pp. 70.
- ◆ Bagwill A, Sever DM, Elsey RM. 2009. Seasonal variation of the oviduct of the American alligator, *Alligator mississippiensis* (Reptilia: Crocodylia). *J Morphol.* 270:702–713.
- ◆ Blake D. y Loveridge J. 1987. Observation on the behavior of Nile crocodiles *Crocodylus niloticus*, in Captivity. En *Wildlife management. Crocodiles and alligators*, G. J. W. Webb, S. C. Manolis y P. J. Whitehead, (eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton, New South Wales, in association whit the Conservation Commission of the Northern.
- ◆ Bondavalli, C. y Ulanowicz R.E. 1999. Unexpected effects of predators upon their prey: The case of the American Alligator. *Ecosystems* Vol. 2, pp. 49-63.
- ◆ Brazaitis P, Rebelo GH, Yamashita C. 1998. The distribution of Caiman crocodilus *Crocodylus* and Caiman yacare populations in Brazil. *Amphibia Reptilia.* Vol. 19. pp.193–201.
- ◆ Brazaitis P. y Watanabe M. 2011. Crocodylian behaviour: a window to dinosaur behaviour? *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology.* Vol. 23:01, pp. 73-90.
- ◆ Campos Z. y Magnusson W. 1995. Relationships between rainfall, nesting habitat and fecundity of *Caiman crocodilus yacare* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* (1995) 11:351-358.
- ◆ Casas A. y Guzmán A. 1970. Estado actual de las investigaciones sobre cocodrilos mexicanos. *Inst. Nal. Invest. Biol. Pesquera. Serie de Divulgación. Boletín* Vol. 3:52.
- ◆ Casas A. y Rogel B. 1986. Observaciones sobre los nidos y nidadas de *Crocodylus moreletii* en México. *Anales Instituto Ciencias. del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología,* Vol. 13, pp. 123-303.
- ◆ Casas A. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del Río Cuitzamala, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana.* Vol. 89, pp. 111- 128.
- ◆ Casas A. y Aguilar M. 2007. Metodologías Aplicadas a la Investigación ejemplificadas con cocodrilos. *Software Multimedia. Universidad Nacional Autónoma de México. México.*
- ◆ Casas A., Barrios Q. y Macip R. 2011. Reproducción en cautiverio de *Crocodylus moreletii* en Tabasco. *Revista Mexicana de Biodiversidad,* Vol. 81:1, pp. 261-273.

- ◆ Cedeño-Vázquez, J.R. 2008. Genética de poblaciones, flujo genético e hibridación de *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* en la Península de Yucatán, México. Tesis Doctoras, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México.
- ◆ Clerke, R.B. y Alford, R.A. 1993. Reproductive biology of four species of tropical Australian Lizards and comments on the factors regulating lizard reproductive cycles. *J. Herpetol.* Vol. 27, pp. 400-406.
- ◆ CONABIO 2006. Estrategia Tri-nacional Belice-Guatemala México para la Conservación y el Manejo Sostenible del Cocodrilo de Morelet (*Crocodylus moreletii*). Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- ◆ CONABIO 2011. Programa de monitoreo del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) México-Belice-Guatemala. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.
- ◆ Congdon J. D., Dunham A. E. y Tinkle D. 1982. Energy budgets and life histories of reptiles. En *Biology of the Reptilia*. Vol. 13, pp. 233-271.
- ◆ Congdon J. y Gibbons J. 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg theory? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 84. pp. 4145-4147.
- ◆ Congdon J. D., Ficher R. y Gatten R. 1995. Effects on incubation temperatures on characteristics of hatchling American Alligators. *Herpetologica*, Vol. 51:4, pp. 497-504.
- ◆ Cooper E., Klempau A., Zapata A. 1985. Reptilian immunity. En *Biology of the Reptilia*. Vol. 14. Ed. Wiley and Sons, New York.
- ◆ Cott HB. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans Zool Soc London*. Vol. 29:4, pp. 211-337.
- ◆ Dodson P. 2003. Allure of El Largato – Why do dinosaur palaeontologists love alligators, crocodiles, and their kin? *Anat. Rec.* 274A:887-890.
- ◆ Domínguez-Laso, J. 2005. Determinación del estado de las poblaciones silvestres del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en México y evaluación de su estatus en la CITES. Instituto de Historia Natural y Ecología. CONABIO. México, D. F.
- ◆ Escobedo G., Casas A., Barrios Q., Sustaita R. y López L. 2011. Observaciones sobre nidos de *Crocodylus moreletii* en San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* Vol. 82, pp. 315-317.

