



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universidad de Pinar del Río
"Hermanos Saíz Montes de Oca"
República de Cuba

TESIS DOCTORAL



**Comportamiento del cocodrilo americano
(*Crocodylus acutus*) en el Refugio de Fauna
"Monte Cabaniguán", Cuba.**

Autor: Manuel Alonso Tabet

Alicante, 2009

Universidad de Alicante, España.
Universidad de Pinar del Río, Cuba.

**Comportamiento del cocodrilo americano
(*Crocodylus acutus*) en el Refugio de Fauna
“Monte Cabaniguán”, Cuba.**

Tesis doctoral presentada por
Manuel Alonso Tabet,
dirigida por
John Thorbjarnarson, Vicente Berovides Álvarez y Josabel Belliure.

2009

*"A la memoria de nuestro inolvidable amigo
John B. Thorbjarnarson,
con infinito amor y gratitud"*

INDICE

pág.

Agradecimientos

Resumen .

Capítulo I. Introducción General	5
1.1. Importancia de los estudios conductuales para la conservación de las especies y los ecosistemas	7
1.2. Los cocodrilos de Cuba	10
1.3. El cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán	12
1.4. Aspectos conductuales en el orden Crocodylia	13
1.5. Objetivos de la tesis	14
1.6. Bibliografía	16
Capítulo II. Área de estudio	21
2.1. Caracterización física y biológica	25
2.2. Presencia humana e historia de la explotación local del cocodrilo americano en el área	27
2.3. Bibliografía	30
Capítulo III. La construcción de cuevas o madrigueras en el cocodrilo americano: tipos y funcionalidad	31
3.1. Introducción	33
3.2. Materiales y métodos	34
3.3. Resultados	36
3.4. Discusión	52
3.5. Bibliografía	60
Capítulo IV. Conducta alimentaria del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán	63
4.1. Introducción	65
4.2. Materiales y métodos	66
4.3. Resultados	68
4.4. Discusión	75
4.5. Bibliografía	79
4.6. Anexos	83
Capítulo V. El comportamiento de cortejo y cópula	89
5.1. Introducción	91
5.2. Materiales y métodos	94
5.3. Resultados	95
5.4. Discusión	100
5.5. Bibliografía	102

Capítulo VI. La construcción del nido y la ovoposición: influencia del comportamiento sobre el éxito de la nidificación.....	105
6.1. Introducción	107
6.2. Materiales y métodos	107
6.3. Resultados	108
6.4. Discusión	115
6.5. Bibliografía	117
Capítulo VII. Incubación, abandono de nidos y pérdida de huevos: comportamiento y éxito de la incubación y la eclosión	119
7.1. Introducción	121
7.2. Materiales y métodos	122
7.3. Resultados	127
7.4. Discusión	141
7.5. Bibliografía	144
Capítulo VIII. La atención postnatal en el cocodrilo americano..	147
8.1. Introducción	149
8.2. Materiales y métodos	149
8.3. Resultados	150
8.4. Discusión	159
8.5. Bibliografía	161
Capítulo IX. Capacidad de respuesta a los eventos climáticos: efecto de los cambios en la geomorfología sobre el comportamiento de nidificación	163
9.1. Introducción	165
9.2. Materiales y métodos	165
9.3. Resultados	169
9.4. Discusión	178
9.5. Bibliografía	181
Capítulo X. Implicaciones de los resultados para la protección y el manejo del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán	183
Conclusiones	189
Recomendaciones	193

AGRADECIMIENTOS

Al más grande de los hombres, mi padre, por enseñarme a amar la naturaleza, a la familia y a mi país.

A mi familia, por entender mi trabajo y apoyarme en todo momento.

Al comandante Guillermo García Frías, por haber dedicado gran parte de su vida a salvaguardar nuestros valores naturales y dentro de ellos las especies con grado de amenaza, especialmente los cocodrilos.

A nuestro profesor de siempre, el Dr. Vicente Berovides Álvarez, por su apoyo y asesoría constante y desinteresada, pionero de la Etología en Cuba.

Al Dr. John Thorbjarnarson, quien no solo es buen científico sino además, un excelente biólogo de campo, y un entrañable amigo, por su imprescindible apoyo a nuestro trabajo de investigación y por la asesoría que me brindó en la confección de esta tesis doctoral.

A mis entrañables amigos, Roberto Rodríguez Soberón y Roberto Ramos Targarona, quienes han sido participes en el trabajo de campo.

Al Dr. Rubén Chamizo, por informarnos de la existencia de este doctorado.

A la Universidades de Alicante y Pinar del Río, especialmente a Antonio Escarré, por darnos la oportunidad de cursar este doctorado.

A la infatigable amiga Dra. Josabel Belliure, por su generosa hospitalidad y por su asesoramiento y aliento en la confección de esta tesis doctoral.

Al Dr. Germán López Iborra, por sus valiosas orientaciones.

A Rogelio Díaz Castillo, quien me ayudo al comenzar esta profesión.

A Earthwatch Institute, por su colaboración financiera a nuestro proyecto de investigaciones y sobre todo por la ayuda de sus voluntarios en las tareas más onerosas de los trabajos de campo.

A Margaret Maurin y Regina Anavi, por su apoyo en la realización de estas investigaciones.

A Wildlife Conservation Society por los fondos que han ayudado a garantizar los medios de trabajo para esta investigación.

A los trabajadores de la Estación Biológica Don Miguel Álvarez del Toro, que han sido protagonistas de todo el esfuerzo que ha conducido a estos resultados.

Resumen

No existen estudios en Cuba sobre las conductas relacionadas con la supervivencia y reproducción del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus* Cuvier 1807) que sirvan de base, junto a la ecología y la genética, para su conservación. Esa investigación reviste especial importancia, porque los conocimientos sobre la etoecología de la especie permitirán entender con más claridad las características de las poblaciones silvestres (sitios de cortejo y cópula, especies de que se alimenta, métodos de caza de los mismos, segregación por tallas, cubiles y su importancia, conducta ante la nidificación y atención de la cría), lo que contribuirá grandemente a la formulación de actividades certeras en los planes de manejo de las diferentes áreas del archipiélago cubano. Esta tesis recoge los estudios llevados a cabo sobre el comportamiento de reproducción, uso del *habitat* y alimentación del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán, donde se encuentra una población saludable y bien estructurada del cocodrilo americano. El objetivo de estos estudios es contribuir al conocimiento de la conducta del cocodrilo para fortalecer las medidas de gestión y conservación de la especie en el archipiélago cubano. La construcción y uso de la cueva por *C. acutus* está presente en todas las etapas fundamentales de su vida; en ocasiones, durante el desove, el cuidado del nido y la eclosión, constituye el único sitio con agua y protección que tienen las hembras; además, generalmente se trata del primer sitio donde las crías se protegen de los depredadores, de los cambios bruscos de temperatura y donde encuentran sus primeros alimentos. Asimismo, permiten a los juveniles protegerse de animales mayores, y a los grandes machos permanecer en sitios donde ocurre el encuentro con las hembras. Las principales presas del cocodrilo americano son, en el caso de las crías y juveniles, pequeños peces, cangrejos, camarones y otros artículos pequeños, principalmente invertebrados. Según crecen va aumentando el tamaño de la presa. Por lo general, son animales oportunistas. Según el tamaño y tipo de presa utilizan una u otra técnica de caza para capturarla. Suelen capturar la presas tanto de forma individual como colectiva. Los resultados muestran que las hembras despliegan distintos comportamientos a la hora de construir el nido. Pueden subir a la duna, construir el nido definitivo y poner los huevos en un solo día o, por el contrario, pueden dedicar más de un día a la construcción del nido definitivo, al trabajar y acondicionar uno o más sitios, construir uno o varios falsos nidos y, finalmente, construir el definitivo y realizar la puesta. Las hembras son muy cuidadosas durante el evento de construcción del nido y la realización de la puesta. Sin embargo, existen algunas conductas que resultan negativas para el éxito de la nidificación. Las diferentes conductas de las hembras durante la incubación de sus nidadas influyen en el éxito de nidificación y el éxito de eclosión, determinando la proporción de huevos sanos y neonatos funcionales que finalmente logran integrarse en la población. El gregarismo, tanto en el desove como en la eclosión suele ocasionar grandes pérdidas; por otro lado, otras conductas de las hembras con resultados negativos para el éxito de la eclosión son el abandono e interferencia de los nidos. Los resultados muestran que existen siete distintos patrones de conducta de atención postnatal a las crías. Las frecuencias de estas conductas varían de acuerdo al año, localidad y tamaño de la hembra. Algo similar ocurre con el tiempo en que la hembra permanece con la cría. El proceso de dispersión de las crías no tiene un patrón determinado, y puede recibir la influencia del sitio y el clima. Las hembras que concurren a anidar son capaces de localizar nuevos sitios con condiciones para ese evento, por ejemplo los que se originan a partir de fenómenos climatológicos, colonizándolos de inmediato para la nidificación. Todos estos resultados sobre el comportamiento del cocodrilo tienen implicaciones importantes para la protección y el manejo del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán y, en general, en toda su área de distribución.

Capítulo I. Introducción General

Capítulo 1. Introducción General

1.1. Importancia de los estudios conductuales para la conservación de las especies y los ecosistemas.

En los últimos años del siglo XX, tres ramas de las ciencias biológicas alcanzaron un notable desarrollo teórico: la Genética (estudio de los genes desde el nivel molecular hasta el de especie), la Ecología (estudio de las interacciones de los organismos con su ambiente a niveles individual, poblacional, de comunidades y de ecosistema), y la Etología (estudio de la conducta animal individual y de grupos). Paralelo a este desarrollo, otra disciplina aparecía en el ámbito científico: la Biología de la Conservación (Primack, 1998), la cual, aplicando los principios teóricos de la ecología y la genética, trata de resolver el problema práctico de preservar la biodiversidad de la Tierra a los niveles básicos de genes, especies y ecosistemas. De esta aplicación, sin embargo, quedó fuera la etología, hasta que varios autores hicieron referencia a esta falta de relación entre etología y conservación, destacando la importancia de los estudios conductuales como base para, junto con la genética y la ecología, tomar decisiones objetivas acerca de la conservación (protección y uso sostenible) de patrimonios genéticos, especies amenazadas y ecosistemas únicos (Curio, 1996; Clemmons y Buchholz, 1997; Caro, 1998; Sutherland, 1998; Caro, 1999; Cassini, 1999; Vargas *et al.*, 1999; Gosling y Sutherland, 2000; Griffin *et al.*, 2000; Festa-Bianchet y Apollonio, 2003).

