

Estimación de la edad de los cocodrilos (*Crocodylus acutus*) de Banco Chinchorro, Quintana Roo, México

Age estimate of crocodiles (*Crocodylus acutus*) from Banco Chinchorro, Quintana Roo, Mexico

Pierre Charruau¹

RESUMEN

Se realizó una estimación de la edad de los cocodrilos americanos (*Crocodylus acutus*) de la reserva de la biosfera de Banco Chinchorro, en función de su longitud total y de su longitud de cráneo, utilizando el modelo de von Bertalanffy. Para la realización del modelo se utilizaron datos de las tasas de crecimiento, de la longitud total (n=19) y de la longitud de cráneo (n=17) de individuos capturados durante muestreos realizados en la reserva entre 2003 y 2011. El modelo prevé una longitud total máxima alcanzada por los cocodrilos en la reserva, de 3,337.0 mm y una longitud máxima de cráneo de 476.5 mm. Para el cocodrilo más grande capturado (2,710.0 mm) se estimó una edad de 21.3 años, y para el cocodrilo con el cráneo más largo (400.0 mm) una edad de 21.8 años. El modelo es una buena herramienta para contestar a preguntas cruciales para el buen manejo y la conservación de esta población de cocodrilos. Sin embargo, se necesitan más datos de crecimiento para afinar el modelo.

Palabras clave: Cocodrilo americano, edad, modelo de von Bertalanffy, crecimiento, talla

ABSTRACT

An age estimation of American crocodiles (*Crocodylus acutus*) from Banco Chinchorro Biosphere Reserve was made based on their total length and skull length, by using the von Bertalanffy model. Growth rate data of total length (n= 19) and skull length (n= 17), from crocodiles captured in the reserve during sampling made between 2003 and 2011, were used for the model. The model predicts that crocodiles of the reserve can reach a maximum total length of 3,337.0 mm and a maximum skull length of 476.5 mm. For the largest crocodile captured (2,710.0 mm), the age estimated was 21.3 years; and for the crocodile with the largest skull (400.0 mm), the age estimate was 21.8 years. The model is a good tool to answer crucial questions for the good management and conservation of this crocodile population. However, more data of growth rate are needed in order to obtain a more accurate model.

Key words: American crocodile, age, Von Bertalanffy model, growth, size

INTRODUCCIÓN

¿Qué edad tiene este cocodrilo? ¿Cuánto tiempo viven los cocodrilos? Esas dos preguntas son, sin duda, de las más comunes que uno recibe cuando trabaja con cocodrilos y aunque parecen simples, son preguntas muy importantes y difíciles de contestar. Saber la edad de los individuos de una población es fundamental para establecer y estudiar su estructura demográfica y dinámica poblacional (Nichols, 1987; Webb y Smith, 1987), mismas que sirven para decidir acerca de acciones de manejo para su conservación o aprovechamiento. Sin embargo, aunque para una multitud de especies existen varias técnicas de determinación de la edad de los individuos (Henry, 2001), en cocodrilos y otros reptiles esta tarea no es sencilla (Hutton, 1987).

La dificultad para determinar la edad de un cocodrilo se debe a varias características biológicas y ecológicas. Para empezar, los cocodrilos no presentan particularidades morfológicas, como cuernos o cornamenta, que sirven para determinar la edad de cérvidos y bóvidos (Gray y Simpson, 1985). En otras especies de mamífe-

ros se puede estimar la edad de los individuos a través del crecimiento o desgaste de los dientes (Leysac y Madsen, 2001), técnica que no se puede utilizar en cocodrilos ya que reemplazan sus dientes constantemente durante toda su vida (Erickson, 1996; Poole, 1961). Después, en ciertas especies de mamíferos se puede determinar la edad de los individuos con una simple observación directa de su talla, estatura o proporción de diferentes partes del cuerpo (Henry, 2001). Sin embargo, en cocodrilos el crecimiento y tamaño del individuo depende de una variedad de factores ambientales como temperatura de incubación, temperatura ambiental, salinidad y tipo y abundancia de presas (Joanen, McNease y Ferguson, 1987; Chabreck y Joanen, 1979; Rootes, Chabreck, Wright, Brown y Hess, 1991; Mazzotti, Bohnsack, McMahan y Wilcox, 1986). Por lo tanto, la relación entre la edad y el tamaño de los cocodrilos varía intra-específicamente en su rango de distribución.