- ◆ Ferguson M. y Joanen T. 1982. Temperature of egg incubation determines sex in Alligator mississippiensis. *Nature*. Vol. 296. pp. 850-853.
- ◆ Ferguson M. 1985. Reproductive biology and Embryology of the crocodilians. En: Gans, C., F., Billet and P.F.A. Maderson (eds.) *Biology of the Reptilia*, Vol. 14, pp. 329-500.
- ◆ Fleming I. y Gross M. 1990. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in pacific salmon. *Ecological Society of America*. Vol. 71:1.
- ◆ García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Offset Larios, S.A. México.
- ◆ Godfra H. C. J., Partridge L. y Harvey P. H. 1991. Clutch Size. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 22, pp. 409-429.
- ◆ Grenard S. 1991. Handbook of alligators and crocodiles. Editorial: Krieger Publishing Company, pp 24-29.
- ◆ Hill, R.W. 1980. Relaciones con la temperatura. In: *Fisiología Animal Comparada. Un enfoque ambiental*. Hill, R.W., Ed., Reverté, Madrid, Spain pp. 35-158.
- ◆ Hines, T. C. y C. L. Abercrombie. 1987. The management of alligators in Florida, USA. En: *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Webb, G.J.W., Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. (eds). Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons, pp. 43-47.
- ◆ Hirshfield M. y Tinkle D. 1975. Natural Selection and the Evolution of Reproductive Effort (life history/energy budgets/fitness/reproductive value). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Zoology* Vol. 72: 6, pp. 2227-2231.
- ◆ Hutton J. 1987. Techniques for agein wild Crocodilians. En *Wildlife management. Crocodiles and alligators*, G. J. W. Webb, S. C. Manolis y P. J. Whitehead, (eds). Surrey Beatty, Chipping Norton, New South Wales, in association whit the Conservation Commission of the Northern
- ◆ IUCN Crocodile Specialist Group <http://www.iucncsg.org>
- ◆ Iverson B., Balgooyen P., Byrd K., and Lyddan K. 1993. Latitudinal variation in egg and clutch size in turtles. *Can. J. Zool.* Vol. 71, pp. 2448-2461.
- ◆ Janzen F. J. 1993. An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology*, Vol. 74, pp. 332-341.
- ◆ Joanen T. 1969. Nesting ecology of alligators in Louisiana. *Proc. SE. Assoc Game Fish Commun.* Vol. 23. pp. 141-151.

- ◆ Joanen T. y McNease L. 1980. Reproductive biology of American alligator in southwest Louisiana. pp. 153-160. En Murphy J. y Diseases of Captive Reptiles. Herpetol. 1. Society of Study of Amphibians and Reptiles, Lawrence, Kansas.
- ◆ Joanen, T. y L. McNease. 1989. Ecology and physiology of nesting and early development of the American alligator. *American Zoologist* 29:987-988.
- ◆ Klomp H. 1970. The determination of clutch size in birds. *Ardea* Vol. 58, pp. 1-124.
- ◆ Kushlan J. A. 1974. Observations on the role of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) in the southern Florida wetlands. *Copeia*. Vol. 993:6.
- ◆ Kushlan, J.A. y Kushlan, M.S. 1980. Function of nest attendance in the American alligator. *Herpetologica*, Vol. 36:1. pp. 27-32.
- ◆ Kushlan J. y Jacobsen T. 1990. Environmental Variability and the Reproductive Success of Everglades Alligators. *Journal of Herpetology*, Vol. 24:2 pp. 176-184.
- ◆ Lack D. 1947. The significance of clutch-size. Parts I and II. *Ibis* Vol. 89, pp. 302-352.
- ◆ Lack D. 1954. *Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon
- ◆ Lack D. 1966. *Populations studies of birds*. Clarendon Press, Oxford, England.
- ◆ Lack D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- ◆ Lance, V. 1986. Hormonal control of reproduction in crocodylians. En *Wildlife management. Crocodiles and alligators*, G. J. W. Webb, S. C. Manolis y P. J. Whitehead, (eds). Surrey Beatty, Chipping Norton, New South Wales, in association whit the Conservation Commission of the Northern.
- ◆ Lance V. 2003. Alligator physiology and life history: the importance of temperature. *Exp Gerontol*. Vol. 38:7. pp. 801–805.
- ◆ Lang J. 1987. Crocodylian thermal selection. *Crocodiles and alligators*, G. J. W. Webb, S. C. Manolis y P. J. Whitehead, (eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton, New South Wales, in association whit the Conservation Commission of the Northern.
- ◆ López M., Hidalgo M. y Aguirre G. 2011. Descripción de los nidos del Cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* en un paisaje urbanizado en el sureste de México. *Acta Zool. Mex.* Vol. 27:1. pp. 1-16.