A partir de los trabajos de los fundadores de la ciencia de la conducta animal (Tinbergen, 1951; Manning, 1981), se desarrollaron cuatro líneas fundamentales de investigación que tratan de responder a las siguientes preguntas (revisado en Berovides, 1987):

- ¿Cuáles son las bases anatómicas y fisiológicas de las conductas? (Neuroetología y Fisiología).
- ¿Qué papel juegan los genes y el ambiente en el desarrollo de las conductas? (Genética de la conducta).
- ¿Cómo se relacionan las conductas en términos de supervivencia y reproducción con el ambiente? (Etoecología).

- ¿Cómo han evolucionado las conductas? (Evolución).

Para conservar especies tanto en la naturaleza (conservación *in-situ*), como en cautiverio (conservación *ex-situ*), resulta fundamental conocer los factores que influyen en la supervivencia y reproducción individual de los miembros de una población, factores entre los que se encuentran diversos tipos de conductas, como la social, la alimentaria, la de selección de *habitats* óptimos y las relacionadas con el cortejo, la cópula y el cuidado de la prole (Krebs y Davies, 1996; Caro, 1998; Blunstein y Fernández-Juricic, 2004). Por ello, los aspectos etoecológicos resultan de gran importancia.

Clemmons y Buchholz (1997) han destacado la importancia de la etología para la conservación biológica en sus cuatro líneas de investigación, insistiendo en aspectos tales como:

- La necesidad de estudios integrales (genéticos, ecológicos y etológicos) que sirvan de base para la conservación biológica.

- Las potencialidades y limitaciones de la integración de la etología a la conservación biológica.

- Ejemplos concretos de aplicación de la etología a la conservación, con especial referencia a los estreses ambientales, conducta social, aprendizaje y manejo de especies en cautiverio.

- La diversidad al nivel conductual.

Por su parte, Sutherland (1998) y Caro (1999) definen los campos concretos de investigación en los que la etología y, en especial, la etoecología, pueden resultar de gran utilidad práctica. Estos campos son:

- Extinción de pequeñas poblaciones, ya que una posible causa de dicha extinción se relaciona con conductas que resultan poco óptimas.

- Tipos de sistemas de apareamiento (monogamia, poliginia, poliandria y promiscuidad), definidos por las conductas reproductivas y que determinan el nivel de consanguinidad de la población.

- Hibridación entre especies por la posible ruptura de los mecanismos de aislamiento conductual.

- Dispersión y capacidad de resolver el problema de los *habitats* fragmentados, que depende, entre otros factores, de la conducta de dispersión típica de cada especie.

- Predicción de las consecuencias de los cambios ambientales, sobre todo los inducidos por el hombre, en características anatómicas, fisiológicas y conductuales de las especies.

- Control de depredadores nativos y exóticos a través de la manipulación de sus conductas.

- Cambios o pérdidas en la conducta durante la conservación *ex-situ* (cría en cautiverio para una posterior liberación), en especial en el caso de las conductas alimentaria, de selección de *habitat* y reproductivas.

- Requerimientos de *habitats* y de área mínima, relacionados con varias conductas (migración, nidificación, alimentaria, etc.).

- Alteraciones conductuales como indicadores de cambios ambientales (tala, sobrecaza, sobrepesca, ecoturismo).

- Control conductual en las técnicas de censados poblacionales.

- Respuestas conductuales a los usos humanos de las poblaciones (caza, pesca, ecoturismo, etc.), la presencia humana y sus construcciones.

- Dispersión de enfermedades en relación con la conducta.

- Distinción de individuos particulares por su conducta.

Todos estos aspectos pueden desarrollarse básicamente a nivel de poblaciones aisladas o metapoblaciones, pero Cassini (1999) añade otros aspectos relevantes a los niveles de ecosistema y paisaje, como son: la fragmentación del *habitat*; la creación, rediseño y manejo de áreas protegidas y el manejo y restauración de ecosistemas.

No debe olvidarse, además, el papel que determinados aspectos conductuales pueden desempeñar en la selección de una especie carismática que se elige como bandera para su conservación, como sucede con los psitácidos, primates y lagartos “gigantes”, entre otros.

En su revisión del 2004 acerca de la emergencia de la etología de la conservación como tercera rama aplicada de la Biología de la Conservación, Blumstein y Fernández-Juricic (2004) plantean tres puntos básicos:

1. Los biólogos de la conservación han comenzado a aplicar los principios generales de la etología para resolver sus casos de estudio.

2. Para fortalecer esta unión es esencial que los biólogos conservacionistas entiendan los tipos de preguntas teóricas que se plantean en el campo de la etología, así como las implicaciones que tales preguntas tienen para su campo de investigación.

3. La etología tiene mucho que contribuir a la biología de la conservación, y su incorporación tardía a este campo puede producir, entre otros efectos, la pérdida irremediable de valiosas especies.

1.2. Los cocodrilos de Cuba

Las especies de cocodrilo presentes en Cuba son: el cocodrilo cubano (*Crocodylus rhombifer* Cuvier 1807), especie endémica con distribución geográfica muy restringida, el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus* Cuvier 1807), ampliamente distribuido por la región neotropical, y el caimán de anteojos o babilla (*Caiman crocodilus* Schneider 1801), especie introducida en la Isla de la Juventud en el año 1959. Desde 1984, los cocodrilos de Cuba son objeto de un programa de actuación nacional cuyos objetivos principales son su conservación y la educación ambiental. Entre sus líneas de trabajo se desarrollan estudios sobre distribución geográfica, abundancia, ecología reproductiva, alimentación y relaciones entre ellos y con otras especies.

Crocodylus acutus tiene un amplio rango de distribución, presente desde el extremo sur de la Florida, las costas Atlántica y Pacífica del sur de México, América Central y Sudamérica hasta Venezuela por la costa Atlántica, y hasta el norte de Perú por la costa del Pacífico, así como también en las islas de Cuba, Jamaica y La Española (Thorbjarnarson 1991). Los países donde la especie está presente son: Belice, Costa Rica, Cuba, República Dominicana, Ecuador, El Salvador, Estados Unidos, Guatemala, Haití, Honduras, Jamaica, Nicaragua, México, Panamá, Perú, y Venezuela (Thorbjarnarson, 1991).

En el Archipiélago cubano, el cocodrilo americano se encuentra ampliamente distribuido, ocupando la isla principal de Cuba, la Isla de la Juventud y muchos de sus islotes y cayos. La mayor población local de esta especie en toda su área de distribución geográfica se encuentra localizada en los humedales costeros que rodean al Golfo de Guacanayabo, en el Refugio de Fauna Delta del Cauto, al Sur de las provincias orientales de Las Tunas y Granma de la Isla de Cuba (Varona, 1985; Rodríguez, 2000).

La especie está categorizada como “Vulnerable” (IUCN), y registrada en el Apéndice I de CITES (Thorbjarnarson 1991), aunque la población cubana fue transferida al Apéndice II de CITES en el año 2004.

El cocodrilo americano construye preferentemente nidos de hoyo, aunque dependiendo de factores supuestamente relacionados con las condiciones del sitio de anidamiento también puede construir nidos de montículo de arena o tierra (Campbell, 1972; Orden, 1978; Mazzotti, 1983). En localidades donde el *habitat* adecuado para la nidificación es escaso, se ha reportado históricamente la migración de las hembras grávidas hacia áreas óptimas donde se reúnen a anidar de manera gregaria (Thorbjarnarson, 1989). En esos casos, pueden alcanzarse altas densidades, como se ha reportado para Lago Enriquillo, en la República Dominicana (Thorbjarnarson, 1989). Este fenómeno ha sido rara vez reportado durante las últimas décadas, aunque hay que considerar que la mayoría de los estudios se han llevado a cabo en áreas donde las poblaciones de cocodrilos han sido severamente disminuidas por la sobreexplotación comercial. No obstante, muchas poblaciones locales del cocodrilo americano están experimentando un proceso de recuperación y, como consecuencia, la nidificación gregaria pudiera hacerse menos rara en el futuro.

La ecología de la reproducción de *Crocodylus acutus* y, particularmente, el uso del *habitat* de nidificación en áreas de distribución de la especie al Sur de la Florida, ha sido documentada por Odgen (1978), Mazzotti (1983), Gaby *et al.* (1985), Kushlan y Mazzotti (1989), y Moler (1991), entre otros. Asimismo, Thorbjarnarson (1988) trata las características de los sitios de nidificación en su estudio de la población de *C. acutus* en el Lago Etang Saumatre, en Haití.

Los cocodrilos han sido juzgados por el hombre como seres indeseables y sanguinarios; siempre se han representado como seres negativos en los medios de comunicación

masiva. Sin embargo, son animales que resultan de gran interés para el hombre, tanto en el plano económico como en el plano ecológico, por su papel estabilizador de los ecosistemas.

