

Un refugio para el cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en Banco Chinchorro, arrecife coralino del Caribe Mexicano

Pierre Charruau

Introducción

En 2003, inicié un viaje para realizar investigaciones científicas sobre cocodrilos y ratas en Banco Chinchorro, un arrecife coralino en el Caribe Mexicano. En Francia había tenido ya alguna experiencia en la investigación científica con la herpetología, especialmente con la tortuga mediterránea *Testudo hermanni*. Sin embargo, tras 5 meses de estancia en México inicié la investigación científica de los reptiles y anfibios del sureste de México, principalmente con el cocodrilo americano o cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) cuyo estado poblacional en Banco Chinchorro era completamente desconocido. El objetivo de este trabajo es presentar un panorama general de 17 años de investigación científica de la población de este reptil en Banco Chinchorro, destacando aspectos de su ecología, comportamiento, morfología, reproducción y genética, lo cual es esencial para identificar su estado de conservación e importancia biológica a nivel regional e internacional.

Banco Chinchorro y el cocodrilo americano

Banco Chinchorro, es un complejo de arrecife coralino localizado a 31 km de la costa sureste de Quintana Roo, con una profundidad entre la costa y el arrecife de hasta 1,000 m y con fuertes corrientes marinas en dirección norte. Este banco tiene forma elíptica, con un perímetro de 115 km (50 km de largo y 18 km de ancho máximo). En su interior hay una laguna arrecifal (53,379 ha) con una profundidad variable que disminuye de norte-sur y que contiene cayos arenosos que cubren 0.4% de la superficie total su extensión. Cayo Norte Menor y Mayor (40 ha), Cayo Centro al centro-este (el más grande que cubre 541 ha) (Figura 1), y al sur Cay Lobos, el más pequeño (0.4 ha). Los cayos están cubiertos por vegetación de duna y manglares halófitos y/o

costeros (Charruau *et al.* 2015) con un clima cálido subhúmedo y lluvias en verano e invierno (Charruau *et al.* 2010a). Las actividades humanas son el turismo y la pesca y no hay asentamientos humanos permanentes, solo campamentos de pescadores, una estación de campo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) en Cayo Centro y una base de la Secretaría de Marina en Cayo Norte Mayor. Banco Chinchorro fue declarado Reserva de la Biosfera en 1996 (Charruau *et al.* 2015).



Figura 1. Laguna Chandez interior (izquierda) y contorno (derecha) de Cayo Centro, hábitat del cocodrilo americano en el Caribe de México.

El cocodrilo americano, o cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*, Figura 2) es la única especie de cocodrilo en Banco Chinchorro (Charruau *et al.* 2015) y su población reside principalmente en Cayo Centro. Su población sufrió intensa cacería para comercio de su piel durante el siglo XX y ésta suplía ingresos adicionales a los generados por la pesca. Una sola persona podía cazar más de 20 cocodrilos por noche en Cayo Centro (Charruau *et al.* 2005, 2015). La cacería de cocodrilo terminó a inicios de los 1980s, pero no fue por la prohibición de la caza, sino porque los cazadores ya no encontraban individuos con tamaño comercializable (>1m). Es posible que en esa época la población de cocodrilo haya sufrido un drástico descenso llegando a un nivel crítico o cuello de botella.

En México, el cocodrilo americano está bajo protección especial por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 y es considerado vulnerable en la lista roja de las especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). También, las poblaciones de este cocodrilo en México están en el apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES).



Figura 2. Cocodrilo americano macho (*Crocodylus acutus*) en Banco Chinchorro.

Conservación biológica e investigación científica

El primer estudio científico sobre esta población de cocodrilo se realizó en 2003 para conocer su estado de conservación biológica con base en la abundancia de individuos y la estructura poblacional. Por medio de muestreos nocturnos en lancha pantanera de aluminio en las lagunas interiores y contorno de Cayo Centro (Charruau *et al.* 2005) (Figura 3), con un equipo de trabajo (Mauro Collí Collí, “Chandez”, antiguo pescador y cazador de cocodrilos, fallecido en 2009, y Roberto F. Rojo García, “Chibebo”), se tuvo un primer acercamiento.

