

Bases para la incubación de huevos de cocodrilo en prácticas de rancheo

Basis for the incubation of crocodile eggs in ranching practices.

XÓCHITL AGUILAR-MIGUEL^{1*} Y GUSTAVO CASAS-ANDREU²

¹Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Instituto Literario 100, Centro. Toluca Estado de México. CP 50000

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

*Correo electrónico: xam@uamex.mx

RESUMEN

En México, las poblaciones de *Crocodylus moreletii* se han recuperado satisfactoriamente debido a la protección legal de la especie. Actualmente se estimó que, en vida silvestre, aumentaron el número de ejemplares, siendo la especie susceptible al aprovechamiento sustentable. En este trabajo se analiza los eventos biológicos que se deben conocer para un aprovechamiento y manejo adecuado de la especie, reduciendo la mortalidad durante la incubación que en condiciones naturales es muy alta.

Palabras clave: Rancheo, granjas, *Crocodylus, moreletii*

INTRODUCCIÓN

En México inicia el Proyecto piloto sobre sustentabilidad, sistemas de producción y trazabilidad de pieles de cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*), para que este sea exitoso es necesario conocer las bases prácticas del rancheo o semicultivo, para asegurar la sustentabilidad del recurso.

La sustentabilidad para el aprovechamiento de una especie silvestre debe integrar aspectos económicos, ambientales y sociales, basados en planes específicos, conjugando conocimientos biológicos, gestión administrativa y comercial, con el fin de favorecer la conservación de la especie y su hábitat, beneficiando al mismo tiempo, a los pobladores de las localidades aledañas (Gálvan-Miyoshi, et al. 2008).

Una estrategia de conservación para fauna silvestre es la “valorización de los ecosistemas en términos de beneficios económicos”, de las diferentes especies que se pueden utilizar. A nivel mundial los cocodrilos son sin duda, ejemplos exitosos de uso sustentable en diferentes países (Hutton y Webb, 2002; Hutton et al. 2002).

En atención a esta estrategia, los resultados del programa de monitoreo de *Crocodylus moreletii* en México, indican que las poblaciones ya no se encuentran amenazadas y el tamaño de éstas, sugieren que las que se encontraban en peligro de extinción, se recuperaron de los problemas de conservación que tenían

ABSTRACT

Populations of *Crocodylus moreletii* in Mexico have been recovered satisfactorily in the last two decades, due to the legal protection of the species. It has been currently estimated that in wildlife, the number of individuals increased in numbers that the species look to be susceptible of practices of sustainable use. In this paper we analyzed the basic biological aspects that most know for an adequated use and management of the species, in order to reduce mortality during the incubation period, which usually is very high in natural conditions.

Key words: Ranching, farming, *Crocodylus, moreletii*

en la década de los setentas. Como siguiente paso, se encuentra el planificar una estrategia de conservación mediante el uso sustentable del recurso, con el método conocido como “rancheo” (o ranching en inglés), que implica la colecta o cosecha de huevos silvestres para incubación y crecimiento de crías en granjas, el cuál en nuestro país sería en Unidades de Manejo para la Conservación de Vida Silvestre UMA (Sánchez et al., 2011).

La importancia de los cocodrilos en México, como en muchas otras partes del mundo, es principalmente ecológica al ser especie clave en los ecosistemas donde habita, en los sistemas sociales por la interacción que tiene con la población, en lo económico por el alto valor de sus pieles, además político y cultural, razones por las cuales se deben llevar a cabo acciones dirigidas a la permanencia de estas especies en nuestros ecosistemas (Alvarado-Velasco, 2005).

En México se establece como estrategia de conservación para *Crocodylus moreletii*, la instalación de Unidades de Manejo para la conservación de la Vida Silvestre (UMA en vida libre), utilizando el método de rancheo y que estas vendan sus productos a granjas establecidas para la obtención de pieles de exportación siendo económicamente más redituable el aprovechamiento de la especie (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2016).

A nivel internacional 13 de estas especies: *Alligator mississippiensis*, *Crocodylus acutus*, *C. moreletii*, *C. niloticus*, *C. novaeguineae*, *C. porosus* y *C. siamensis*, *Caiman crocodilus crocodilus*, *C. c. fuscus*, *C. latirostris*, *C. yacaré* y *Caiman Melanosuchus nige*, están realizando prácticas para la utilización de huevos silvestres mediante la técnica de rancheo con una recolección sostenible y regulada, asegurando sus poblaciones e incrementando la producción de cocodrilos para su uso comercial (Northern Territory Government, 2015).