Dos métodos han sido utilizados en cocodrilos para determinar la edad de los individuos (Hutton, 1987). La primera es la esqueletocronología, que

¹ Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán, A.P. 70-153 México, Distrito Federal, C.P. 04510. Tel. (01 5255) 56228222, ext. 47844. Correo-e: charruau_pierre@yahoo.fr

consiste en realizar cortes transversales de ciertos huesos y contar las estrías de crecimiento, el número de las cuales corresponde a la edad mínima del individuo (Hutton, 1986). Sin embargo, esta técnica es invasiva ya que es necesario sacrificar al individuo. En cocodrilos se pueden utilizar huesos particulares a los Crocodylidae llamados osteodermos, que son placas óseas pequeñas situadas a nivel cervical, nuchal y dorsal de los individuos (Richardson, Webb y Manolis, 2002). Esos huesos pueden ser removidos quirúrgicamente sin peligro para la salud de los animales (Hutton, 1987; Richardson et al., 2002); pero sigue siendo un método invasivo.

El otro método de determinación o estimación de la edad de los cocodrilos silvestres utiliza datos de crecimiento de individuos marcados y recapturados, y el modelo de von Bertalanffy (Hutton, 1987; Cupul-Magaña, 2002). El modelo de Ludwig von Bertalanffy es un modelo de crecimiento que considera la talla de los individuos como una función de la edad y permite estimar la edad de un individuo de tamaño conocido de una población conocida. El modelo utiliza varios parámetros que son el tamaño asintótico (tamaño máximo que un individuo puede alcanzar en la población estudiada), el tamaño inicial (tamaño de los individuos al nacer) y una constante de tiempo. Esos parámetros se pueden obtener realizando una regresión lineal entre tasas de crecimiento de individuos de la población estudiada y su tamaño, por lo que se necesita realizar un proyecto de captura-marcaje-recaptura para obtener las tasas de crecimiento. Este método no es invasivo, ya que no es necesario sacrificar a los individuos o remover parte de su cuerpo. Sin embargo, en condiciones silvestres es muy improbable recapturar a un mismo individuo en la misma fecha cada año durante toda su vida y por lo tanto, se obtienen generalmente tasas de crecimiento de individuos que se encuentran en diferentes etapas de crecimiento. En cocodrilos se puede utilizar la longitud total de los individuos o la longitud hocico-cloacal. Sin embargo, en condiciones de trabajo de campo esas medidas son a menudo difíciles de obtener con exactitud. Por lo tanto, la longitud del cráneo es considerada una medida estándar en este tipo de análisis, ya que se puede medir con más exactitud (Hutton, 1987). Las diferencias de tamaño entre las fechas de captura y de recaptura permiten realizar una regresión lineal entre las tasas de crecimiento y el tamaño promedio de

los individuos entre las dos capturas (Hutton, 1987). Esa regresión permite, a su vez, calcular los parámetros necesarios para aplicar el modelo de von Bertalanffy y determinar la edad de un cocodrilo dado a partir de su tamaño (Hutton, 1987; Cupul-Magaña, 2002).

La reserva de la biosfera Banco Chinchorro alberga una población aislada de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) ecológicamente importante, relativamente grande y en buen estatus de conservación (Charruau, Cedeño-Vázquez y Calmé, 2005; Charruau, Thorbjarnarson y Hénaut, 2010). La realización de muestreos anuales de cocodrilos en la reserva desde 2003 ha permitido obtener datos de tasas de crecimiento a través de recapturas de individuos marcados (Charruau, Cedeño-Vázquez, Villegas y González-Cortés, 2010). Determinar la edad de los individuos de esta reserva aislada sería de gran ayuda para poder responder a otras preguntas de importancia, como la edad para la primera reproducción y la edad máxima de los cocodrilos en la reserva.

El objetivo de este estudio es estimar la edad de los cocodrilos de Banco Chinchorro a partir de su longitud total y longitud del cráneo, utilizando datos de tasas de crecimiento y el modelo de von Bertalanffy.

