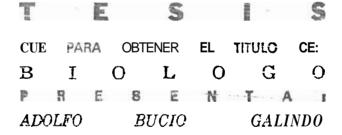


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIOS PARA EL DISENO **DE UN SISTEMA**DE CRIA INTENSIVA **DE COCODRILOS**(Crosslylus moreletii) JOVENES





MEXICO, D. F.

AGRADECIMIENTOS

- Al CEICADES-CP y a sus dirigentes por haberme dado la oportunidad de llevar a cabo la presente tesis como miembro del Programa Acuícola de osa institución, y por toda su disposición para el apoyo financiero, logístico y académico para ei desarrollo del presente trabajo, que fue el proyecto 160 de la matríz de investigación del CEICADES-CP.
- 81 Dr. Gustavo Casas Andreu del Instituto da Biología de le UNAM por sus observaciones y comentarios durante su dirección de esta tesis.
- Al Dr. Oscar Flores Villela por su sugerencia de incorporar nuevos datos de crecimiento y por exigir demostraciones estadísticas, las cuales enriquecieron y dieron solidez al trabajo.
- Al Dr. Fausto R. Mendez de la Cruz del Instituto de Biología de la UNAM por la revisión de este trabajo y por sus útiles comentarios.
- Al M. en C. Marco Lazcano Barrero de Amigos de Sian Ka'an y ECOSFERA, A.C. por haber facilitado amistosamente gran parte de la información bibliográfica consultada, la cuál fue esencial para ei desarrollo del marco teórico y la introducción de esta tesis
- Al Dr. Lauro Bucio Alanfs por transmitirme sus experiencias en relación con la filosofía de la investigación científica, la observación de eventos y la interpretación de datos.
- Al Tec. For. Antonio Hernández del Programa Acuícola del CEICADES, por sus enseñanzas practicas en el manejo de los cocodrilos, por su auxilio durante la fase de campo de este estudio y por sus comentarios relacionados con éste.
- Al Inq. Fís. Lauro Bucio Galindo del Instituto de Física de la UNAM, por sus enseñanzas en relación a la metodología científica, ia formulación de hipótésis científicas y por su ayuda en la edición final del documento.
- Al M. en C. Arturo Enciso e Ing. Pablo **Díaz** por haberme **enseñado** los procedimientos de **algunos** de los **análisis** estadísticos.
- Al M. en C. Eduardo Mendoza, jefe del programa acuícola del CEICADES por haber contribuido a la revisión de este documento.
- Al Dr. Richard Vogt de la Estación de Biología **Trópical "Los Tuxtlas", Veracruz** del Instituto de Biología de la UNAM por hsber facilitado información sobre estudios de cocodrilos en México.
- A Señorita Carolina Sanchez del Centro de Computo del CEICADES por enseñarme a utilizar el LOTUS 123.
- Al biólogo José Carlos Juárez López y a la M. en C. Elvia Josefina Jiménez Fernández por revisar este documento.

RESUMEN

Con los objetivos de dar una arroximación sobre los requerimientos nutricionales, alimentarios, de temperatura ambiental y de diseño de corral psra la crianza intensiva de Crocodvlus moreletii jóvenes, se estudió el crecimiento de 18 organismos de 23 mesas de edad (40-100 cm de longitud inicial) durante un LOS organismos se mantuvieron dentro de un encierro expuesto a las fluctuaciones climáticas naturales del sitio de estudio, en Cdrdenas, Tabasco, que está dentro üei área de distribución natural de la especie. El alimento consistió en carne roja de bovinos de desecho, y fue proporcionado ad libitum (4 a 5 veces por semana). So hicieron mediciones periodicas de longitud total y peso de los organismos. Los datos de taca de crecimiento anual fueron organizados en medidas de estadfstica descriptiva. Para detectar si hubo diferencias entre las casas de crecimiento anual de los organismos de acuerdo a su clase de talla inicial, se hizó una prueba de t da Student. Los datos de tasas de crecimiento mensuales para las fechas de mediciones fueron analizados por medio del ANDEVA y la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS). Para los datos que fueron similares entre sí, se calculó su media de temperatura ambiental.

Los C. moreletii crecieron un promedio de 47.7 cm/año (C.V. = 7%), siendo hasta la fecha el mayor crecimiento registrado para la especie; el cuál fue cercano al registrado para otras especies bajo crianza intensiva. Los organismos a los 35 meses midieron un promedio de 1.17 m de longitud total, valor también cercano al registrado para ias especies en crianza intensiva. En la prueba üe t de Student no se detectaron diferencias significativas entre las tasas de crecimiento anuales para los C. moreietii de las clases (40-70 cm) y (70-100 cm; de longitud inicial. Las tasas de crecimiento mensuales más bajas (2.0 - 7.7 cm/mes) se registraron de mediados de octubre á mediados de marzo a un promedio de 30, 25 20°C de temperatura ambiente máxima, y mínima media respectivamente; y las más altas (5.1 - 5.9 cm/mes) se registraron de finales de abril a mediados de septiembre a un piomedio de 34.4, 29.4 y 22.5°C para temperatura ambiente máxima, media y mínima respectivamente. De acuerdo al ANDEVA y prueba de DMS no

se encontraron diferencias significativas para las tasas de crecimiento entre los meses de una misma época (DMS = 0.90; P < 0.0005), pero si hubo diferencias significativas entre todos los meses de una época en relación con la otra (DMS = 0.90; P < 0.0005). En el termógrama, la temperatura mensual durante el periodo de estudio fue similar al registrado para la localidad durante 19 años.

La temperatura promedio anual máxima, media y mínima durante el periodo de estudio fue de 31.9, 26.5 y 21.1°C respectivamente, la cuál fue similar a los valores registrados para la isotérma que abarca al sar de Veracruz, Tabasco, Campecne y parte de la Peninsula de Yucatán; por lo cuál es posible que en esas regiones también se pueda criar intensivamente a Crocodylus moreletii en encierros al aire libre.

	INDICE	pag.
	1. INTRODUCCION	1
1.	CBJETIVO GENERAL	5
2.	OBJETIVOS ESPECIFICOS	5
	II. MARCO TEORICO	6
1.	BIOLOGIA SOBRE EL CRECIMIENTO DE LOS REPTILES	6
A.	Generalidades sobre el crecimiento de los reptiles	6
В.	Generalidades sobre el crecimiento de los reptiles en relacion a la temperatura en ambientes natureles	6
C.	Variación intraespecifica en el potencial de crecimiento de ios repiles.	7
2.	FACTORES QUE DETERMINAN EL CRECIMIENTO DE LOS COCODRILOS	8
Α.	Temperatura.	8
	- Efecto de las bajas temperaturas.	9
	- Selección térmica en cocodrilos.	10
В.	Alimentación.	12
C.	Nutrición.	14
D.	Densidad.	15
3.	CRECIMIENTO DE COCODRILOS Y ALIGATORES	15
Α.	Modelo de crecimiento de cocodrilos y aligatores	15
B.	Crecimiento de cocsdrilos en laboratorio.	16
C.	Crecimiento de cocodrilos y aligatores en cautiverio.	17
D.	Crecimiento de <u>C</u> . <u>moreletii</u> en México.	17
	-Nutrición y crecimiento.	17
	-Temperatura y crecimiento	18
	-Edad v crecimiento	18

~ ¢ :

	III. SINIO DE ESTUDIO	19
	Localización	1.9
В.	Clima	19
C.	Suelo	19
D.	Vsgetac ión	20
E.	Hidrología	20
	IV. MATERIAL Y METODOS	22
Α.	Descripción de los organismos	22
В.	Marcado e identificación de los organismos	23
C.	Descripción del encierro de los organismos	23
C.	Registro de las mediciones de los organismos	25
E.	Registro de las temperaturas ambienteles	25
F.	Manejo de la alimentación	25
E.	Manejo de datos de crecimiento (Longitud total)	26
	V. RESULTADOS Y DISCUSION	28
	VI. CONCLUSIONES	39
	V!!. LITERATURA CITADA	41

I. INTRODUCCION

Los cocodilos han side uno de los recursos naturales más impartantes de los pantanos y cuerpos de agua tropicales, pues además de desempeña: un rol ecológico bien definido en el medio en que viven (Casas-Andreu, 1977), poseen excelentes pieles que son utilizadas por la industria peletera internacional para la fabricación de indumentarias o accesorios de lujo en el vestir (Dufaure, 1987). Debido a que el recurso se ha explotado sin restricciones, la mayoría de sus poblaciones han sido diezmadas. Actualmente 18 especies de las 22 existentes en el mundo, están en grave peligro de desaparecer. Las tres especies que habitan en México, que son Caiman crocodylus fuscus, Crocodylus acutus, y Crocodylus moreletii están en la misma situación (Levy, 1991).

Otras de las causas que han contribuido a que los cocodrilos hallan declinado como recurso natural renovable en todo el mundo, nan sido la desecación de pantanos para uso agrícola y las alteraciones hidrológicas por la construcción de presas hidroeléctricas, carreteras y bordes de contención que han transformado o destruido el. hábitat de los cocodrilos (Casas y Guzmán, 1979; Alvarez del Toro, 1974)

En respuesta a la disminucion de las poblaciones de cocodrilos en el mundo han surgido programas de conservación en Africa, Australia, India, Nueva Guinea y Estados Unidos. Las estrategias han variado considerablemente, pero la reproducción y/o el crecimiento en cautiverio de los cocodrilos han sido incorporados en la mayoría de esos programas. Existen sistemas de "granja" o cultivo totalmente cerrados, en los cuales los huevos son producidos por los cocodrilos cautivos; otros sistemas son los de "ranching" o de semicultivo, en los cuales los huevos de los cocodrilos silvestres o las crías son recolectadas para llevarlas a tallas de subadulto en cautiverio; los animales así cultivados son utilizados para aprovechar su piel comercialmente y/o para ser liberados en áreas naturales o parques nacionales (Joanen y McNease, 1987).