- ◆ López L. 2010. Ecología termal de la anidación del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en la laguna de las Ilusiones, Villahermosa, Tabasco. Tesis de Maestría de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- ◆ Lutz P. y Dunbar-Cooper A. 1984. The Nest Environment of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*). *Copeia*, No. 1, pp. 153-161.
- ◆ Magnusson W. E., Vliet K. A., Pooley A. C. y Whitaker R. 1989. Reproduction. En *Crocodyles and Alligators*. Ross C. A. Publishes in the United Stad of America by Facts on File Inc. New York.
- ◆ Magnusson W.E., A.P. Lima, J.M. Hero, T.M. Sanaiotti y M. Yamakoshi. 1990. *Paleosuchus trigonatus* Nests: Sources of Heat and Embryo Sex Ratios. *Journal of Herpetology*. Vol. 24:4. pp 397-400.
- ◆ Mazaris, A.D., Kallimanis, A.S., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Do long-term changes in sea surface temperature at the breeding areas affect the breeding dates and reproduction performance of Mediterranean loggerhead turtles? Implications for climate change. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 367, pp. 219-226.
- ◆ Mazzotti F. 1989. Factors Affecting the Nesting Success of the American Crocodile, *Crocodylus Acutus*, In Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*. Vol. 44:1, pp. 220-228.
- ◆ Mazzotti F. 1999. The American Crocodile in Florida Bay. *Estuaries* Vol. 22: 2B, pp. 552-561.
- ◆ Platt S. G., Thorbjarnarson J. y Rainwater T. 1999. Distribution of Morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) in Southern Belize. *The Southwestern Naturalist*, Vol. 44: 3, pp. 395-398.
- ◆ Platt S.G., Rainwater, T.R. & McMurry, S.T. 2002. Diet, gastrolith acquisition and initiation of feeding among hatchling Morelet's crocodiles in Belize. *Herpetol. J.* Vol. 12, pp. 81-84.
- ◆ Platt S. G., Rainwater T. R, Thorbjarnarson J., y McMurry S. 2008. Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal of Zoology* Vol. 275, pp. 177-189.
- ◆ Perutz M. F., Bauer C., Gros G., Leclercq F., Vandecasserie C., Schnek A., Braunitzer G., Friday A. y Joysey A. 1981. Allosteric regulation of crocodilian hemoglobin. *Nature* Vol. 291: 682.
- ◆ Price T., M. Kirkpatrick, A y Arnold J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science*. Vol. 240, pp. 798-799.