MATERIALES Y MÉTODOS

Banco Chinchorro

La reserva de la biosfera Banco Chinchorro es un atolón situado a 31 km de la costa sureste de Quintana Roo (Figura 1). La reserva tiene una superficie de 144,360 ha, incluyendo arrecifes coralinos, laguna arrecifal y aguas oceánicas adyacentes. Dentro de la reserva se presentan cuatro islas (cayos) con un área total de 582 ha de las cuales 435 ha corresponden a hábitats terrestres y 147 ha corresponden a lagunas interiores. La población de cocodrilo americano se encuentra en Cayo Centro (Figura 1), el cayo más grande (541 ha) situado a 47 km de la costa y cubierto de manglar y vegetación halofítica o de duna costera (Charruau et al., 2005). El clima de Banco Chinchorro es caliente-subhúmedo con lluvias en verano e invierno (Charruau et al., 2010).

Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento de *C. acutus* en Cayo Centro, Banco Chinchorro, se determinaron a

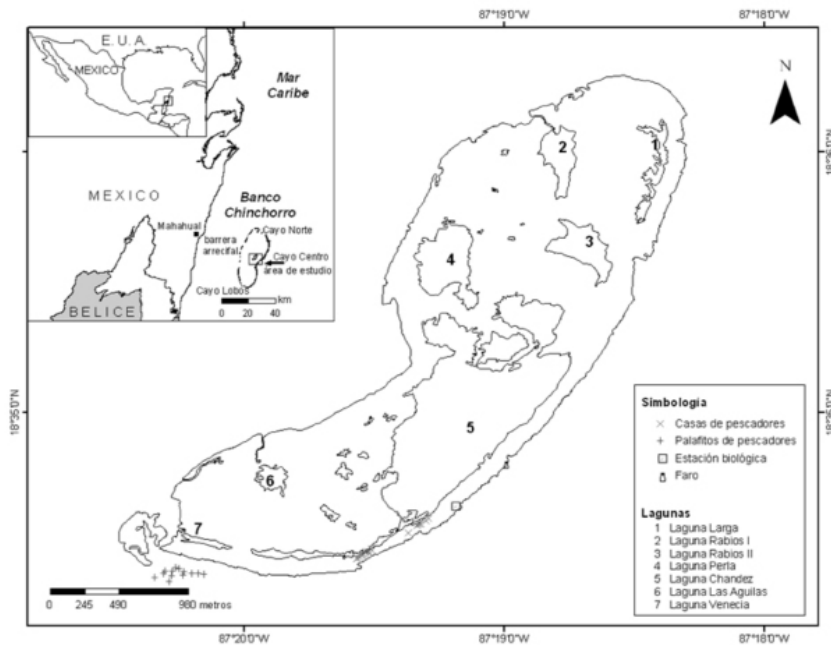


Figura 1. Mapa de localización de la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro.

partir de datos de captura/recaptura obtenidos durante los muestreos anuales realizados entre junio de 2003 y agosto de 2011. Durante los muestreos se realizaron capturas de cocodrilos siguiendo la técnica descrita por Charruau et al. (2005). De cada individuo capturado, se midió la longitud total (en mm) desde la punta del hocico hasta la punta de la cola, así como la longitud del cráneo (en mm) desde la punta del hocico hasta la punta posterior del supra-occipital (medio del margen posterior del techo craneal). Cada individuo capturado fue marcado con corte de escama siguiendo el sistema de Platt y Thorbjarnarson (1997) y se liberó en el sitio de su captura. Las tasas de crecimiento se calcularon dividiendo la diferencia de longitud (en mm) entre las dos capturas por el número de días transcurridos entre esas dos capturas.

Análisis de regresión y modelo de von Bertalanffy

Se realizaron regresiones lineales entre las tasas de crecimiento (en mm/día) y el tamaño promedio de los individuos entre las dos capturas (en mm) a nivel de longitud total y longitud de cráneo.

La ecuación de regresión lineal (en caso de la longitud total) se enuncia como:

$$\Theta_{LT} = a LT_p + b \quad (\text{ecuación 1})$$

donde:

- Θ_{LT} es la tasa de crecimiento a nivel de longitud total (LT).

-a es el coeficiente de regresión o pendiente de la línea de regresión.

-b es el valor de la ordenada donde la línea de regresión se intercepta al eje Y.

- LT_p es la longitud total promedio del individuo entre sus dos capturas.

Se utilizó G-Stat student para realizar las análisis de regresión. Los resultados se consideran significativos con $p < 0.05$.