Dado el alto valor que alcanzan las pieles de los cocodrilos y aligatores en el mercado internacional, y la situación crítica a la que han sido sometidas sus poblaciones, ha sido indispensable elaborar metodologías que permitan obtener tasas de crecimiento rápidas y económicamente factibles para su crianza. Esto ha sido logrado para Alligator mississippiensis en los EUA (Coulson et al.,1973; Joanen y McNease, 1976), y también para otras especies como Crocodylus iohnstoni en el norte de Australia (Webb et al, 1983); Crocodylus novaequinae en Nueva Guinea (Montague, 1991); Crocodylus niloticus en Africa (Levy, 1991); y Gavialis gangeticus en la India (Singh, 1984).

Para <u>Crocodylus moreletii</u> aunque ha sido estudiado su creciniento en cautiverio y se han sugerido varias alternativas de manejo (Alvarez del Toro, 1974; Casas-Andreu, 1977; Virgen, 1978; Del Real, 1983; Huerta, 1986; Cabrera, 1991; Ocaña, 1991; López, 1992), no se ha definido una metodología para lograr que sus tasas de crecimiento sean similares a las registradas para las especies que se cultivan intensivamente, esto probablemente es consecuencia de que se desconocen sus requerimientos de nutrición (Ocaña, 1991), alimentación, temperatura, densidad y manejo que son las variables más importantes que determinan el crecimiento de otras especies del Orden Crocodylia (Coulson y Hernandez, 1983; McNease y Joanen 1981; Lang, 1987; Levy, 1991).

Los metodos utilizados para determinar los niveles óptimos de los factores mencionados anteriormente incluyen el uso de cámaras ambientales (Coulson et al., 1973; Joanen y McNease, 1976), gradientes térmicos (Lang, 1987); seguimientos de la alimentación y nutrición in situ (McNease y Joanen, 1981) y estudios de la bioquímica y fisiología de la nutrición en laboratorio (Coulson y Hernandez, 1983; Coulson y Coulson, 1989). Ya que estos procedimientos son costosos, tanto en tiempo, como en dinero, sólo han sido accesibles en los paises desarrollados.

No obstante, dada la estrecha relación filogénetica y molecular que presentan los cocoirilos entre si (Densmore y Owen, 1989), y

sus similitudes en aspectos metabólicos (Hernandez y Coulson, 1952), etológicos y ecológicos (Gans, 1989), es posible que los requerimientos térmicos y nutricionales para el optimo crecimiento sean similares entre algunas de las especies de cocodrilos.

La temperatura registrada como óptima para el crecimiento de A. mississippiensis (especia extratropical) y otras especies de cocodrilos (tropicales) entre estos <u>C. porosus</u> y <u>C. iohnstoni</u> oscila entre 29-33°C (Coulson et al, 1973; Joanen y McNease, 1987; Coulson y Coulson, 1989; Webb et al, 1983; Wright, 1986).

Así, A. mississipiensis y algunas otras especies tropicales como C. jonhnstoni son criadas en cámaras ambientales con temperatura controlada, para acelerar su crecimiento. El uso de las cámaras ambientales implica un gran consumo energético, por lo cuál la crianza de cocodrilos y aligatores bajo éste sistema es rentable sólo cuando se mantiene un número elevado de organismos bajo el mismo (Dufaure, 1987).

Aunque la crianza de <u>Crocodvlus moreletii</u> con temperatura controlada (30°C) en México, fue ensayado por Cabrera (1991) y Ocaña (1991), los resultados observados no fueron los esperados, quizas a causa de que el alimento suministrado no cumplió con ios requerimientos nutricionales para la especie (Ocaña, 1991); por otro lado el uso de cámaras ambientales probablemente también es desde el punto de vista económico y técnico, poco atractivo para México, dado el elevado costo de la energía eléctrica en el territorio nacional.

Además, desde el punto de vista científico no se tiene información para justificar el uso de las cámaras ambientales en la crianza de Crocodvlus moreletii en el trópico húmedo mexicano, pues dichas cámaras fueron inicialmente diseñadas para la crianza de à, mississippiensis que habita en climas extratropicales, aunque excepcionalmente han sido utilizadas para especies tropicales (Webb et al, 1983). No obstante investigaciones recientes muestran que cuando los sitios de crianza están en climas ecuatoriales no es necesario el uso de cámaras ambientales para el crecimiento intensivo en cautiverio (Montague, 1991).

Con relación al alimento que cumple con los requerimientos nutricionales óptimos para A. mississippiensis está registrado que le carne roja, especialmente la de mamífero, es la más indicada para el crecimiento intensivo. Así en los CUA cultivan a la rata almizclera para obtener pieles para abrigos y como subproducto la carne de esos animales es utilizada para alimentar aligatores y otros animales carnívoros. Otros alimentos suministrados en cautiveric a A. mississippiensis, C. porosus, C. novaequinae, y C. niloticus, consisten en pescado, el cuál en general también contiene gran cantidad de proteínas y una proporción similar de aminoácidos escencialas equivalente al encontrado roja de mamífero (Hernández et al., 1977). Aunque Alvarez del Toro (1974) y Casas-Andreu (1977) alimentaron a a Crocodylus moreletii con carne roja y blanca respectivamente, no observaron tasas altas de crecimiento, situación que no fue explicada, pero que pudo haber sido consecuencia. de las temperaturas ambientales de las localidades ae crianza, las cuales son bajas (24°C) durante el año (García, 1981) con relación a las temperaturas registradas como Óptimas para otras especies de cocodrilos.

A partir de la información anterior con relación a ios factores que promueven el crecimiento de los cocodrilos, se creyó conveniente tratar de desarrollar una estrategia de crianza para <u>C. moreletii</u> en infraestructura riistica, que permitiera observar crecimientos similares a los registrados en otras especies, por lo cuál se hicieron las siguientes consideraciones, que permitieron establecer los objetivos:

- 1) que no existe información acerca de los requerimientos térmicos y nutricionales para el crecimiento intensivo de \underline{C} , moreletii;
- 2) que todas las especies de cocodrilos que han sido estudiadas dependen de temperaturas cálidas (29-33°C) y de alimento alto en proteína animal para su óptimo crecimiento;
- 3) que Tabasco presenta algunos meses con temperaturas cálidas durante el año (29°C); temperaturas medias anuales de 26.5°C y está dentro del área de distribución natural de C, moreletii;

4) que se presentó la posililidad de contar con un abasto de carne roja de bovino de desecho (legalmente no comercializable) durante todo un año.

1. OBJETIVO GENERAL

Estudiar el **crecimiento** de **Crocodvlus moreletii** en un encierro al aire libre durante un ciclo anual (con temperatura variable) bajo una dieta de carne roja.

2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

- A. Estudiar las variaciones en el crecimiento de <u>Crocodylus</u> moreletii jóvenes durante un año.
- B. Evaluar bajo que condiciones de temperatura ambiental se registran mayores tasas de crecimiento (cm/mes).
- C. Evaluar si durante los periodos de temperatura favorable, el alimento suministrado (carné roja) proáuce tasas de crecimiento (cm/mes) similares a las observadas en otras especies, para las cuales se han evaluado sus requerimientos nutricionales.

II. MAPCO TEORICO

1. BIOLOGIA SOBRE EL CRECIMIENTO DE LOS REPTILES

A. GENERALIDADES SORRE EL CRECIMIENTO DE LOS REPTILES

Los reptiles generalmente obtienen su temperatura corporal a partir de la absorción de energía térmica del ambiente externo, por lo cuál se denominar ectotérmos; a diferencia de los mamíferos y aves que producen ia mayor parte ae su temperatura corporal por medio del metabolismo oxidativo por lo que se conocen como endotérmos (Pianka, 1982; Pough y Gans, 1982).

Consecuentemente, la tasa de crecimiento de los reptiles presenta variaciones a través del año, a diferencia de la presentada en animales endotármos, que en general sigue una tendencia constante hasta el estadio de joven, cuando alcanzan ia mitad de la talla adulta (Case, 1978; Gans y Pough, 1982). Las curvas que caracterizan el crecimiento de los reptiles durante el ciclo acual corresponden a funciones de pico; y valles más que a curvas que se incrementan gradualmente. Pero considerando la historia de vida de los reptiles puede generalizarse que la tasa de crecimiento anual disminuye al llegar la madurez sexual (Andrews, 1982).

B. GENERALIDADES SOBRE EL CRECIMIENTO DE LOS REPTILES EN RELACION A LA TEMPERATURA EN AMBIENTES NATURALES (IN SITU).

Los reptiles en general responden a su ambiente externo para ajustar la temperatura de su cuerpo a través del comportamiento y otros mecanismos funcionales (Andrews, 1982). Aunque los estudios de campo proveen poca información acerca de la influencia de la temperatura en el crecimiento, se puede generalizar que cuando los reptiles se encuentran en un medio limitado para lograr su temperatura corporal preferida, éstos presentan tases de

crecimiento reducidas; pero cuando el medio es ilimitado, su conducta normal de termorregulación promueve el crecimiento; por ejemplo, la tasa de crecisiento de la tortuga jicotea (Trachemys scripta) en Panamá tiene correlación con el número de horas de insolación (Moil y Legler, 1971). Durante la estación lluviosa, cuando el tiempo disponible para ei asoieo está limitado por las condiciones de nubosidad, se presenta una tasa de crecimiento muy baja (Andrews, 1982). En <u>Alligator mississippiensis</u> el crecimiento se presenta solo durante los meses m6s cálidos del año, y existe ausencia de crecimiento durante los meses más fríos, que son de Octubre a Marzo (Joanen y McNease, 1987). En Crocodylus moreletii se ha observado que durante los meses fríos con temperaturas medias de 18°C disminuye notablemente la tasa de crecimiento llegando a unos pocos milímetros por mes, contrastsndo ésto en los meses cálidos cuando se intensifica el crecimiento (Casas-Andreu, 1977).