En los últimos años el comercio de pieles aumentó, el último registro es de 5.2 millones de pieles de cocodrilos en el comercio internacional durante el periodo de tres años 2013-2015 (Caldwell, J. 2017), por lo que sería productivo para México, tener el aprovechamiento de la especie de manera sustentable.

El presente trabajo tiene como objetivo, proporcionar las bases teóricas importantes que se deben considerar para tener un éxito de eclosión mayor al 80%, implementando la incubación artificial en granjas (UMAs).

Bases biológicas para el rancheo

La “Granja de Cocodrilo”, se utiliza para describir cualquier instalación a la que se le adaptó una infraestructura que facilita la reproducción o crecimiento de cocodrilos con fines comerciales; la colecta o cosecha de huevos mediante el rancheo puede considerarse viable debido a que existe un control de las variables críticas esenciales para la incubación, como son sustrato adecuado, temperatura, humedad y oxigenación de los huevos, lo que permite ofrecer mejores resultados para la sobrevivencia de crías en condiciones óptimas.

Es muy importante para realizar el manejo sustentable de las especies, el conocer y manejar aspectos de la biología del desarrollo de las diferentes especies de cocodrilos, para utilizarlos en la incubación artificial, por lo que considerando los factores críticos (Figura 1), que se presentan en la mayoría de las especies y algunos otros detalles, describimos a continuación los datos básicos que permitirán llevar a feliz término el proceso de la incubación, hasta llegar al nacimiento o eclosión exitosa de las crías de cocodrilo.

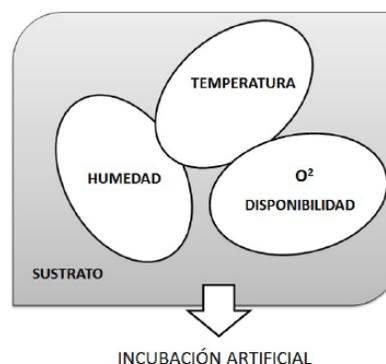


Figura 1. Factores críticos en la incubación artificial

El primer paso para iniciar con el rancheo de cocodrilos es la búsqueda y encuentro de nidos naturales, lo primero que necesitamos es una o varias áreas en las que exploremos para encontrar nidos naturales, o que vayamos a ellas, cuando ya son conocidas como áreas de anidación. Por otro lado, tenemos que conocer datos básicos sobre el tamaño y peso de las nidadas, y de esta manera determinar el número de huevos de nidos naturales que se extraerán de la población natural, aspectos que han sido ampliamente trabajados en *C. johnstoni* y *C. porosus* por Whitehead (1987), Fukuda y Cuff (2013), y en *A. mississippiensis* y *C. porosus* por Grigg et al. (2010).

En México, se han podido reconocer áreas importantes de anidación de *C. acutus* en la costa de Oaxaca, Jalisco y Chiapas (Casas-Andreu, 2003; Gonzales-Desales et al., 2016a) y en el Arrecife Alacranes, frente a las costas de Quintana Roo (Charruau, 2012). Respecto a *Caiman crocodilus chiapasius*, se han encontrado sitios importantes de anidación en la costa de Chiapas (González-Desales et al., 2016b). Para el caso de *C. moreletii*, se han encontrado nidos (Figura 2), aunque en forma dispersa, en la planicie costera del Golfo (Casas et al. 2011 y 2013; López-Luna et al. 2011), sin embargo existe información disponible de anidación en cautiverio (Casas et al. 2011 y 2013), en nuestra opinión se tendrá que hacer más investigación para ampliar el conocimiento.

Morfología del huevo y su desarrollo

Existen muchas referencias en la literatura científica, en relación al huevo y al desarrollo embrionario en cocodrilos, el que se refleja en el



A.



B.