Para determinar la edad de los cocodrilos en función de su longitud total se utilizó el modelo de von Bertalanffy, cuya ecuación (Bertalanffy, 1934) es:

$$t = \tau \ln [(LT_A - LT_0) / (LT_A - LT_t)] \quad (\text{ecuación 2})$$

donde:

- t es la edad del cocodrilo en días. Para obtener la edad del cocodrilo en años se divide el valor de t por 365.

- τ es una constante de tiempo que corresponde al inverso de la pendiente de la línea de regresión (ecuación 1), es decir $\tau = 1/a$.

- ln es el logaritmo natural.

- LT_A es la longitud total asintótica (longitud máxima que un individuo puede alcanzar) y corresponde al cociente entre el intercepto y la pendiente de la línea de regresión (ecuación 1), es decir $LT_A = b/a$.

- LT_0 es la longitud total inicial o longitud total al nacer. Para este trabajo se utilizó la longitud total promedio de las crías de cocodrilo americano de Banco Chinchorro al nacer.

- LT_t es la longitud total del cocodrilo al tiempo t.

Se calcularon todos los parámetros necesarios a la utilización de la ecuación 2. El mismo proceso se realizó utilizando la longitud del cráneo (LCr). Después, se calculó la edad de una muestra de cocodrilos de Banco Chinchorro en función de datos reales de longitud total y longitud de cráneo obtenidos durante las capturas. Se calculó la edad promedio de los individuos en función de las dos edades obtenidas para un mismo individuo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se obtuvieron 19 tasas de crecimiento a nivel de longitud total y 17 tasas de crecimiento a nivel de longitud de cráneo. Las tasas de crecimiento provinieron de individuos de diferentes tamaños, desde crías hasta adultos, así como de diferentes sexos. La tasa de crecimiento en longitud total fue negativamente correlacionada a la longitud total promedio ($r = 0.6766$; $F_{1,17} = 14.35$; $p < 0.002$) de los individuos entre sus dos capturas (Figura 2). Asimismo, la tasa de

crecimiento en longitud del cráneo fue negativamente correlacionada a la longitud promedio del cráneo ($r = 0.8164$; $F_{1,15} = 29.98$; $p < 0.001$) de los individuos entre sus dos capturas (Figura 2). Esos resultados concuerdan con las observaciones previamente realizadas sobre las tasas de crecimiento de los cocodrilos americanos silvestres de Quintana Roo (Charruau et al., 2010). Entre más grandes son los cocodrilos, menor tasa de crecimiento tienen, es decir que su crecimiento disminuye a lo largo de su vida. Las ecuaciones de regresión obtenidas fueron:

-Para longitud total:

$$\Theta_{LT} = -0.0002 LT_p + 0.6674 \quad (\text{ecuación 3})$$

-Para longitud del cráneo:

$$\Theta_{LCr} = -0.0002 LCr_p + 0.0953 \quad (\text{ecuación 4})$$

A partir de las ecuaciones 3 y 4 se obtuvieron los parámetros ζ y longitud asintótica para la ecuación 2:

-Para longitud total:

$$\zeta = 5000 \quad \text{y} \quad LT_A = 3337.0 \text{ mm}$$

-Para longitud del cráneo:

