

Eierattribute en broeilingmassa as voorspellers van broeilinggroei op 'n Nylkrokodilplaas (*Crocodylus niloticus*-plaas)

Outeurs:

Johan O Nöthling^a
Riaan Crafford^a
Jaco Theron^a
Johan A Nöthling^b

Affiliaties:

^aDepartement van
Produksiedierstudies,
Fakulteit Veeartsenykunde,
Universiteit van Pretoria,
Suid-Afrika

^bDepartement Fisika,
Fakulteit Natuur- en
Landbouwetenskappe,
Universiteit van Pretoria,
Suid-Afrika

Korresponderende outeur:

Johan O Nöthling
E-pos:
jonothling@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-5670-0960>

Datums:

Ontvang: 02/03/21
Aanvaar: 11/08/21
Gepubliseer: 10/12/21

Hoe om hierdie artikel aan te haal:

Johan O Nöthling, Riaan Crafford, Jaco Theron, Johan A Nöthling, Eierattribute en broeilingmassa as voorspellers van broeilinggroei op 'n Nylkrokodilplaas (*Crocodylus niloticus*-plaas), *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie* 40(1) (2021). <https://doi.org/10.36303/SATNT.2021.40.1.846>

An English copy of this paper is available online at <http://www.satnt.ac.za/index.php/satnt/article/view/846>

Kopiereg:

© 2021. Authors.
Licensee: *Die Suid-Afrikaanse Akademie vir Wetenskap en Kuns*.
Hierdie werk is onder die Creative Commons Attribution License gelisensieer.

Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) wat vinniger groei op plase kan vroeër geslag word vir hulle velle, wat koste verminder en plaasdoeltreffendheid verhoog. Die projek se doel was om die nut van verskeie eierattribute (lengte, wydte, volume, massa en digtheid) as voorspellers van broeilingmassa (BM_{begin}) vir 269 eiers van 15 broeisels te bepaal, en om hierdie eierattribute, BM_{begin} en eierproduktiwiteit as voorspellers van die massa van die broeilinge 68–75 dae ná uitbroeiing (BM_{einde}) te beoordeel. Broeilinge swaarder as 61,5 g is individueel gemerk en volgens BM_{begin} aan vyf hokke toegewys, totdat die BM_{einde} van 129 broeilinge bepaal is. Sterk, betekenisvolle, positiewe, lineêre verbande bestaan tussen BM_{begin} en al die eierattribute behalwe eierdigtheid, waar die verband sterk en negatief was ($P < 0,001$). BM_{einde} het baie tussen en binne broeisels gevarieer. Dit is die beste versoenbaar met die data dat BM_{begin} ($P = 0,08$) en eierproduktiwiteit ($P = 0,02$) betekenisvolle negatiewe verbande met BM_{einde} het wanneer al vyf hokke by die model ingesluit is. Vir hokke wat afsonderlik beoordeel is, was die rigting van die verband tussen BM_{begin} en BM_{einde} negatief vir drie hokke en neutraal vir twee. Die rigting van die verband tussen eierproduktiwiteit en BM_{einde} was negatief vir vier hokke en positief vir een. Die modelle wat elk slegs een voorspeller en hok as koveranderlike ingesluit het, verklaar 8–14% van die variansie in BM_{einde} , wat aandui dat ander faktore as dié wat bestudeer is groei grootliks beïnvloed.

Sleutelwoorde: krokodil, eier, broeiling, groei

Egg attributes and hatchling mass as predictors of hatchling growth on a Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) farm: Rapid growth of Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) hatchlings on farms shortens the time to slaughter for skins, thus reducing costs and improving farm efficiency. The aims with the project were to assess the utility of various egg attributes (length, width, volume, mass and density) as predictors of hatchling mass (HM_{initial}) for 269 eggs from 15 clutches and to assess these egg attributes, HM_{initial} and egg productivity as predictors of the mass of the hatchlings 68–75 days after hatching (HM_{end}). Hatchlings heavier than 61,5 g were individually marked and assigned to five pens according to HM_{initial} until the HM_{end} of 129 hatchlings was determined. Strong and meaningful positive, linear relationships existed between HM_{initial} and all egg attributes except egg density, where the relationship was strong and negative ($P < 0,001$). HM_{end} varied widely across as well as within clutches. It is most compatible with the data that HM_{initial} ($P = 0,08$) and egg productivity ($P = 0,02$) have meaningful negative relationships with HM_{end} when all five pens are included in the model. Considering pens separately, the direction of the relationship between HM_{initial} and HM_{end} was negative for three pens and neutral for two. The direction of the relationship between egg productivity and HM_{end} was negative for four pens and positive for one. The models that each included one predictor as well as pen only explained 8–14% of the variation in HM_{end} , suggesting that factors other than those studied largely affected growth.

Keywords: crocodile, egg, hatchling, growth

Inleiding

Nylkrokodilboerdery (*Crocodylus niloticus*-boerdery) is 'n belangrike bron van buitelandse valuta in Suid-Afrika. Nylkrokodilleer is wêreldwyd gesog onder ryk mense. Broeilinggroei is belangrik vir suksesvolle krokodilboerdery. Vinnige broeilinggroei lei tot vroeër slagting en oes van velle, wat die kostedoeltreffendheid van produksie verhoog (Isberg et al., 2005).

Die groei van soutwaterkrokodille (*Crocodylus porosus*) (Brien et al., 2014; Garnett en Murray, 1986) en Australiese varswaterkrokodille (*Crocodylus johnstoni*) (Webb et al., 1983a) varieer baie. Verpotting – 'n uiterste vorm van ingeperkte groei onder broeilinge en jong krokodilletjies – word gekenmerk deur stadige of afwesige groei, met sommige individue wat glad nie begin vreet nie en van honger vrek (Brien et al., 2014; Buenviaje et al., 1994; Garnett en Murray, 1986; Huchzermeyer, 2003). In sommige krokodilagtiges is daar 'n positiewe verband tussen vroeë groei en groei wanneer hulle ouer word (Brien et al., 2014; Eme et al., 2010). Verpotting (Brien et al., 2014) en groei word sterk deur broeisel beïnvloed (Brien et al., 2014; Garnett en Murray, 1986; Riese, 1991).

Dit is maklik om broeilinge te weeg sodra hulle uit die inkubator verwyder word. Broeilingmassa is dus 'n geskikte attribuut om as voorspeller van broeilinggroei te beoordeel. Webb et al. (1983a) het geen betekenisvolle verband tussen die grootte (LSK) van Australiese varswaterkrokodilbroeilinge (*Crocodylus johnstoni*-broeilinge) en groei tot op ses maande gevind nie. Die verband tussen broeilinggrootte en groei by die soutwaterkrokodil is onseker; Brien et al. (2014) en Brien et al. (2016) het 'n negatiewe verband tussen broeilingmassa en groeitempo tot op 24 dae gevind, terwyl Riese (1991) 'n positiewe verband tussen broeilinggrootte, gemeet as LSK, en groeitempo tot op 48 dae gevind het. Alhoewel Hutton (1987) Nylkrokodilbroeilinge geweeg en gemeet het en dit na drie maande herhaal het, het hy nie die verband tussen die aanvanklike massas en lengtes met dié na drie maande bepaal nie. Dit is nodig om die verband tussen broeilinggrootte en groei by die Nylkrokodil te bepaal.

Daar bestaan studies oor die verband tussen broeilinggrootte van krokodilagtiges en verskeie eierattribute soos wydte (Webb et al., 1983b), lengte (Brien et al., 2014; Webb et al., 1983b), massa (Brien et al., 2014; Deitz en Hines, 1980; Eme et al., 2019; Garnett en Murray, 1986; Webb en Cooper-Preston, 1989; Webb et al., 1983b) en volume soos geskat van uitgebroeide eierdoppe (Nöthling et al., 2019b). Die verbande tussen hierdie eierattribute en die groei van krokodilagtiges se broeilinge is egter nog nie bestudeer nie.

Deur die onvrugbare Nylkrokodileiers te gebruik nadat die ander eiers in die broeisel uitgebroei het, het Nöthling et al. (2019a) 'n rekenaarprogram ontwikkel wat hulle in staat gestel het om 'n eier se volume op grond van 'n foto daarvan

te bepaal (EV_{foto}). EV_{foto} was gemiddeld 1,49% hoër as die waterverplasingvolume (EV_{wv}) daarvan. Die outeurs het vermoed dat EV_{wv} foutiewelik verlaag kon wees deur water wat die eier deur porieë in die dop (Ferguson, 1982; Grigg, 1986) kon binnedring en lugholtes vul wat tydens inkubering in die eier kon vorm (Manolis et al., 1986). Dit is belangrik om vas te stel of die meting van EV_{wv} kort nadat eiers gelê is, voordat lugholtes onder die dop vorm, steeds volumes sou oplewer wat laer as EV_{foto} is. Dit is ook van belang om te bepaal hoe presies broeilingmassa op grond van EV_{foto} voorspel kan word en om te bepaal of eiervolume met broeilinggroei verband hou.

Nöthling et al. (2019b) het Nylkrokodileiers se volume deur middel van die uitgebroeide eierdoppe geskat. Hulle het broeilingmassa as 'n fraksie van hierdie geskatte eiervolume uitgedruk en daarna verwys as die eierproduktiwiteit, wat van 0,57 g/mL tot 0,82 g/mL (gemiddeld 0,70 g/mL) gevarieer het. Dit is van belang om te bepaal of eierproduktiwiteit wat op 'n akkurate bepaling van eiervolume gegrond is, met broeilinggroei verband hou.

Broeisel het 'n beduidende invloed op eiervolume, eierproduktiwiteit (Nöthling et al., 2019b), broeilinggrootte (Brien et al., 2014; Isberg et al., 2005; Nöthling et al., 2019b) en groei van krokodille (Brien et al., 2014; Garnett en Murray 1986; Isberg et al., 2005).

Die digtheid van Nylkrokodileiers is onbekend. Brown et al. (2019) het getoon dat die massafraksie van verskeie komponente van Nylkrokodileiers varieer. Hierdie komponente kan verskil in digtheid (die dop kan byvoorbeeld 'n hoër digtheid as die dooier hê), wat dit moontlik maak dat die massa van eiers van 'n bepaalde volume kan varieer. Dit kan egter makliker wees om eiermassa as eiervolume te meet, wat die vraag laat ontstaan of eiermassa pleks van eiervolume vir die bepaling van eierproduktiwiteit gebruik kan word. Dit is ook nodig om die verbande tussen eierdigtheid, broeilingmassa en broeilinggroei te bepaal.

Die eerste doel van hierdie studie was om die geskiktheid van verskeie attribute van Nylkrokodileiers as voorspellers van broeilingmassa op 'n kommersiële Nylkrokodilplaas te bepaal. Die tweede was om die geskiktheid van dieselfde eierattribute, sowel as broeilingmassa en broeilingvolume uitgedruk as 'n fraksie van eiervolume of eiermassa, as voorspellers van broeilinggroei op dieselfde plaas te bepaal.

Materiale en metodes

Die Dier-Etiek Komitee van die Universiteit van Pretoria het die studie goedgekeur (projeknommer REC084-19). Die direkteur van die plaas het skriftelik tot die gebruik van die diere en geriewe vir die studie ingestem. Data-insameling het vanaf Oktober 2019 tot Maart 2020 op 'n plaas in Noordwes in Suid-Afrika geskied.