Figura 2. Nidos de *Crocodylus moreletii*. A. Mimetizados con el ambiente, B. Hembra cuidando el nido. (Flechas señalando a la hembra)

incremento del conocimiento en esta área desde 1980, particularmente con un enfoque hacia las granjas y rancho de cocodrilos, información que indudablemente, se utiliza con el fin de tener el mayor éxito reproductivo en el desarrollo de estas prácticas (Grigg & Kirshner, 2015).

Todos los cocodrilos ponen huevos elípticos y rígidos, de tipo telolecito, lo cual implica que tiene todos los nutrientes para el desarrollo del embrión e incluso todavía son utilizados en los primeros días del neonato como reserva energética; presenta dos membranas de tipo secundario, la membrana testácea, de naturaleza fibrosa, compuesta por fibras colágenas principalmente y la membrana calcárea, constituida de cristales de calcio, presentando poros, que facilitan el intercambio de agua y gases entre el embrión y el ambiente del nido; los poros son más numerosos en el ecuador del huevo (parte media) y disminuyen hacia los polos (extremos) (Gans & Huey, 1982), además que la membrana calcárea “cascarón”, es una fuente importante de calcio para el embrión (Simoncini et al., 2014).

El huevo amniótico (así llamado por que tiene membranas que rodean al embrión) semejante al de las aves, presentan membranas internas, el vitelo que es la sustancia nutritiva del embrión (yema), está rodeado por el saco vitelino, comunicado a este por el tallo umbilical, que es la vía por medio de la cual el vitelo es transportado hacia el embrión; el corion es una membrana vascularizada que rodea al embrión, por medio de la cual se realiza el intercambio gaseoso entre el medio y el

embrión; el alantoides es una membrana para la acumulación de sustancias de desecho; en los cocodrilos en particular, a principios del desarrollo, excretan amoníaco gaseoso, pero se sustituye gradualmente por urea, la cual se almacena en el alantoides (Ferguson, 1982; Booth & Thompson, 1991).

El alantoides, inicia como una estructura pequeña que gradualmente crece y se expande hasta que envuelve a la mayoría de los contenidos de los huevos, se fusiona con el corion formando la membrana corio-alantoidea, cuya función es el intercambio gaseoso entre el huevo y el medio, a través del cascaron (Ferguson, 1982).

El tamaño del huevo tiene gran variación entre las diferentes especies, existen varias propuestas en donde el tamaño de la hembra esta correlacionada con el tamaño del huevo y otras en donde no encuentran esta relación (Casas-Andreu & Rogel-Bahena 1986 y Casas-Andreu et al. 2011).

El tamaño y peso de los huevos varía de acuerdo con la especie y la condición de la hembra que lo puso, por ejemplo: el tamaño registrado para *Crocodylus moreletii*, es de 58-71 mm en su diámetro mayor y de 34-42 mm en el menor, el peso varía entre 50-75 g (Casas Andreu et al., 2013) aunque otros autores señalan un promedio para esta misma especie de 79 g (Grigg y Kirshner, 2015). El peso del huevo es un factor importante, se ha señalado que está correlacionado con el peso del neonato a la eclosión, es decir, en huevos más pesados se obtendrán crías más pesadas (Casas Andreu et al., 2013).

Se han estudiado varios aspectos reproductivos, para *Crocodylus johstoni* y *C. porosus* (Webb et al. 1987), y en *Alligator mississippiensis* (Ferguson 1982,1985,1987), en los primeros estadios de desarrollo, al formarse el corion y el alantoides existe una rotación del embrión, muy semejante a lo que se ha descrito para aves, impulsado por la gravedad en un gradiente de densidad dentro de la yema y al fijarse el embrión en la parte superior se hace evidente con un anillo blanco opaco en la superficie del cascarón; la propuesta señala que es el resultado de agua que se transporta desde la albúmina por encima del embrión al espacio sub-embriionario por debajo del embrión; la desecación del cascarón en esta región y por lo tanto la apertura de poros en él y las membranas del huevo es lo que facilita el intercambio de gases, y dentro de los siguientes días crece como una banda hasta alcanzar la totalidad del huevo.

Esta característica importante del huevo de cocodrilos es la conocida como “banda blanca opaca” y esto es un acontecimiento de particular interés entre los criadores de cocodrilos, debido a que determina dos eventos importantes, uno es la fertilidad o viabilidad del huevo y otro que es el momento apropiado para realizar la manipulación de los mismos (Ferguson, 1985, Webb, et al., 1987a).