$$\zeta = 5000 \quad \text{y} \quad LCr_A = 476.5 \text{ mm}$$

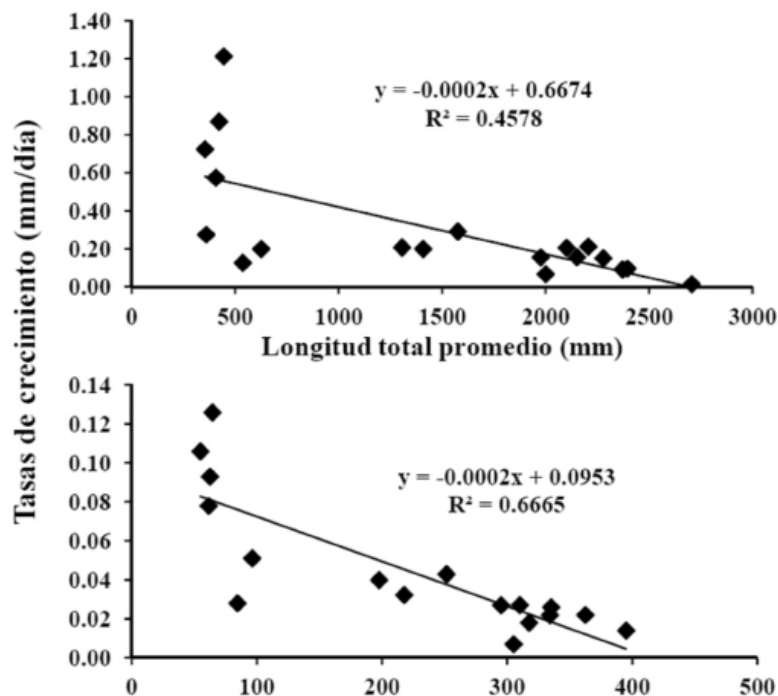


Figura 2. Tasas de crecimiento de los cocodrilos de Banco Chinchorro a nivel de longitud total (A) y de longitud de cráneo (B) en función de la longitud total promedio y la longitud promedio del cráneo de los individuos entre sus dos capturas, respectivamente.

Después, a partir de datos de 43 cocodrilos americanos recién nacidos de Banco Chinchorro, se calcularon los promedios de longitud total (LT_0) y longitud del cráneo (LCr_0) al nacer:

$$-LT_0 = 253.4 \text{ mm}$$

$$-LCr_0 = 40.11 \text{ mm}$$

Con todos los parámetros calculados se obtuvieron las siguientes ecuaciones de von Bertalanffy:

-Para longitud total:

$$t = 5000 \ln [(3337 - 253.4) / (3337 - LT_t)]$$

(ecuación 5)

-Para longitud del cráneo:

$$t = 5000 \ln [(476.5 - 40.11) / (476.5 - LCr_t)]$$

(ecuación 6)

A partir de esas ecuaciones, se estimó la edad en años ($\text{edad en años} = t / 365$) de una muestra de 86 cocodrilos de Banco Chinchorro capturados en la reserva entre 2003 y 2011 (Cuadro 1). Los resultados de las ecuaciones 5 y 6 para un mismo cocodrilo fueron diferentes, así que se calculó el promedio de edad aproximada para cada cocodrilo en función de las edades obtenidas a partir de su LT y de su LCr (Cuadro 1). Los resultados muestran que un cocodrilo de 1,010.0 mm de longitud total y de 153.0 mm de longitud de cráneo tienen una edad aproximada de 4.0 años (Cuadro 1). Asimismo, un cocodrilo de 2,000 mm de longitud total y de 300.0 mm de longitud craneal tiene alrededor de 11.9 años (Cuadro 1). Según los resultados, el tamaño máximo que podría alcanzar un cocodrilo en Banco Chinchorro es de 3,337.0 mm, con una longitud máxima de cráneo de 476.5 mm. Aunque esos resultados parecen pequeños para la especie, concuerdan con las observaciones de campo actuales. El cocodrilo americano puede alcanzar tamaños de más de 6 m de longitud total (Álvarez del Toro, 1974) y el cráneo más grande registrado para la especie mide 735.0 mm (Whitaker y Whitaker, 2008). Sin embargo, en la reserva de Banco Chinchorro el cocodrilo más grande capturado hasta el momento es un macho de 2,710.0 mm de longitud total con un cráneo de 380.0 mm, lo que corresponde a una edad aproximada de 21.3 años, según los resultados obtenidos (Cuadro 1). La longitud de cráneo máxima registrada en la reserva es de 400.0 mm proveniente de un macho de 2,610.0 mm,

la edad aproximada de este individuo es de 21.8 años (Cuadro 1). En trabajos anteriores se ha mencionado el tamaño relativamente pequeño de los cocodrilos de Banco Chinchorro en comparación con otros sitios (Charruau et al., 2005, 2010) y eso podría explicarse a través de factores ambientales (alta salinidad, entre otros) o genéticos. Los cocodrilos más grandes observados en la reserva se acercan a los 3 m de longitud total, pero hasta la fecha no se han capturado individuos de este tamaño. Esos individuos tendrían, según el modelo de von Bertalanffy, más de 30 años. Eso correspondería a una fecha de nacimiento durante las décadas de los años setenta y ochenta, cuando el aprovechamiento de los cocodrilos silvestres en México disminuyó después de su prohibición a nivel nacional en 1970 (Casas-Andreu y Guzmán, 1970).