C. VARIACION INTRAESPECIFICA EN EL POTENCIAL DE CRECIMIENTO EN REPTILES.

La amplia variación en las tasas de crecimiento individuales en ias pubiaciones naturales de reptiles es un fenómeno conspicuo en la mayoría de los estudios sobre el crecimiento. Parte de la variabilidad puede ser atribuida a factores extrínsecos como la variación espacial en la disponibilidad de alimento. Por otra parte, la observación de que la variabilidad en el crecimiento persiste bajo condiciones constantes sugiere que ésto tiene un orígen genético (Andrews, 1982). Por ejemplo los cocodrilos con manejo similar pueden variar después del segundo año de vida en 30 cm o más (Blake y Loverdridge, 1975).

2. FACTORES QUE DETERMINAN EL CRECIMIENTO DE LOS COCODRILOS

A. TEMPERATURA

Estudios de laboratorio indican que la temperatura es el factor más importante en la teca de crecimiento de los aligatores (Coulson et al., 1573). Aunque la temperatura óptima probablemente oscila entre 29 y 31°C (quizas hasta 32 o 33°C), temperaturas más altas tienen un efecto dañino (Joanen y McNease, 1987), ya que a 34°C se presenta una marcada variabilidad en el ritmo cardíaco y a 40°C se produce un daño cardíaco irreversible (Wilbur, 1960; Coulson y Hernandez, 1983).

La información de los estudios de campo difieren de lo observado en laboratorio, pues los registros indican que los aligatores son activos a temperaturas corporales entre 26-37°C; las temperaturas corporales más frecuentemente registradas durante el asoleo han sido 32-35°C y la temperatura letal es de 38-39°C (Colbert et al., 1946).

En tanto que los intervalos de temperatura seleccionada por varias especies de cocodrilos y aligatores, cuando están dentro de gradientes térmicos (25-35°C), coinciden con lo observado en los estudios de campo, siendo el crecimiento óptimo para A. mississiwviensis entre 31-35°C (Lang, 1987).

Las temperaturas de actividad de varias especies de cocodriios tropicales son similares a las registradas para Λ . mississippiensis durante el verano (Avery, 1982), aunque las pautas conductuales con las cuales esas temperaturas son mantenidas o logradas pueden diferir (Avery, 1982).

En laboratorio Coulson y Hernzndez (1983) encontraron que la relación entre temperatura y metabolismo puede ser descrita por una ecuación exponencial. Entre 5 y 15°C la tasa metabólica es

casi constante. Hay un ligero incremento cuando la temperatura asciende a 25°C, y a mayor temperatura el incremento de la tasa metabóiica es casi perpendicular. Aunque en la mayoría de los textos de bioquímica, enzimología y fisiología se dice que "la tasa de reacción enzimática se duplica por cada 10°C de aumento en la temperatura" esta situación contrasta con lo observado en los aligatores y cocodrilos. De hecho hay sólo un 40% de cambio entre 5 y 15°C, y un 100% de cambio de 25 a 28°C, con una diferencia de sólo 3°C. No obstante la tasa metabólica sigue incrementándose a temperaturas mayores en Crocodvlus porosus (Wright, 1986) y no existen diferencias apreciables en las tasas metabólicas entre aligatores, caimanes y cocodrilos a 28°C (Coulson y Hernandez, 1983).

En complemento a lo anterior, la producción de ATP's en los cocodrilos y los aligatores también depende de la temperatura (Coulscn y Hernandez, 1983; Wright, 1986).

Para el proceso de digestión de proteínas los aligatores requieren de poca energía en ATP's, por lo cual también pueden llevar a cabo éste proceso a temperaturas relativamente bajas. Por otro ládo, la síntesis proteica requiere de grandes cantidades de energía (ATP's) por lo cudl sólo puede llevarse a cabo a temperaturas altas (Coulson y Hernandez, 1983).

- EFECTO DE LAS BAJAS TEMPERATURAS

Ya que la síntesis de proteínas requiere de mucho más energía en ATP's que la digestión de proteínas, y absorción de aminodcidos, y esa energía sólo puede ser obtenida a temperaturas altas, una disminución considerable en la temperatura ambiental siguiendo a una gran cantidad de alimento consumido por los aligatores implica digestión, pero no síntesis protéica, presentándose consecuentemente un largo y prolongado incremento de los aminoácidos en el plasma sanguíneo que difícilmente pueden ser utilizados para ia síntesis peptídica, debido a la ausencia de los

ATP's suficientes para el ensamblaje. Este incremento de los aminoácidos en el plasma puede llegar a niveles tóricos. E decremento del apetito de los aligatores durante e otoño, aún cuando la temperatura ambiental diurna sea muy alta, probablemente esta relacionado con alguna función de protección (Coulson y Hernandez, 1983).

Las temperaturas por debajo de los 18°C producen impedimentos renales en A. mississippiensis pero la situación se invierte a temperaturas altas (Coulson y Hernandez, 1983). Cuando las temperaturas son demasiado bajas, Qstas pueden ser el principal factor que influye en la mortalidad y la presencia de enfermedades en las crías de <u>Crocodvlus niloticus</u> (Blake y Loverdridge, 1975).

- SELECCION TERMICA EN COCODRILOS

In términos de su conducta de termorregulación, los cocodrilos pueden ser descritos como organismos acuáticos que se asolean en la superficie del agua o en las orillas de los cuerpos de agua (Brattstorm, 1355).

La distribución **geográfica** de los cocodrilos usualmente se restringe a los trópicos, en particular en las rigiones **donds** hay **ambientes** acuáticos, que generalmente son ambientes **térmicos** muy estables (Colbert et al., 1946).

Estudios de bioflsica indican que la temperatura corporal de los cocodrilos está fuertemente influenciada por la radiación -solar (durante el asoleo) y por la conducción del agua (durante la inmersión parcial o total). Los animales más grandes (adultos) dependen del ambiente radiante y son relativamente independientes del ambiente convectivo (temperatura del aire), cuando la talla es menor, la tasa de transferencia de calor a partir del ambiente convectivo aumenta (Spotila et al., 1974). En términos técnicos la

tasa de absorción de calor por radiación solar y la tasa de pérdida de calor es inversamento proporcional a la masa del animal, siendo más rápida en los individuos más pequeños y más lenta en los más grandes, esto se fundamenta en el hecho de que la relación entre masa corporal y drea de exposición al ambiente varia de acuerdo a la talla (Colbert et al., 1946).

Los aligatores expuestos a temperaturas ambientales cercanas a su mdxima tolerancia son capaces de mantener su temperatura corporal ligeramente abajo de la temperatura ambiental mediante el efecto refrigerante del jadeo (Colbert et al., 1946). Cuando los aiigatores necesitan disminuir aún más su temperatura corporal, voluntariamente limitan su exposición a la radiación solar desplazándose hacia alguna sombra cercana y en casos extremos introduciéndose al agua que generalmente presenta temperaturas menores a las del aire, siendo este medio el mds efectivo para disminuir la temperatura corporal (Cloudsly-Thompson, 1964).

Algunos mecanismos fisiológicos pueden alterar la ganancia de calor, el flujo de calor dentro del cuerpo, y el intercambio de calor entre el animal y su aabiente (Lang, 1987). El flujo de calor dentro del cuerpo puede ser alterado por obstrucción parcial de la circulación sanguínea entre la cabeza y el cuerpo o entre los apéndices o la cola y el cuerpo (este mecanísmo sólo se presenta en adultos). Los diferentes óraanos dentro del cuirpo se calientan a diferentes velocidades. Los cambios cardiovascuiares alteran las tasas de calentamiento y enfriamiento y pueden tener efectos regionales 0 locales. Los osteodermos mississippiensis están altamente vascularizados y probablemente tienen alguna función térmica (Lang, 1987).

La conducta térmica de los **cocodrilos** esta influenciada por los ritmos circadíanos, clima, reproducción, estructura social y estado nutricional.

En <u>mississippiensis</u> los individuos dentro de gradientes térmicos que regulan su temperatura corporal con mayor precisión

de acuerdo a **sus** demandas fisiológicas en turno, pres . un mejor crecimiento (Lang, 1987).

A diferencia de los aligatores, los coccdrilos que vivo. regiones tropicales, no manifiestan gran selección térmia... son estudiados dentro da gradientes térmicos por lo cuál se les ha llamado "termoconformistas", este comportamiento se explic on base en que los cocodrilos viven en regiones tropicales, . la variación anual de temperatura es mínima y el a fente convectivo y conductivo (temperatura del aire y del respectivamente) es suficiente para mantener la te en corporal aentro de los intervalos fisiológicos acep diferencia de los presentados en aligatores, que ven latitudes extratropicales donde hay una gran var temperatura a través del año, por lo que estos or ismos seleccionan su temperatura corporal de acuerdo con si fisiológico con mayor precisión que los cocodrilos (Lang, 198

A partir de sus observaciones sobre conducta térmica y crecimiento de cocodrilos y aliquiores en quadientes térmicos, Lang (1987) recomienda que cada especie debe ser estudiada en dichos gradientes; y que los cocodrilos cultivados a la intemperie eben de tener acceso a poder asolearse, estar bajo sombra y sume rirse en agua fresca de no msnos de un metro de profundidad. En tas recomendaciones aunque simples, nunca hablan sido proporcionadas, y muchos criaderos de cocodrilos en encierros al aire 100 metro de considerar resomendaciones preliminares originadas de expensar de considerar resomendaciones preliminares originadas de expensar de cocodrilos en encierros al aire libre (Bolton, 1980).