1.3. El cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán

El cocodrilo americano está ampliamente distribuido en el Archipiélago Cubano a lo largo de las ciénagas costeras, ríos de marea y embalses (Thorbjarnarson *et al.*, 1992). La mayor población local de esta especie en toda su área de distribución geográfica se encuentra localizada en los humedales costeros que rodean al Golfo de Guacanayabo, en el Refugio de Fauna Delta del Cauto, al Sur de las provincias orientales de Las Tunas y Granma (Varona, 1985; Rodríguez, 2000). El sector Monte Cabaniguán del Refugio de Fauna Delta del Cauto, con una extensión de 14.000 ha, está situado al sur de la provincia de Las Tunas. Abarca la parte inferior de cuencas fluviales que al unirse forman un complejo sistema de cauces estuarinos, esteros, lagunas y saladares. Los estuarios, esteros y lagunas están conectados entre sí por una red de pequeños cauces que se mantienen abiertos gracias al paso de los cocodrilos. La vegetación característica del área es el manglar. También están presentes, hacia la periferia, el herbazal de ciénaga y el bosque semideciduo mesófilo con palmetos.

El área, notable por su rica biodiversidad, sustenta una de las poblaciones locales más abundante de *Crocodylus acutus* en su rango de distribución geográfica. Cada año más de 150 reproductoras de esta especie se reúnen en 10 áreas conocidas para nidificar, cuatro de ellas permanentes (Rodríguez *et al.*, 2002). Este fenómeno excepcional le confiere a esta población una importancia que trasciende el marco local. Nueve de estas áreas de nidificación colectiva están en playas arenosas de la costa, y sólo dos de ellas están en el interior de la ciénaga, en parches de terreno firme rodeado de mangle y lagunas.

Entre los meses de febrero y julio tiene lugar la temporada de nidificación de *C. acutus*: la construcción de nidos y puesta ocurre entre la cuarta semana de febrero y el mes de marzo; el período de desarrollo embrionario o incubación se extiende a través de los meses de febrero, marzo, abril y mayo, y las eclosiones comienzan desde mediados de mayo, coincidiendo con el inicio de la temporada lluviosa, y se extienden hasta el 10 de

julio, aproximadamente, aunque con marcadas variaciones anuales dentro de estos límites temporales. La fecha media de eclosiones es el 11 de junio (Alonso y Rodríguez, 1998; Rodríguez *et al.*, 2002).

Tanto en las áreas de nidificación situadas en sitios más o menos expuestos de la costa como en las interiores se han registrado cambios geomorfológicos graduales y súbitos (variaciones de la altura sobre el nivel del mar y de la composición del suelo) motivados principalmente por eventos climáticos, como son inundaciones de origen pluvial, altas mareas y marejadas asociadas a tormentas y al paso de huracanes, particularmente durante el período comprendido entre 1993 y 1996 (Alonso *et al.*, 2000).

1.4. Aspectos conductuales en el orden *Crocodylia*

La conducta de las especies del orden *Crocodylia* ha sido objeto de estudio por diferentes autores; entre ellos cabe destacar los estudios realizados por Garrick *et al.* (1978) y Vliet (1987) en el *Alligator mississippiensis*, aportando toda una descripción de las conductas que desarrollan los individuos durante los eventos de cortejo y cópula.

Álvarez del Toro (1974) y Medem (1981) abordan el comportamiento del cocodrilo americano. Estos y otros estudios se encuentran revisados en el acertado trabajo sobre la especie realizado por Thorbjarnarson (1989), que reúne toda la información sobre la especie existente hasta esa fecha, referentes a cortejo, cópula y nidificación. En Cuba, Varona (1986) describe diversos aspectos de la conducta del cocodrilo cubano (*C. rhombifer*), que compara con *C. acutus* en su trabajo posterior (Varona, 1987), donde aborda aspectos de la ecología y etología de la especie, tales como tipos de nidos y construcción de cuevas, recogiendo las principales referencias de autores desde la época colonial (Humboldt, 1801, 1804, 1826, 1856; Cuvier, 1807; La Sagra, 1843; Gundlach, 1868, 1880; Perpiñá, 1889; Barbour y Ramsden, 1919, y sus propios trabajos de 1966 y 1985).

A pesar de todos los trabajos que se mencionan, falta mucho por conocer sobre la conducta de los cocodrilianos durante los diferentes eventos a que se enfrentan en su ciclo de vida. La conducta de los cocodrilianos tiene rasgos únicos dentro de los reptiles, destacando su conducta parental, la influencia de su conducta sobre el ecosistema, las técnicas de caza, y los aspectos de territorialidad y gregarismo que les

caracteriza, lo que motiva que este orden sea muy diferente al resto de los que integran esta clase. En este contexto, *C. acutus* constituye uno de los cocodrilidos más complejo, debido a su amplia distribución y a la diversidad de *habitats* que ocupa. Durante la reproducción, las madres cocodrilas atienden tanto a su nido como a sus crías con una conducta que se asemeja en muchos casos a la de las aves, tan admiradas y protegidas por la humanidad. Fruto de su localización en áreas de difícil acceso, y por resultar animales difíciles de observar, muchos aspectos de su conducta se mantienen aún oscuros y por aclarar, y el escaso conocimiento existente proviene en todo caso de animales en cautiverio.

1.5. Objetivos de la tesis

El objetivo general de esta tesis doctoral es estudiar los principales aspectos del comportamiento de reproducción, uso del *habitat* y alimentación del cocodrilo americano en el medio silvestre, con el fin de proporcionar información relevante para la gestión y la conservación de la especie.

Se estudian diversas conductas de la especie en el medio silvestre, tratando de ampliar conocimientos sobre dos interrogantes: ¿Cómo lo hacen? y ¿Por qué lo hacen?

Objetivos específicos

- Describir los patrones conductuales en los diferentes eventos de la reproducción del cocodrilo americano (cortejo, cópula, anidación, cuidados postnatales) en el medio silvestre.
- Analizar la plasticidad del comportamiento en relación al desarrollo y a la heterogeneidad de hábitats que enfrenta el cocodrilo.
- Conocer los efectos de la actividad de los cocodrilos en el ecosistema y analizar su posible papel como especie ingeniera en los humedales.
- Demostrar que el estudio de la etología de la especie es de utilidad para la conservación, uso sostenible y manejo de las poblaciones del cocodrilo americano.

El logro de estos objetivos ayudará a fortalecer las medidas de gestión y conservación de la especie en el archipiélago cubano mediante el conocimiento de su conducta.

La hipótesis general que se plantea es que dada la gran heterogeneidad ambiental que enfrenta el cocodrilo americano durante su desarrollo y en las distintas etapas reproductivas, los patrones conductuales asociados al desarrollo y la reproducción deben presentar una gran plasticidad.

La información que contiene esta tesis procede de los estudios realizados durante los años 1992 a 2007 sobre la especie en Cuba, si bien en cada caso se indican los años considerados, que pueden variar de un capítulo a otro y de unas preguntas a otras.

La importancia de los estudios sobre la conducta para la biología de la conservación de las especies se resalta en la Introducción de la tesis, en el **Capítulo I**. La totalidad de los estudios se ha realizado en la población de cocodrilo americano situada en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán, provincia de Las Tunas, en Cuba. Esta población está considerada como una de las mejores de la especie en todo su rango de distribución. Por ser un área de estudio común a todos los capítulos, su descripción detallada se recoge en el **Capítulo II**.

La construcción de cuevas o madrigueras y su papel en la ecología del cocodrilo ha sido abordada por algunos autores; en el **Capítulo III** se exponen los resultados obtenidos en la población de estudio acerca de tan interesante comportamiento analizando, además, la función de ingeniero ecológico que el cocodrilo, con la construcción de sus cuevas y el movimiento en el área, ejerce sobre el humedal.

El **Capítulo IV** recoge los aspectos estudiados del comportamiento de alimentación, describiendo los artículos alimentarios o presas de que se alimenta la especie, considerando, además, las conductas y técnicas de caza que utiliza para capturarlas.

El cortejo y la cópula de este grupo de animales han sido descritos con anterioridad, pero mayormente en cautiverio. En el **Capítulo V** se describen estos eventos en el medio silvestre, prestando atención a las conductas desarrolladas durante el cortejo y a los mecanismos de selección de pareja que imperan. Además, se analiza la conducta de territorialidad de la especie.

En el **Capítulo VI** se describen las diferentes conductas de las hembras ante el evento de nidificación, las diferentes estrategias que siguen para construir sus nidos y las interacciones que se producen entre las hembras.

Los cocodrilos se destacan entre los reptiles por el cuidado de su nido, y a él se dedica el siguiente **Capítulo VII**, que recoge los resultados de las observaciones de la conducta del cuidado de los nidos.

En el **Capítulo VIII** se muestran los resultados sobre la atención de la madre al recién nacido, es decir, los cuidados postnatales.

Los humedales de las islas caribeñas, entre ellas Cuba, sufren la influencia de ciclones tropicales, tormentas severas e inundaciones que influyen en la dinámica de sus costas. Este dinamismo provoca la creación y destrucción de playas de arena. En el **Capítulo IX** se muestra la capacidad de respuesta de las hembras reproductoras a los cambios que se producen en las playas.

En el **Capítulo X** se abordan las implicaciones que para la conservación de la especie tienen los resultados sobre el comportamiento del cocodrilo americano aportados en este trabajo. Finalmente, se recogen las principales **Conclusiones** de la tesis y las **Recomendaciones**.

1.6. Bibliografía

Alonso, M. y R. Rodríguez. 1998. Observations of nesting behavior of *Crocodylus acutus*. Crocodile Specialist Group Newsletter 17:11-13.

Alonso, M., R. Rodríguez, V. Berovides y C. E. Hernández. 2000. Influencia de la geomorfología del *habitat* sobre la nidificación de *Crocodylus acutus* en el Refugio de Fauna Monte de Cabaniguán, Cuba. En: *Crocodilos. Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Pp. 42-58.

Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de Mexico. Instituto Mexicano de Recursos Renovables. Mexico D.F.

Berovides, V. 1987. ¿Por qué los animales se comportan así? Editorial Científico-Técnica, La Habana, Cuba. 226 pp.