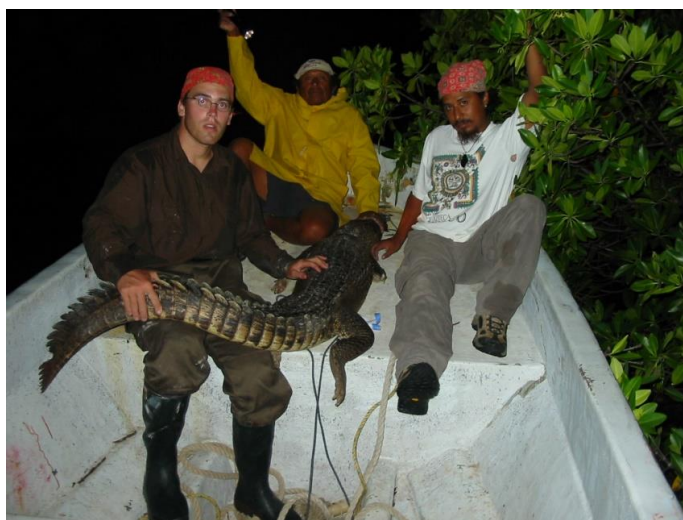


Figura 3. Primera captura de cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en Cayo Centro, Banco Chinchorro en 2003.

El resultado de la investigación fue una tasa de encuentro de 6.8 cocodrilos/km que puede considerarse alta comparada con las tasas obtenidas en otros sitios de la península de Yucatán (Charruau *et al.* 2005). Se pudo capturar a 53 de 147 cocodrilos observados y se encontraron neonatos, crías, juveniles, subadultos y adultos, pero ausencia de cocodrilos grandes (> 3 m). Esta falta de grandes ejemplares podía indicar dos cosas: 1) que la población aún se estaba recuperando del colapso que sufrió hace 20 años por cacería o 2) simplemente los cocodrilos no alcanzaban tamaños grandes por factores genéticos y/o ambientales (Charruau *et al.* 2005).

En la laguna interior más grande de Cayo Centro (Laguna Chandez) se podían encontrar cocodrilos de todas las clases de tamaño debido a un hábitat heterogéneo y protección de la acción del viento y las olas. Por el contrario, el contorno del cayo y las otras lagunas presentaban aguas más profundas y marejadas más fuertes que no eran aptas para cocodrilos pequeños, y los cocodrilos avistados allí eran subadultos y adultos (Charruau *et al.* 2005). La laguna Chandez era también el sitio más concurrido de cocodrilos (13.9 cocodrilo/km), mientras que en los otros sitios de la isla fue menor la abundancia de individuos (1.1 a 1.3 cocodrilo/km) (Charruau *et al.* 2005). Los primeros resultados generaron también una serie de inquietudes. La salinidad promedio del agua era 52.9 ppt, con un intervalo de 30 ppt a 61 ppt (Charruau *et al.* 2005). Esto es demasiado alto ya que la salinidad promedio del mar en general es 35 ppt. Si bien el cocodrilo americano soporta muy bien el agua muy salada, la única fuente de agua dulce con la que cuenta en el Cayo Centro es el agua de lluvia. Esta situación implica un estrés osmótico muy fuerte para los neonatos y las crías de cocodrilo ¿Cómo podían sobrevivir en un ambiente tan salado?

Otro hallazgo fue la gran abundancia de machos, con una proporción sexual de 6.8 machos por cada hembra. Esta proporción y el reducido número de hembras capturadas sugerían un riesgo para la sobrevivencia de la población a largo plazo. Sin hembras reproductivas que pudieran mantener la población, la viabilidad a futuro era incierta. En Cayo Centro había una población abundante, bien representada por todas las clases de edades, pero algo estaba pasando con la proporción de sexos. Esto desencadenó dos preguntas: ¿Cuáles son las causas del sesgo en la proporción de sexos de la población? y ¿cuál es su estado reproductivo?

Ecología de anidación del cocodrilo en Banco Chinchorro

Ahora, el objetivo era determinar los parámetros de anidación y los factores que podían influir en las características y sobrevivencia de los embriones de cocodrilo (Charruau 2010). Muchas características de los embriones y neonatos dependen de la temperatura de incubación de los huevos, por tanto era importante medir las variaciones de temperatura en los nidos y estudiar su influencia en las características de los neonatos. El cocodrilo americano construye nidos tipo hoyo en sustrato arenoso, similar a los nidos de tortugas marinas, lo que dificulta encontrarlos. El primer nido encontrado fue atípico y presentaba un montículo de arena. Después de conocer cómo era un nido de cocodrilo, rápidamente aprendimos a leer las marcas que dejaban las hembras en el suelo y cada día empezamos a llenar nuestras bitácoras con datos sobre nidos (Figura 4).