B. ALIMENTACION

La cantidad de alimento ingerido por los cocodrilos depende de la .temperatura, la talla, y de la frecuencia con que los anguales están acostumbrados a ser alimentados (Coulson y Coulson, %).

Aunque no se sabe que tarto comen los cocodrilos silvestres, éstos en generai presentan una baja tasa de crecimiento, por lo cuál se piensa que probablemente tienen un menor consumo de alimentos que los cocodrilos críados en laboratorio (Coulson y Hernandez, 1983).

Cuando las temperaturas son altas es necesario suministrar una gran cantidad de alimento a los aligatores para inúntener un nivel alto de aminoácidos en el plasma sanguíneo que aseguren una máxima síntesis de proteínas. Aunque durante muchos años se estimó que por cada kg. de aligator casi siempre debía suministrarse el equivalente al 20% del peso de su cuerpo por semana (Joanen y McNease, 1976; Coulson y Hernandez, 1983) actualmente se recomienda proporcionar un regimen de alimentación ad libitum, para obtener mejores índices de conversión alimentaria (Coulson y Coulson, 1989). Proporcionar un ligero exceso de alimento al consumido por Crocodylus porosus y Crocodylus novaeguinae jóvenes en cautiverio na mostrado ser un método eficiente para disminuir la variación en el crecimiento, especialmente de los organismos más pequeños (Bolton, 1980).

La tasa de digestión en les cocodrilos parece incrementarse ligeramente con un modesto aumento en la actividad física, probablemente a causa del incremento en el flujo sanguíneo (Coulson y Hernandez, 1983).

En condiciones de laboratorio a 25°C los aligatores presentan una considerab'e disminución en su apetito y a 22°C se suspende id ingestión de alimentos. En el campo , la ingestión del alimento por ios cocodrilos y aligatores se reüuce o se suspende durante el invierno (Joanen y McNease, 1987; Casas-Andreu, 1977).

Varios tipos de perturbaciones en la rutina de estos animales pueden causar que ellos no coman durante ciertos periodos (Casas-Andreu, 1977; Coulson y Hernandez, 1983).

C. NUTRICION

Los cccodrilos no solamente son incapaces de sintetizar los aminoáciodos esenciales, sino que además no pueden emplear más que proteína animal, ya que al parecer carecen do enzimas capaces de hidrolizar la proteína vegetal durante el proceso de la digestión. Cuando los aligatores son alimentados con proteína vegetal sola o combinada, ésta aparece en ias heces aparentemente sin cambio (Coulson y Hernandez, 1983).

La proteína del pescado contiene todos los aminoácidos esenciales y no esenciales en una composición muy similar a la encontrada en los tejidos de los cocodrilos. Como corolario, parece evidente que si todos los aminoácidos se suministran en una mezcla balanceada con la excepción de un simple aminoácido, todos los aminoácidos pueden ser degradados a CO2, agua y productos nitrogenados de excreción (Coulson y Hernandez, 1983).

Posiblemente la especie mejor conocida en sus requerimientos nutricionales es <u>Alligator mississippiensis</u>, siendo sus mejores alimentos la carne de rata almizclera y la de pescado. En términos de longitud no hay diferencias significativas entre las tasas de crecimiento entre los aligatores alimentados con pescado contra los alimentados con rata almizclera. Sin ombergo, hay diferencia significativa en la ganancia en peso, encontrandose los organismos alimentados con carne dé rata nlmizclera con un peso 20% mayor que los organismos alimentados ron pescado (Joaner y McNease, 1987).

En **estado** natural la dieta de los aligatores carece de carbohidratos, y se piensa que los cocodrilos no necesitan ingerir éstos, ya que no son capaces de digerirlos (Coulson y Hernandez, 1983).

Aunque ningún estudio de digestión de grasas ha sido conducido, se ha encontrado que cuando las dietas son altas en grasas, éstas no son excretadas en las heces, y por lo tanto es posible que sean digeridas y absorbidas rápidamente (Coulson y Hernandez, 1983).

La síntesis de grasa corporal a partir de grasa en la dieta, es un proceso de baja energía que representa un mínimo porcentaje del utilizado en la síntesis proteica. Durante los periodos de inanición se promuevo el uso de las grasas. En los cocodrilos en crecimiento, la energía aeróbica se deriva casi totalmente de la dieta, y la grasa almacenada es utilizada como energía cuando el alimento es disponible a intervalos semipermanentes. La regeneración de grasas a partir de proteínas es un proceso costoso, pero es difícil de creer que sea un proceso frecuente en la naturaleza, pues a menudo las presas capturadas por los cocodrilós contienen una gran cantidad de grasas que rápidamente pueden ser almacenadas (Coulson y Hernandez, 1983).

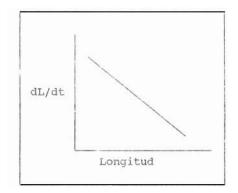
D. <u>DENSIDAD</u> (No. de animales/m²)

La densidad óptima para los cocodrilos y aligatores de 0 - 1 año es de 3.1 m^2 /individuo; para cocodrilos de 1 a 2 años es de 0.2 m^2 /individuo; para organismos de 2 a 3 años o hasta la cosecha (3 o 4 años) es de 0.3, m^2 / individuo (Montaque, 1991). Cuando la densidad es muy alta, algunos organismos pueden morir por scfocación (Blake y Loverdridge, 3975).

3. CRECIMIENTO DE COCODRILOS Y ALIGATORES

A. MODELO DE CRECIMIENTO DE COCODRILOS Y ALIGATORES

El modelo do Bertalanffy para el crecimiento lineal es uno de los más comunmente encontrados en la literatura sobre cocodrilos (Chabreck y Joanen, 1979). En este modelo, el cambio instantáneo en longitud decrece linealmente respecto a la longitud (Fig. 1). La solución de la ecuación diferencial produce una ecuación en la cuái el cambio en longitud decrece exponencialmente en función del tiempo (Fig 2)



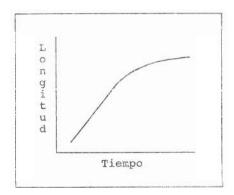


Fig. 1. El modelo de crecimiento de Bertalanffy. Forma diferencial del modelo con respecto a la longitud.

Fig. 2. Representación integrada del modelo de Bertalanffy

B. CRECIMIENTO DE ALIGATORES EN LABORATORIO

Hay poca diferancia en la tasa de crecimiento entre machos y hembras hasta los 100 cm de longitua, pero más alla de los 100 cm los machos crecen más rápido que ias hembras (Coulson y Hernandez, 1983).

A 31°C con alimentación <u>ad libitum</u>, la ganancia en locgitud de <u>A. missiscippiensis</u> en milímetros diarios es casi constante, variando de 2.24 mm/día para organismos de 100 g hasta 2.11 mm/día y 2.07 mm/día para organismos de 10 y 50 kg respectivamente (Coulson y Coulson, 1989).

La relación peso-longitud tiene tendencia de tipo exponencial, siendo la ecuación para <u>Alligator mississippiensis</u> la siguiente según (Coulson y Coulson, 1989):

Log peso (kg) = Log de la longitud (cm) x 3.173 - 5.8

C. CRECIMIENTO DE COCODRILOS Y ALIGATORES EN CAUTIVERIO

Los <u>Alligator mississippiensis</u> crecen 4.5 cm por mes, a 28°C y 6.3 cm a 31°C, y alcanzan la talla comercial (1.6 m) entre los 2 y 3 xños de edad (Joanen y McNease, 1987; Coulson y Coulson, 1989). Sin embargo, los estudios de factibilidad económica indican que es recomendable mantener a los cocodrilos a 28°C (Joanen y McNease, 1987). Así, en Louisiana, EUA, existe una legislación que indica que la gente puede cultivar a <u>A. mississipiensis</u> sólo cuando disponen de cámaras ambientales con capacidad para mantener una temperatura constante de 28°C. No obstante en el Locisiana Department of Agriculture and Forestry (1988) se menciona que los aligatores cultivados en ese estado alcanzan la talla comercial entre los 3 y 4 años.

Para <u>Crocodylus niloticus</u> en cautiverio se obtienen tasas de crecimiento de 33 cm por año (2.8 cm/mes), para organismos entre 1 y 3 años, los cuales alcanzan 1 metro de longitud entre el segundo y tercer año de vida (Blake y Loverdridge, 1975). En <u>Crocodylus novaesuinae</u> se alcanza la talla comercial (1.3 - 1.5 m) entre los 3 y 4 años (Montague, 1991).

D. CRECIMIENTO DE C. moreletii EN MEXICO

-Nutrición y crecimiento

Los estudios sobre crecimiento de C. moreletii indican que esta especie crece desde unos pocos milímetros hasta 2.5-3.0 cm/mes (Alvarez del Toro, 1974; Casas-Andreu, 1977; Virgen, 1978; Del Real, 1983; Ocaña, 1991; Cabrera, 1991) presentandose los vaiores más altos cuando se alimenta con carne roja (Alvarez del Toro, 1974), pescado (Casas-Andreu, 1977; Virgen, 1978); o con alimento sintético a partir de harina de hueso, sangre, carne de rata y vitaminas (Cabrera, 1991; Ocaña, 1991); no obstante, deben hacerse estudios sobre los requerimientos nutricionales de estos animaies para elaborar alimentos baianceados de bajo costo que permitan obtener tasas ae crecimiento similares o las observadas en A. misssissippiensis en crianza comercial (4.5 cm/mes; Ocaña 1991).

-Temperatura y crecimiento

Los estudios que se han realizado sabre el crecimiento de C. moreletii en relación a la temperrtura indican que esta especie presentd sus mayores tasas de crecimiento en los meses cálidos (Casas-Andreu, 1977) u cuando el lugar de cultivo es un invernadero (Cabrera, 1991; Ocaña, 1991) a 30°C; y sus menores tasas de crecimiento durante los meses fríos a 18°C (Casas-Andreu, 1977).