- Blumstein, D.T., E. Fernández-Juricic. 2004. The Emergence of Conservation Biology. *Conservation Biology* 18:1175-1177.
- Campbell, H. W. 1972. Ecological or phylogenetic interpretations of crocodylian nesting habits. *Nature* 238:404-405.
- Caro, T. 1998. How do we refocus behavioral ecology to address conservation issues more directly? In: *Behavioural Ecology and Conservation Biology* (Caro, T., ed.). Oxford University Press. Pp.557-565.
- Caro, T. 1999. The behaviour–conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution* 14:366-369.
- Cassini, M. H. 1999. Etología y conservación: un encuentro con futuro. *Revista Etología* 7:1-4.
- Clemmons, J. R., R. Buchholz. 1997. *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 pp.
- Curio E. 1996. Conservation needs ethology. *Trends in Ecology and Evolution* 11:260-263.
- Gaby, R., M. P. McMahon, F. Mazzotti, W. N. Gillies y J. R. Wilcox. 1985. Ecology of a population of *Crocodylus acutus* at a power plant site in Florida. *Journal of Herpetology* 19:189-195.
- Garrick, L., J. Lang y H. A. Herzog. 1978. Social signals of adult American alligators. *Bull. Amer. Mus. Nat. History* 160:155-162.
- Gosling, S. D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol. Bull.* 127: 45-86.
- Griffin, A. S., D. T. Blumstein y C. S. Evans. 2000. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation Biology* 14: 1317-1326.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1996. *An introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Science, Oxford, UK. 420 pp.
- Kushlan, J. A. y F. J. Mazzotti. 1989. Population Biology of the American Crocodile. *Journal of Herpetology* 23:7-21.

- Manning, A. 1981. *An Introduction to Animal Behaviour*. Edward Arnold Pub. Londres, 329 pp.
- Mazzotti F. J. 1983. The Ecology of *Crocodylus acutus* in Florida. PhD. Thesis. Pennsylvania State University. University Park.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Colombia. En: *Los Crocodylia de Sur América*. Ed. Carrera 7a Ltd. Bogotá.
- Moler, P. E. 1991. American Crocodile Nest Survey and Monitoring Bureau of Wildlife Research. Florida Game and Fresh Water Fish Comisión.
- Ogden, J. C. 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Reptilia, *Crocodylidae*) in Florida. *Journal of Herpetology* 12:183-196.
- Primack, R. B. 2004. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA. 3rd Edition.
- Rodríguez, R. 2000. Situación actual de *Crocodylus acutus* en Cuba. In: *Crocodilos. Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Pp.17-32.
- Rodríguez, R., M. Alonso y V. Berovides. 2002. Nidificación del Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna “Monte Cabaniguán”, Cuba. En: *La conservación y manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina*. Luciano Verdade y Alejandro Barrera, eds. Piracicaba: C.N. Editorial.
- Sutherland W. J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56:801-809.
- Thorbjarnarson, J. 1988. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. *Bull. Fla. State Museum* 33:1-86.
- Thorbjarnarson, J. 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). In: *Crocodiles: their ecology, management, and conservation*. Hall, P., Ed., Gland, Switzerland, IUCN. Pp. 228-259.
- Thorbjarnarson, J. 1991. An analysis of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) harvest program in Venezuela. In: *Neotropical wildlife use and conservation* (J.G.,

- Robinson and K.H., Redford, eds). Chicago: University of Chicago Press. Pp. 217–35.
- Thorbjarnarson, J. (Comp.), H. Messel, F. Wayne King and J. Perran Ross (Eds.). 1992. *Crocodiles. An Action Plan for their Conservation*. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. Gland, Switzerland.
- Tinbergen, N. 1951. *El Estudio del Instinto*. Siglo XX Editores, México. 243 pp.
- Vargas, A., D. Biggins y B. Miller. 1999. Etología aplicada al manejo de especies amenazadas: el caso del turón de patas negras (*Mustela nigripes*). *Etología* 7:1-10.
- Varona, L. S. 1985. The distribution of *Crocodylus acutus* in Cuba. *Herpetological review* 16: 103-105.
- Varona, L. S. 1986. Algunos datos sobre la etología del *Crocodylus rhombifer*. *Poeyana* 313.
- Varona, L. S. 1987. The status of *Crocodylus acutus* in Cuba. *Caribbean Journal of Science* 23:256-259.
- Vliet, K. A. 1987. A Quantitative Analysis of the Courtship Behavior of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*). Ph.D Thesis. University of Florida, Gainesville, Florida. 199 pp.

Capítulo II. Área de estudio

Capítulo 2. Área de estudio

El Refugio de Fauna Delta del Cauto está situado al Sur de las provincias de Las Tunas y Granma (municipios de Jobabo, Río Cauto, Yara y Manzanillo), alrededor de la costa del Golfo de Guacanayabo (Figura 2.1), con una posición geográfica aproximada del punto central a los 20°N, 77°W (CITMA, 1997). Este refugio de fauna constituye el ecosistema de humedal costero más importante del oriente de Cuba (ciénagas de Jobabo y Birama), con una superficie de 626 km². En el año 2002 el área protegida fue declarada como Sitio RAMSAR (CNAP, 2002).



Figura 2.1. Localización del Refugio de Fauna Delta del Cauto en el Golfo de Guacanayabo, Cuba.

En el área protegida se distinguen dos sectores que funcionan como unidades administrativas independientes de la Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna: el Sector Monte Cabaniguán, con una extensión aproximada de 14 mil

hectáreas, ocupa el territorio correspondiente a la provincia de Las Tunas; el sector Delta del Cauto, con 50 mil hectáreas, ocupa la porción situada más al Sureste, en la provincia de Granma.

El seguimiento de las poblaciones de cocodrilo americano se ha realizado en el sector Monte Cabaniguán (Figura 2.2) del Refugio de Fauna Delta del Cauto. Esta área constituye una amplia llanura deltaico-aluvial costera, que limita al sur con el Golfo de Guacanayabo, al norte con el municipio Jobabo, al este con la provincia de Granma (teniendo como línea divisoria el Río Jobabo y el Estero Birama), y al oeste con el municipio Colombia (provincia Las Tunas). Se trata de un conjunto de lagunas someras de diverso tamaño, de salinidad variable de acuerdo con la estación del año, y surcado por una complicada red de esteros que alberga, además de cocodrilos, una notable biomasa de otros reptiles, aves acuáticas, peces, mamíferos e invertebrados.

En el año 1989 se hizo la propuesta de considerar esta zona como área protegida por sus valores tanto de flora como de fauna y, dentro de esta última, por la población de cocodrilo americano. Pero no es hasta el 29 de diciembre de 1995 que se declara como área protegida por la Resolución 520 del Ministro de la Agricultura. Ya el 2 de febrero del 2001 es aprobada por el Consejo de Ministros como área de significación nacional, bajo la categoría de Refugio de Fauna.

El área tiene una amplitud de marea de 70 cm, siendo algo superior en el período agosto –octubre. Por su situación geográfica, la influencia de eventos climáticos con cierta periodicidad, como tormentas tropicales y ciclones, hace que el paisaje sea cambiante y muy dinámico.

Los estudios llevados a cabo en el área por el equipo de seguimiento de cocodrilo en Cuba constituyen un proyecto piloto de investigaciones de campo sobre la ecología, la conducta y la biología poblacional de *Crocodylus acutus*, y han tenido por sede la Estación Biológica D. Miguel Álvarez del Toro (ubicada en la desembocadura del Estero Jobabo Norte). En el área se ponen en práctica y se ajustan los métodos de investigación nuevos para Cuba, y se adiestra a los especialistas que los aplicarán en sus respectivas áreas de trabajo.

2.1. Caracterización física y biológica

- Hidrología:

Monte Cabaniguán está ubicado en el tercio inferior de las cuencas de los ríos Jobabo, Arroyo El Pinto, Santa Ana, Arroyo Ojo de Agua, Río Salado, Los Arroyos y el Río Tana, todos pertenecientes a la vertiente sur de la provincia de Las Tunas. Las aguas de estas corrientes superficiales se esparcen en el humedal fluyendo posteriormente al mar a través de los diferentes esteros y estuarios. El Río Tana es el único que desemboca directamente al mar. Las cuencas drenadas por estos ríos ocupan una superficie de 638.4 km² siendo la mayor la de Jobabo, que ocupa 288.7 km² (el 45.22 % del total) y constituye la corriente más importante que llega al lugar.

- Vegetación:

La Figura 2.2 resume los principales tipos de vegetación que se puede encontrar en el área (Capote y Berazaín, 1984; Milián *et al.*, 1998). En las zonas donde existe mayor influencia salina predomina el complejo de manglar, representado por sus cuatro especies típicas: mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle prieto (*Avicennia germinans*), yana (*Conocarpus erecta*) y patabán (*Laguncularia recemosa*). Bordeando los manglares por el norte se extiende una franja de suelos arenoso-arcillosos, donde extensos saladares limitan con áreas boscosas en las que predominan las palmas del género *Copernicia* y parches relictos de bosque semidecíduo mesófilo. A lo largo de la costa se alternan segmentos de manglares (*R. mangle*, *A. germinans*) y de playas arenosas (Menéndez y Priego, 1994). Estas últimas pueden tener dos tipos de suelo: arena de concha y residuos calcáreos de grano grueso o de un fino polvo arenoso con alto contenido de arcilla (Menéndez y Priego, 1994).

- Geología:

El refugio de fauna Monte Cabaniguán tiene una edad geológica relativamente joven, contando con algo más de un millón de años de antigüedad, comprendiendo depósitos Cuaternarios (CNAP, 2002). La mayor parte del área (parte oeste) comprende la formación Cauto, que incluye arenas, arcillas, limas, gravas y conglomerados, mientras que su porción oriental comprende depósitos aluviales del Holoceno (antigua formación

Río Macío). Por último, la porción sur, que contiene el humedal propiamente dicho, comprende la formación más reciente conocida por Jutía, con arenas margosas y aleurolitas calcáreas del Holoceno (CNAP, 2002).