Eiers wat gedurende die nag gelê is, is die volgende oggend versamel en op vogtige vermikuliet in polistireenkiste geplaas, en in 'n pre-inkubator teen 32 °C en 90% lugvog gehou. 'n Dag of twee later is 'n lig deur die eiers geskyn en dié met 'n dowwe band op die ewenaar geïdentifiseer (Ferguson, 1982). Eiers met 'n dowwe band is as vrugbaar en dié daarsonder as onvrugbaar geag.

Twee dae nadat hulle gelê is, is 267 onvrugbare eiers van 53 broeisels gemerk en tot die naaste 0,01 g geweeg. Elke eier is gefotografeer met sy lang as loodreg op die optiese as van die kamera, met 'n afstand van 1 m tussen die eier se horison en die kamerasensor, en 'n Vernier langs die eier, op die vlak van die eier se horison (figuur 1 en 2 in die aanvullende lêer). Sodra die foto geneem is, is elke eier se volume deur waterverplasing gemeet (EV_{vv}). Later is elke eier se foto gebruik om deur middel van 'n rekenaarprogram soos deur Nöthling et al. (2019a) beskryf die eier se EV_{foto} te bepaal.

Twee dae nadat hulle gelê is, is 18 vrugbare eiers van elk van 14 broeisels en 17 van een broeisel wat gedurende drie opeenvolgende nagte (4–6 Oktober 2019) gelê is, vir die studie gebruik. Sonder om dit te draai, is elke eier versigtig met papier skoongevee, gemerk (broeiselnommer en eiernommer) en soos die onvrugbare eiers gefotografeer (figuur 2 in die aanvullende lêer). EV_{foto} , eierlengte (EL) en eierwydte (EW) is uit die foto afgelei, soos deur Nöthling et al. (2019a) beskryf. Dertig polistireenkiste (binnemate 548 mm × 353 mm, diepte 121 mm) is met aaneengeslote Perspex-stroke, elk met verskeie 12 mm-gate daarin (figuur 3 van die aanvullende lêer) in nege ewe groot kompartemente (drie rye by drie kolomme) verdeel. Elke broeisel se eiers is in twee kiste se kompartemente geplaas – een eier per kompartement op 'n laag vermikuliet van 'n paar sentimeter dik (figuur 3 van die aanvullende lêer). Elke kis is met 'n deursigtige 4 mm dik Perspex-plaat bedek en die kis sowel as die deksel is met die broeiselnommer gemerk. Die hoek van die kis en deksel by die kompartement in die eerste ry en die eerste kolom is ook gemerk.

Die eiers het van 18 tot 25 Desember 2019, ná 'n inkubasietyd van 75–80 dae (gemiddeld 77,6 d, s 1,72 d) uitgebroei. Sodra dit uitgebroei het, is die broeiling en eierdop uit die kompartement verwyder (figuur 4 van die aanvullende lêer). Elke dop (gemerk met die kishommer, ry volgens kolomkoördinate van die kompartement, broeiselnommer en eiernommer) is gefotografeer soos vir die heel eier beskryf en die foto's is gebruik om die volume van die eiers te skat soos deur Nöthling et al. (2019a; 2019b) beskryf is (figuur 2 van die aanvullende lêer). Elke broeiling is versigtig met handdoekpapier drooggeklad nadat dit van vermikuliet gereinig is, en gemerk deur van die skutplaatjies op die stert te knip en toe geweeg (broeilingmassa aan die begin van die groeiperiode of BM_{begin}). Die geknipte skutplaatjies verteenwoordig 'n unieke driesyferkode wat die broeiling deur 'n meesterlys aan sy broeisel en eier

koppel. Volgens normale plaaspraktyk is die broeilinge volgens BM_{begin} geklassifiseer as groot ($\geq 72,5$ g), medium ($\geq 67,5$ g, $< 72,5$ g), klein ($\geq 61,5$ g, $< 67,5$ g) en ondergewig ($< 61,5$ g).

Normale plaaspraktyk is om groot, medium en klein broeilinge – behalwe dié met boeppense, wat geag word as dat hulle swak absorpsie van die dooiersak het – te hou vir groei en om hulle vir 9–10 maande na broeilinghokke in 'n groeierhuis en daarna vir die volle duur van die groei-periode na groter groeierhokke oor te plaas. Volgens plaaspraktyk is die eksperimentele broeilinge van verskillende grootteklasse in afsonderlike, naburige hokke geplaas. Hok 1 en 2 het klein broeilinge ontvang, hok 3 medium broeilinge en hok 4 en 5 groot broeilinge. Die groeierhuis het 'n plastiekdak en mure en sy temperatuur is teen 28–34 °C gehandhaaf deur gordynmure aan die ooste- en westekant op of af te rol. Elke hok was omtrent 8 m² in oppervlak met 'n 1 m hoë muur rondom, met 'n gladde sementvloer wat geleidelik na binne daal tot in 'n waterpoel wat die sentrale derde van die hok beslaan. By die middel was die poel omtrent 25 cm diep.

Elke middag het die broeilinge 'n rantsoen bestaande uit 50% hoender en 50% van 'n spesiaal-geformuleerde en gebalanseerde meel ontvang. Die hoeveelheid wat hulle ontvang het, is bepaal deur die hoeveelheid kos wat oorgebly het. Dit was aanvaarbaar dat 10–15% van die rantsoen wat verskaf is, oorbly. Die hoeveelheid wat gevoer is, is verhoog sodra minder as 10% van die kos oorgebly het. Elke oggend is die oorskietkos bymekaargemaak en die hokke skoongemaak met 'n ontvetmiddel (Sparkle, Glenchem, Kemptonpark, Suid-Afrika) en ontsmet (F10, Health and Hygiene (Edms.), Bpk., Florida Hills, Suid-Afrika), en die water in die poele vervang. In ooreenstemming met die bestuurspraktyk op die plaas is verpote en swak broeilinge verwyder. Soutwaterkrokodilbroeilinge (*Crocodylus porosus*-broeilinge) het alreeds so jonk as 24 dae (Brien et al., 2014) en 35–55 dae (Riese, 1991) groot variansie in groei getoon. Op grond van hierdie studies is die oorblywende broeilinge op 2 Maart 2020, toe hulle 68–75 dae oud was, aan die einde van die groeiperiode, geweeg om BM_{einde} te bepaal.

Data-analise

Vir elke veranderlike is die fraksies van die variansie wat binne en tussen broeisels voorgekom het met behulp van 'n eenvoudige model bepaal met slegs die veranderlike as uitkomsveranderlike, geen koveranderlike nie, en broeisel as groepveranderlike (Rabe-Hesketh en Skrondal, 2012).

In model 1 is tweevlak- lineêre regressie, met broeisel as tweedevlak- stogastiese groepsveranderlike, gebruik om die verband tussen BM_{begin} (uitkomsveranderlike) en 'n eierattribuut (voorspeller veranderlike) te bepaal. 'n Eierattribuut was enige een van EW, EL, EV_{foto} , EM, ED_{foto} of EV_{dop} . Model 1 was $y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x_{1ij} + u_j + \epsilon_{ij}$.

Die beginmassa (BM_{begin}) van broeiling i van broeisel j is y_{ij} . Die lineêre regressielyn van die vaste komponent van die model word deur $\beta_0 + \beta_1 x_{1ij}$ gedefinieer, met β_0 die afsnit en β_1 die helling. Die effek van die attribuut van eier i van broeisel j op die BM_{begin} van broeiling i van broeisel j word deur $\beta_1 x_{1ij}$ beraam. Die gesamentlike effek van die ongemete eienskappe geassosieer met broeisel j op die BM_{begin} van broeiling i van broeisel j word deur u_j beraam. Die gesamentlike effek van die ongemete eienskappe geassosieer met broeiling i van broeisel j op sy BM_{begin} word deur ε_{ij} beraam.

In model 2 is 'n tweevlak- lineêre regressie, met broeisel as stogastiese tweedevlak-groepsveranderlike, gebruik om die verband tussen eindmassa (BM_{einde}) en 'n eierattribuut of BM_{begin} , saam met broeiselgrootte en die ouderdom van die broeilinge toe hulle die laaste keer geweeg is, te bepaal. Broeilinghok (hok) is as strengelingsveranderlike by die model ingesluit, omdat broeilinge volgens aanvangsmassa aan hokke toegewys is. 'n Eierattribuut was enige een van EW, EL, EV_{foto} , EM, ED_{foto} , Epm of Epv. Die vergelyking vir model 2 was soos volg:

$$y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x_{1ij} + \beta_2 x_{2j} + \beta_3 x_{3ij} + \beta_4 x_{4ij} + u_j + \varepsilon_{ij}$$

Die BM_{einde} van broeiling i van broeisel j is y_{ij} . Die lineêre regressielyn van die vaste komponent van die model, met β_0 as afsnit, word deur $\beta_0 + \beta_1 x_{1ij} + \beta_2 x_{2j} + \beta_3 x_{3ij} + \beta_4 x_{4ij}$ gedefinieer. Die effek van die attribuut van eier i of die BM_{begin} van broeiling i van broeisel j op die BM_{einde} van broeiling i van broeisel j word deur $\beta_1 x_{1ij}$ beraam. Die effek van die grootte van broeisel j op die BM_{einde} van die broeilinge in die broeisel word deur $\beta_2 x_{2j}$ beraam. Die effek van die ouderdom van broeiling i van broeisel j op sy BM_{einde} word deur $\beta_3 x_{3ij}$ beraam. Die effek van die hok op die BM_{einde} van broeiling i van broeisel j word deur $\beta_4 x_{4ij}$ beraam. Die gesamentlike effek van die ongemete eienskappe geassosieer met broeisel j op die BM_{einde} van

broeiling i van broeisel j word deur u_j beraam. Die gesamentlike effek van die ongemete eienskappe geassosieer met broeiling i van broeisel j op sy BM_{einde} word deur ε_{ij} beraam. Broeiselgrootte en ouderdom is stapsgewys uit die model verwyder indien hulle effek op BM_{einde} nie betekenisvol afgewyk het van 0 nie ($P > 0,05$).

Indien model 2 aangedui het dat 'n voorspeller veranderlike 'n betekenisvolle verband met BM_{einde} het, is model 3 gebruik om die verband tussen die voorspeller en BM_{einde} vir elke hok afsonderlik te bepaal ten einde enige strengeling met hok uit te skakel (Hernán et al., 2002). Die vergelyking vir model 3 is $y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x_{1ij} + \beta_2 x_{2ij} + \beta_3 x_{3ij} + u_j + \varepsilon_{ij}$, met die betekenis van die terme dieselfde as vir model 2. Die gebruik van model 3 om hokke afsonderlik te beoordeel, het die aantal waarnemings tot so 'n mate verminder dat die verbande tussen 'n voorspeller en BM_{einde} nie statisties betekenisvol is nie, maar die rigting van die verbande in afsonderlike hokke is vergelyk met die rigting van die verband wanneer die hokke gesamentlik geanaliseer is.