La puesta de huevos (oviposición) es en mayo, al final de la estación seca y comienzo de la estación húmeda (Charruau *et al.* 2010a). Las hembras ovipositan en nidos tipo hoyo, o montículo, en áreas arenosas abiertas donde el nido recibe buena radiación solar lo cual es la principal fuente de calor para la incubación de los huevos (Charruau 2012). El número promedio de huevos por nido es de $16.2 (\pm 4.6)$ huevos y las dimensiones del huevo son 43.3 ± 1.6 mm por 69.3 ± 3.4 mm, con un peso de 80.0 ± 7.2 g. Esos datos se encuentran entre los más pequeños registrados para *Crocodylus acutus* en su rango de distribución (Charruau *et al.* 2010a). Sin embargo, la fertilidad promedio de las nidadas fue de 86.7% y el éxito de anidación promedio fue de 73.2%.



Figura 4. Registro de datos de un nido de cocodrilo americano en Banco Chinchorro.

El alto éxito de anidación se debe en gran medida a la ausencia de depredadores de nidos de cocodrilos en los Cayos, y la mortalidad de las nidadas se debe principalmente al abandono de nidos, inundaciones y bajas temperaturas de incubación asociadas con fuertes lluvias al principio de incubación (Charruau *et al.* 2010a, Charruau 2012). Algunas áreas de anidación son muy bajas y están en zonas inundables. Las temperaturas promedio de los nidos fluctúan entre 29.8 y 33.1°C y se ven afectadas por la lluvia, el calor metabólico y la radiación solar (Charruau 2012). Las lluvias fuertes y las tormentas tropicales, incluyendo al huracán Dean en 2007, provocaron una disminución rápida de la temperatura de los nidos, alcanzando niveles letales para los embriones (Charruau *et al.* 2010a, Charruau 2012).

Desafortunadamente, la evidencia científica sobre el cambio climático señala que los ciclones serán más fuertes, lo cual podría tener importantes impactos negativos en el hábitat y los sitios de anidación de los cocodrilos (Charruau *et al.* 2010a). Sin embargo, algunos neonatos sobrevivieron al huracán Dean de categoría 5, lo cual es un buen aliciente para la población. Las hembras también mostraron adaptaciones a esos eventos cuando anidaron más cerca de la vegetación el año siguiente al paso del huracán (Charruau *et al.* 2010a), procurando así más sombra a los nidos y evitando temperaturas letales.

El comportamiento de las hembras también interviene en la mortalidad. El cuidado que las hembras proveen al nido es variable, ya que algunas hembras visitan el nido con frecuencia, permanecen cerca y ayudan a las crías a emerger del nido, mientras que otras nunca regresan y no ayudan a las crías a emerger al final de la incubación (Charruau y Hénaut 2012). Cuando los cocodrilos salen del huevo no tienen la fuerza para salir solos del nido y necesitan la asistencia de la madre, por eso a menudo se encuentra crías muertas en nidos abandonados y algunas a la mitad del camino que los separa del nido a la superficie.

El sexo de los cocodrilos está determinado por la temperatura durante la incubación y no por cromosomas sexuales al momento de la fecundación, como sucede en los mamíferos (González *et al.* 2019). Este mecanismo se llama determinación sexual por temperatura (DST) y ocurre en muchas especies de reptiles, incluyendo tortugas, lagartijas y todos los crocodilianos. En Banco Chinchorro, aunque las temperaturas de incubación permiten la producción de ambos sexos, la mayoría de las crías fueron machos (Charruau 2012). Ese resultado coincidía con la alta proporción de machos capturados en 2003. Asimismo, con los datos de temperatura de nidos de Banco Chinchorro, y la incubación artificial de huevos de cocodrilo americano provenientes de la

isla de Cozumel, establecimos el patrón de DST de *Crocodylus acutus* en las islas del Caribe mexicano. Obtuvimos un patrón hembra-macho-hembra con una mayoría de hembras producidas a temperaturas bajas ($<31.0\text{ }^{\circ}\text{C}$) y altas ($>33.6\text{ }^{\circ}\text{C}$), y una mayoría de machos a temperaturas intermedias ($31.7\text{--}32.8\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Charruau *et al.* 2017a).