En varias especies de cocodrilianos se ha observado una diferencia de crecimiento entre los sexos, los machos crecen más rápidamente y alcanzan tamaños más grandes que las hembras (Webb, Messel, Crawford y Yerbury, 1978; Hutton, 1987; Wilkinson y Rhodes, 1997; Tucker, Limpus, McDonald y McCallum, 2006). Por lo tanto, se deberían aplicar ecuaciones diferentes para machos y hembras a partir de datos de crecimiento propios de cada sexo. Sin embargo, si existe una dificultad para obtener tasas de crecimiento de cocodrilos silvestres, esa dificultad es todavía mayor para obtener una cantidad de datos suficientes para ambos sexos. En Banco Chinchorro, el número de hembras es reducido (Charruau et al., 2005) y desde 2003 solamente se han recapturado cuatro hembras en la reserva. Asimismo, en cocodrilos las tasas promedio con relación al tamaño de los individuos cambian alrededor de los 4-5 años de edad, por lo que se podrían realizar dos modelos, uno para cocodrilos jóvenes y uno para cocodrilos más viejos (Hutton, 1987; Cupul-Magaña, Rubio-Delgado y Reyes-Juárez, 2004). En este caso, se requiere también de más datos para cada categoría de tamaño.

CONCLUSIONES

El modelo de von Bertalanffy nos permite estimar por primera vez la edad de los cocodrilos americanos de la reserva de la biosfera Banco Chinchorro. Este modelo representa una buena herramienta para contestar preguntas cruciales para el buen manejo y la conservación de esta población, entre otras: ¿Cuál es la edad mínima

Cuadro 1. Estimación de la edad de 86 cocodrilos americanos de Banco Chinchorro a partir de su longitud total (LT) y de cráneo (LCr)

LT (mm)	LCr (mm)	Edad LT (años)	Edad LCr (años)	Edad promedio	LT (mm)	LCr (mm)	Edad LT (años)	Edad LCr (años)	Edad promedio
280	42.7	0.12	0.08	0.10	1500	235	7.10	8.11	7.60
300	45.2	0.21	0.16	0.18	1520	245	7.25	8.68	7.96
320	48.0	0.30	0.25	0.27	1530	270	7.32	10.25	8.79
330	50.0	0.34	0.31	0.33	1562	230	7.57	7.82	7.70
425	68.0	0.78	0.90	0.84	1580	240	7.71	8.39	8.05
435	70.0	0.83	0.97	0.90	1600	240	7.86	8.39	8.13
470	78.0	1.00	1.24	1.12	1600	235	7.86	8.11	7.98
494	75.5	1.11	1.16	1.14	1620	254	8.02	9.23	8.62
510	78.8	1.19	1.27	1.23	1620	250	8.02	8.98	8.50
530	82.2	1.29	1.39	1.34	1630	250	8.10	8.98	8.54
536	85.0	1.32	1.49	1.40	1650	250	8.26	8.98	8.62
553	94.0	1.40	1.81	1.60	1650	240	8.26	8.39	8.33
560	82.7	1.43	1.41	1.42	1675	262	8.47	9.73	9.10
575	84.1	1.51	1.46	1.48	1680	259	8.51	9.54	9.02
580	90.0	1.53	1.66	1.60	1700	255	8.67	9.29	8.98
590	87.2	1.58	1.56	1.57	1800	275	9.54	10.59	10.06
612	97.0	1.69	1.91	1.80	1830	280	9.81	10.93	10.37
730	114.5	2.30	2.56	2.43	1870	280	10.18	10.93	10.55
792	116.0	2.63	2.62	2.62	1880	287	10.27	11.43	10.85
835	138.0	2.86	3.48	3.17	1890	285	10.36	11.28	10.82
906	142.0	3.26	3.64	3.45	1930	240	10.75	8.39	9.57
910	135.5	3.28	3.38	3.33	1936	338	10.81	15.72	13.26
915	142.0	3.31	3.64	3.48	1950	300	10.94	12.40	11.67
944	162.0	3.47	4.49	3.98	1980	300	11.24	12.40	11.82
1010	153.0	3.86	4.10	3.98	2000	300	11.45	12.40	11.92
1020	158.0	3.92	4.31	4.11	2050	300	11.97	12.40	12.18
1050	160.0	4.09	4.40	4.25	2075	350	12.24	16.96	14.60
1090	165.0	4.34	4.62	4.48	2080	320	12.29	14.05	13.17
1113	170.0	4.48	4.84	4.66	2100	330	12.51	14.95	13.73
1120	173.0	4.52	4.97	4.75	2120	320	12.74	14.05	13.39
1144	175.0	4.67	5.07	4.87	2240	330	14.16	14.95	14.55
1157	183.0	4.75	5.43	5.09	2260	350	14.41	16.96	15.69
1200	183.0	5.02	5.43	5.23	2280	350	14.67	16.96	15.81
1220	190.0	5.15	5.76	5.46	2290	340	14.80	15.92	15.36
1240	185.0	5.28	5.53	5.40	2307	348	15.02	16.75	15.88
1270	190.0	5.48	5.76	5.62	2330	350	15.33	16.96	16.15
1290	200.0	5.61	6.25	5.93	2340	350	15.47	16.96	16.22
1300	193.0	5.68	5.91	5.79	2450	370	17.07	19.32	18.19
1350	218.0	6.02	7.17	6.60	2500	390	17.86	22.17	20.02
1360	205.0	6.09	6.50	6.30	2600	380	19.61	20.67	20.14
1370	213.0	6.16	6.91	6.53	2610	400	19.79	23.85	21.82
1400	220.0	6.37	7.28	6.82	2700	390	21.60	22.17	21.89
1450	230.0	6.73	7.82	7.28	2710	380	21.82	20.67	21.25