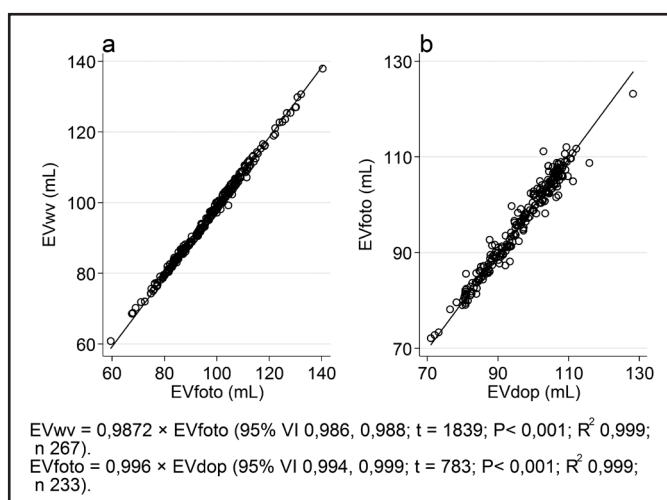
Die bepaaldheidskoeffisiënt (R^2) dui op die persentasie van die variansie in die uitkomstveranderlike wat deur die variansie in die voorspeller veranderlikes binne en tussen broeisels verklaar word (Rabe-Hesketh en Skrondal, 2012). Data se verspreiding is beskryf met hulle gemiddelde (puntberamer) en sy 95%-versoekenbaarheidsinterval (95%-VI) en die verspreiding van die koeffisiënte van 'n regressie-analise as die verwagte koeffisiënt (puntberamer) en sy 95%-VI (Amrhein et al., 2019). Waardes binne die 95%-VI is as versoekenbaar met die data geag (Amrhein et al., 2019).

Resultate

'n Opsomming van eierattribuutwaardes en BM_{begin} verskyn in tabel I. Van die 269 vrugbare eiers het 248 (92%) uitgebroei, waarvan 233 doppe heel genoeg gebly het om die eier se volume met 'n foto daarvan te bepaal.

Daar was matige broeiseffekte op EL, EV_{dop} , EM en BM_{begin} , sterk broeiseffekte op EW en ED, en baie swak broeiseffekte op Epv en Epm (tabel II). Anders as BM_{begin} , waar 63% van die variansie tussen broeisels te wagte is, is slegs 33% van die variansie in BM_{einde} tussen broeisels te wagte (tabel II).

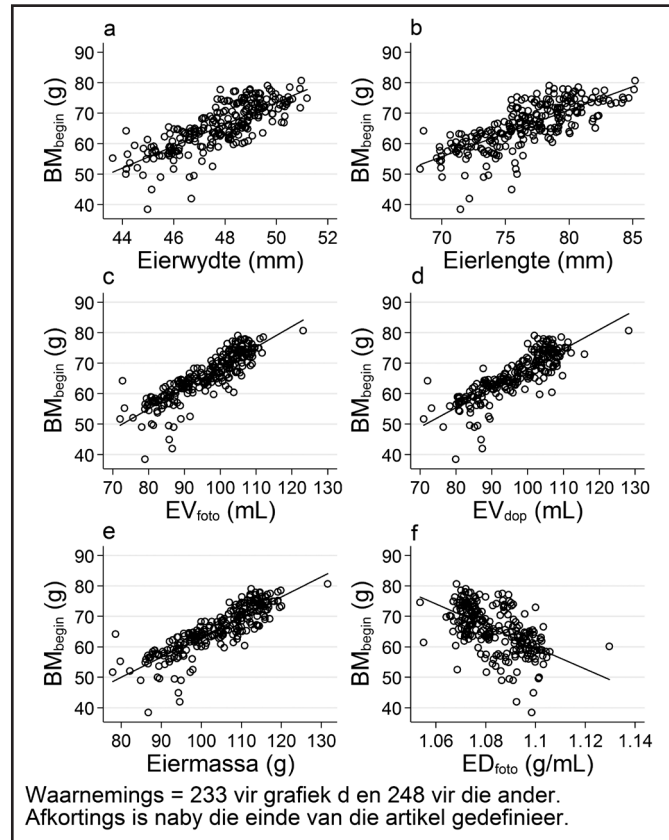
Daar was 'n sterk positiewe verband tussen EV_{foto} en EV_{wv} van onvrugbare eiers, en EV_{dop} en EV_{foto} van vrugbare eiers (figuur 1). 'n Vorige waarneming deur Nöthling et al. (2019a) is bevestig deur EV_{foto} , wat 1,3% hoër as EW_{wv} (figuur 1) was.



FIGUUR 1: Grafiek a toon die volumes van onvrugbare Nylkrokodileiers (*Crocodylus niloticus*-eiers) deur waterverplasing bepaal (EV_{wv}), gestip teen hulle volumes wat van foto's bereken is (EV_{foto}). Grafiek b toon die volumes van vrugbare eiers bereken van foto's van die heel eiers voor inkuberings (EV_{foto}), gestip teen hulle volumes soos van foto's van die uitgebroei doppe (EV_{dop}) geskat.

Voorspelling van broeilinge se beginmassa

Daar was sterk, positiewe, lineêre verbande tussen BM_{begin} en alle eierattribute behalwe eierdigtheid, waar die verband negatief was (figuur 2). Die regressievergelykings waarmee BM_{begin} voorspel kan word, verskyn in tabel III. Dit is die versoenbaarste met die data dat BM_{begin} met omtrent 0,61 g toeneem het vir elke 1 mL-toename in EV_{foto} , alhoewel toenames van 0,55 g tot 0,68 g ook daarmee versoenbaar is. Dit is die versoenbaarste met die data dat BM_{begin} met omtrent 0,58 g toeneem het vir elke 1 g-toename in EM, alhoewel toenames van 0,52 g tot 0,65 g ook daarmee versoenbaar is. Die verwagte effek van EV_{dop} op BM_{begin} is 'n toename met omtrent 0,56 g vir elke 1 mL-toename in EV_{dop} , alhoewel toenames van 0,49 g tot 0,63 g ook met die data versoenbaar is. Dit is die versoenbaarste met die data dat BM_{begin} met omtrent 3,5 g sal toeneem vir elke 1 mL-toename in EW, alhoewel toenames van 3,0 tot 4,0 g ook met die data versoenbaar is. Die verwagte effek van EL op BM_{begin} is 'n toename van 1,27 g vir elke 1 mL-toename in EL, alhoewel toenames van 1,08 g of 1,46 g ook met die data versoenbaar is. Die hoër waardes van z en R^2 in tabel III toon dat EV_{foto} en EM, sowel as EV_{dop} , meer presiese voorspellers van BM_{begin} as EL en EW en baie meer as ED_{foto} is.



FIGUUR 2: Lineêre verband tussen Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) se beginmassa (BM_{begin}) en verskeie eierattribute

TABEL I: Opsommende statistiek van Nylkrokodil-eierattribute (*Crocodylus niloticus*-eierattribute) en broeilinge se beginmassa

| | Data oor broeisels | | | | Broeiselmiddeldes | |
|---|--------------------|--------|---------|----------|-------------------|----------|
| | Gemiddelde | s | Minimum | Maksimum | Minimum | Maksimum |
| Onvrugbare eiers (267 eiers van 53 broeisels, gemiddeld 5,0 eiers per broeisel) | | | | | | |
| EL (eierlengte in mm) | 76,79 | 4,62 | 63,69 | 92,17 | 67,58 | 87,69 |
| EW (eierwydte in mm) | 47,71 | 2,16 | 41,66 | 52,84 | 42,99 | 52,27 |
| EM (eiermassa in g) | 104,36 | 14,26 | 65,0 | 151,66 | 75,33 | 140,53 |
| EV_{wv} (eivolume deur waterverplasing gemeet in mL) | 95,13 | 12,92 | 60,78 | 137,87 | 68,73 | 127,88 |
| EV_{foto} (eivolume van foto bereken in mL) | 96,31 | 13,44 | 59,53 | 140,50 | 67,80 | 129,45 |
| ED_{wv} (eierdigtheid gebaseer op EV_{wv} in g/mL) | 1,0968 | 0,0085 | 1,056 | 1,1426 | 1,0809 | 1,1137 |
| ED_{foto} (eierdigtheid gebaseer op EV_{foto} in g/mL) | 1,0840 | 0,0129 | 1,0429 | 1,1236 | 1,0637 | 1,1177 |
| Vrugbare eiers (269 eiers van 15 broeisels, gemiddeld 17,9 per broeisel) | | | | | | |
| EL | 76,54 | 3,62 | 68,29 | 85,18 | 71,52 | 82,00 |
| EW | 47,80 | 1,63 | 43,62 | 51,20 | 45,13 | 50,13 |
| EM | 103,65 | 9,80 | 77,88 | 131,58 | 90,90 | 113,35 |
| EV_{foto} | 95,74 | 9,64 | 72,09 | 123,16 | 83,10 | 105,56 |
| ED_{foto} | 1,0833 | 0,0117 | 1,0537 | 1,1297 | 1,0703 | 1,1002 |
| Broeilinge (248 broeilinge van 15 broeisels, gemiddeld 16,5 per broeisel) | | | | | | |
| BM_{begin} (massa by uitbroeiing in g) | 65,82 | 7,46 | 38,43 | 80,65 | 56,64 | 75,26 |
| Eierproduktiwiteit (n = 248) | | | | | | |
| Epm (BM_{begin}/EM in g/g) | 0,633 | 0,039 | 0,443 | 0,817 | 0,597 | 0,670 |
| Epv ($BM_{\text{begin}}/EV_{\text{foto}}$ in g/mL) | 0,685 | 0,041 | 0,484 | 0,882 | 0,649 | 0,719 |
| Uitgebroeide eierdoppe (n = 233 van 15 broeisels, gemiddeld 15,5 per broeisel) | | | | | | |
| EV_{dop} (eivolume geskat van 'n foto in mL) | 96,46 | 9,68 | 70,99 | 128,23 | 82,25 | 105,47 |

TABEL II: Persentasie van totale variansie in eierattribuutwaardes, beginmassa van broeilinge (BM_{begin}) en broeilingmassa aan die einde van 'n groeiperiode van 68–75 dae (BM_{einde}) wat binne en tussen broeisels voorkom

| Veranderlike | Persentasie van variansie | | | | |
|---------------------|---------------------------|-------------------------|-----|-------------|---------------------------|
| | Binne broeisels | Tussen broeisels | n | n broeisels | n per broeisel |
| EL | 40 (24–59) ^a | 60 (41–76) ^a | 269 | 15 | 17,9 (17–18) ^b |
| EW | 27 (15–44) | 73 (56–85) | 269 | 15 | 17,9 (17–18) |
| EV _{foto} | 33 (19–52) | 67 (48–81) | 269 | 15 | 17,9 (17–18) |
| EM | 36 (21–54) | 64 (46–79) | 269 | 15 | 17,9 (17–18) |
| ED _{foto} | 20 (11–35) | 80 (65–89) | 269 | 15 | 17,9 (17–18) |
| BM _{begin} | 37 (22–56) | 63 (44–78) | 248 | 15 | 16,5 (14–18) |
| EV _{dop} | 36 (21–55) | 64 (45–79) | 233 | 15 | 15,5 (13–17) |
| Epv | 81 (63–92) | 19 (8–37) | 248 | 15 | 16,5 (14–18) |
| Epm | 77 (57–89) | 23 (11–43) | 248 | 15 | 16,5 (14–18) |
| BM _{einde} | 67 (40–86) | 33 (14–60) | 129 | 14 | 9,2 (1–14) |

^a Verwagte persentasie met sy 95%-VI tussen hakies.

^b Gemiddelde, met die minimum en maksimum tussen hakies.