-Edad y crecimiento

Existe una tendencia de los cocodrilos a incrementar su tasa de crecimiento al final del primer año de vida (Del Real, 1983; Huerta, 1986); cuando el alimento es abundante el crecimiento es constante hasta que los organismos alcanzan su talla comercial (1.5m) entre los 4 y 5 afios (Alvarez del Toro, 1974); la cdad en que los cicodrilos alcanzan su talla comercial (1.5 m) es da 5 0 6 años (Huerta, 1986; Del Real, 1983).

III. SITIO DE ESTUDIO

A. LOCALIZACIÓN.

El experimento fue llevado a cabo en el Centro de Enseñanza, Investigación y Capacitación Agropecuaria, Forestal y Acuícola para el Desarrollo del Sureste de México (CEICADES-Colegio de Postgraduados) ubicado en el Km 21 de la carretera de Cárdenas a Coatzacoaicos, dentro del Plan Chontalpa del estado de Tabasco, que es Una región de tierras bajas localizada a los 18' 21' de latitud norte y 93° 23' de longitud oeste; a 10 msnm (Fig. 3).

B. CLIMA

De acuerdo con la clasificación climática de Koeppen modificada por García (1981), la dominancia es de un régimen climático cálido húmedo del tipo Am(f)w''(i')g, que se caracteriza por sus temperaturas elevadas bastante uniformes, cuya media al año es mayor de 26°C. La temperatura maxima se registra antes de la estación lluviosa y del solsticio de verano, en mayo, con un valor medio superior a los 29°C, en tanto que la media más baja, mayor de 21°C se presenta en enero. Las temperaturas en verano son estables, mientras que en el invierno presentan variaciones debido a los nortes, los cuales producen mínimas extremas que van de los 12°C a los 15°C. La poca variación de la temperatura determina que las heladas se produzcan en muy raras ocasiones. La precipitación total anuai varia entre 2,200 y 2,500 mm anuales. La humedad relativa fluctúa entre el 80% y el 36% (INEGI, 1986).

C. SUELO

La region forma parte de las terrazas fluviales del Pleistoceno (West, 1986), se localiza en un área sensiblemente plana, el tipo de suelo es de aluvión y pertenence a la serie libertad. Presenta

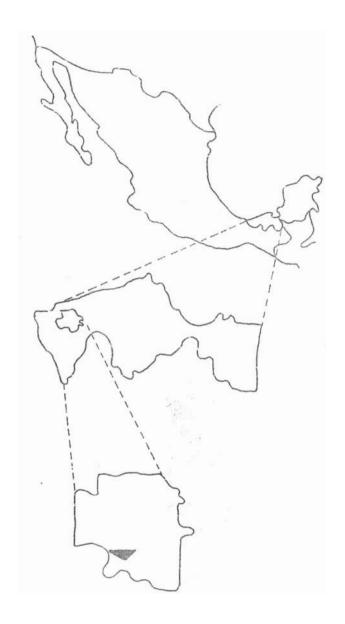


FIG. 3. UB!CACION DEL SITIO DE ESTUDIO

texturss arcillo-arenosas en toio el. perfil, con un manto freatico entre uno y dos metros de profundidad (Trujillo et al, 1988).

D. VEGETACION

Un le actualidad sólo quedan pequeños relictos de lo que fue la Selva Alta Perenifolia de Canacoite (Lopéz, 1980). Aledaños al sitio especifico donde se estableció ei experimento, se presentan praderas para bovinos y ovinos; cultivos de caña de azucar, arroz, y maíz.

E. HIDROLOGIA

La región de la Chontalpa es atravesada por los ríos Samaría y Carrizal (afluentes del Grijalva) y un gran número de arroyos y canales. Se observan también con bastante regularidad lagunas y zonas bajas inundadas y pancanosas. El área experimental del CEICADES es atravezada por una red de canales de drenaje que fluyen hacia el río Naranjeño, el que a su vez desembora en el Golfo de México.

IV. MATERIAL Y METODOS

A. <u>DESCRIPCION</u> <u>DE LOS ORGANISMOS</u>

Se evaluó el crecimiento de un grupo de 18 cocodrilos del pantano (<u>Crocodvlus moreletii</u>) de aproximadamente 23 meses de caad durante un periodo de 365 días (julio de 1991-julio de 1932). Todos los cocodrilos eran la progénie da cocodrilos cautivos, sin embargo pertenecian a distintos nidos, de los cuales no se tiene registro.

Los organismos fueron proporcionados por el Programa Acuícola del CEICADES-CP. Los cocodrilos no pudieron sexarse debido a su corta edad, por lo tanto se estudiaron sin distinción de sexo. A causa del reducido número de animales y de las amplias dimensiones del encierro en el que previamente habían sido colocados, todos los organismos se mantuvieron dentro del mismo (sin segregación por tallas); en términos estadísticos en una situación completamente al azar.

Las mediciones de los **organismos** al iniciar este **estudio** se presentan a **continuación**:

Edad: 23 meses	PROMEDIO	INTERVALO	S	C.V.
LONGITUD TCTAL	69.16cm	46-95.8cm	14.31	18%
LONGITUD CMXCAL	35.00cm	23-47.2cm	7.20	18%
PESO	1,258 g	277-3500 g	683.6	70%

S = DESVIACION ESTANDAR; C.V. = COEFICIENTE DE VARIACION

Los organismos del presente estudio a sus 23 meses de vida habian crecido un promedio de 23.6 cm/año y presentaban una talla promedio similar a la predecida por Del Real (1983) para C. moreletil de la misma edad. Esas valores estuvieron por debajo de lo registrado por Alvarez del Toro (1974) para esta especie (30 cm/año) y por lo observado para Allisator mississippiensis (Joanen y McNease. 1976); Elyevirlus lenhitami (Montague, 1991) y Gavialis gangeticus (1984) que presentan un crecimiento de 50-55 cm/año bajo condiciones de cultivo.

B. MARCADO E IDENTIFICACION DE LOS ORGANISMOS

Cada uno do los organismos fue prevismente marcado mediante el método "corte de escamas caudales" descrito por Benito (1988), que consiste en cortar una de las crestas triangulares que se agrupan en dos hileras en la parte posterior de la cola, en la cuál, las crestas del lado izquierdo representaron las unidades y las crestas del lado derecho, las decenas. La numeración en orden ascendente comenzaba en la parte anterior de la cola, para terminar en la parte posterior de la misma.

C. DESCRIPCION DEL ENCIERRO

45

El encierro fue proporcionado por el CEICADES-CP. El área total del encierro fue de $24~\text{m}^2$ (1.33 m² por animal). El encierro era rectangular y estaba rodeado por una barda de concreto de 1 m de altura, sobre la cuál se erigía una malla de alambre ciclon de 1.5 m, la altura total de la barda-malla en el perímetro del encierro es 2.5~m.

El interior del encierro consitió de una sección de estanque y una de asoleadero (Fig. 4). El estanque estaba construido de concreto con un área de 16 m² (66.6% del drea total del encierro! con las siguientes dimensiones: 4 x 4 x 0.50 m. El asoleadero era una porción de suelo con un área de 8 m² (33.3% del área total del encierro) con las siguientes dimensiones 4 x 2 m². El área de sombras fue menor al 6% (0.5 m² del área total de encierro. El comedero era una plataforma de concreto de un metro cuadrado ubicado al centro del estanque, sobresaliendo entre 5 y 10 cm del nivel al que se mantenía la lámina o nivel del agua.

El encierro estuvo expuesto a las fluctuaciones climáticas naturales de insolación, tenperatura del aire, lluvia, etc. durante todo el estudio.

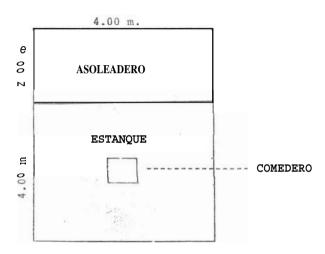


FIG. 4. ESQUEMA DEL .CORRAL-ESTANQUE DE LOS COCODRILOS.

D. REGISTRO DI? LAS MEDICIONES DE LOS ORGANJSMOS

Los datos registrados en cada ejemplar fueron: longitud total (LT), longitud hocico-cloaca (LHC), peso total (P). Para medir LT Y LHC se utilizó un flexómetro con aproximación de 1 mm. Asimísmo para registrar el peso se utilizó una báscula de balancin con aproximación de 10 qr.

Los organismos fueron medidos mensualmente en los primeros tres meses del experimento (para un estudio preliminar). Posteriormente fueron medidos trimestralmente. Ya que algunos periodos de mediciones difirieron entre si, el crecimiento mensual se calculó a partir de una modificación de la fórmula dada por Andrews (1982) para calcular el crecimiento diario (ver más adelante).

El estanque era lavado después de cada medición y posteriormente se le renovaba el agua. La rutina de limpieza no se hizo en periodos más cortos principalmente para no estresar a los crganismos de acuerdo a las recomendaciones de Hernández (com. pers).

E. REGISTRO DE TEMPERATURAS AMBIENTALES

Para cada periodo de tiempo entre los registros de las mediciones se capturaron los registros diarios de temperatura máxima, media y mínima del aire, procedentes de la estación meteorológica del CEICADES-CP, ubicada a aproximadamente 500 m del lugar del experimento. A partir de esos datos se calculó la temperatura promedio entre las fechas de las mediciones de los cocodrilos.