de las hembras reproductivas? ¿Cuál es la edad máxima que alcanzan los cocodrilos en la reserva? Sin embargo, el modelo sigue siendo una aproximación y sería relevante comparar este método con el método de esqueletocronología. Pero es difícil obtener esqueletos de individuos debido a la rápida descomposición de los cadáveres en el ambiente de la reserva. Mientras tanto, lo mejor es seguir con los muestreos para obtener más datos de tasas de crecimiento (de ambos sexos) y afinar el modelo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que apoyaron en los largos muestreos nocturnos que generaron la información aquí utilizada. Gracias a F.R.M. Hernández-Chávez por la revisión del español. Gracias a J.A. Padilla-Saldívar por la elaboración del mapa. La Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro (CONANP) proporcionó apoyo importante durante el trabajo de campo en Cayo Centro. Las salidas de campo fueron financiadas por El Colegio de la Frontera Sur y la Universidad Nacional Autónoma de México. Los permisos de investigación científica fueron expedidos por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), conforme a los números de oficio: SGPA/DGVS/02932/06, SGPA/DGVS/02188/07, SGPA/DGVS/02066/08, y SGPA/DGVS/02516/09.

Agradezco al programa de becas posdoctorales de la UNAM por otorgarme una beca de estancia posdoctoral en el Instituto de Biología de la UNAM durante la realización de este estudio.