El período de incubación dura 81.1 días en promedio y la eclosión ocurre desde mediados de julio hasta finales de agosto en temporada de lluvias, coincidiendo con una micro-sequía (Charruau *et al.* 2010a). Sorprendentemente, en este periodo los neonatos están expuestos a alta salinidad en la laguna interior de Cayo Centro, pero en septiembre las lluvias aumentan y la temperatura disminuye, lo que genera mejores condiciones para los neonatos, aumentando los niveles de agua y reduciendo la salinidad. Entonces, anidar al comienzo de la temporada de lluvias en Banco Chinchorro puede representar un compromiso entre el riesgo de inundación o el enfriamiento letal de los nidos en mayo, y la disponibilidad de niveles más bajos de salinidad para los recién nacidos en septiembre (Charruau *et al.* 2010a). Los neonatos del mismo nido permanecen en la vegetación de las orillas de las lagunas, principalmente mangle negro y saladilla (Figura 5). Esto puede durar varios días o pocas semanas y después se separan y se dispersan. Durante este período, observamos a algunas hembras con grupos de crías, pero el cuidado parental parece ser reducido en comparación con otros sitios o especies de cocodrilos (Charruau y Hénaut 2012).

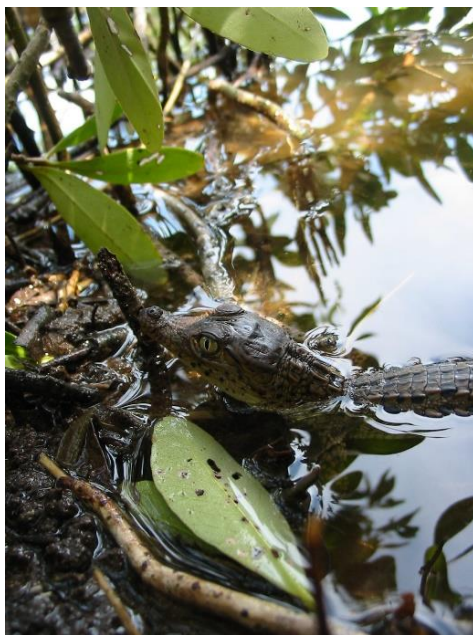


Figura 5. Neonato de cocodrilo americano Cayo Centro, Banco Chinchorro.

Adaptación del cocodrilo en Banco Chinchorro

El aislamiento de la población de Cayo Centro, y las condiciones ambientales locales, podían estar ocasionando una adaptación ecológica, morfológica y genética de los individuos en esas condiciones particulares. Los estudios genéticos de *Crocodylus acutus* en la península de Yucatán mostraron que las poblaciones de Banco Chinchorro y de Cozumel son genéticamente puras (Machkour M´rabet *et al.* 2009). Las poblaciones continentales de cocodrilo americano en la región presentaron diferentes grados de hibridación con el cocodrilo de Morelet (*Crocodylus moreletii*). La población de Cayo Centro en Banco Chinchorro tuvo valores más altos de diversidad genética, pero también un alto nivel de endogamia. Además, se detectaron dos grupos de individuos genéticamente distintos en la isla, indicando dos linajes maternos diferentes no homogeneizados (Machkour M´rabet *et al.* 2009). Esos resultados indican que la población de Banco Chinchorro es el principal reservorio de polimorfismo y la posible fuente de cocodrilos americanos genéticamente puros en la península de Yucatán.

En Banco Chinchorro, algunos individuos tenían la apariencia típica de *Crocodylus acutus* con un hocico largo y no tan ancho como *Crocodylus moreletii*, y con una elevación preorbital pronunciada, pero otros individuos tenían un hocico más ancho parecido a *C. moreletii* y una elevación preorbital menos pronunciada (Figura 2). Por lo tanto, analizamos cráneos de cocodrilos de Banco Chinchorro y los comparamos con datos de otras poblaciones de la región (Labarre *et al.* 2017). Existe una divergencia en la morfología craneal de los cocodrilos entre las diferentes poblaciones estudiadas. Los individuos de Banco Chinchorro tienen un hocico y cráneo largo y ancho comparado con las otras poblaciones (Labarre *et al.* 2017). Esa divergencia puede deberse al aislamiento genético y geográfico en Banco Chinchorro, así como por una dieta por consumo de organismos de caparazón duro (e.g., cangrejos, moluscos). La dieta de los cocodrilos de Banco Chinchorro no ha sido estudiada en detalle aún, pero con base en los primeros datos recolectados se infiere que se alimentan principalmente de crustáceos (Ávila-Cervantes *et al.* 2017; Figura 6).