F. MANEJO DE LA ALIMENTACION

Durante todo el año la aiimentación fue a base de carne roja de res, la cuál no incluyó, grasas, visceras o huesos. Ese alimento fue proporcionado por el programa de Ganaderia del CEICADES-CP, durante el transcurso de esta investigación. El motivo de la disponibilidad de este alimento fue que, algunas veces, los

boviaos fallecíar por diversas causas, y por lo tanto su Carne no podía ser comercializada, pero si aprovechada para alimentar a los cocodrilos. El alimento se congelaba, y posteriormente se iba utilizando para alimentar a los cocodrilos. El alimento se mantuvo congelado por un periodo máximo de 2 meses.

El alimento era cortado en pequeños trozos y suministrado a los organismos 4 o 5 veces por semana de acuerdo a la aceptación de los organismos por éste. La cantidad suministrada fue ajustaaa con base en el alimento sobrante al día siquiente de acuerdo a las recomzndaciones de Joanen y McNease (1976) y Coulson y Coulson (1989) y siempre se cuidaba de suministrar la suficiente carne para que se presentara un ligero "exceso" al. día siguiente, esto para asequrar que todos los cocodrilos comieran en suficiente cantidad, y asegurar así un máximo consumo (Bolton, 1980). La hora de suministro del alimento generalmente fue entre las 13:00 v 14:00 hrs, va que durante ese intervalc de tiempo usualmente se presentaba la máxima temperatura del día. El criterio para suministrar el alimento a esas horas se fundamentó en el hecho de que, la temperatura estimula el apetito de los cocodrilos (Di efenbach, 1975; Casas-Xndreu, 1977; Coulson y Hernandez, 1983; Huerta, 1986).

G. MANEJO DE DATOS DE CRECIMIENTO (Longitud total).

Considerando que Coulson y Coulson (1989) observaron que la capacidad de crecimiento en longitud (mm/día) para A. mississippiensis es constante con respecto a la talla (cm) durante toda la vida de estos organismos; y de acuerdo a que Alvarez del Toro (1974) y Levy (1991) observaron que la tasa de crecimiento anual (cm/año) para Crocodylus moreletii y para otras espacies de cocodrilos es constante hasta antes de alcanzar la madurez sexual, se elaboró la siguiente ecuación, que es una modificación de la ecuación dada por Andrews (1932) para medir la tasa de crecimiento mensual (cm/mes) y anual de los organismos jóvenes de este estudio:

tCA = (LF - LI) / (T2 - Ti)

donde:

 $L_F = Longitud final (CM)$

Lr = Longitud inicial (cm)

 $T_2 - T_1 = Número / e días$

Tasa de crecimiento diaria que multiplicad+.por 365 es la tasa de crecimiento anual; multiplicada por 30 es la tasa de crecimiento mensual.

Los registros de longitud final y las tasas de crecimiento anuales y mensuales de los cocodrilos se organizaron y analizaron en medidas numéricas de tendencia central (media) y de dispersión (desviación estandar, coeficiente de variación, error estandar, intervalo de confianza y amplitud). Los datos de crecimiento fueron comparados con los registros procedentes de otros autores.

Para evaluar si las tasas de crecimiento anuales de los cocodrilos estuvieron en función de sus tallas iniciales, se hizo una regresión lineal entre la talla inicial y la tasa de **crecimiento** anual y se calculó ei coeficiente de correlación. Ademas se hizo una prueba $\tt de$ t de **Student** pare evaluar si hubo diferencias significativas en las tasas de crecimiento anuales entre los organismos do mayor talla inicial (n = 9) y de menor talla inicial (n = 9).

Para evaluar si hubo diferencias significativas entre los valores de tasas de crecimiento mensuales para cada fecha de medición, se hizo un Análisis de Varianza (ANDEVA) y la prueba de Diferencias Mínimas Significativas (DMS). En el caso de las tasas de crecimiento de las diferentes fechas que no fueron significativas entre si, se caiculó su media aritmética, y su correspondiente media aritmética de temperatura ambiental máxima, media y mínima.

V. RESULTADOS Y DISCUSION

En el cuadro 1 se presentan los datos de crecimiento de <u>Crocodvlus</u> moreletii:

CUADRO 1. DATOS ESTADISTICOS EN RELACION A LONGITUD INICIAL Y FINAL; Y TASE, DE CRECIMIENTO ANUAL DE Crocodvlus morelatii (n = 18).

	X	s	C.V.;	s _x	INTERVALO DE CONFIANZA (P = 0.95)	INTERVALO
LONGITUD INICIAL (cm); Eaad (23 meses)	69.2	13.6	19.9	3.25	(62.7-75.7)	46.0- 96.5
LONGITUD FINAL	117.0	12.6	10.8	2.96	(O -	2 91.0-144.0
TASA DE CRECIMIENTO MEDIA ANUAL (cm/año)	47.7	3.4	7.1	0.80	(46.1-49.3)	44.0- 54.0
TASA DE CRECIMIENTO MECIA MENSUAL (CM/mes)	4.0	0.2	7.1	0.04	(3.9 - 4.1)	3.7-4.5

X = MEDIA S = DESVIACION ESTANDAR C.V. = COEFICIENTE DE VARIACION $\mathbf{S}_{\mathbf{v}}$ = ERROR **ESTANDAR** DE LA MEDIA

La casa de crecimiento anual registrada para C, moreletii en este estudio tuvo la apariencia de una distribución normal (Fig. 5) y su media fue superior a la registrada por Huerta (1986) y por López (1992); ia calculada por Alvarez dei Toro (1974), y la predecida por Del Real (1983); quienes registraron valores de crecimiento menores o iguales a 30 cm/año para organismos de la misma espacie y con similar talla. La tasa de crecimiento anual para <u>Crocodylus moreletii</u> jóvenes observada en este estudio (47.7 cm/año) fue cercana la registrada para Alligator a mississippiansis (55 cm/año; Joanen y McNease, 1987); Crocodvlus novaequinae (40 cm/año; Montague, 1991) y Gavialis gangeticus (50-55 cm/año; Singh, 1984) de similar taila, los cuales estuvieron en condiciones de crianza intensiva, ya sea mediante el uso de cámaras ambientales o encierros al aire libre.

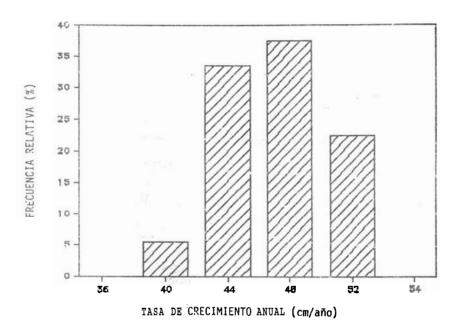


FIG. 5. DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS RELATIVAS DE LA TASA DE CRECIMIENTO ANUAL DE <u>Crocodylus moreletii</u> (n = 13) DE LOS 23 A LOS 35 MESES DE EDAD ALIMENTADOS <u>ad libitum</u> CON CARNE ROJA Y EN UN ENCIERRO AL AIRE LIBRE A UNA TEMPERATURA MEDIA ANUAL DE 26.5°C.

La relación peso-longitud para <u>C. moreletii</u> jóvenes se presenta en la figura 6, la cuál tuvo un comportamiento similar al registrado por Huerta (1986) para esa misma especie y por Coulson y Hernandez (1983) para <u>A. mississippiensis</u> de similar talla, aunque las edades de los organismos para cada par le coordenadas fueron diferentes en los tres casos.

En ei cuadro 2 se presentan los datos de longitud final $\tt de$ los organismos de este **estudio**, comparativamente **con** los datos de organismos de similar edad registrados por otros autores para $\tt con}$ mcreletii y algunas de las especies de cocodriios **para** las cuales se ha estudiado el crecimiento.

CUADRO 2. MEDIA DE LONGITUD FINAL DE LOS COCODRILOS DE ESTE ESTUDIO Y LOS DE OTROS AUTCRES.

ESPECIE	EDAD (meses)	LONGITIJD FINAL (cm)	CITA
C. moreletii	35	117.7	Este estudio
C. moreletii	36	85.0	Del Real (1963)
C. moreletii	3 6	60.0	Revilla (1989)
C. novaeguinae	36	120.0	Montague (1991)
<u>c</u> rhombifer	36	195.0	Castellanos (1977)
A. mississippiensis	33	140.0	Joanen y McNease (1987)*

^{*} Registros para crianza intensiva

La talla alcanzada por Ç. moreletii a los 35 meses para este estudio fue muy superior a las tallas registradas para C. moreletii de la misma edad (Dei Real, 1983; Revilla, 1983), pero fue cercana a la registrada para C. novaeguinae bajo crianza intensivo (Montague, 1991), situación que sugiere que el manejo que se dió a C.moreletii en este estudio fue el adecuado para que los organismos estuvieran cerca de alcanzar ia talla comercial (1.3-1.6 m) en su tercer año de vida, periodo que se considera el razonable para obtener el éxito con 12 crianza comercial de cualquier especie de cocodrilos (Montague, 1991).

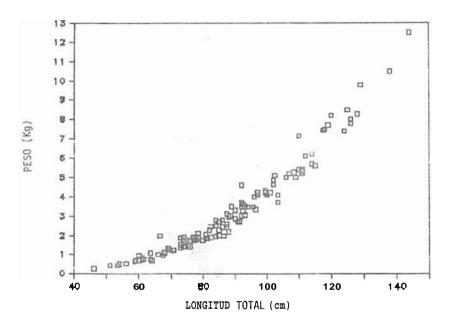


FIG. S. RELACION PESO-LONGITUD DE <u>Crocodylus</u> <u>moreletii</u> (198 datos) ENTRE LOS -23 Y 35 MESES DE EDAD CRIADOS EN UN ENC^IERRO AL AIRE LIBRE.