REFERENCIAS

- Álvarez del Toro, M. (1974). Los Crocodylia de México. México: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Bertalanffy, L. von (1934). Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. I. Allgemeine Grundlagen der Theorie: Mathematische und physiologische Gesetzmäßigkeiten des Wachstums bei Wassertieren. Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 131, 613-653.
- Casa-Andreu, G. y Guzmán, M.A. (1970). Estado actual de las investigaciones sobre cocodrilos mexicanos. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras, México, Serie Divulgación, Boletín, 3, 1-52.
- Chabreck, R.H. & Joanen, T. (1979). Growth rates of American alligators in Louisiana. Herpetologica, 35, 51-57.
- Charruau, P., Cedeño-Vázquez, J.R. & Calme, S. (2005). Status and conservation of the American crocodile (*Crocodylus acutus*) in Banco Chinchorro Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. Herpetological Review, 36(4), 390-395.
- Charruau, P., Thorbjarnarson, J.B. & Henaut, Y. (2010a). Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. Journal of Natural History, 44(11), 741-761.
- Charruau, P., Cedeño-Vázquez, J.R., Villegas, A. y González-Cortés, H. (2010b). Tasas de crecimiento del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en estado silvestre en la Península de Yucatán, México. Revista Latinoamericana de Conservación, 1(2), 63-72.
- Cupul-Magaña, F.G. (2002). Edad del cocodrilo de río, *Crocodylus acutus*, usando el modelo de Von Bertalanffy. Boletín de la Sociedad Herpetologica de México, 10, 47-50.
- Cupul-Magaña, F.G., Rubio-Delgado, A. y Reyes-Juárez, A. (2004). Crecimiento en talla y peso del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) durante su primer año de vida. Revista Española de Herpetología, 18, 55-61.
- Erickson, G.M. (1996). Toothlessness in American alligators, *Alligator mississippiensis*. Copeia, 1996(3), 739-743.
- Gray, G.G. & Simpson, C.D. (1985). Horn growth and aging of free-ranging Barbary sheep (*Ammotragus lervia*). Mammalia, 49, 85-92.
- Henry, C. (2001). Biologie des populations animales et végétales. Paris: Dunod.
- Hutton, J.M. (1986). Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. Copeia, 1986(2), 332-341.
- Hutton, J.M. (1987). Techniques for ageing wild crocodilians, in: G.J.W. Webb, S. Manolis & P.J.H. Whitehead (Eds.), Wildlife management: crocodiles and alligators (pp. 211-216). Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons Pty Ltd in association with The Conservation Commission of the Northern Territory.
- Joanen, T., McNease, L. & Ferguson, M.W.J. (1987). The effects of egg incubation temperature on post-hatching growth of American alligators, in: G.J.W. Webb, S. Manolis & P.J.H. Whitehead (Eds.), Wildlife management: crocodiles and alligators (pp. 533-537). Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons Pty Ltd in association with The Conservation Commission of the Northern Territory.
- Leyssac, N. & Madsen, A.B. (2001). Age determination of Eurasian badger (*Meles meles*) from growth lines in tooth sections-preliminary results. Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum, 14, 107-112.
- Mazzotti, F.J., Bohnsack, B., McMahon, M.P. & Wilcox, J.R. (1986). Field and laboratory observations on the effects of high temperature and salinity on hatchling *Crocodylus acutus*. Herpetologica, 42, 191-196.
- Nichols, J.D. (1987). Population models and crocodile management, in: G.J.W. Webb, S. Manolis & P.J.H. Whitehead (Eds.), Wildlife management: crocodiles and alligators (pp. 177-187). Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons Pty Ltd in association with The Conservation Commission of the Northern Territory.
- Platt, S.G. & Thorbjarnarson, J.B. (1997). Status and life history of the American crocodile in Belize. Report to United Nations Development Programme, Global Environmental Facility, Belmopan, Belize. Belize Coastal Zone Management Project BZE/92/G31.
- Poole, D.F.J. (1961). Notes on tooth replacement in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. Proceedings of the Zoological Society of London, 136, 131-140.
- Richardson, K.C., Webb, G.J.W. & Manolis, S.C. (2002). Crocodiles: inside out, a guide to the crocodilians and their functional morphology. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty & Sons.
- Rootes, W.L., Chabreck, R.H., Wright, V.L., Brown, B.W. & Hess, T.J. (1991). Growth rates of American alligators in estuarine and palustrine wetlands in Louisiana. Estuaries, 14, 489-494.

- Tucker, A.D., Limpus, C.J., McDonald, K.R. & McCallum, H.I. (2006). Growth dynamics of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*) in the Lynd River, Queensland. *Australian Journal of Zoology*, 54, 409-415.
- Webb, G.J.W. & Smith, A.M.A. (1987). Life history parameters, population dynamics and the management of crocodilians, in: G.J.W. Webb, S. Manolis & P.J.H. Whitehead (Eds.), *Wildlife management: crocodiles and alligators* (pp. 199-210). Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons Pty Ltd in association with The Conservation Commission of the Northern Territory.
- Webb, G.J.W., Messel, H., Crawford, J. & Yerbury, M.J. (1978). Growth rates of *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylia) from Arnhem Land, Northern Australia. *Australian Wildlife Research*, 5, 385-399.
- Whitaker, R. & Whitaker, N. (2008). Who's got the biggest? *Crocodile Specialist Group Newsletter*, 27(4), 26-30.
- Wilkinson, P.M. & Rhodes, W.E. (1997). Growth rates of American alligators in coastal South Carolina. *Journal of Wildlife Management*, 61, 397-402.