En el primer evento es importante la formación de la banda que inicia aproximadamente 24 horas después de la ovoposición, la cual determina la fertilidad del huevo (Figura 3). Los huevos no fértiles, que no presentan esta banda blanca, no se deben incubar debido a que representarían en un futuro cercano una fuente de contaminación. En el segundo evento, la manipulación de los huevos en el nido y su transporte a las granjas se debe realizar con una recolección temprana en las primeras 24 horas, preferentemente después de la puesta, en los días 2 al 5; es muy riesgoso el proceso debido a que se inicia el desarrollo embrionario y la formación de la vascularización del embrión (sistema circulatorio), así es que una mala manipulación, puede generar la muerte del embrión por el rompimiento de los vasos sanguíneos (Ferguson, 1985).

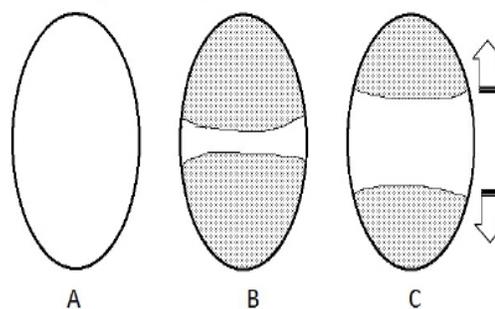


Figura 3. Evidencia de viabilidad después de 48 horas. A. no viable, B. viable formación de banda, C. avance de la banda hacia los polos durante el desarrollo

Existen numerosas contribuciones al desarrollo embrionario de cocodrilos, pero los trabajos de Ferguson, en 1985 y 1987, establecen el detalle de las características morfológicas visibles, para determinar los estadios de desarrollo de estos animales, las especies que más se estudiaron son *Crocodylus porosus*, *C. johstoni*, *C. niloticus*, *C. latirostris* y *Alligator mississippiensis*, y se observó que el patrón de desarrollo es muy similar entre las especies, por lo cual se puede considerar que para las especies de México y otras especies, solo presentan variación únicamente en el tiempo de desarrollo.

En relación con los tiempos de desarrollo, existen muchas diferencias entre especies, por la calidad del huevo y la distribución geográfica de las mismas, las que principalmente se deben a la temperatura de incubación (Ferguson y Joanen, 1982, 1983).

En particular para cocodrilos como *C. moreletii*, el periodo de incubación que se conoce es de 65 días con un intervalo de temperaturas entre 29-35 °C (Casas, et al., 2013), en condiciones de laboratorio con temperaturas controladas constantes a 34 °C el periodo de incubación fue de 80 días, a 32 °C de 86 días y a 30 °C de 98 días (Aguilar-Miguel, 1994).

Factores ecológicos y la incubación artificial de huevos

Como se ha venido haciendo patente, la incubación de los huevos es un factor importante en la sobrevivencia de la especie. Dentro de ésta, existen factores críticos para tener éxito en la incubación artificial, como son, el control de la temperatura, la humedad y el sustrato, lo que implicaría un intercambio de oxígeno adecuado entre el huevo y el ambiente. Estos fac-

tores, en condiciones naturales por un tiempo aproximado de incubación de 2 a 3 meses, es resuelto por los cocodrilos mediante la elección adecuada del sitio de anidación, el material con el que construyen el nido y en algunos casos en asociación con otras especies, como termitas y hormigas (Magnusson, et al., 1995).

En particular el sustrato es muy importante para el intercambio de oxígeno y bióxido de carbono (O_2 y CO_2). En los nidos construidos en montículo como los de *C. moreletii*, el intercambio de gases entre el huevo y el exterior se produce por difusión (Grigg, et al., 2010) y está demostrado que los requerimientos de O_2 embrionario aumentan en función del crecimiento en su desarrollo, lo cual ha sido ampliamente demostrado en *C. johnstoni* y *C. porosus* por Whitehead (1987) y en *A. mississippiensis* y *C. porosus* por Grigg et al., (2010). Por lo tanto, el tipo de sustrato que se puede utilizar para la incubación artificial debe ser inerte y que permita espacios libres para el intercambio de gases como lo es la vermiculita, la cual se puede reutilizar varias veces, siempre y cuando haya sido previamente esterilizada.