- ◆ Reiss M. 1989. The allometry of growth and reproduction. Cambridge University Press, New York.
- ◆ Rensch B. 1938. Einwirkung des klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flugform und der Eizahl. (The effects of climate on the manifestation of birds, with special reference to the wing shape and the number of eggs) En Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Ornithological Congress Oxford.
- ◆ Romer A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago Illinois.
- ◆ Ross J. 1998. Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 96.
- ◆ Ryberg WA, Fitzgerald LA, Honeycutt RL, Cathey JC. 2002. Genetic relationships of American alligator populations distributed across different ecological and geographic scales. J Exp Zool. (Mol Dev Evol). 294:325–333.
- ◆ Seebacher, F., Guderley, H., Elsey, R.M. y Trosclair III, P.L. 2003. Seasonal acclimatization of muscle metabolic enzymes in a reptile (*Alligator mississippiensis*) J. Exp. Biol. Vol. 206, pp. 1193-1200.
- ◆ Singler L., Thorbjarnarson J., Hinojosa O. y Helen B. 2007. Searching for the northern and southern distribution limits of two Crocodylian species: *Alligator mississippiensis* and *Crocodylus moreletii* in South Texas, USA, and in Northern Tamaulipas México. Crocodile Specialist Group. Newsletter Vol. 26:3.
- ◆ Smirnov A., Kamyshnaya M. y Kalashnikova Z. 1968. Dimensions, biochemical characteristics and caloric values of mature eggs of members of the genera *Oncorhynchus* and *Salmo*. Problems in Ichthyology. Vol.8, pp. 524-530.
- ◆ Staton, M. A., y J. R. Dixon. 1977. Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus* in the Venezuelan Llanos. U. S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 5:1-21.
- ◆ Siegel, R. A. y Fitch, H. S. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 54, pp. 497-505.
- ◆ Sigler L- y Domínguez L. 2008. Historical And Current Distribution Of The Morelet's Crocodile *Crocodylus moreletii* (Duméril and Duméril 1851) In Mexico. *Crocodile Specialist Group Newsletter*. Vol 27:1. pp. 11-13.
- ◆ Singler L., Thorbjarnarson J., Hinojosa O. y Helen B. 2007. Searching for the northern and southern distribution limits of two Crocodylian species: *Alligator mississippiensis* and *Crocodylus moreletii* in South Texas, USA, and in Northern Tamaulipas México. Crocodile Specialist Group. Newsletter Vol. 26:3.

- ◆ SEMARNAP. 1999. Proyecto para la conservación. Manejo y aprovechamiento sustentable de los Crocodylia en México (COMACROM).
- ◆ Servicio Meteorológico Nacional <http://smn.cna.gob.mx/>
- ◆ Simoncini M., Piña C. y Siroski P. 2009. Clutch size of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae) varies on a latitudinal gradient. North-Western Journal of Zoology. Vol. 5:1, pp. 191-196.
- ◆ Siegel R. y Fithch H. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. Journal of Animal Ecology. Vol. 54, pp. 497-505.
- ◆ Smith C. C. y Fretwell S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. Am, Nat. Vol. 108, pp.499-506.
- ◆ Stearns Stephen. 1992. The evolution of life histories. Capítulo 7 Number and size of offspring. Oxford University Press.
- ◆ Thorbjarnarson J. B. 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). in: Crocodiles: their Ecology, Management and concervation. Special publication. Crocodile Specialist Group IUCN-The World Concervation Union Publ. N. S., Gland. Switzerland.
- ◆ Thorbjarnarson, J. B. 1992. Crocodiles. An action plan for their concervation. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group, Switzerland. pp. 1-136.
- ◆ Thorbjarnarson, J. B.1996. Reproductive characteristics of the order *Crocodylia*. Herpetologica Vol. 52, pp. 8-24.
- ◆ Villegas C. 2011. Aspectos básicos de la anidación del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) enfocados a su conservación en Catemaco, Veracruz. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.
- ◆ Webb Graham J.W., Manolis S. Charlie, Dempsey Karen E., Whitehead Peter J. 1987.Crocodylian eggs: A Functional Overview. En Wlidlife Management: Crocodiles and alligators.
- ◆ Webb G. J. y Cooper-Preston H. 1989. Effects of temperature on crocodiles and evolution of reptilian oviparity. American Zoologist. Vol. 29, pp. 935-971.
- ◆ Whitaker R. y Whitaker Z. 1984. Reproductive biology of the mugger (*Crocodylus palustris*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* Vol. 81. pp. 297-316.

- ◆ Williams G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100:687-690.
- ◆ Young B. 1994. Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in house wrens species in general. *The Auk*. Vol. 111:3, pp. 545-555.
- ◆ Zar J. *Biostatistical Analysis*. 5<sup>th</sup> edition, Prentice Hall.