TABEL III: Regressievergelykings om die beginmassa van Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) uit eierattribute te voorspel

| Voorspeller veranderlike | Regressievergelyking | 95%-VI _{koëff} | z | P | R ² |
|---------------------------------|---|--------------------------------|-------|---------|----------------|
| EW ^a | $-102,32 + 3,5118 \times EW$ | 3,0235 tot 4,0001 ^b | 14,10 | < 0,001 | 0,61 |
| EL ^a | $-31,43 + 1,2683 \times EL$ | 1,0770 tot 1,4596 | 12,99 | < 0,001 | 0,54 |
| EV _{foto} ^a | $6,80 + 0,6139 \times EV$ | 0,5486 tot 0,6791 | 18,45 | < 0,001 | 0,74 |
| EM ^a | $5,02 + 0,5841 \times EM$ | 0,5205 tot 0,6477 | 18,0 | < 0,001 | 0,73 |
| ED _{foto} ^a | $318,64 - 233,4991 \times ED_{\text{foto}}$ | -334,83 tot -132,17 | -4,64 | < 0,001 | 0,27 |
| EV _{dop} ^c | $12,09 + 0,5577 \times EV_{\text{dop}}$ | 0,4883 tot 0,6270 | 15,76 | < 0,001 | 0,69 |

^a Daar was 248 eiers van 15 broeisels (14–18 per broeisel, met 'n gemiddelde van 16,5).

^b Kolom 95%-VI_{koëff} toon die boonste en onderste perke van die 95%-VI vir die koëffisiënt van die regressievergelyking.

^c Daar was 233 uitgebroeide eierdoppe van 15 broeisels (13–17 per broeisel, met 'n gemiddelde van 15,5).

Voorspellers van broeilinggroei

Tabel IV toon die getal broeilinge van elke broeisel en groottekattegorie wat die groeiperiode betree het, en die getal wat deur die groeiperiode behoue gebly het. Die begin- en eindmassas van die 129 broeilinge wat deur die groeiperiode behoue gebly het, verskyn in tabel V. Eindmassa het baie gevarieer in elke hok (tabel V, figuur 3–6). BM_{einde} het ook binne broeisels baie gevarieer, met die variasiekoëffisiënte in die 13 broeisels waarvan minstens twee broeilinge se eindmassas gemeet is wat van 8% tot 37% (gemiddelde 19,6%) gevarieer het.

Die effekte van eierattribute en BM_{begin} op BM_{einde} verskyn in tabel VI. Ouderdom en broeiselgrootte is van alle modelle verwyder, omdat hulle geen betekenisvolle effek op die verband tussen enige voorspeller en BM_{einde} gehad het nie ($P \geq 0,26$). Die R²-waardes in tabel VI toon dat die koveranderlikes ('n eierattribuut of BM_{begin}) en hok slegs 8–14% van die variansie in BM_{einde} verklaar het. Die effekte van elke eierattribuut en BM_{begin} op groei verskyn hieronder (afdeling 4.2.1 tot 4.2.7).

TABEL IV: Getal Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) van elke broeisel en groottekattegorie wat die broeilinghokke aan die begin van die groeiperiode betree het en die getal wat tot aan die einde van die groeiperiode behoue gebly het

| Broeisel | Broeilinge in hokke aan die begin van die groeiperiode | | | | Broeilinge in hokke aan die einde van die groeiperiode | | | |
|----------|--|--------|-------|--------|--|--------|-------|--------|
| | Klein | Medium | Groot | Totaal | Klein | Medium | Groot | Totaal |
| 62 | 10 | 2 | 0 | 12 | 6 | 2 | 0 | 8 |
| 64 | 7 | 0 | 0 | 7 | 6 | 0 | 0 | 6 |
| 72 | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 73 | 0 | 4 | 14 | 18 | 0 | 4 | 10 | 14 |
| 74 | 5 | 0 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 | 5 |
| 75 | 1 | 1 | 14 | 16 | 0 | 1 | 12 | 13 |
| 76 | 2 | 2 | 4 | 8 | 2 | 2 | 4 | 8 |
| 77 | 4 | 2 | 0 | 6 | 1 | 2 | 0 | 3 |
| 78 | 12 | 1 | 1 | 14 | 12 | 1 | 1 | 14 |
| 79 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 82 | 5 | 3 | 0 | 8 | 4 | 3 | 0 | 7 |
| 83 | 1 | 4 | 11 | 16 | 1 | 4 | 7 | 12 |
| 84 | 1 | 6 | 11 | 18 | 1 | 4 | 9 | 14 |
| 92 | 12 | 4 | 0 | 16 | 8 | 4 | 0 | 12 |
| 93 | 6 | 8 | 3 | 17 | 4 | 5 | 3 | 12 |
| Totaal | 71 | 37 | 58 | 166 | 51 | 32 | 46 | 129 |

TABEL V: Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) se massa by uitbroeiing en aan die einde van die groeiperiode van 68–75 dae

| Hok | Beginmassa | | | Eindmassa | | | | |
|-----|------------|------------|------|------------|-------|-----|------|----|
| | Massaklas | Gemiddelde | s | Gemiddelde | s | Min | Maks | n |
| 1 | Klein | 64,7 | 1,46 | 318,6 | 66,14 | 217 | 478 | 25 |
| 2 | Klein | 65,7 | 3,15 | 312,5 | 91,32 | 190 | 563 | 26 |
| 3 | Medium | 69,7 | 1,73 | 353,4 | 92,71 | 191 | 545 | 32 |
| 4 | Groot | 74,3 | 1,25 | 296,9 | 68,20 | 164 | 424 | 15 |
| 5 | Groot | 75,2 | 1,85 | 276,2 | 74,51 | 143 | 415 | 31 |

TABEL VI: Effek van voorspeller veranderlikes op die eindmassa van 129 Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) ná 'n groeiperiode van 68–75 dae

| Voorspeller-veranderlike ^a | Koëffisiënt ^b | 95%-VI ^c koëff | P _{voorspeller} ^d | P _{hok} ^e | R ² |
|---------------------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|----------------|
| EW | -7,538 | -25,048, 9,972 | 0,40 | 0,17 | 0,107 |
| EL | 6,334 | -0,738, 13,406 | 0,08 | 0,02 | 0,139 |
| EM | 0,903 | -2,625, 4,431 | 0,62 | 0,08 | 0,103 |
| EV _{foto} | 0,941 | -2,739, 4,621 | 0,62 | 0,08 | 0,108 |
| ED _{foto} | -168,287 | -2 415,067, 2 078,493 | 0,88 | 0,08 | 0,108 |
| BM _{begin} | -5,747 | -12,178, 0,684 | 0,08 | 0,07 | 0,084 |
| Epv | -802,006 | -1 452,418, -151,594 | 0,02 | 0,17 | 0,121 |
| Epm | -911,509 | -1 628,660, -194,358 | 0,01 | 0,14 | 0,089 |

^a Elke voorspeller veranderlike is alleen by die model ingesluit, met al vyf hokke, terwyl broeisel as stogastiese groepsveranderlike ingesluit is.

^{b, c} Die koëffisiënt vir die effek van die voorspeller op eindmassa, met die perke van sy 95%-VI.

^d Die P-waarde van die effek van die voorspeller op eindmassa.

^e Die laagste P-waarde vir die effek van enige hok op eindmassa wanneer al vyf hokke tegelyk, saam met die VI wat links aangedui word, by die model ingesluit is.

Eierwydte

Die koëffisiënt (tabel VI) dui aan dat eindmassa na verwagting met 7,5 g sal afneem met elke 1 mm-toename in EW. Die 95%-VI van die koëffisiënt dui aan dat 'n toename van omtrent 10 g in eindmassa vir elke 1 mm-toename in EW, sowel as 'n afname van 25 g, albei ook versoenbaar is met die data, wat dui op beduidende onsekerheid oor die ware verwantskap tussen EW en eindmassa.

Eierlengte

Oor al 129 waarnemings toon die koëffisiënt en sy 95%-VI dat 'n toename van omtrent 6 g in BM_{einde} vir elke 1 mm-toename in EL die versoenbaarste met die data is, alhoewel 'n toename so groot soos 13,4 g of 'n afname so klein soos 0,7 g ook daarmee versoenbaar is (tabel VI). Relatief tot die perke van die 95%-VI is die koëffisiënt betreklik ver bokant 0. Al is die ware koëffisiënt onbekend, is waardes nader aan die verwagte koëffisiënt meer versoenbaar met die data as waardes verder daarvan, wat impliseer dat BM_{einde} waarskynlik betekenisvol toeneem met 'n toename in EL (Amrhein et al., 2019). Die regressie van BM_{einde} op EL vir hokke afsonderlik toon 'n positiewe verband tussen EL en BM_{einde} vir hokke wat klein of medium broeilinge ontvang het, en 'n negatiewe verband vir hokke wat groot broeilinge ontvang het (figuur 3).

Eiermassa en eiervolume

Volgens tabel VI is die koëffisiënt en 95%-VI vir die verband tussen EM en BM_{einde} baie naby aan dié vir die verband tussen EV en BM_{einde}. Omdat EM makliker is om te meet as EV, bly die fokus op EM: die koëffisiënt en sy 95%-VI toon dat BM_{einde} na verwagting met omtrent 0,9 g sal toeneem vir

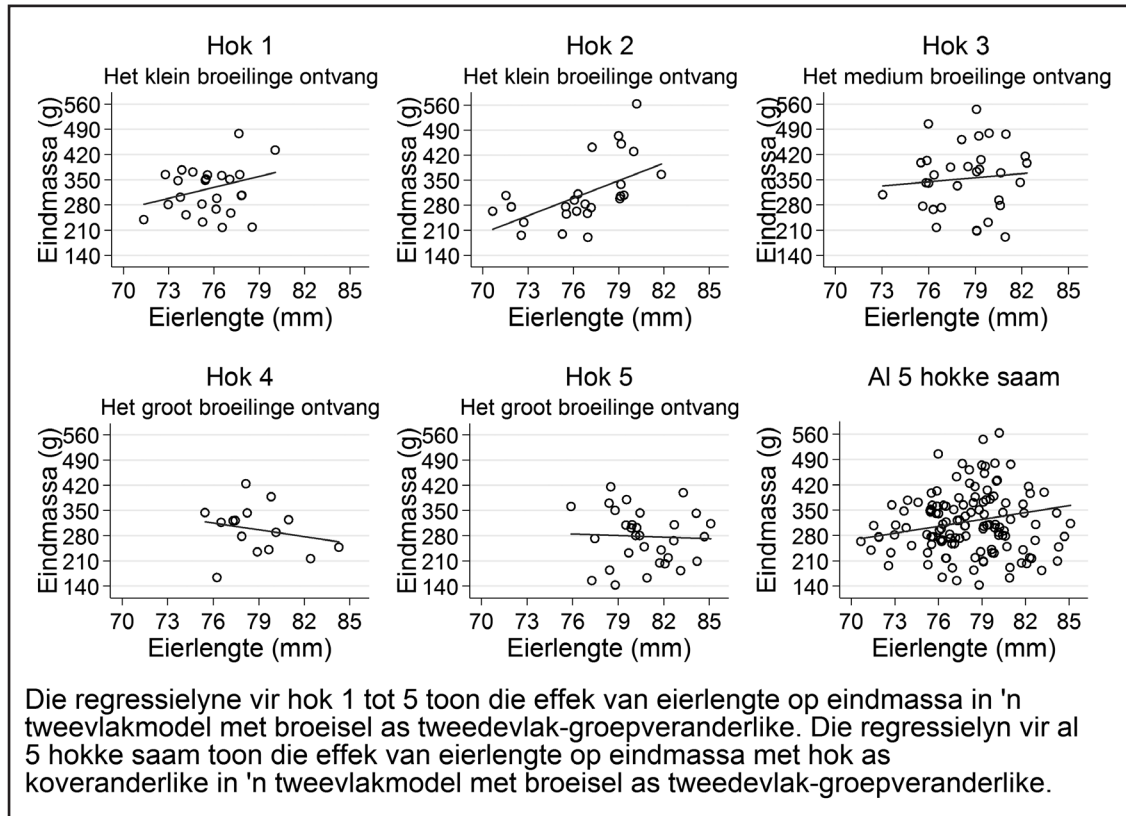
elke 1 g-toename in EM, alhoewel 'n verhoging met soveel as 4,4 g of 'n afname met soveel as 2,6 g ook met die data versoenbaar is. Relatief tot die wydte van die 95%-VI dui die nabyheid van die verwagte koëffisiënt aan 0 op aansienlike onsekerheid of eindmassa met 'n toename in EM sal toeneem of afneem.