- Geomorfología:

El área protegida está constituida, en su porción meridional, por una llanura fluvio - marina deltaica pantanosa perteneciente al tercio inferior de la cuenca del río Cauto y, específicamente, a su desembocadura. De la costa hacia el interior aparece una llanura permanente muy baja (0,0-0,40 m) y ocasionalmente inundada, que alterna con lagunas inundadas de forma permanente; posteriormente aparece la llanura baja constituida por el denominado saladar, ocasionalmente inundado, con alturas entre 0,4 y 60 m. Por encima de 1 m se levanta una llanura marina baja abrasivo – acumulativa, ligeramente diseccionada, que alcanza 16 m de altura, y que ocupa la mayor parte del monte semideciduo y la zona norte del área protegida en su conjunto (Vilamajó *et al.*, 2002).

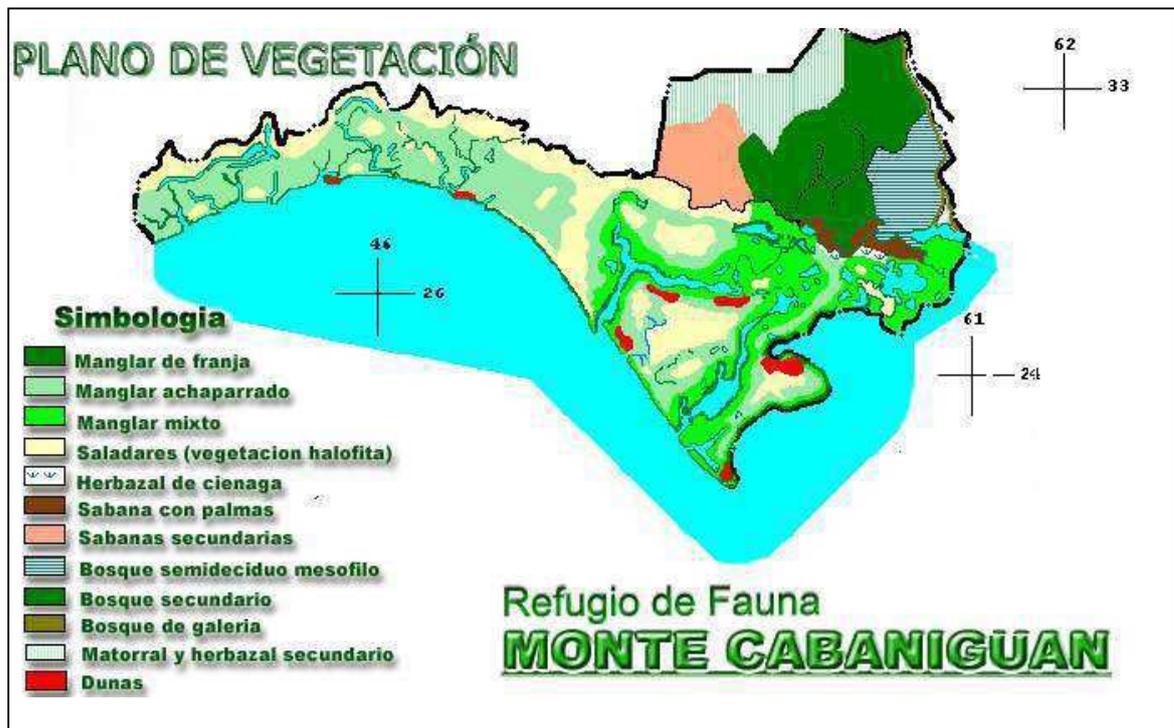


Figura 2.2. El Sector “Monte Cabaniguán” del Refugio de Fauna Delta del Cauto y su vegetación característica.

Los suelos cenagosos se desarrollan abundantemente; son típicas las costas de manglares con playas alternas y en las zonas deltaicas abundan los herbazales fluviales. Las ciénagas son húmedas, presentando suelos mal aireados, empapados en agua hasta la saturación o la casi saturación, aunque no estén enteramente rodeados por agua.

Por lo general, los materiales orgánicos van enriqueciendo los diversos depósitos en un proceso progresivo de sedimentación a nivel de las desembocaduras de los ríos, lagunas interiores y depósitos costeros de origen marino, los cuales pueden poseer, además, componentes terrígenos en diferentes grados (Vilamajó *et al.*, 2002).

- Clima:

Ubicada en la región del Caribe, Cabaniguán posee un clima tropical, con veranos relativamente húmedos. Las temperaturas medias anuales son de 25.6°C; en verano las temperaturas se incrementan alcanzando valores medios de 26.8 °C, con máximas de 27.6°C en agosto y septiembre, y mínimas en invierno de 23.3 °C. Las mínimas medias se registran en febrero, con 22.7 °C. Las precipitaciones en la zona están en el orden de los 1100 mm como lluvia total media anual, alcanzando en el período lluvioso una media de 880 mm y en el período seco unos 220 mm. La humedad relativa presenta una media anual del 80 %, llegando a alcanzar el 84 % en el mes de octubre.

Los fenómenos meteorológicos que más afectan en la zona son los vientos del sur, que muchas veces provocan penetraciones en zonas bajas, sobre todo en invierno, y los ciclones, que causan modificaciones en la dinámica litoral. Particular importancia tuvo el ciclón Flora en 1963 y la tormenta del siglo en 1993, éste último fenómeno provocado por El Niño (Vilamajó *et al.*, 2002).

2.2. Presencia humana e historia de la explotación local del cocodrilo americano en el área.

El Refugio de Fauna Monte Cabaniguán carece actualmente de población humana residente. Sin embargo, hasta 1963 hubo pequeñas comunidades de pescadores en puntos de la costa y lagunas interiores, que fueron reubicados en la ciudad portuaria de Manzanillo tras los desastres ocasionados por el huracán Flora (año 1963). La actividad

económica fundamental de esta población es la pesca en las aguas del golfo, el cultivo del arroz y la ganadería en la periferia.

Las pieles de reptiles han formado parte del comercio en diferentes partes del mundo, y Cuba no escapó de este mercado, que fue capaz de extinguir o amenazar con la extinción especies valiosas de este grupo. Hasta la fecha, en Cuba se habla de la caza de cocodrilos con fines comerciales; a ese fin se sometieron tanto el cocodrilo cubano, *C. rhombifer*, como el americano, *C. acutus*, antes de 1960 en la Ciénaga de Zapata, pero se desconoce si en el actual Refugio de Fauna Monte Cabaniguán sucedió algo similar.

En el año 1936, donde hoy se encuentra la Estación Biológica del área de estudio se construyeron tres bohíos que fueron ocupados por las familias de los hermanos Nieves García, Haciel, Alberto, Carlos y Antonio, y más tarde se incorporaron Benjamín y Juan Nieves, primos de los mencionados anteriormente. En esa época, la boca del estero Jobabo Norte era un estrecho pero profundo canal que permitía el paso de embarcaciones de mediano calado como lo permite hoy, y la duna era mucho mayor. Las rústicas viviendas se construyeron donde actualmente termina el muelle en que atracan nuestras embarcaciones.

El trabajo de estos hermanos y sus hijos consistía en la caza del cocodrilo para vender su piel. Los mercados estaban en Manzanillo y, posteriormente, en Jobabo. El valor de la piel dependía de la talla del animal cazado; se pagaba entre 35 y 45 centavos el pie. Además del cocodrilo se vendían las pieles de iguana (*Cyclura nubila*) y de Maja Santamaría (*Epicrates angulifero*), que se pagaban a 15 centavos el pie. Estas pieles eran compradas por el dueño de una zapatería llamado José Lazalla y exportadas para Alemania. La jicotea (*Pseudeuimis decussata*) no escapó de este mercado, aunque era de consumo nacional; por 600 ejemplares se pagaban dos o tres pesos y la venta se realizaba en Río Cauto.

La grasa del cocodrilo también era vendida. En Manzanillo existía un lugar conocido como la “Cueva de los Machuelos”, que era el punto de venta. También se vendían peces y camarones salados a la tienda de Salinas, actual área de nidificación de cocodrilos. Otro recurso explotado era la cáscara de mangle, que se vendía en Manzanillo a una pequeña tenería. El carbón también se producía y comerciaba. Todos

estos recursos eran transportados en un pequeño velero llamado "El Arlequín", propiedad de Alberto Nieves.

En el año 1942 comenzó la compra de pieles en Jobabo. El comprador era un polaco dueño de una tienda, llamado David Ribner. Ya en ese año la caza intensa comenzó a surtir efectos en la población, lo que provocó un aumento del precio de las pieles. ¡Este señor llegó a pagarlas a 2,50 pesos el pie en el año 1944!

El cocodrilo se capturaba con arpón, redes, lazo y con trampas en las cuevas. Las embarcaciones para la caza eran los llamados "cayucos," embarcaciones rústicas labradas sobre un tronco de ceiba. Estas embarcaciones, debido a su peso y tamaño, no eran muy fáciles de maniobrar. También se utilizaban pequeñas embarcaciones de madera. La caza oscilaba según la época del año sobre los 40 ejemplares diarios.

En la zona del Delta del Cauto también existían cazadores de cocodrilos, como Juan y Saturnino Barrios. Su caza, unida a la de los hermanos Reyes, sumaba diariamente entre 40 y 50 ejemplares, según testimonio de uno de sus hijos, Julián Reyes.

Lo más interesante era que la carne no se consumía: se botaba. Sin embargo, según nos narra Vita, hija de estos cazadores y muy habilidosa con el remo y en la pesca, la lengua del cocodrilo era una golosina: se freía, la conservaban en latas y se la daban a los niños y al resto de la familia como delicioso manjar. La grasa también era utilizada como medicamento contra el catarro, dolores musculares y dolores óseos.

Esta caza desmedida trajo como consecuencia que cada día fuese más difícil atrapar cocodrilos. Según los descendientes de aquellos cazadores, que aún viven en la zona, el cocodrilo llegó al punto de la extinción, por lo que este oficio ya no era productivo y hubo que dejarlo para seguir con la pesca unos y labores agrícolas otros. No es hasta los años sesenta que el cocodrilo se recupera y se concentra para su puesta en Monte Cabaniguán, según Julián Reyes.