La ausencia de cocodrilos grandes en Cayo Centro fue un hallazgo que motivó realizar estudios sobre el crecimiento de los individuos por recapturas de individuos marcados (Charruau *et al.* 2010b). Esto permitió obtener un modelo de estimación de la edad de los cocodrilos de Banco Chinchorro con base en su longitud corporal (Charruau 2011). Los cocodrilos de Banco Chinchorro tienen tasas de crecimiento más bajas y alcanzan tallas más pequeñas a edades

específicas en comparación con otras poblaciones (Charruau *et al.* 2010b, Charruau 2011, García-Grajales *et al.* 2012). Además, las hembras parecen alcanzar la madurez sexual con tallas más pequeñas (<2.1 m) que las reportadas (2.1-3.0 m; Charruau *et al.* 2010a). La ausencia de mamíferos y de presas muy grandes en la dieta, los altos niveles de salinidad y la ausencia de fuentes de agua dulce, así como el régimen de temperaturas en ciertos periodos del año, podrían ocasionar una disminución en el crecimiento de los individuos.



Figura 6. Cocodrilo comiendo un cangrejo en Cayo Centro, Banco Chinchorro

Los contaminantes orgánicos persistentes (COPs) como los plaguicidas, pueden alterar el sistema de la DST de los cocodrilos, generando un efecto de disrupción de su sistema endocrino (encargado de secretar hormonas). En cierta concentración, los COPs pueden superar el efecto de la temperatura y ocasionar la producción de hembras a temperaturas de incubación en las que deberían de producir machos (Charruau 2010). Aunque Banco Chinchorro se encuentra aislado del continente, y de fuentes de contaminación conocidas, se detectaron 16 compuestos organoclorados, tanto en huevos infértiles como en sustrato de anidación. Sin embargo, las concentraciones encontradas fueron muy bajas (0.002-4.0 ppb en huevos y 0.01-1.82 en sustrato) y no representan una amenaza para la salud de los cocodrilos ni un riesgo de alteración de las proporciones sexuales de la crías (Charruau *et al.* 2013).

La cavidad oral, la cloaca, heridas y la sangre de cocodrilos de Cayo Centro presentan bacterias (Pérez-Flores *et al.* 2011, Charruau *et al.* 2012, Pérez-Flores *et al.* 2016; Figura 7). Algunas de esas bacterias representan un riesgo para la salud de los cocodrilos en condiciones

de estrés, pero no son una amenaza para la supervivencia de la población. Otras, como *Leptospira* sp. y *Salmonella* sp. podrían representar un riesgo para la salud de personas en contacto con los cocodrilos o su medio. Además, el único parásito detectado en los cocodrilos de Cayo Centro es *Paratrichosoma recurvum*, un nematodo de la familia Capillaridae que parasita la piel abdominal de los individuos (Charruau *et al.* 2017b). Aunque este parásito afecta el valor comercial de la piel, no afecta la salud de los cocodrilos. Los cocodrilos con longitud total inferior a 40.8 cm y superior a 270 cm no tienen parásitos, lo que podría deberse a las características de su piel y del ciclo de vida del parásito. Asimismo, la condición corporal de los cocodrilos no parece ser afectada por el parásito, dado que su condición en Banco Chinchorro es buena, lo que sugiere que la población y su hábitat están sanas (Labarre *et al.* 2020). La condición corporal de las crías y de los adultos es más alta que la de las otras clases de tamaño, siendo la de los adultos la mejor condición. La condición corporal varía en función de las temporadas, respondiendo a los eventos reproductivos y la fluctuación de los parámetros ambientales (i.e., precipitación, temperatura).



Figura 7. Recolecta de muestra de bacterias en cavidad oral de cocodrilo en Banco Chinchorro.