Durante la incubación, la humedad es un factor crítico, aunque la fuente principal de agua para el desarrollo embrionario está en la albúmina; si el nido está muy seco el huevo puede llegar a deshidratarse, en caso contrario, si el huevo se encuentra en un ambiente muy húmedo por mucho tiempo puede morir el embrión, el huevo puede tomar agua simplemente por ósmosis, aunque existe una amplia gama de tolerancia a los niveles de humedad en el nido.

Cuando el ambiente se encuentra seco, los huevos pueden desarrollar espacios de aire entre el cascarón y la membrana testácea y por el contrario, si éste es muy húmedo, los huevos pueden hincharse y desarrollar grietas longitudinales; sin embargo, entre ciertos niveles y en tiempos cortos, los huevos pueden eclosionar exitosamente (Grigg, 1987).

La mortalidad en los nidos que se inundan, es por el bloqueo de los poros con agua en la superficie del cascarón, dando como resultado la reducción de difusión de gases, por lo que los embriones mueren por asfixia (Grigg, 1987). Hay que considerar que los huevos de

cocodrilos son más permeables que los de las aves, y esto se ha puesto en evidencia en *A. mississippiensis* y *C. porosus* (Grigg & Bread, 1985 y Grigg, 1987).

Existen pocos trabajos en relación con la humedad en los nidos; en *Mecistops cataphractus*, que presenta nidos en montículo, la humedad interna permaneció constante a 37%, no obstante que la humedad relativa del ambiente exterior en su mayoría de nidos varió entre 85 y 95% (Waitkuwait, 1985). Para *C. moreletii*, huevos incubados en laboratorio con humedad relativa de 95% y utilizando vermiculita como sustrato, se obtuvo un 96% de éxito en la eclosión (Aguilar-Miguel, 1994).

La temperatura de incubación es importante para desarrollar con éxito los embriones de cocodrilos, ya que requieren de temperaturas cálidas y estables, las cuales afectan la tasa de desarrollo y por lo tanto el tiempo de incubación, así como la determinación del sexo y esto queda implicado en las actitudes de los neonatos, siendo más agresivos en temperaturas altas o presentar conductas agonísticas en temperatura bajas (Brien et al., 2014).

Las temperaturas registradas en nidos exitosos varían entre 28 y 34 °C, sin diferencias aparentes entre los tipos de nido, es decir, en hoyo o en montículo (Magnusson et al., 1985).

El tiempo de desarrollo embrionario es diferente y depende de manera directa con la temperatura de incubación; en *C. palustris*, puede ser de 100 días a 28 °C y de 65 días a 33 °C (Lang, et al., 1989); en *C. moreletii*, en condiciones semicontroladas de temperatura entre 29 y 35 °C, fue en promedio de 70 días (Casas-Andreu et al., 2011). Platt et al. (2008) encontraron un periodo de incubación promedio de 75 días en condiciones naturales, pero no indican el intervalo de temperatura del ambiente. En condiciones de laboratorio y con incubadoras de precisión $\pm 0,5$ °C, Aguilar-Miguel (1994), registró los tiempos de incubación en 80 días a 34 °C, de 86 días a 32 °C y de 94 días a 30 °C, siempre con un 100% de eclosión.

Se estableció que en reptiles la determinación del sexo es por dos mecanismos: el sexo genético (DSG) y la determinación del sexo por la temperatura de incubación (DST). To-

dos los cocodrilos presentan DST, además de la mayoría de las tortugas, algunos lagartos y las tuataras (Gutzke, 1987; Lang et al., 1989; Lang y Andrew, 1994).

Desde su primera descripción en *A. mississippiensis*, (Ferguson y Joanen, 1982 y 1983), se trabajó diferentes aspectos, presentando diferentes temperaturas para producir hembras y machos, tiempos de diferenciación gonadal, temperaturas umbral para determinar el sexo, dando como resultado que existen varios modelos para la determinación del sexo por temperatura de incubación (Durnon et al., 1990).