Los hijos de los cazadores entrevistados, residentes en el barrio de Palo Seco, son: Mauricio, Enrique, René, Oscar y Vita Nieves. Julio Reyes, residente en la Ciudad Pesquera en Manzanillo y trabajador actual del área protegida (a la que se dedica con verdadero amor), es hijo de Julián Reyes, cazador de cocodrilos que vivió en Salinas con la familia, a la que mantuvo con el producto de la pesca y el aprovechamiento de otros recursos, entre ellos el manatí (cazado en el área hasta el año 1963).

2.3 Bibliografía

Capote, R. y R. Berazaain. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. (V) 258 pp.

CITMA. 1997. Informe Nacional a la IV COP del Convenio sobre Diversidad Biológica. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana.

CNAP. 2002. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Cuba. Plan 2003-2008. Centro Nacional de Áreas Protegidas. La Habana. 223 pp.

Menéndez, L. y A. Priego. 1994. Los Manglares de Cuba: Ecología. In: Daniel Suman (ed.), El Ecosistema de Manglar en América Latina y la Cuenca del Caribe: su Manejo y Conservación, pp. 64-75. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Universidad de Miami & The Tinker Foundation, New York.

Milián, C., E. del Risco y O. Martínez. 1998. Radiografía de un ecosistema: Los manglares cubanos. Flora y Fauna 2:36-37.

Vilamajó, D., M.A. Valdés, R.P. Capote y D. Salabarría. 2002. Estrategia nacional para la diversidad biológica y plan de acción en la República de Cuba. Editorial Academia. La Habana. 88 pp.

Capítulo III. La construcción de cuevas o madrigueras en el cocodrilo americano: tipos y funcionalidad

Capítulo 3. La construcción de cuevas o madrigueras en el cocodrilo americano: tipos y funcionalidad.

3.1. Introducción

La construcción de cuevas o madrigueras se ha reportado en numerosos cocodrilianos, que las utilizan para protegerse de los depredadores (McIlhenny, 1935; Pooley, 1969; Varona 1987; Platt, 2000), refugiarse de las corrientes rápidas causadas por mareas o inundaciones y de los vientos fríos del invierno (McIlhenny, 1935; Pooley, 1969; Chu-Chien, 1982; Hagan *et al.*, 1983; Brisbin *et al.*, 1992; Platt, 2000), evitar las altas temperaturas de las aguas (Thorbjarnarson, 1989) y estivar (Christian *et al.*, 1969; Pooley, 1969; Kushan, 1974; Whitaker and Whitaker, 1984; Varona, 1987; Walsh, 1989; Hayes-Odum y Jones, 1993). La cueva consta de un túnel con la entrada ovalada y una cámara que le permite virar y salir de ella con la cabeza hacia afuera (Varona, 1987; Platt, 2000).

Las cuevas constituyen un elemento importante en la vida de *Crocodylus acutus* a tenor de las observaciones sobre su uso en todas las etapas de su vida: crías, juveniles y adultos. En cada evento importante la cueva está presente; sin embargo, se conoce muy poco sobre las mismas. El cocodrilo americano es un cavador por excelencia que aprovecha las cuevas desde sus primeros días de vida. Después de la eclosión la hembra lleva a sus crías a la cueva (McIlhenny, 1935; Dietz y Hines, 1980; Chu-Chien, 1982; Carboneau, 1987; Hayes-Odum y Jones, 1993; Rootes y Chabreck, 1993; Simmons y Ogden, 1998), donde los recién nacidos se recuperan y fortalecen del esfuerzo de salir del huevo (Thorbjarnarson, 1989) y se mantienen a salvo de los depredadores (McIlhenny, 1935; Pooley, 1969; Varona 1987; Platt, 2000). Esta acción que por instinto realiza la hembra constituye un indicador de la importancia de la cueva para la especie.

Los adultos también necesitan de la cueva. Se cree que los grandes machos se mantienen mucho tiempo dentro de ellas en la etapa no reproductiva, abandonándolas solo para cazar, custodiar su territorio y solearse (Thorbjarnarson, com. per.). Para la hembra, el uso de cuevas es fundamental a la hora de la puesta y durante la eclosión, asegurando la presencia de agua en el caso de secarse las lagunas o saladares cercanos a

las áreas donde tienen sus nidos. Las cuevas pueden tener un papel importante para la termorregulación de estos ecotermos, donde las temperaturas pueden sufrir menores variaciones (Thorbjarnarson, 1989; Copul-Magaña *et al.*, 2004). Por tanto, para una especie como *C. acutus*, que habita ciénagas de manglar sometidas a la acción de eventos climáticos frecuentes, la cueva puede resultar fundamental para su supervivencia (Alonso *et al.*, 2000).

El objetivo de este capítulo es reportar datos acerca de las características de las cuevas, los sitios donde se construyen y las posibles funciones que desempeñan para el cocodrilo americano.

3.2. Materiales y métodos

La localización de las cuevas se llevó a cabo en el área de estudio durante los meses de noviembre a julio de los años 1995 a 2007, coincidiendo con los eventos reproductores (cortejo, cópula, nidificación y eclosión).

Las observaciones realizadas en el área sobre la especie indican que los individuos frecuentan de distinta forma las áreas de nidificación, los esteros, las lagunas y los cayos de acuerdo a su estado de crecimiento y desarrollo, por lo que los recorridos abarcaron todos estos tipos de localizaciones. Se realizaron recorridos periódicos en las áreas de nidificación (en días alternos) y recorridos mensuales en los esteros, lagunas y cayos del interior de la ciénaga. Los recorridos se efectuaron desde un bote de 4 m con motor fuera de borda o a remo, y siempre con marea seca para tener mejor visibilidad de la entrada de las cuevas.

Las cuevas se detectaron por observación directa de la entrada; además, se consideraron como evidencias de la presencia de cuevas la observación de sitios donde los individuos se solean (ya que en la zona del manglar están frecuentemente asociados con cuevas), la observación durante varios días de rastros de individuos en un mismo sitio, y los indicios de algunos de los elementos estructurales de la cueva (como los respiraderos que se forman en la cámara de la cueva y el dique derivado de su construcción).

Una vez que se encontraba una cueva se tomaban los siguientes datos:

Habitat de localización: la cueva se puede encontrar en la misma duna del área de nidificación, en un estero, en la orilla de una laguna o saladar y en los pequeños cayos que salpican la laguna.

Dimensiones de los elementos estructurales: La estructura de una cueva consta de un túnel y una cámara. Cuando se localizaba una cueva se medía el largo y ancho (cm) de la entrada, la profundidad del túnel y el grosor del techo del túnel. De la cámara se tomaba el largo, ancho, profundidad y grosor del techo. Por último, se tomaba el largo total de la cueva, haciendo perforaciones en la tierra con una barra de madera, localizando dónde comienza y termina el vacío. Se tomó además la profundidad del cuerpo de agua y la circunferencia del árbol bajo el que se localizaba la entrada de la cueva. Todas las mediciones se realizaron con una cinta métrica de 10 m.

Tipo de vegetación: se anotaba la especie de mangle en la que se encontraba la cueva.

Tipo de cueva: Las cuevas se consideraban permanentes si eran ocupadas durante uno o más años, temporales si eran ocupadas solo durante un tiempo del año, y de crecimiento y desarrollo si estaban ocupadas por uno o varios juveniles.

Además, cuando se localizaba una cueva siempre se intentaba capturar al cocodrilo presente en ella, para obtener información sobre el ocupante y la posible utilidad de la cueva. En ese caso se anotaba el tamaño del individuo (largo total, largo hocico cloaca, largo de cabeza, peso) y el sexo. En general, el tamaño de la cueva está relacionado con el del individuo que la construye para su ocupación (ello permite detectar individuos que ocupan una cueva abandonada por su constructor original). Las mediciones se realizaron con una cinta métrica de 5 m, pie de rey y pesolas, según al tamaño del ejemplar. En el caso de que el individuo fuera visto pero no fuera posible atraparlo, se estimaba su talla de acuerdo al largo estimado de la cabeza, o a partir de la huella de su pata trasera. De acuerdo al tamaño corporal, los individuos ocupantes podían ser machos adultos, hembras adultas o juveniles en desarrollo.

Características térmicas de la cueva: En los muestreos de 2006 se tomaron medidas de la temperatura en la cámara y en el cuerpo de agua exterior más próximo a la cueva en 28 cuevas, con auxilio de un termómetro de mercurio.

La observación de la conducta sigue el método de Altmann (1974) de observación continua de la conducta de interés en un subgrupo focal (hembras anidando, adultos alimentándose, etc.). Las características de las cuevas encontradas en esteros se compararon con las encontradas en lagunas y cayos mediante la t-student, y las variables estructurales en conjunto se analizaron mediante un análisis de componentes principales (ACP).

3.3. Resultados

Para la detección de cuevas se recorrieron 2314,23 m en esteros, lagunas y cayos, 881 m en esteros profundos aguas arriba, y 2234 m en las dunas de las áreas de nidificación. Un total de 35 cuevas fueron localizadas, de las cuales 22 pertenecían a individuos adultos (19 hembras y 3 machos) y 13 a juveniles (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Hábitat de localización y dimensiones (promedio y, entre paréntesis, la desviación estándar) de las cuevas por categorías de los individuos ocupantes de las mismas.