Eierdigtheid

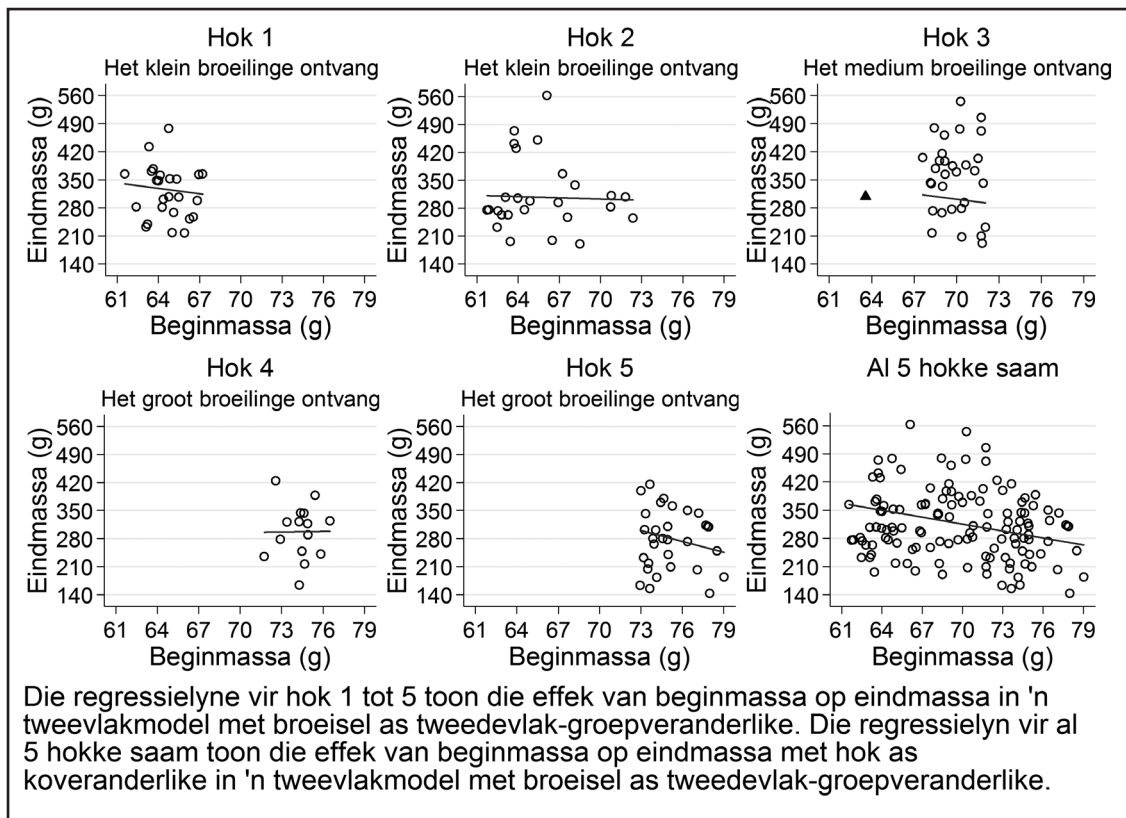
Die 95%-VI vir die koëffisiënt van die verband tussen ED_{foto} en BM_{einde} is betreklik simmetries om 0 (tabel VI). 'n Verlaging so groot soos 24 g in BM_{einde} of 'n toename so groot soos 21 g vir elke 0,01 g/mL-toename in ED_{foto} is albei versoenbaar met die data, wat op aansienlike onsekerheid oor die ware verband tussen ED_{foto} en BM_{einde} dui. Die koëffisiënt is relatief na aan 0, wat dui op 'n verwagte afname van 1,68 g in BM_{einde} vir elke verhoging met 0,01 g/mL in ED_{foto}. Alhoewel die ware koëffisiënt onbekend is, dui ons data dat 'n verandering in ED na verwagting tot 'n klein en onseker verandering in BM_{einde} sal lei.

Beginmassa van broeilinge

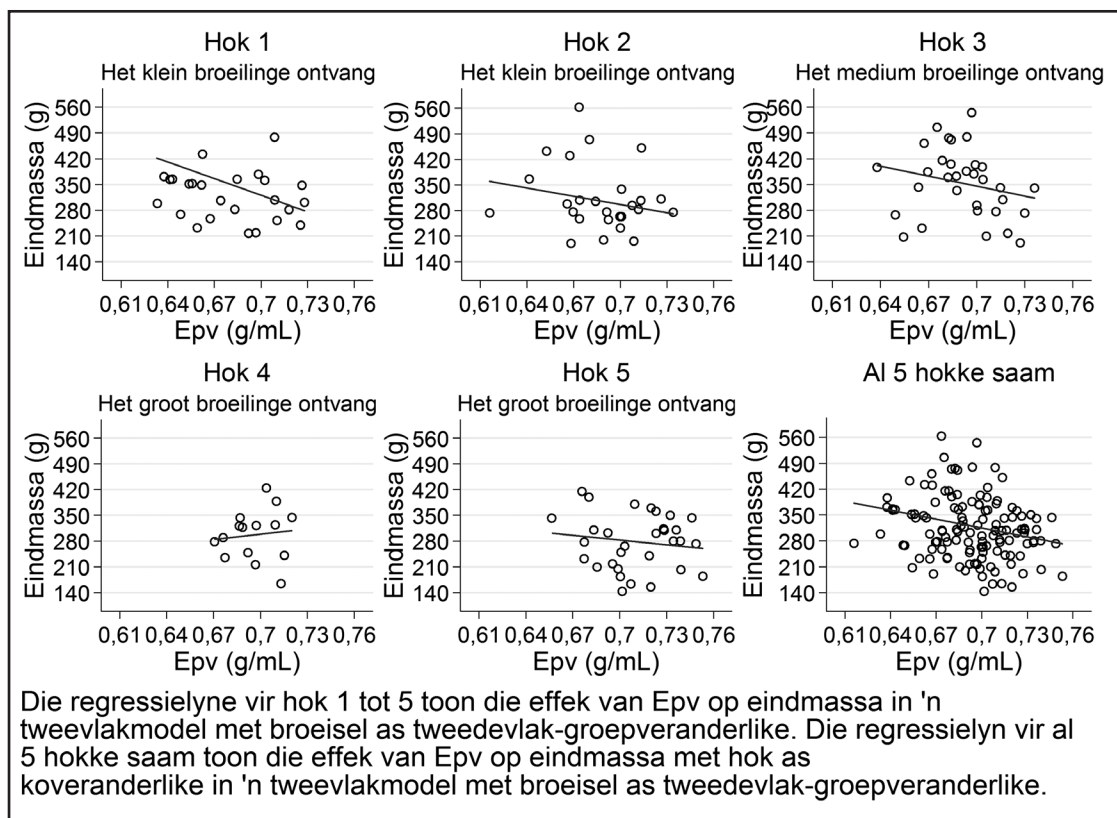
Met al vyf hokke by die model ingesluit, was 'n 1 g-toename in beginmassa versoenbaar met 'n afname van soveel soos 12,2 g in eindmassa of 'n relatief geringe toename van so min soos 0,7 g daarin, terwyl die koëffisiënt dui op 'n verwagte afname van 5,75 g (tabel VI). Alhoewel die ware koëffisiënt onbekend is, is waardes nader aan die verwagte koëffisiënt meer versoenbaar met die data as waardes verder daarvan. Wanneer hokke afsonderlik beoordeel is, was die rigting van die verband tussen BM_{begin} en BM_{einde} negatief vir hok 1, 3 en 5 en neutraal vir hok 2 en 4 (figuur 4). Dit is die versoenbaarste met die data dat BM_{begin} 'n betekenisvolle negatiewe verband met BM_{einde} het.



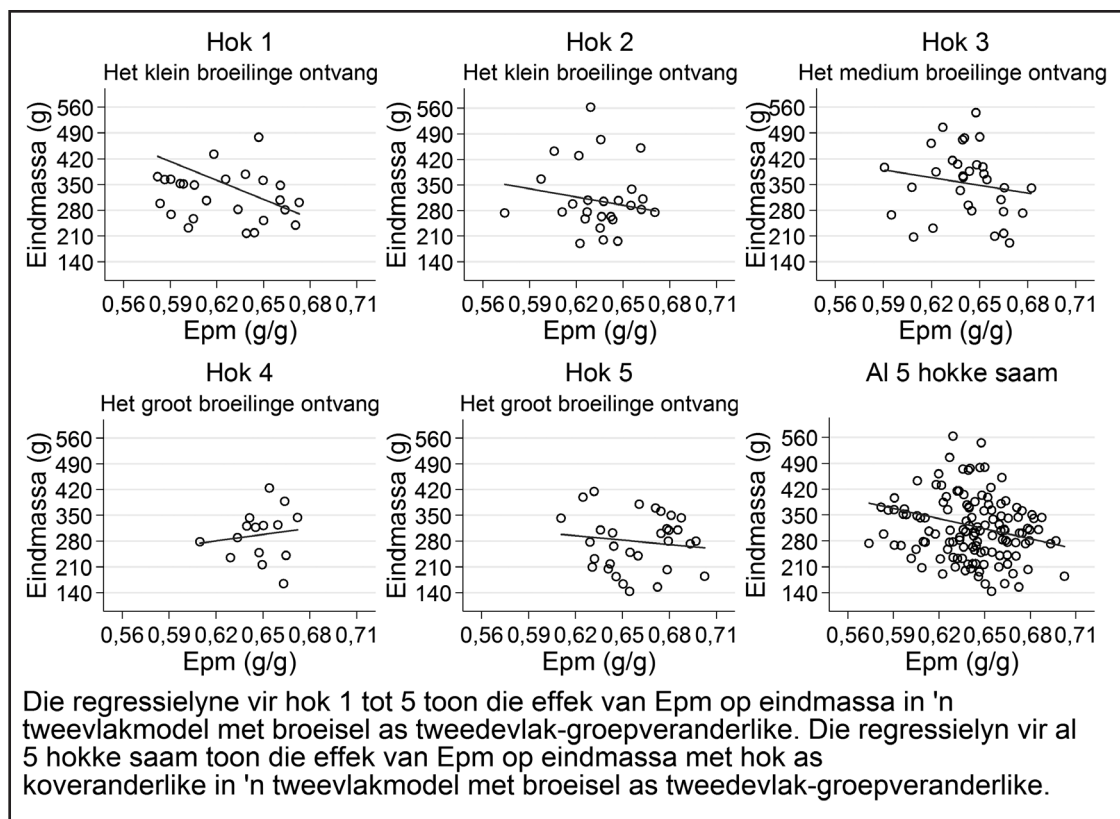
FIGUUR 3: Verband tussen die lengte van 129 Nylkrokodileiers (*Crocodylus niloticus*-eiers) en die massa van die broeilinge wat daaruit voortgekom het toe hulle 68–75 dae oud was (eindmassa)