En particular para *C. moreletii*, en trabajos realizados por Lang y Andrew (1994), realizaron la incubación a 31 °C, 31.5 °C, 32 °C, 33 °C y 33.5 °C, teniendo una producción de machos de 0%, 5% y 33%, 55% y 5% , respectivamente, aunque no indican cual fue el método empleado para el sexado. Aguilar-Miguel (1994) utilizó temperaturas de 30 °C, 32 °C y 34 °C, teniendo una producción de machos de 0%, 0% y 100%, respectivamente, y con la utilización de incubadoras de precisión $\pm 0,5$ °C, determinando el sexo microscópicamente mediante la ultra estructura de la gónada y corroborando la diferencia entre sexos mediante la actividad esteroidogénica (Aguilar et al., 1998), por lo tanto se puede considerar que en cocodrilos se tiene un intervalo muy estrecho para la producción de machos.

Manejo de los huevos

El éxito del desarrollo de crías a partir de huevos en nidos artificiales, también está determinado por las condiciones de transporte entre el nido y la incubadora. Para lograr un éxito adecuado de incubación, tiempo en el que se debe realizar el transporte de los nidos y huevos, así como la hora para hacer una manipulación adecuada, sería al amanecer o durante el crepúsculo del atardecer, esto con el fin de que las temperaturas no sean tan extremas entre el sustrato de donde se van a transportar y el microambiente del nido artificial, así como evitar la desecación de los huevos que deban quedarse en el nido original.

Para su transporte se recomiendan estructuras firmes como hieleras, con sustrato de

vermiculita humedecida previamente; la posición del huevo en las primeras horas no es importante debido a que el embrión se encuentra en las primeras fases de desarrollo y puede cambiar de posición (Ferguson, 1985).

Se necesita además planificar el recorrido entre el nido y la granja, para calcular los tiempos y sobre todo las condiciones del camino, así como el transporte que se utilizará. En Australia, por ejemplo, se utilizan helicópteros para su traslado pues con este sistema reducen los costos de recolección, aunque este método de transportación no sea el más barato, pero posiblemente si el más efectivo. Desde luego, habrá que buscar un medio de transporte más barato y efectivo.

Como ya se había mencionado, es muy importante que los huevos sean depositados en granjas establecidas, con toda la infraestructura para mantener controladas las condiciones antes consideradas y en donde los reportes de éxito de eclosión sean altos, asegurando de esta manera una alta sobrevivencia y un éxito reproductivo realmente sustentable.

CONCLUSIONES

El uso sustentable de las poblaciones de *C. moreletii* es posible y rentable, considerando los resultados derivados del Programa de Monitoreo, coordinado por la CONABIO, los cuales nos indican que las poblaciones no están amenazadas.

Actualmente la técnica de rancho o utilización de huevos silvestres, se está realizando con éxito para 13 especies de cocodrilos, ejemplos exitosos se han obtenido en los cocodrilos australianos (*Crocodylus porosus*) y en el aligador americano (*Alligator mississippiensis*), los cuales cuentan con muy buena información sobre las especies y los métodos.

Aunque es evidente que para un “granjero de cocodrilos” o propietario de UMAs, la información con la que cuenta es escasa, es muy necesario proporcionales la mayor información de las variables críticas para el rancho, con el fin de que logre el mayor éxito económico y sobre todo considerando siempre la permanencia saludable de la especie en los ecosistemas.

Es importante señalar que se conoce poco sobre la anidación de *Crocodylus moreletii*, en condiciones naturales ya que el encuentro de nidos ofrece muchas dificultades, y no sabemos si esto se debe a que en realidad esta especie no produce suficientes nidos en forma natural o que no tenemos la suficiente habilidad para encontrarlos en la naturaleza. Por lo tanto, una vez detectados los nidos, se tiene que determinar si se extrae un número determinado de nidos de la población o solamente una proporción de huevos de cada nido.

La recolección puede realizarse por pobladores, ejidatarios, tenedores de la tierra, etc. previamente informados, con los tiempos y condiciones adecuadas descritas en este documento y lo más recomendable es que los huevos deberán incubarse en UMAs, que tengan las condiciones más adecuadas para el manejo y que tengan resultados previos de incubaciones satisfactorias, con el fin de asegurar los porcentajes de eclosión favorables reportados para otras especies en muchos casos superiores al 80%.