Categorías de los individuos ocupantes	N	Localización	Dimensiones del Túnel (cm)					Dimensiones de la Cámara (cm)				Largo total cueva (cm)
			Largo	Ancho	Alto	Grosor Techo	Circunferencia a Vegetación	Largo	Ancho	Profundidad	Grosor Techo	
Hembras adultas	19	Esteros y lagunas. Áreas de nidificación	327,6 (245,8)	69,4 (18)	54,2 (18,3)	38,1 (16,2)	43,8 (34,5)	393,7 (241,5)	285,5 (125,7)	77,5 (31,2)	52,7 (16,2)	707,4 (290)
Machos adultos	3	Esteros y lagunas.	669 (221,7)	94,3 (7,4)	72,7 (12,4)	60 (6,24)	41 (7)	394,7 (7,98)	308,3 (16,2)	118,7 (11,7)	85,7 (8,3)	1063,7 (220,9)
Juveniles	13	Esteros, lagunas y cayos	57,6 (42)	28,3 (11,5)	22,8 (9,4)	28 (11)	47 (23,7)	88,5 (42,7)	83 (28,2)	34,4 (13,3)	36 (10,8)	148,1 (69,5)

3.3.1 Hábitat de localización

Las cuevas de los adultos se encontraron en esteros o en orillas de lagunas muy profundas; se consideraban cuevas pertenecientes a hembras las localizadas en el entorno de las áreas de nidos, y cuevas de machos las localizadas aguas arriba desde la costa y relacionadas con ejemplares que se vieron formando harenes o en alguna

actividad relacionada con este evento. Las cuevas de los juveniles se encontraron en esteros y en lagunas y cayos (Tabla 3.1).

El mangle predominante bajo el que se construyen las cuevas es el mangle prieto (*Avicennia germinans*), seguido del patabán, (*Laguncularia recemosa*). El mangle rojo (*Rhizophora mangle*) fue el menos frecuente en las cuevas. Otras observaciones en el área de dunas de arena (áreas de nidificación) mostraron que ocasionalmente es posible encontrar cuevas debajo de las raíces de yana (*Conocarpus erecta*).

3.3.2 Estructura y dimensiones de una cueva

Las 35 cuevas localizadas presentan una estructura que consta de un túnel de entrada, con una boca de entrada de forma ovalada, y la cámara propiamente dicha, con un techo y una profundidad definida. La labor de excavación y construcción origina un dique asociado a la cueva. Las cuevas pueden alcanzar varios metros de largo, y se ha comprobado que las dimensiones de los atributos de la estructura varían de acuerdo a las características de sus ocupantes, siendo las de los machos las de mayores dimensiones (Tabla 3.1). En la Tabla 3.2. se muestran los tamaños máximos y mínimos para cuevas de individuos adultos.

Tabla 3.2. Largo máximo y mínimo (cm) del túnel, la cámara y el total total de cuevas de animales adultos encontradas en esteros (N=22).

Dimensiones	Túnel	Cámara	Total
Largo máximo	896	421	1317
Largo mínimo	160	146	306

A continuación veremos las características de los elementos estructurales de la cueva:

- El túnel se localiza bajo un mangle de cualquier especie conectado a una vía de agua, cuya entrada puede ser visible o no dependiendo del sitio y nivel de marea. Las cuevas pueden tener más de un túnel.

- La cámara es lo suficientemente grande para permitir al animal que la ocupa virar y salir de ella; constituye la parte fundamental, donde el animal se oculta y se

acomoda, y resulta ser el lugar que requiere de cierta selección del *habitat* para su construcción. Esta caverna final se agranda cada día en todas sus direcciones por el movimiento de su ocupante. En algunas ocasiones las cuevas no tienen la cámara muy amplia, ya que el animal no necesita virar para salir de ella: son los casos en que la cueva presenta más de un túnel. Es el caso de las cuevas localizadas en los cayos dentro de las lagunas y que son de mangle prieto (*Avicennia germinans*); en la Figura 3.1 podemos observar un ejemplo de estas cuevas.

El túnel puede derrumbarse (Figura 3.2), y en ese caso el animal puede continuar ocupando la cueva; sin embargo, si la cámara se destruye el animal tendrá que hacer una nueva, bien a continuación de esta (Figura 3.3), bien en otro sitio distinto.

- La boca de la cueva debe ser lo suficiente espaciosa para que el animal pueda impulsarse y entrar en ella rápidamente. En los esteros la boca está visible o no según el estado de la marea; a menudo puede verse en ella a los animales (con la cabeza hacia afuera). En general resulta difícil observar la boca por estar cubierta de agua. En la Figura 3.4 se aprecia la entrada de la cueva número 3 del área de Jobabito, con marea más baja de lo habitual. En esteros profundos, la entrada puede estar muy por debajo del nivel mínimo de marea. En las lagunas con entradas a cuevas situadas bajo los neumatóforos, muy pocas veces se logra ver descubierta totalmente la entrada. Algo similar ocurre con las cuevas localizadas en la periferia de las áreas de nidificación: en ellas, a pesar de estar en aguas muy someras, la hembra excava y profundiza el área que bordea la entrada, haciendo difícil ver el orificio de entrada del túnel. No obstante, este se puede deducir por el corte del terreno, por verse parcialmente o por el dique que se forma cerca de la entrada debido a la acumulación de la arena extraída durante su construcción o reconstrucción. El dique es más visible cuando la cueva ha sido construida más profunda que el nivel del suelo de la laguna, y entonces queda el agua represada por el material extraído durante su construcción (Figura 3.4). Hay cuevas con entradas por tierra firme, aparte de la entrada por el cuerpo de agua. Por regla general, estos casos están ligados al derrumbe de una porción del túnel que comunica con la cámara, que el animal limpia de nuevo utilizando entonces las dos vías de entrada a su guarida. Es posible localizar cuevas con más de una boca.

- El techo normalmente está por encima del nivel máximo de marea para que se forme una cámara de aire que le permita al animal respirar. Es por ello por lo que se cree que existen cuevas con túneles muy largos, buscando un sitio alto que no cubra la marea. Las cuevas normalmente están cubiertas por los neumatóforos del mangle prieto; este sistema radicular es el que sostiene la estructura de la caverna para que no se derrumbe. Muchas veces este techo se encuentra perforado por la acción de su ocupante y los agentes erosivos.

- La profundidad de la cueva puede estar determinada por el nivel freático; la cueva se nutre de agua tanto de este como del cuerpo de agua a que está conectada. Se asume que esto contribuye a mantener una temperatura propicia para la termorregulación del ocupante.

A continuación se describe una cueva en el estero Jobabito (Cueva 3, Figura 3.1) con el túnel excavado bajo el mangle rojo. Localizada en el estero, a 33,4 m del inicio de la duna, se trata de una cueva ocupada por un animal cuya huella mide 22,5 cm (254 cm estimado de largo de cuerpo total). Su entrada fue construida bajo mangle rojo de raíces aéreas no muy grandes, en la pared de un estero de 180 cm de profundidad. El perímetro del tronco del mangle bajo el que se localiza la entrada era de 56 cm, y la boca de entrada se observaba en la parte superior con la marea baja.

Túnel: 879 cm de largo. Dimensiones de la boca: 60 cm de ancho x 38 cm de alto; 36 cm de grosor del techo. El túnel está excavado bajo una franja de mangle rojo espeso, aunque no muy ancha. Una parte del techo del túnel, 383 cm, se derrumbó, pero continúa durante 120 cm más hasta alcanzar el área de neumatóforos de mangle prieto. A una altura que no cubre la marea aparece la cámara. **Cámara:** 280 cm de ancho x 404 cm de largo, y 93 cm de profundidad. El techo, de 57 cm de grosor, se encuentra cubierto por neumatóforos. **Largo total de la cueva:** 1283 cm.



Figura 3.1. Cuevas localizadas en los cayos de mangle prieto, (*Avicennia germinans*), en la Laguna Jobabito.



Figura 3.2. Cueva derrumbada en Salinas, donde se aprecia la estructura: túnel y cámara.



Figura 3.3. Cueva localizada en la laguna de Salinas. Se observa que la cámara ha sido reconstruida en dos ocasiones por haberse derrumbado. En estos casos, las antiguas cámaras hacen función de túnel.



Figura 3.4. Cueva en estero Jobabito bajo mangle rojo. Se aprecia el túnel derrumbado, la entrada por tierra firme y el dique. Se observa la marea sumamente baja (véase el nivel normal del agua marcado en las raíces del mangle).

3.3.3 Conducta de construcción de cuevas

Construir una cueva no es nada sencillo para los cocodrilos. Se auxilian de su hocico, patas delanteras, traseras y su cuerpo, incluyendo la cola. Arañan la tierra con las uñas de sus manos, golpean con su hocico, hasta que logran cierta profundidad en la excavación; entonces todo su cuerpo trabaja, entran y retroceden con su cuerpo en el incipiente túnel. Cada vez que entran desplazan el agua, y con ella sale el material removido. Al lograr penetrar más agitan su cuerpo y sobre todo su cola, provocando desprendimiento del terreno y movimiento de entrada y salida del agua, que se encarga de limpiar la cueva del material extraído. Este material se va depositando cerca de la entrada, y en los lugares someros se ve formando una especie de dique o barrera. La circulación de agua en una cueva se observa al más pequeño movimiento dentro de ella; de hecho, si con una barra de madera se penetra en el túnel o la cámara, el movimiento del agua se observa de inmediato. Una de las formas que tenemos de saber cuándo una cueva está habitada es observando si el agua se agita dentro de la boca de la cueva y si está turbia, lo que indica movimiento de su ocupante. Acciones similares en la construcción de cuevas han sido observadas por Thorbjarnarson (com. pers.). La construcción de la caverna se consigue con un comportamiento similar, pero aquí el movimiento es mucho mayor. El agua entra y sale con mayor frecuencia y fuerza, y al parecer el trabajo de la cola es mucho mayor (Figura 3.5).

3.3.4 Tipos de cuevas.

Se detectaron distintos tipos de cuevas, atendiendo al uso que le da su inquilino:

Cuevas estacionales: Se trata de guaridas que se realizan y utilizan en sitios donde el individuo acude en ciertos períodos del año. El mejor ejemplo lo constituyen las cuevas construidas por hembras próximas a desovar en las dunas, bordeadas por lagunas o saladares. Estos cuerpos de agua tienen una profundidad entre 20 y 35 cm (aunque pueden quedar prácticamente secos en épocas del año que coinciden con el periodo reproductivo) y un suelo cubierto por un fango blando. Anualmente este tipo de refugio se construye o reconstruye durante el evento de puesta y eclosión. La aparición de nuevas cuevas puede estar asociada al nivel de agua de las lagunas o saladares.