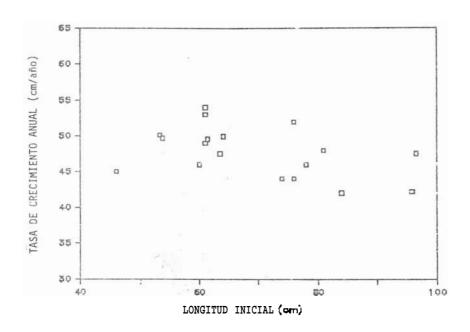


FIG. 7. TASA DE CRECIMIENTO ANUAL DE <u>Crocodylus</u>

<u>moreletii</u> EN RELACION A SU LONGITUD IN!CIP.!
(n = 18)

Considerando que el comportamiento de dominancia (competencia) en organismos cautivos se detecta cuando las variaciones en las tasas de crecimiento son estadísticamente significativas (Stamps y Tanaka, 1981) se puede observar que durante el periodo de estadio no se presento jerarquía de dominancia, pues agregado a lo anterior tampoco se registraron peleas por espacio; alimento o por los sitios de asoleo, como ha sido observado cuando existe restricción de alguno de esos factores (Aivarez del Toro, 1974; Joanen y McNease, 1976; Casas-Andreu, 1977; Bolton, 1980; Huerta, 1986). Así puede resaltarse que los efectos de dominancia en el crecimiento de Crocodylus moreletii en este estudio, no se presentaron a causa de que se suministró alimento a saciedad y se dispuso de sitios amplios para el aaoieo de los organismos.

En el cuadro 3 y Fig 8 se presentan los valores de la tasa de crecimiento mensual (cm/año) de los cocodrilos para cada periodo comprendido entre las fechas de mediciones.

CUADRO 3. DATOS ESTADISTICOS DE LA TASA DE CRECIMIENTO MENSUFL DE LOS COCODRILOS PARA CADA UHA DE LAS FECHAS DE MEDICION.

1	105 C	AUUUU.	SOUT.	PARA CADA	UNA DE .	LAS I	LCHAS	يور	MEDICION.
	FECHA día-mes-año			TASA DE CRECIMIENTO (CM/mes)			S		C.V. (%)
8	09	JUL	91				-		-
1	12	AGO	91	27.5	5.6		0.	87	15
	17	SEP	91		5.1		1.	18	23
	17	OCT	91	10 To	2.6		0.	76	28
	22	ENE	92		2.0		0.4	12	20
	22	ABR	92		2.7		0.	57	19
	29	JUL	92	1 1 1 1 1	5.9		. 0.5	90-	1.4

S = DESVIACION ESTANDAR; C.V.= COEFICIENTE DE VARIACION

Las tasas de crecimiento mensuales más bajas (2.0 - 2.7 cm/mes) se presentaron en la epoca fria del año (mediados de octubre a mediados de marzo) y ias más altas (5.1 - 5.9 cm/mes) en la época cálida del año (finales de abril a mediados de septiembre). En el ANDEVA y prueba de DMS (0.0005) se encontraron diferencias significativas entre las tasas de crecimiento antre los meses de ambas épocas (DMS = 0.90; P > 0.0005), pero no hubo significancia entre los meses de una misma época (DMS = 0.90; P > 0.0005)(cálida o fria). La temperatura máxima, media y mínima promedio para la

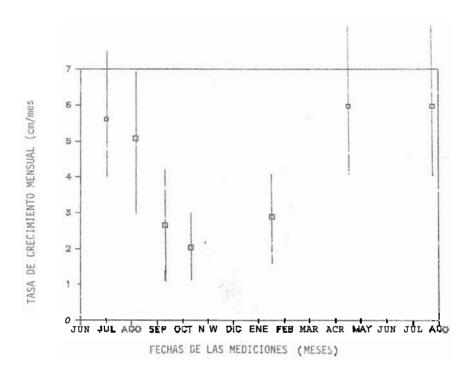


FIG. 8. TASA DE CRECIMIENTO MENSUAL DE Crocodylus moreletii ENTRE LAS FECHAS DE MEDICIONES.

época fría y cálida; y las tasas de crecimiento promedio para <u>Crocodyius moreletii</u> en ambas épocas se presentan en al cuadro 4.

CUADRO 4 TEMPERATURA MAXIMA, KECIA Y MINIMA PROMEDIO PARA LA EPOCA FRIA Y CALIDA; Y LAS TASAS DE CRECIMIENTO PROMEDIO PARF Crocodylus moreletii EN AMBAS EPOCAS

	No.días	T. MAX	T.MEO	T.MIN	TASA DE CRECIMIENTO
EPOCA	No.días	T. MAX -	(°C) 28.40	20:6)	(cm/mes)
CALIDA	221	30.0			
XAPond.	150	31,.9	26.5	21.1	4.0
X Pond.		31.9	= MEDIA P	ONDERADA	

La variación en las tasas de crecimiento registradas para C. moreletii en este estudio corresponde con lo descrito para otras especies de cocodrilos y aligatores (Singh, 1984; Joanen y McNease, 1987) en los cuales las mayores tasas de crecimiento se presentan durante los meses cálidos, y les menores tasas da crecimiento durante los meses fríos.

Los <u>C. moreletii</u> en este estudio debieron alcanzar su temperatura óptima durante las meses calurosos, lo cuál se refleja en las tasas de crecimiento observadas. Aunque los cocodrilos presentan comportamiento de termorregulación, el cuál permite a éstos alcanzar su tenperatura óptima para el crecimiento (Bogert, 1939; Lang, 1987), es posible que durante los meses frios esa temperatura no pudo ser alcanzad?, ya que la disponibildad térmica del ambiente fue menor que en los meses cálidos.

Las temperaturas ambientales medias para cada mes durante ei periodo de estuaio fueron similares a los registrados para el sitio de estudio por García (1981; Fig. 9) durante varios años.

Las medias ponderadas de temperatura máximas, medias y mlnimas anuales para el periodo de estudio fueron 31.9, 26.5 y 21.1°C respectivamente (cuadro 4) y estuvieron dentro del intervalo de temperaturas registradas para la región (32-34; 26-29; 20-22°C) durante un periodo de 30 años (Atlas del Agua, 1970). Por lo anterior pude decirse que Tabasco es un buen sitio para el

crecimiento de <u>Crocodvlus</u> moreletii y de acuerdo a las isotérmas del Atlas del Agua (1970), probabemente también lo son el sur de Veracruz, Campeche y la Península de Yucatán, que están en la misma isotérma de temperatura máxima, media y mínima que Tabasco.

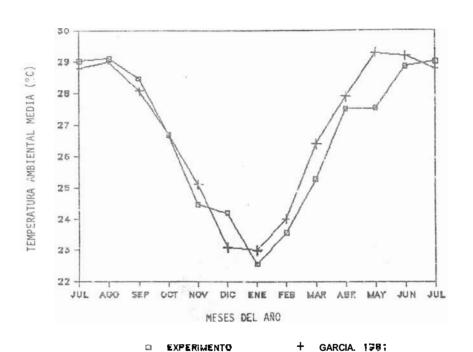


FIG. C. TERMOGRAMA DURANTE EL PERÍODO DE ESTUD 10 Y TERMOGRAMA PARA LA LOCALIDAD (Según García, 1981).

VI. CONCLUSIONES

Los \underline{c} . morelatii crecieron un promedio de 47.7 cm/año, siendo hasta la fecha, el mayor crecimiento registrado para ia especie; el cuál fue cercano al registrado para otras especies bajo crianza intensiva.

Los organismos a los 35 meses midieron un promedio de 1.17 m de longitud total, valor también cercano al registrado para las especies bajo crianza intensiva.

En la prueba de t de.**Student** no se **detectaron** diferencias significativas entre las tasas de crecimiento anuales (cm/año) para los \underline{C} . moreletii de las clases (40-70 cm) y (70-100 cm) de longitud inicial.

Las tasas de crecimiento mensuales más bajas (2.0 - 2.7 cm/mes) se registraron de mediados de octubre a mediados de marzo a un promedio de 30, 25 y 20°C de temperatura ambienta máxima, media y mínima respectivamente y las más altas f5.1 - 5.9 cm/mes) de finales de abril a mediados de septiembre a un promedio de 34.4, 28.4 y 22.5°C para temperatura ambiente mdxima, media y mínima respectivamente.

De acuerdo al ANDEVA y prueba ae DMS no se encontraron diferencias significativas para les tssas de cracimiento entre los meses de una misma época (DMS = 0.90; P < 0.0005), pero si hubo diferencias significativas entre todos los meses de una época en relación con la otra (DMS = 0.90; P < 0.0005).

En el **termógrama**, la temperatura mensual **durante** el **periodo** de estudio fue similar al registrado para la localidad durante un periodo de **19 años**.

Los promedios de temperaturas máximas, medias y mínimas durante todo el periodo de estudio fueron 31.9; 26.5 y 21.1°C respectivamente; las cuales estuvieron dentro del intervalo de temperaturas registradas para la región (32-34; 26-28; y 20-22°C)

durante un periodo de 30 años (Atlas del Agua, 1970). Por lo anterior puede decirse que Tabasco es un buen sitio para el crecimiento de Crocodylus moreletii y de acuerdo a las isotérmas del Atlas dei Agua (1970), probablemente también lo son el sur de Veracruz, Campeche y parte de la Península de Yucatán, que presentan la misma isotérma que Tabasco para temperatura máxima, media y ninima.

El alimento suministrado a <u>Crocodvius moreletii</u> en el <u>presente</u> estudio (carne de res) parece ser con el que se presentan las mayores tasas de crecimiento para esta especie y posiblemente está cerca de satisfacer sus <u>requerimientos</u> nutricionales, ya que las máximas tasas de crecimiento (5.8 cm/mes) registradas durante la época cálida del estudio fueron cercanas a las <u>máximas</u> tasas de crecimiento registradas para <u>Alligator mississippiensis</u> (6.2 cm/mes) de similar talla bajo condiciones ideales de nutrición, alimentación y temperatura

Le carne de res procedente de la ganaderia bovina de desecho, en el futuro puede llegar a ser una de las alternativas de alimento para la crianza de C. moreletii en Tabasco. Además también pueden eiaborarse alimentos balanceados con una composición similar a la de la carne de res, a partir de otros subproductos de la ganaderia, como recientemente se han estado haciendo para alimentar a A. mississippiensis en los E.U.A.