REFERENCIAS

Aguilar-Miguel, X. (1994). Efecto de la temperatura de incubación sobre la determinación del sexo en *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Animal). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Alvarado Velasco, B. 2005. La conservación de los Cocodrilos en Latino América y el Caribe. Proceeding de la Reunión, Regional de América Latina y el Caribe del Grupo Especialistas en Cocodrilos. Argentina. Pp: 75-87

Booth, D. T. & Thompson, M.B. (1991). A comparison of reptilian eggs with those of megapode birds. In Egg Incubation. Its Effects on Embrionic Development in Birds and Reptiles. (Eds D. C. Deeming and M. W. Ferguson) pp, 325-344. Cambridge University Press, Cambridge.

Brien M. L., Webb G. J., McGuinness, K. & Christian, K. A. (2014). The Relationship between Early Growth and Survival of Hatchling Saltwater Crocodiles (*Crocodylus porosus*) in Captivity. PLoS ONE 9(6): e100276.

Casas-Andreu, G. (2003). Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México. Acta Zool. Mex. (n.s.), 89: 111-128.

Casas-Andreu, G. & Rogel-Bahena, A. (1986). Observaciones sobre los nidos y las nidadas de *Crocodylus moreletii* en México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 13(1): 323-330.

Casas-Andreu, G., Barrios-Quiroz, G. & Macip-Ríos, R. (2011). Reproducción en cautiverio de *Crocodylus moreletii* en Tabasco, México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 82(1): 261-273.

Casas-Andreu, G., Barrios-Quiroz, G., Escobedo-Galván, A. H. & Aguilar-Miguel, X. (2013). Sinopsis de datos biológicos y ecológicos del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. 63 pp.

Charruau, P. 2012. Microclimate of American crocodile nests in Banco Chinchorro biosphere reserve, Mexico: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. Journal of Thermal Biology. 37: 6-14.

Deeming, C. (2004). Reptilian Incubation: Behaviour and Environment. Nottingham University Press, Nottingham, UK.

Durnon, D. Houillon C. & Pieau, C. (1990). Temperature sex-reversal in amphibians and Reptiles. J. Dev. Biol. 34

Ferguson, M. W. (1982). The structure and composition of the eggshell and embrionic membranes of *Alligator mississippiensis*. Transactions of the Zoological Society of London 36, 99-152.

Ferguson, M. W. & Joanen, T. (1982). Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. Nature 296, 850-853.

Ferguson M. W. (1985). The reproductive biology and embryology of the crocodylians. In. Biology of Reptilia. Vol. 14 (Eds. C. Gans, F. S. Billett and P.F. A. Mader-son. John Wiley and sons, New York.

Ferguson M. W. J. (1987). Post-laying stages of embryonic development for crocodylians. In Wildlife management: Crocodiles and Alligators. (Eds G. J. W. Webb, S. C. Manolis and P. J. Whitehead) pp. 427-444. Surrey Beatty & Sydney.

Ferguson, M. W. & Joanen, T. (1983). Temperature dependent sex determination in *Alligator mississippiensis*. Journal of Zoology 200, 143-177.

Galván-Miyoshi, Masera O. López-Ridaura. 2008. Las evaluaciones de sustentabilidad. En M. Astier, O: Masera y Y. Gálvan-Miroshi. (Comp.) Evaluaciones de sustentabilidad. Un enfoque dinámico y multidimensional. SEAE/CIGA/ECOSUR/CI Eco/UNAM/Mundiprensa/Fundación Instituto de Agricultura Ecológica y sustentable. España. Pp. 41-58.

Gans, C. & Huey, R. (1982). The physiological ecology of the reptilian egg and embryos: Types of eggs. Pp. 528-529. In: Biology of the reptilia. Vol 16. Academic Press. New York.

González-Desales G., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. & Charruau, P. (2016a). Nesting ecology of the American crocodile in La Encrucijada Biosphere Reserve, Mexico. Amphibia-Reptilia, 37(3):261-271.

González-Desales G., Monroy-Vilchis, O., Charruau, P. & Zarco-González, M. (2016b). Aspectos ecológicos de la anidación de *Caiman crocodilus chiapasius* (Bocourt 1876) en la reserva de la biosfera La Encrucijada, México Animal Biodiversity and Conservation 39(2):155-160.