El monitoreo a largo plazo: el estudio de la población en el tiempo

Estudiar la variación de los parámetros de historia de vida del cocodrilo en Banco Chinchorro en el tiempo, así como las variables que las afectan, es importante para probar cuestiones ecológicas y evolutivas y para identificar y resolver problemas ambientales en todas las escalas (Franklin

1989, Clutton-Brock y Sheldon 2010). En Banco Chinchorro, seguimos dos estrategias de estudio a largo plazo de los parámetros poblacionales, reproductivos y de salud del cocodrilo. La primera es la recolecta anual de datos y la segunda es el registro de datos en dos (o más) tiempos y la comparación de los datos entre esos eventos. En todo caso, el éxito del monitoreo a largo plazo depende principalmente de tres factores: la determinación y la dedicación del investigador, una oportunidad (un sitio adecuado e ideas) y fondos (a menudo provenientes de diferentes fuentes) (Franklin 1989). Mientras los dos primeros no son problemáticos en nuestro caso, el tercero es más difícil de obtener.

El hallazgo reciente obtenido a partir de datos del monitoreo a largo plazo de la población es sobre la condición corporal de los cocodrilos y el efecto de los huracanes. La condición corporal de los individuos se calculó a partir de su peso y una medición de su tamaño como la longitud total, y es una manera de determinar su estado de salud. Con base en 325 cocodrilos capturados en Cayo Centro entre 2003 y 2015, analizamos la variación de la condición corporal de los individuos en el tiempo y el efecto del huracán Dean (Labarre *et al.* 2020). Encontramos que la condición corporal es sensible al paso de los ciclones tropicales, muy probablemente debido a sus efectos sobre la salinidad, la temperatura y la disponibilidad de presas. Los ciclones tienen un efecto doble sobre la condición corporal de los cocodrilos. A corto plazo, la salud de los cocodrilos se ve afectada negativamente por las alteraciones ambientales, mientras que a largo plazo los individuos parecen mantener y mejorar su condición corporal (Labarre *et al.* 2020). A través de varios estudios hemos podido identificar a los huracanes como elementos de importancia en la ecología y salud de los cocodrilos de Banco Chinchorro, teniendo efectos tanto negativos como positivos sobre la población (Charruau *et al.* 2010a, Charruau 2012, Labarre *et al.* 2020).

El seguimiento de la población en el tiempo permite también obtener información valiosa gracias a la recaptura de individuos. Por ejemplo, los cocodrilos que presentaban infección por el parásito *P. recurvum* en su primera captura, ya no la presentaban al ser recapturados, confirmando una desparasitación natural (Charruau *et al.* 2017b). Las recapturas son también muy importantes para conocer las tasas de crecimiento de los individuos y realizar modelos de determinación de edad de los cocodrilos en función de su longitud. Entre más datos se obtiene más precisos serán esos modelos, y se podrá hacer modelos específicos para cada sexo (Charruau 2011). Los cocodrilos en Cayo Centro alcanzan hasta 3.5 m de longitud total actualmente en

comparación a los 3 m registrados en 2003 (Charruau *et al.* 2005, Labarre *et al.* 2017), lo que confirma que la población de cocodrilo en Banco Chinchorro se está recuperando de la cacería que sufrió en el pasado.

Conclusión

En 17 años de estudios sobre la población de cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en Banco Chinchorro se ha generado información relevante sobre su ecología, morfología, comportamiento, genética, y salud, así como las amenazas que enfrentan. Los hallazgos confirman una población sana, en proceso de crecimiento y recuperación, con características únicas y una importancia regional a nivel genético. Los huracanes y lluvias fuertes son las principales amenazas y fuerzas de variación y cambios de los parámetros de la población, por lo que el incremento de la frecuencia y fuerza de esos eventos en el futuro, debido al cambio climático, podría afectar seriamente a la población. La colaboración y los esfuerzos para lograr el monitoreo de la población a largo plazo han permitido obtener esos importantes resultados para los cocodrilos de Banco Chinchorro y para la especie en general.

Agradecimientos

Muchas personas apoyaron en los muestreos de cocodrilo a lo largo de 17 años. Sin su ayuda hubiera sido imposible obtener todos esos resultados. La CONANP proporcionó importante apoyo logístico y ayuda de los guardaparques durante muestreos. Magdalena Hernández Chávez y Armando Escobedo Galván revisaron la primera versión de este artículo y sus atinados comentarios permitieron mejorarlo. SEMARNAT otorgó los permisos de colecta para los estudios.

Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad A.C., Villahermosa, Tabasco, México.
charruau_pierre@yahoo.fr

Charruau P. 2020. Un refugio para el cocodrilo (*Crocodylus acutus*) en Banco Chinchorro, arrecife coralino del Caribe Mexicano. *Bioagrociencias* 13(2): 65-79.