FIGUUR 4: Verband tussen die beginmassa van 129 Nylkrokodilbroeilinge (*Crocodylus niloticus*-broeilinge) en hulle massa toe hulle 68–75 dae oud was (eindmassa)



FIGUUR 5: Verband tussen die produktiwiteit van 129 Nylkrokodileiers (*Crocodylus niloticus*-eiers) gebaseer op hulle volume (Epv) – bereken as die beginmassa van die broeiling wat elke eier opgelewer het gedeel deur die eivolume – en die massa van die broeilinge toe hulle 68–75 dae oud was (eindmassa)



FIGUUR 6: Verband tussen die produktiwiteit van 129 Nylkrokodileiers (*Crocodylus niloticus*-eiers) gebaseer op hulle massa (Epm) – bereken as die beginmassa van die broeiling wat elke eier opgelewer het gedeel deur die eiermassa – en die massa van die broeilinge toe hulle 68–75 dae oud was (eindmassa)

Eierproduktiwiteit gebaseer op eiervolume

Met al vyf hokke by die model ingesluit, is 'n toename van 0,01 g/mL in Epv versoenbaar met 'n daling van soveel soos 14,5 g in eindmassa of 'n daling so min soos 1,5 g, terwyl die verwagte koëffisiënt daarop dui dat 'n beduidende daling van 8,0 g te wagte is (tabel VI). Met hokke afsonderlik beskou, is die verband tussen Epv en BM_{einde} negatief vir al die hokke behalwe hok 4 (figuur 5). Dit is die versoenbaarste met die data dat 'n betekenisvolle negatiewe verband tussen Epv en BM_{einde} bestaan.

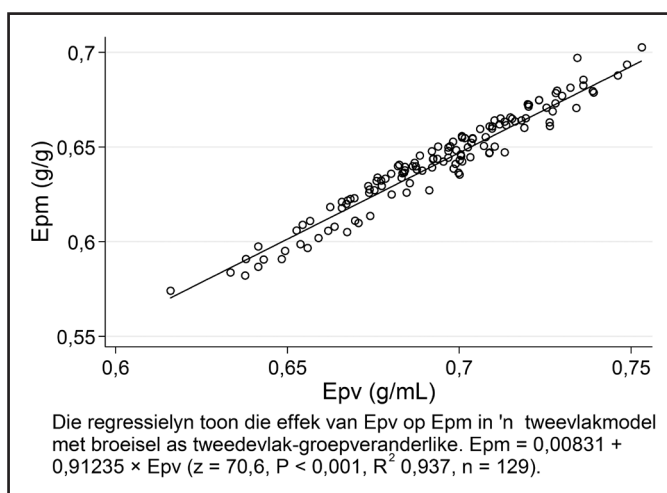
Eierproduktiwiteit gebaseer op eiermassa

EM en die beginmassa van broeiing, wat nodig is om Epm te bereken, is maklik om te bepaal. Met al vyf hokke by die model ingesluit, is 'n toename van 0,01 g/g in Epm versoenbaar met 'n daling van soveel soos 16,3 g in BM_{einde} of met 'n afname so klein soos 1,9 g, terwyl die koëffisiënt aandui dat 'n beduidende daling van 9,1 g te wagte is (tabel VI). Met hokke afsonderlik beskou, is die verband tussen Epm en BM_{einde} negatief vir al die hokke behalwe hok 4 (figuur 6). Dit is die versoenbaarste met die data dat 'n betekenisvolle negatiewe verband tussen Epm en BM_{einde} bestaan.

Die verband tussen Epm en BM_{einde} is baie soortgelyk aan dié tussen Epv en BM_{einde} (tabel VI, figuur 5 en 6), omdat daar 'n sterk lineêre verband tussen Epm en Epv bestaan (figuur 7).

Bespreking

Hierdie studie ondersteun die gevolgtrekking van Nöthling et al. (2019a) dat 'n foto van 'n eier 'n mens in staat stel om die volume (EV_{foto}) daarvan tot binne 3,6% van sy werklike volume soos met waterverplasing gemeet (EV_{wv}), te bepaal, en dat EV_{wv} meesal effens laer as EV_{foto} is. Omdat EV_{wv} in die huidige studie voor inkubering gemeet is, ondersteun dit nie die vermoede van Nöthling et al. (2019a) dat die



FIGUUR 7: Sterk lineêre verband tussen die produktiwiteit van 129 Nylkrokodileiers (*Crocodylus niloticus*-eiers) gebaseer op hulle massa (Epm) en die produktiwiteit gebaseer op hulle volume (Epv). Epm = broeiing se beginmassa/eiermassa. Epv = broeiing se beginmassa/eiervolume.

EV_{wv} wat hulle gerapporteer het foutiewelik laag was as gevolg van water wat lugruimtes gevul het wat tydens inkubering onder die dop gevorm het nie.

'n Foto van 'n uitgebroeide dop laat toe dat die eier se volume tot binne 4% van sy werklike volume geskat word. Hierdie metode kan ondersoek word as 'n wyse om eiergrootte uit nesoorblyfsels in die natuur te skat.

Sommige krokodilboere verkies groter broeiing, omdat hulle glo dat hulle beter groei. Vir sulke boere sal dit nuttig wees indien hulle alreeds eiers kan selekteer vir inkubering wat waarskynlik broeiing van die gewenste grootte sal oplewer. Die eerste doel van hierdie studie was om die geskiktheid van die attribute van Nylkrokodileiers as voorspellers van BM_{begin} te beoordeel. Die studie toon dat EW, EL, EM, EV_{foto} en EV_{dop} sterk positiewe verbande met BM_{begin} het, terwyl ED_{foto} 'n sterk negatiewe verband daarmee het. Die huidige studie toon dat EV_{foto} en EM, sowel as EV_{dop} meer presiese voorspellers van BM_{begin} is as EL en EW en baie meer presies is as ED_{foto} . BM_{begin} verhoog met omtrent 0,6 g met elke 1 mL-toename in eiervolume of elke 1 g-toename in eiermassa. Alhoewel effens minder presies as EV_{foto} EM en EV_{dop} is EW and EL ook betekenisvolle voorspellers van BM_{begin} .

EV_{foto} , EM, EV_{dop} , EW en EL is nie slegs betekenisvolle voorspellers van BM_{begin} nie, maar hulle toon ook matige tot sterk broeiseffekte. Om hierdie voorspellers voor die voet as enigste kriteria vir die seleksie van eiers vir inkubering te gebruik, kan dus daartoe lei dat eiers van sekere broeisels meesal geselekteer word, terwyl daar teen ander broeisels gediskrimineer word. Sulke ondeurdagte seleksie van eiers kan ander ekonomies belangrike kenmerke soos huidgehalte affekteer en kan die genetiese variasie van toekomstige teeldiere wat uit die groeiers gekies word, verminder.

Ons bevindings ondersteun ander dat die massa van krokodilagtiges se broeiing toeneem met eierwydte en -lengte (Webb et al., 1983b), eierlengte (Brien et al., 2014), eiermassa (Brien et al., 2014; Deitz en Hines, 1980; Eme et al., 2019; Garnett en Murray, 1986; Webb en Cooper-Preston, 1989; Webb et al., 1983b) en eiervolume geskat van uitgebroeide doppe (Nöthling et al., 2019b). Brien et al. (2014) se bevinding dat die liggaamsmassa van *C. porosus*-broeiing na verwagting met 0,54 g of 1,4 g sal toeneem vir elke 1 g-toename in EM of elke 1 mm-toename in EL is merkwaardig na aan die 0,58 g en 1,27 g vir *C. niloticus* in die huidige studie. In ooreenstemming met die huidige studie het Webb et al. (1983b) ook bevind dat broeiingmassa meer presies van eiermassa as van eierlengte beraam kan word.

Die tweede doel van die studie was om die nuttigheid van EW, EL, EV_{foto} , EV_{dop} en ED_{foto} , sowel as BM_{begin} , Epv en Epm as voorspellers van broeiinggroei – soos bepaal deur BM_{einde} – te beoordeel. Soos die studies deur Brien et al.

(2014) en Riese (1991), bevestig die groot variansie in BM_{einde} in die huidige studie dat die groeiperiode van 68–75 dae voldoende is om die effek van voorspellers op vroeë groei waar te neem. Die modelle wat elkeen van die voorspellers saam met hok ingesluit het, het slegs 8–14% van die variansie in BM_{einde} verklaar, wat daarop dui dat groei grootliks beïnvloed is deur ander faktore as dié wat bestudeer is. Omtrent tweederdes van die variansie in groei het tussen broeisels voorgekom, wat daarop dui dat faktore wat groei ná uitbroeiing beïnvloed se effekte grootliks oor broeisels manifesteer. Brien et al. (2014) het 'n groot variansie in groeitempo tussen soutwaterkrokodilsibbe (*Crocodylus porosus*-sibbe) waargeneem, wat die huidige bevinding ondersteun van 'n groot variansie in BM_{einde} wat meesal binne broeisels voorkom. Die groot variansie in vroeë groei wat in die huidige studie waargeneem is, behoort in ag geneem te word met die bepaling van steekproefgroottes vir toekomstige studies oor faktore wat vroeë groei van Nylkrokodilbroeiing beïnvloed.

Inkuberingstemperatuur beïnvloed broeiinggroei in die Nylkrokodil (Hutton, 1987), Amerikaanse alligator (Joanen en McNease, 1989) en soutwaterkrokodil (Webb en Cooper-Preston, 1989). Die eiers in die huidige studie is teen dieselfde temperatuur geïnkubeer om enige invloed van inkuberingstemperatuur op fetale ontwikkeling en broeiinggroei te beperk. Die moontlikheid dat die inkuberingstemperatuur wat in die huidige studie gebruik is verskillende effekte op verskillende broeisels gehad het, kan nogtans nie uitgesluit word nie.

Daar bestaan geen vorige studie oor die verband tussen eierattribute en broeiinggroei nie. Die huidige studie toon dat nóg EW, nóg EM, nóg EV, nóg ED_{foto} betekenisvolle voorspellers van BM_{einde} is, omdat daar aansienlike onsekerheid is of BM_{einde} met enige van hierdie voorspellers sal toeneem of afneem. 'n Komplekse verband bestaan tussen EL en BM_{einde} . Oor al vyf hokke en al die broeiinggroottes was daar 'n betekenisvolle positiewe verband tussen EL en BM_{einde} , maar hierdie verband het die sterkste gelyk in hokke wat klein broeiing ontvang het en swakker in hokke wat medium broeiing ontvang het, terwyl EL 'n negatiewe verband met BM_{einde} kon hê in hokke wat groot broeiing ontvang het. Aangesien EL maklik is om te meet en daarom aantreklik is as 'n kriterium waarvolgens eiers op plase vir inkubering geselekteer kan word, is verdere navorsing nodig om die verband tussen EL en broeiinggroei noukeuriger te bepaal.