Grigg, G. C., Thompson, M. J., Beard, L. A. & Harlow, H. (2010). Oxygen levels in mound nests of *Crocodylus porosus* and *Alligator mississippiensis* are high, and gas Exchange occurs primarily by diffusion, not convection. Australian Zoologist 35(2), 235-244.

Grigg, G. C. (1987). Water relations of crocodylian eggs: management considerations. In Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. (Eds G. J. W. Webb, S. C. Manolis and P. J. Whitehead). Pp 499-502. Surrey Beatty & Sons, Sydney.

Grigg, G.C. & Breard, L. A. (1985). Water loss and gain by eggs of *Crocodylus porosus*, related to incubation age and fertility. In Biology of Australasian Frogs and Reptiles (Eds G. C. Grigg, R. Shine and H. Ehman) pp 353-359. Surrey Beatty & sons, Sydney.

Grigg, G. & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians. Cromstock Publishing Associates a división of Cornell University Press Ithaca and London. 431-518.

Gutzke, W. H. N. (1987). Sex determination and sexual differentiations in reptiles. J. Herpetol (1), 122-125.

Hutton, J. & Webb, G. 2002. Legal trade snaps back: using the experience of crocodylians in draw lessons on regulation of the wildlife trade. Pp. 1-5. En: Crocodiles. Proceedings of the 16 th Working Meeting of the CSG-IUCN -The World Conservation Union. Gland, Switzerland.

- Hutton, J., Ross, P. & Webb, G. 2002. Using the Market to create incentives for the conservation of crocodilians: A re-view. Pp. 382-399. En: Crocodiles. Proceedings of the 16th Working Meeting of the CSG-IUCN - The World Conservation Union. Gland, Switzerland
- Lang, J. W. & Andrews, H. V. (1994). Temperature-dependent sex determination in crocodilians, *Journal of Experimental Zoology* 270, 28-44.
- Lang, J. W., Andrews, H. & Whitaker, R. (1989). Sex determination and sex ratios in *Crocodylus palustris*. *American Zoologist* 29, 935-952.
- López-Luna, M.A., Hidalgo-Mihart, M. G. & Aguirre-Leon, G. 2011. Descripción de los nidos del cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* en un paisaje urbanizado en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 27 (1): 1-16.
- Magnusson, W. E., Lima A. P. & Sampaio, R. A. (1985). Sources of heat for nest from *Paleosuchus trigonatus* and a review of crocodilians nest temperatures. *Journal of Herpetology* 19(2), 199-207.
- Northern Territory Government. (2015). Northern Territory Crocodile Farming Industry. (Strategic Plan 2015-21). Australia.
- Platt, S. G., Rainwater, T. R., Thorbjarnarson J. B. & Mc Murry, S. T. (2008). Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal Zoology*. The Zoological Society of London. 275, 177-189
- Sánchez Herrera, O., López Segurajáuregui, G., García Naranjo Ortiz de la Huerta, A. & Benítez Díaz, H. (2011). Programa de Monitoreo del Cocodrilo de Pantano (*Crocodylus moreletii*) México-Belice-Guatemala. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 270 pp.
- Soledad Simoncini, M., Soledad Fernández, M. y Iungman, J. 2014. Cambios estructurales en cáscaras de huevos de *Caiman latirostris*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 78-83.
- Webb, G.J., Manolis S.C., Dempsey, K.E. & Whitehead, P. J. (1987). Crocodilian eggs; a functional overview. In *wildlife Management: Crocodiles and Alligators* (Eds G. J. W. Webb, S. C. Manolis and P. J. Whitehead). Pp 417-422. Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- Webb, G. J., Manolis S. C. Whitehead, P. J. & Dempsey, K. (1987). The possible relationship between embryo orientation, opaque banding and dehydration of the albumen in crocodile eggs. *Copeia*, 252-257.
- Whitehead, P. (1987). Respiration by *Crocodylus johnstoni* embryos. In *Wildlife Management, Crocodiles and Alligators*. (Eds G. J. W. Webb, S. C. Manolis and P. J. Whitehead). Pp 437-497. Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- Waitkuwait, W. E. (1985). Investigations of the breeding biology of the West African slender-snouted crocodile *Crocodylus cataphractus* Cuvier, 1824. *Amphibia-Reptilia* 6 (4), 387-399.
- Uetz, P. & Jirí Hošek. 2016. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>.