Como conclusión general puede decirse que en ei presente documento, nay información suficiente para hacer un diseño de una industria o empresa de producción de cocodrilos del tipo ranching' (con organismos de arriba de 40 cm) en su fase de crianza intensiva en cautiverio (ver pag. 1).

VII. LITERATURA CITADA

Alvarez del Toro, M. 1974. Los crocodylia de México. Instituto Mexicano de Recursos Renovables. México, D.F. 70 p.

Andrews, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. In Biology of Reptilia. Vol. 13. Physiological Ecology. Ed. por Carl Gans. Academic Press. London, UK. pp 273-317.

Atlas del Agua de la República Mexicana. 1970. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F. 253p.

Avery, R.A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. In Biology of Reptilia. Vol. 12. Physiological Ecology. Ed. por Carl Gans. Academic Press. London, UK. pp 93-143.

Benito, V.R. 1988. Manual de técnicas para ia captura y **el manejo** de cocodrilianos silvestres y en cautiverio. Tesis de **Licenciatura**, Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia, UNAM. 211 pp.

Blake, D.K. y Loverdridge, J.P. 1975. The rol of commercial crocodile farming in crocodile conservation. Biol. Cons. 8: 261-272.

Bogert, M.C. 1949. Thermoregulation in reptiles - a factor in evolution. Evolution, 3: 195-211.

Bolton, M. 1980. The crocodile project in Papua, New Guinea. World Animal Review 34: 15-22.

Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. Am. Midl. Nat. 73: 376-422.

Cabrera, A.A. 1991. El cultivo de cocodrilos en México. **Curso** de **Biología** y **Conservación** de Cocodrilos en México, organizado por Casas-Andreu G., Instituto de Biología (UNAM) e Instituto de Historia Natural. México, 16 p.

Casas-Andreu, G. y Guzmán-Arroyo M. 1970. Estado actual de las investigaciones snbre cocodrilos mexicanos. Inst. Nal. de Inv. Biol. Pesq. Serie Divulgación, Bol. 3: 1-50.

Casas-Andreu, G. 1977. Notas preliminares de un estudio sobre la cría en cautiverio de <u>Crocodylus moreletii</u> en la estación **de** Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. México. CNEB, vol.7 (1-4):19-25.

Case. T.J. 1978. On the **evolution** and adaptive significance of postnatal **growth rates in** the terrestrial vertebrotes. Q. **Rev.** Biol. 53: 243-282.

Castellanos R. 1977. Algunos parámetros hematológicos en el cocodrilo cubano (<u>Crocodylus rhombifer</u>, Cuvier). Rev. Cub. Cienc. Vet. 6: 65-69.

Chabreck, R.H. y Joanen T. 1979. Growth rates uf American alligators in Louisiana. Herpetologica 35: 51-57.

Cloudsley-Thompson, J.L. 1964. Diurnal rythm of activity in the Nile crocodile. An. Behav. 12:98-100.

Coibert, E.H., Cowles, R.B. y Bogert, C.M. 1946. Temperature tolerance in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. 86: 331-373.

Coulson, R.A., Coulson, T.D. 1989. Biochemistry and physiology of alligator metabolism in vivo. Am. Zool. (29) 3: 931-934.

Coulson, T.D., R.A. Coulson, T. Hernandez. 1973. Some observations on the growth of captive alligators. Zoologica 58: 47-52.

Coulson, R.A. y Hernandez, T. 1983. "Alligator metabolism studies on chemical reactions in vivo". Pergamon Press: Oxford. 162 p.

Del Real, V.F. 1983. Observaciones sobre la reproducción y crecimiento de crías de <u>Crocodvlus moreletii</u> en cautiverio con algunas indicaciones sobre el costo de su comercialización. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 96p.

Densmore III, D.L. y Owen, R.D. 1989. Molecular systematics of the order crocodilia. Am. Zool. (29) 3: 831-842.

Diefenbach, C.O. 1975. Thermal preferences and thermoregulation in <u>Caiman crocodvlcs</u>. Copeia:1975: 530-540.

Dufaure J.P. 1987. La reproducción de los cocodrilos. Mundo Científico 6(62): 970-979.

Gans, C. 1989. Crocodiles in perspective!. Am. Zool. (29) 3: 1051-1054.

Garcla, M.E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Inst. ae Geografía. UNAM. México. 243p.

Hernández, M., A. Chavéz y H. Bourges. 1977. Valor nutritivo de íos alimentos mexicanos. Inst. Nal. de la Nutrición. México, D.F.; 34 p.

Hernandez T. y Coulson, R.A. 1952. Hibernation in the alligator. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 79: 145-149.

Huerta, M. P. **1986.** Etológia, **reproducción** y biometria del **cocodrilo** (<u>Crocodvlus moreletii</u>) en cautiverio. Tesis da licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México, D.F. **102** p.

Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA). 1989. Diagnóstico de la ganaderia bovina en la region Tabasco. Serie Divulgación 19, 32 p.

- INEGI. 1988. Síntesis de la información cartográfica y climática del estado de Tabasco. Instituto Nacional de Estadlotica, Geografía e Informática. México, D.F. pp 9-11.
- Joanen, T y L. McNease. 1976. Culture of immature American alligators in controlled environmental chambers. Proc. World Mariculture Soc. 7: 201-211.
- Joanen, T y L. McNease. 1987. Alligator farming research in Louisiana, U.S.A. In Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Ed por Grahame J.W. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead. Surrey Beatty and Sons. Northern Territory, Australia. pp 329-340.
- Lang, J.W. 1987. Thermal selection in crocodiles. In Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Ed por Grahame J.W. Webb, S. Charlie Manolis y Peter J. Whitehead. Surrey Beatty and Sons. Northern Territory, Australia. pp 303-317.

Fi. |

42 1624

- Levy, C. 1991. Endangered species: Crocodiles and Alligators. Chartwell books, U.S.A. 180p.
- López, G.M.P. 1992. Estudio de una población en cautiverio de la especie <u>Crocodylus moreletii</u> después de la época de reproducción. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 31 p.
- López, M.H. 1980. Tipos de **vegetación** y su **distribución** en el estado de Tabasco y porte de Chiapas. Cuadernos Universitarios. UACH. Chapingo, Edo. de **México**.
- Louisiana Department of Agriculture and Forestry. 1988. Louisiana: the source. Office of Marketing, Baton Rouge, Louisiana, USA. 10p.
- McNease, L. y Joanen T. 1931. Nutrition of alligators. Alligator Production Conference. Gainesville, Florida 1: 15-28.
- Montague, J.J. 1991. Culture of crocodilians. In World Animal Science C4: Production of aquatic animals (crustaceans, mollusks, amphibians and reptiles). Ed por C.E. Nash. Elsevier Science Publishers B.V. The netherlands. pp. 209-223.
- Mol?, E.9. y Legler, J.M. 1971. The life history of a nectropical slider turtle, <u>Pseudemys scripta</u> in Panama. Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. Sci. 11: 1-102.
- Ocaña, F.B. 1991. Estudio sobre el crecimiento de <u>Crocodylus moreletii</u> durante su primer **año** de vida. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, **Universidad Juárez** Autónoma de Tabasco. 66 p.
- Pianka, E.R. 1982. Evolutionary Ecology. Harper and Row. New York. $365~\mathrm{p.}$
- Pough, H.F. y Gans C. 1982. The vocabulary of rep'ilian thermoregulation. In Biology of Reptilia. Vol. 12. Physiological Ecology. Ed. por Carl Gans. Academic Press. London. pp 17-24.

Revilla, R.C. 1989. Manejo médico zootécnico do una granza de cocodrilos para la producción de piel y carne. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. México. 46 p.

Singh, L.A.K. 1584. Food requeriments and food conversion in the gharial, <u>Gavialis gangeticus</u> (Gmelin). In <u>Developments</u> in crocodilian research and management. Ed por L.A.K. Singh. Institute of India, FAO. pp 106 (abstract).

Spotila, J.R. 1972. Behavioral thermoregulation of the American
alligator. In Thermal Ecology. Ed. por J.W. Gibbons y R.R.
Sharitz. AEC Symposium series, Conf. 730505: 322-333.

Stamps, J.A. y Tanaka, S.K. 1981. The relationship between **food** and **social** behavior **in juvenile** lizards (<u>Anolis aeneus</u>). Copeia 1981: 422-434.

Trujillo, N.A. y Palma, L.D. 1987. Estudio agrológico detallado del CEICADES, área Km. 21. Colegio de Postgraduados. Cárdenas, Tabasco. pp 97-106.

Virgen, A.J. 1978. Resultados sobre crecimiento ente dos especies de cocodrilo: <u>Crocodvlus moreletii</u> (Duméril y Duméril) y <u>Caiman sclerops chiapasius</u> (Bocourt) en el Centro Acuícola de Temazcal, Oaxaca. Segundo Simposio de la **Asociación** Latinoamericana de Acuacultura. México: Departamento de Pesca: pp. 2137-2157.

Webb, G.J.W., R. Buckworth y Ch. Manolis. 1983. <u>Crocodylus ionhstoni</u> in a controlled-environment chambers: a raising trial. Aust. Journ. Wld. Res..(10): 421-432.

Wilbur, C.G. 1960. Effect of temperature on the heart in the alligator. Am. J. Physiol. 198: 861-863.

Wright, J.C. 1986. Effects of body temperature, mass and activity on acrobic and anaerobic metabolism in juvenile <u>Crocodvlus porosus</u> Physiol. Zool. 59 (5): 505-513.