Die rigting van die verband tussen BM_{begin} en BM_{einde} was negatief in een hok wat klein broeiing, een wat medium broeiing en een wat groot broeiing ontvang het, terwyl die rigting neutraal was in een hok wat klein broeiing en een wat groot broeiing ontvang het. Wanneer al vyf hokke saam beoordeel is terwyl die effekte van broeisel en hok in ag geneem is, was dit die versoenbaarste met die data dat BM_{begin} 'n betekenisvolle negatiewe verband met groei het. Hierdie verband was duidelik ten spyte van die

groot variansie in BM_{einde} in elke hok. Hierdie negatiewe verband ondersteun die negatiewe verband tussen broeiingmassa en groei tot op 24 dae by die soutwaterkrokodil, met ligter broeiing wat vinniger groei as swaarder, wat Brien et al. (2014) en Brien et al. (2016) gevind het.

Alhoewel Riese (1991) nie die broeiing geweg het nie maar hulle grootte in terme van hulle LSK uitgedruk het, het hy, in teenstelling met die huidige studie, gevind dat groter soutwaterkrokodilbroeiing vinniger as kleineres gegroei het. Webb et al. (1983a), wat ook LSK gemeet het, het geen betekenisvolle verband tussen die grootte van Australiese varswaterkrokodilbroeiing en groei gevind nie. Die oorsaak van die negatiewe verband tussen BM_{begin} en BM_{einde} is onbekend. Poletta et al. (2008) en Brien et al. (2016) het onderskeidelik gevind dat die getal individue per eenheidsoppervlak ("stocking density") 'n negatiewe effek op die groei van breësnootkaaiman- (*Caiman latirostris*-) en soutwaterkrokodilbroeiing het. Bestepraktiseglyne beveel minstens $0,07 \text{ m}^2$ per Nylkrokodilbroeiing gedurende die eerste paar maande aan (Manolis en Webb, 2016). Dit is onwaarskynlik dat die getal individue per eenheidsoppervlak in die huidige studie groei sou affekteer, aangesien die getal individue per eenheidsoppervlak in die vyf hokke ver onder dié was wat Poletta et al. (2008) en Brien et al. (2016) gebruik het en dié wat deur Manolis en Webb (2016) aanbeveel word.

Daar bestaan geen vorige studie oor die verband tussen eierproduktiwiteit en die groei van krokodilagtiges nie. Ten spyte daarvan dat die variansie in groei grootliks onverklaar is, het Epm en Epv betekenisvolle negatiewe verbande met groei indien al vyf hokke saam beoordeel word. Die rigting van die verbande was ook negatief vir vier van die vyf hokke. In die huidige studie het Epv van 0,48 tot 0,88 g/mL gevarieer, met 'n gemiddelde van 0,69 g/mL, wat redelik goed ooreenstem met die variansie van 0,57 tot 0,82 g/mL om 'n gemiddelde van 0,70 g/mL wat Nöthling et al. (2019b) gerapporteer het. Die oorsaak van die variansie in eierproduktiwiteit is onbekend. 'n Waarskynlike oorsaak is die variansie in dooiergrootte relatief tot eiergrootte (Brown et al., 2019). Die oorsaak van die negatiewe verband tussen eierproduktiwiteit en BM_{einde} is onbekend. Epm is makliker om te bepaal as Epv, omdat laasgenoemde vereis dat die volume van vrugbare eiers bepaal moet word. Daar bestaan 'n sterk lineêre verband tussen Epm en Epv, wat daartoe lei dat hulle soortgelyke verbande met BM_{einde} het. Voortaan kan studies Epm pleks van Epv gebruik.

Broeiing is volgens BM_{begin} aan hokke toegedeel. Dit is gedoen om die risiko te vermy dat groter broeiing kleineres domineer, wat hulle groei en kans op oorlewing verminder (Brien et al., 2013; Riese, 1991) en wat hulle kan verswak en veroorsaak dat hulle siek word en as bronne van infeksie van alle ander broeiing in die hok en die groeierhuis dien (Huchzermeyer, 2003). In die huidige

studie kon hok die effek van voorspeller veranderlikes op BM_{einde} strengel. Vir daardie voorspellers wat 'n betekenisvolle verband met BM_{einde} het, naamlik EL, BM_{begin} /Epv en Epm, is die verband vir elke hok ook op sy eie beoordeel. Dit het voorkom dat hok die verband tussen 'n voorspeller en BM_{einde} strengel, maar dit het ook die getal broeilinge in die regressie beperk tot dié in 'n enkele hok, wat meegebring het dat geen verband statisties betekenisvol was nie.

Hierdie is die eerste studie wat Nylkrokodileiers se digtheid (ED_{foto}) beskryf en toon dat dit min varieer, van 1,04 tot 1,13 g/mL, met 'n gemiddelde van 1,083 g/mL. Eierdigtheid is nie geskik as 'n voorspeller van BM_{begin} of BM_{einde} nie.

Verdere navorsing is nodig om die verbande van EL, BM_{begin} en Epm met die groei van Nylkrokodilbroeilinge op te klaar. Sulke studies moet só ontwerp word dat hulle voorkom dat broeilinge met hoër BM_{begin} dié met laer BM_{begin} domineer, en dat hok die effekte van voorspeller veranderlikes op BM_{einde} strengel. In die lig van die groot variansie in BM_{einde} wat nie deur die voorspellers in hierdie studie verklaar word nie, is verdere navorsing ook nodig om die oorsake van daardie variansie te identifiseer en om maniere te vind om hulle te temper.

Lys van afkortings

| | |
|-----------------------|---|
| BM_{begin} : | massa van pasuitgebroeide broeiling in g |
| BM_{einde} : | broeilingmassa na 'n groeiperiode van 68–75 dae |
| ED_{foto} : | eierdigtheid in g/mL, bereken as eiermassa/ EV_{foto} |
| ED_{wv} : | eierdigtheid in g/mL, bereken as eiermassa/ EV_{wv} |
| EL: | eierlengte in mm |
| EM: | eiermassa in g |
| Epv: | eierproduktiwiteit gebaseer op eiervolume (bereken as broeilingmassa in g/eiervolume in mL) |
| Epm: | eierproduktiwiteit gebaseer op eiermassa (bereken as broeilingmassa in g/eiermassa in g) |
| EV_{dop} : | eiervolume in mL, soos bepaal van 'n foto van die uitgebroeide eierdop |
| EV_{foto} : | eiervolume in mL, soos bepaal van 'n foto van die eier |
| EV_{wv} : | eiervolume in mL, soos bepaal deur waterverplasing |
| EW: | eierwydte in mm |
| LSK: | lengte van die snoet tot die kloaakopening |

Bedankings

Die outeurs bedank Le Croc Estate vir die toestemming om data in te samel; die Navorsingstigting (National Research Foundation), aangesien die aansporingsfonds vir gegradeerde navorsers (toekenningnommer 119162) wat aan J. O. Nöthling toegeken is die studie gedeeltelik befonds het; Martha M. Nöthling wat gehelp het met data-insameling en die waardevolle voorstelle van die beoordelaars.

Outeursbydrae

JON het die studie ontwerp, die protokol geskryf, gehelp met data-insameling, die data-analise gedoen en die manuskrip geskryf. RC en JT het groot hulp verskaf met data-insameling. JAN het die rekenaarprogram en die metode van fotografie van die eiers ten einde eiervolume te bepaal, aangepas.

Verwysings

- Amrhein, V., Greenland, S., McShane, B., 2019. Retire statistical significance. *Nature* 567, 305-307.
- Brien, M.L., Webb, G.J., Lang, J.W., McGuinness, K.A., Christian, K.A., 2013. Born to be bad: agonistic behaviour in hatchling saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Behaviour* 150, 737-762. DOI:10.1163/1568539X-00003078.
- Brien, M.L., Webb, G.J., McGuinness, K., Christian, K.A., 2014. The relationship between early growth and survival of hatchling saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*) in captivity. *Plos One* 9 (6):e100276. DOI:10.1371/journal.pone.0100276.
- Brien, M.L., Webb, G.J., McGuinness, K.A., Christian, K.A., 2016. Effect of housing density on growth, agonistic behaviour, and activity in hatchling saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*). *Applied Animal Behaviour Science* 184, 141-149. DOI: 10.1016/j.applanim.2016.08.007.
- Brown, G.J., Forbes, P.B.C., Myburgh, J.G., Nöthling, J.O., 2019. Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*): Egg mass relative to egg component mass in unbanded and fertile eggs. *Aquaculture* 505, 423-430. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2019.03.006.
- Buenavieja, G.N., Ladds, P.W., Melville, L., Manolis, S.C., 1994. Disease-husbandry associations in farmed crocodiles in Queensland and the Northern Territory. *Australian Veterinary Journal* 71, 165-173. DOI 10.1111/j.1751-0813.1994.tb03381.x.
- Deitz, D.C., Hines, T.C., 1980. Alligator nesting in North-Central Florida. *Copeia* No. 2, 249-258. DOI: 10.2307/1444001.
- Eme, J., Gwalthney, J., Owerkowicz, T., Blank, J.M., Hicks, J.W., 2010. Turning crocodilian hearts into bird hearts: growth rates are similar for alligators with and without right-to-left cardiac shunt. *The Journal of Experimental Biology* 213, 2673-2680. DOI:10.1242/jeb.042051.
- Eme, J., Cooper, C.J., Alvo, A., Vasquez, J., Muhtaseb, S., Rayman, S., Schmoyer, T., Eisey, R.M., 2019. Scaling of major organs in hatchling female American alligators (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Zoology* 331, 38-51. DOI: 10.1002/jez.2236.
- Ferguson, M.W.J., 1982. The structure and composition of the eggshell and embryonic membranes of *Alligator mississippiensis*. *Transactions of the Zoological Society of London* 36, 99-152.
- Garnett, S.T., Murray, R.M., 1986. Parameters affecting the growth of the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*, in captivity. *Australian Journal of Zoology* 34, 211-223. DOI: 10.1071/ZO9860211.
- Grigg, G.C., 1986. *Water relations of crocodilian eggs: Management considerations*, in: Webb, G., Manolis, S., Whitehead, P. (Eds.), *Wildlife management Crocodiles and alligators*. Surrey Beatty & Sons Pty Ltd, Chipping Norton, NSW, Australia, pp. 499-502.
- Hernán, M.A., Hernández-Díaz, S., Werler, M.M., Mitchell, A.A., 2002. Causal knowledge as a prerequisite for confounding evaluation: An application to birth defects epidemiology. *American Journal of Epidemiology* 155, 176-184. DOI: 10.1093/aje/155.2.176.
- Huchzermeyer, F.W., 2003. *Crocodiles: Biology, husbandry and diseases*. CABI Publishing, Cambridge, MA, USA.
- Hutton, J.M., 1987. Incubation temperatures, sex ratios and sex determination in a population of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*). *Journal of Zoology* 211, 143-155. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1987.tb07458.x.
- Isberg, S.R., Thomson, P.C., Nicholas, F.W., Barker, S.G., Moran, C., 2005. Quantitative analysis of production traits in saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*): II. Age at slaughter. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122, 370-377. DOI: 10.1111/j.1439-0388.2005.00549.x.
- Joanen, T., McNease, L.L., 1989. Ecology and physiology of nesting and early development of the American alligator. *American Zoologist* 29 (3), 987-998. DOI: 10.1093/icb/29.3.987.
- Manolis, S.C., Webb, G.J.W., Dempsey, K.E., 1986. Crocodile egg chemistry, in: Webb, G., Manolis, S., Whitehead, P. (Eds.), *Wildlife management Crocodiles and alligators*. Surrey Beatty & Sons Pty Ltd, Chipping Norton, NSW, Australia, pp. 445-472.
- Manolis, S.C., Webb, G.J.W. (compilers) (2016). *Best Management Practices for Crocodilian Farming*. Version 1. IUCN-SSC Crocodile Specialist Group: Darwin, Australia.