Referencias

- Avila-Cervantes J, Charruau P, Cedeño-Vázquez R, Varela BJ y Larsson HCE. 2017. *Crocodylus acutus* (American crocodile) Diet. Herpetological Review 48(4):839-840
- Charruau P. 2010. Ecología y etología de anidación del cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*): Un estudio para su conservación. Tesis doctoral. El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal, Quintana Roo, Mexico. 302 pp.
- Charruau P. 2011. Estimación de la edad de los cocodrilos (*Crocodylus acutus*) de Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. Quehacer Científico en Chiapas 1(11):36-43
- Charruau P. 2012. Microclimate of American crocodile nests in Banco Chinchorro Biosphere Reserve, Mexico: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. Journal of Thermal Biology 37(1):6-14
- Charruau P y Hénaut Y. 2012. Nest attendance and hatchling care in wild American crocodiles (*Crocodylus acutus*) in Quintana Roo, Mexico. Animal Biology 62(1):29-51
- Charruau P, Cedeño-Vázquez JR y Calmé 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 JB y Hénaut Y. 2010a. Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodilia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. Journal of Natural History 44(11-12):741-761
- Charruau P, Cedeño-Vázquez JR, 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 1:63-72
- Charruau P, Pérez-Flores J, Pérez-Juárez JG, Cedeño-Vázquez JR y Rosas-Carmona R. 2012. Oral and cloacal microflora of wild crocodiles (*Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii*) in the Mexican Caribbean. Diseases of Aquatic Organisms 98(1):27-39
- Charruau P, Hénaut Y y Álvarez-Legorreta T. 2013. Organochlorine pesticides in nest substratum and infertile eggs of American crocodiles (Reptilia: Crocodylidae) in a Mexican Caribbean atoll. Caribbean Journal of Science 47(1):1-12

- Charruau P, Martínez G Cantón DA y Méndez de la Cruz FR. 2017a. Additional details on temperature-dependent sex determination in *Crocodylus acutus*. *Salamandra* 53(2):304-308
- Charruau P, Pérez-Flores J y Labarre D. 2017b. Skin parasitism by *Paratrichosoma recurvum* in wild American crocodiles and its relation to environmental and biological factors. *Diseases of Aquatic Organisms* 122(3):205-211
- Clutton-Brock T y Sheldon BC. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *TREE* 25:562-573
- Franklin JF. 1989. Importance and justification of long-term studies in ecology. En: Likens GE (ed) *Long-term studies in ecology*. Springer-Verlag. New York. Pp. 3-19
- García-Grajales J, Buenrostro-Silva A y Charruau P. 2012. Growth and age of juvenile American crocodiles (*Crocodylus acutus*) in La Ventanilla estuary, Oaxaca, Mexico. *Herpetological Conservation and Biology* 7(3):330-338
- González EJ, Martínez-López M, Morales Garduza MA, García Morales R, Charruau P y Gallardo-Cruz JA. 2019. The sex determination pattern in crocodilians: a systematic review after three decades of research. *Journal of Animal Ecology* 88(9):1417-1427
- Labarre D, Charruau P, Platt SG, Rainwater TR, Cedeño-Vázquez JR y González-Cortés H. 2017. Morphological diversity of the American crocodile (*Crocodylus acutus*) in the Yucatán Peninsula. *Zoomorphology* 136(3):387-401
- Labarre D, Charruau P, Parsons WFJ, Larocque-Desroches S y Gallardo-Cruz JA. 2020. Major hurricanes affect body condition of American crocodile *Crocodylus acutus* inhabiting Mexican Caribbean islands. *Marine Ecology Progress Series* 651:145-162
- Machkour M´rabet S, Hénaut Y, Charruau P, Gevrey M, Winterton P y Legal L. 2009. Between introgression events and fragmentation, islands are the last refuge for the American crocodile in Caribbean Mexico. *Marine Biology* 156:1321-1333
- Pérez-Flores J, Charruau P y Pérez Juárez JG. 2011. Bacterial isolation from wound and fibrin in wild American crocodiles (*Crocodylus acutus*) of Banco Chinchorro. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 30(2):20-22

Pérez-Flores J, Charruau P, Cedeño-Vázquez JR y Atilano D. 2017. Evidence for wild crocodiles as a risk for human Leptospirosis, Mexico. *EcoHealth* 14(1):58-68