Nöthling, J.O., Nöthling, J.A., Myburgh, J.G., 2019a. A model by which to estimate the volume of Nile crocodile eggs after they have hatched, Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie 38(1), 14-25. DOI: 10.36303/SATNT.2019.38.1.680. (Open access in English and Afrikaans.)

Nöthling, J.O., Nöthling, J.A., Myburgh, J.G., 2019b. The relationship between hatchling mass and egg volume in the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*): The productivity of eggs varies, Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie 38(1), 71-79. DOI: 10.36303/SATNT.2019.38.1.719. (Open access in English and Afrikaans.)

Poletta, G.L., Larriera, A., Siroski, P.A., 2008. Broad snouted caiman (*Caiman latirostris*) growth under different rearing densities. Aquaculture 280, 264-266. DOI:10.1016/j.aquaculture.2008.04.032.

Rabe-Hesketh, S., Skrondal, A., 2012. Multilevel and longitudinal modelling using Stata. Volume 1: Continuous responses. Third edition. Stata Press, College Station, Texas.

Riese, G., 1991. Factors influencing the survival and growth of hatchling *Crocodylus porosus* in commercial crocodile farming. Final report submitted as partial requirements for a Master of Science (Qualifying) University of Queensland.

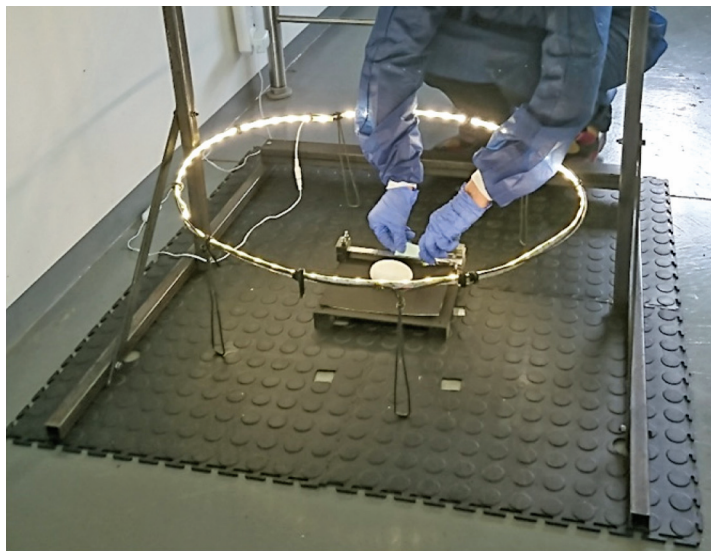
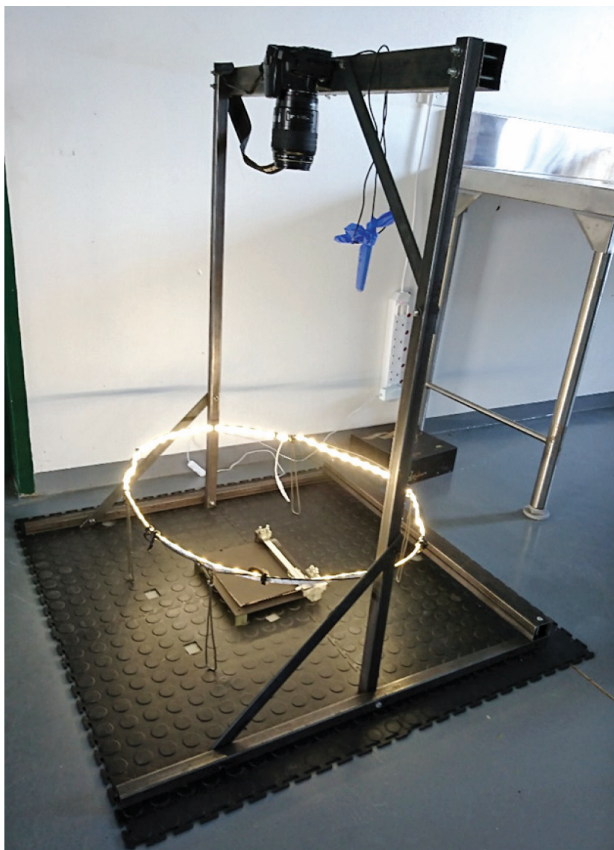
Webb, G.J.W., Buckworth, R., Manolis, S.C., 1983a. *Crocodylus johnstoni* in a controlled-environment chamber: A raising trial. Australian Wildlife Research 10, 421-432. DOI: 10.1071/WR9830421.

Webb, G.J.W., Cooper-Preston, H., 1989. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. American Zoologist 29 (3), 953-971. DOI: 10.1093/icb/29.3.953.

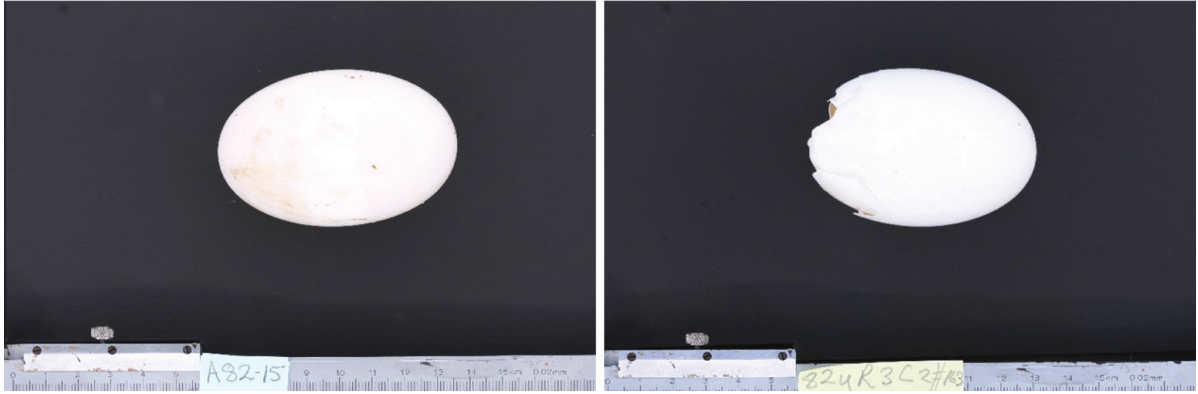
Webb, G.J.W., Sack, G.C., Buckworth, R., Manolis, S.C., 1983b. An examination of *Crocodylus porosus* nests in two Northern Australian freshwater swamps, with an analysis of embryo mortality. Australian Wildlife Research 10, 571-605. DOI: 10.1071/WR9830571.

AANVULLEND

Foto's van sommige aspekte van die studie wat in die artikel "Eierattribute en broeilingmassa as voorspellers van broeilinggroei op 'n Nylkrokodil (*Crocodylus niloticus*) plaas" deur Johan O. Nöthling, Riaan Crafford, Jaco Theron, Johan A. Nöthling



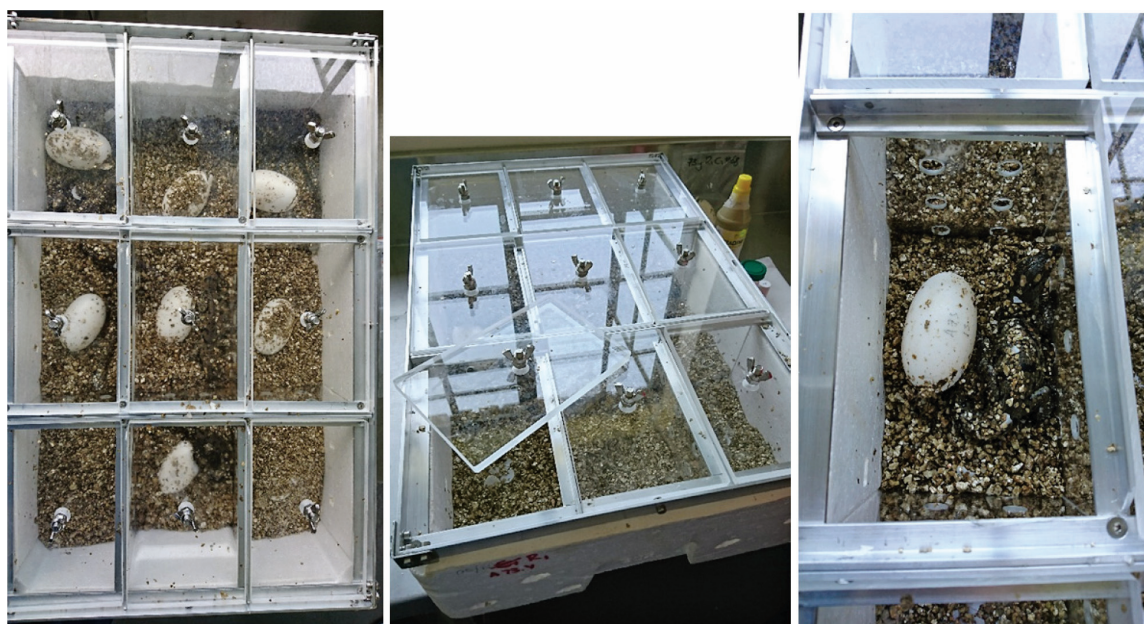
FIGUUR 1: Stabiele staal raam wat die kamera ondersteun om Nylkrokodileiers te fotografeer (links). 'n Eier word op die dowwe swart agtergrond geplaas en gemerk met 'n plakker wat op die Vernier aangebring word (regs). Let op die tuisgemaakte ringlig wat die eier optimaal, sonder enige skaduwees om die eier, belig.



FIGUUR 2: Eier 15 van broeisel 82 voordat dit in 'n kompartementverdeelde polistireenkis geplaas is vir inkubering (links). Die dop van dieselfde eier nadat dit uitgeborei het (regs). Let op die broeiselnommer (82), ksidentifikasie (y), en kompartementidentifikasie (Ry 3, Kolom 2), en die driesyferkode van die broeiing (163) op die plakker op die Vernier (regs). Let op die swart agtergrond en dat die eier en sy dop geen skaduwees gooi nie.



FIGUUR 3: Skuins bo-aansig van 'n polistireenkis wat met aaneengeskakelde Perspex stroke in nege ewe groot kompartemente (drie rye by drie kolomme) verdeel is, met een eier in elke kompartement, op klam vermikuliet. Let op die gate deur die Perspex stroke. Die kis is nou gereed om met 'n soliede Perspex plaat bedek te word wat as deksel sal dien vir die volle duur van inkubering.



FIGUUR 4: Ten einde die broeiing met hulle doppe afsonderlik te verwyder, word 'n deksel met nege onderverdelings wat elke kompartement bedek bo-op die perspex plaat geplaas wat dan onder die deksel uitgeskuif word (links). Die middelste foto toon een van die nege deksels wat vir demonstrasie sywaarts gedraai is. Een kompartement is oopgemaak om die broeiing met sy eierdop te verwyder sonder die risiko dat broeiing van verskillende eiers deurmekaar kan raak (regs).