La cueva es utilizada por la madre para mantenerse cerca del área de puesta cuando se acerca el momento de desovar, o para estar próxima al nido que está a punto de eclosionar. Una vez ocurrida la eclosión llevan sus crías al amparo de la cueva, donde están protegidas de los depredadores, lluvias torrenciales cuyas aguas pueden arrastrarlas y las altas temperaturas de las lagunas y saladares.

En las áreas de nidificación de Jobabito y Salinas estas cuevas están construidas sobre el borde del área de nidos, cuya composición es arena gruesa de concha. Estas áreas de nidificación están limitadas por saladares o lagunas someras. En años en que se combinan factores climáticos (ausencia de lluvias, vientos del norte o este y mareas bajas) que no permiten que las lagunas y saladares se nutran de agua, sobretodo en el momento de la eclosión, la necesidad de mantenerse protegidas y de tener un sitio cercano con agua para albergar sus crías recién salidas del nido estimula la construcción de cuevas por parte de las hembras (Figura 3.6). Esto se observó en los años 1996, 2001 y 2006 en el área de estudio. Por ejemplo, en Salinas, los meses de mayo y junio del año 1996, durante las visitas en días alternos en el periodo de eclosión se encontraban nuevas cuevas en construcción, que se destacaban por la acumulación de la blanca arena extraída de la construcción y depositada en la orilla del saladar adyacente o de la laguna totalmente seca. En esos casos, la hembra profundiza la cueva hasta que el agua comienza a brotar y la inunda. Estas construcciones constituyen, en esos casos, los únicos sitios con agua, por lo que acuden allí para sobrevivir los pequeños peces, cangrejos y otras especies que habitan en la laguna que, de no ser por este trabajo de los cocodrilos, morirían por falta de agua. La cámara de estas cuevas se excava hasta alcanzar el nivel freático, por lo que permanecen llenas de agua todo el año aunque no estén alojando a las reproductoras.

Una vez concluida la puesta o la eclosión, la hembra ocupante abandona la cueva. Esa misma cueva puede ser ocupada por otra reproductora, que la reconstruirá o adaptará a sus necesidades.

Estas cuevas también pueden ser aprovechadas por individuos de pequeña talla que habitan las lagunas y saladares. Por ejemplo, se capturaron 11 juveniles (de entre 80 y 126 cm) en este tipo de cueva en periodos no reproductivos.

Hay cuevas estacionales de hembras reproductoras excavadas en sitios algo alejados de la duna de nidificación y no sobre ellas, como el caso anterior. Ejemplo de estas cuevas se encuentra en el área de nidificación de La Jijira. Aquí las cuevas están excavadas en el suelo arcilloso de las orillas del estero y de lagunas someras, pero estos cuerpos de agua se encuentran a más de 400 m del área de nidificación, separadas por una franja de manglar y por una extensa área abierta de saladar, a través de la cual pueden verse los rastros que dejan las hembras reproductoras en su tránsito cotidiano entre las madrigueras y el área de nidificación. Aunque estas cuevas no están sobre el mismo borde del área de nidificación, presentan las mismas características mencionadas para el caso anterior. En los meses de febrero y marzo (antes del comienzo de la temporada lluviosa y época de bajas mareas), la laguna se mantiene con agua sólo en su canal central, por lo que las cuevas van a estar separadas de ese canal por una extensión de hasta seis metros de suelo que permanece seco, a pesar de lo cual la cueva permanece inundada (Figura 3.7).

En el caso del área de nidificación de Ojo de Agua las cuevas se localizan en las orillas del estero Robalo, que se encuentra separado del área de nidos por más de 600 m. Estas cuevas están excavadas sobre suelo arenoso (las más próximas a la desembocadura) y sobre suelo arcilloso (las que se localizan aguas arriba en el estero), y son visibles o no según el estado de las mareas.

Otro ejemplo de cueva estacional lo constituye la cueva donde la hembra lleva a sus crías al abandonar el área de nidificación, y donde permanece con ellas hasta el momento de abandonarlas para prepararse para el próximo evento reproductivo.

Las cuevas de animales grandes, usadas por muchos años, tienen su caverna interior de varios metros de diámetro, lo que permite al animal situarse en un sitio u otro de la misma (haciendo muy difícil su localización dentro de la cueva). Si es una hembra reproductora, el sitio permite albergar a sus crías cómodamente. En Jijira, en junio del 2003, se tomaron las dimensiones de una cueva ocupada por un animal mayor de 3 m con sus crías. La caverna tenía un diámetro cercano a los 8,90 m; su techo estaba sostenido por los neumatóforos de tres grandes ejemplares de mangle prieto. Esa cueva aún fue ocupada durante el evento reproductivo del año 2006.



Figura 3.5. Cuevas en Salinas: puede observarse el saladar totalmente seco, pero las cuevas mantienen el nivel de agua.



Figura 3.6. Cueva Jijira. Puede verse que aunque el cuerpo de agua está seco la cueva se mantiene inundada (el agua incluso brota por estar excavada hasta alcanzar el nivel freático). El agua cruza sobre el dique.

Cuevas permanentes: Se trata de la madriguera ocupada por un individuo casi todo el año, o incluso varios años. En general, se trata de cuevas de grandes machos (≥ 3 m), que se adueñan de los mejores sitios y los mantienen. Los machos reproductores se identifican por su gran tamaño y hacen sus cuevas en esteros dentro de la ciénaga, con orillas bordeadas por el mangle prieto y, menos frecuentemente, por patabán.

Estas cuevas tienen entre sus características principales:

- Localización a la entrada de un estero profundo (entre 1,5 y 4 m) que desemboca en una laguna o en un estero también profundo que forma un lóbulo, dominio del macho.
- Cámara situada bajo uno o más mangles prietos o patabanes y cubiertas de neumatóforos.
- Entrada bien protegida por troncos o amontonamiento de maderas, muy espaciosa.
- Boca del túnel generalmente por debajo del nivel de marea.
- Áreas ricas en alimento, principalmente peces.

Un ejemplo lo constituye la entrada de la Laguna Garzones, con una cueva ocupada por un macho mayor de 3 m que por más de tres años se ha visto ocupando la misma cueva (este animal presenta cierta deformación encima del hocico que facilitaba su reconocimiento). En ese sitio formaba su harén. Un caso similar se ha visto en la entrada del Estero Verraco.

Pero este tipo de cuevas puede ir asociada a animales de otras edades. Por ejemplo, en el estero Jobabo (a 400 metros de la Estación Biológica) vive un juvenil macho bajo un mangle prieto que ha sido recapturado durante tres años consecutivos (visible con facilidad por ser relativamente manso), por lo que se trata de una cueva permanente.

Asimismo, en otra localización de Jobabito (boca de la laguna de la rama derecha de Jobabito) se capturó un juvenil en dos años consecutivos (que ocupaba la misma cueva, por tanto una cueva permanente).

Cuevas de animales en crecimiento y desarrollo: juveniles y subadultos: Este tipo de cueva se localiza en lagunas o complejos de lagunas conectadas por veneros o pequeños

esteros. En estos últimos se localizan las cuevas de los mayores animales de esta categoría. Suelen estar enlazadas a estuarios o esteros mayores, por lo que pueden sufrir la influencia de las mareas. Son someras, con una profundidad de 20 a 80 cm, siendo la variación de la marea de hasta 50 cm. Estas cuevas pueden estar utilizadas por más de un animal pequeño. Dependiendo de las condiciones, su uso puede ser estacional o permanente por parte de estos juveniles. Están salpicadas por cayuelos de mangle prieto, que van a servir como sitio de nidificación de aves acuáticas y permitir la presencia de peces, jaibas del género *Callinectes*, cangrejos y camarones, para los que constituyen el sitio perfecto para crecer. Todo ello hace que sea un lugar idóneo para el crecimiento y desarrollo de los juveniles.

Tabla 3.3. Media (X), desviación estándar (SD) y coeficiente de variación (CV) de las dimensiones de cuevas de juveniles en dos tipos de *habitat* del Refugio de Fauna "Monte Cabaniguán". Con asterisco se señalan las variables con diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los dos *habitats*.

		Esteros (N =7)			Lagunas y cayos (N =6)		
Dimensiones (cm)		X	SD	CV	X	SD	CV
Largo total del ocupante		136,80*	30,85	22,54	70,00*	44,40	63,43
Túnel	Ancho	30,86	10,10	32,75	25,73	12,32	47,87
	Alto	27,00*	9,29	34,41	17,83*	7,28	40,81
	Longitud	70,57	42,19	59,79	45,50	37,45	82,39
	Grosor del techo	26,71	11,44	42,82	29,50	11,33	38,39
Circunferencia del mangle		54,86	27,06	49,34	39,33	14,44	36,72
Cámara	Longitud	114,28*	32,16	28,14	58,50*	33,52	57,29
	Ancho	86	27,10	31,27	81,33	29,38	36,12
	Profundidad	34,42	12,47	36,23	34,33	14,30	41,67
	Grosor del techo	37,50	8,04	21,45	35,33	13,02	36,84
Longitud total de la cueva		184*	63,12	34,14*	104,00*	40,52	38,96*
Profundidad cuerpo de agua		146,71*	22,06	15,04*	36,50*	8,24	22,57*

Entre las cuevas de este tipo localizadas en lagunas y sus cayos y las localizadas en los esteros que las comunican hay diferencias notables: los individuos localizados en cuevas de esteros son de mayor tamaño que los de las lagunas con cayos (Tabla 3.3), y esta diferencia se refleja también en las dimensiones de las cuevas, con el alto del túnel, la longitud de la cámara, el tamaño total de la cueva y la profundidad del cuerpo de agua mayores en los esteros (Tabla 3.3). La variabilidad de las dimensiones tendió a ser menor (excepto para el grosor del techo del túnel y circunferencia del mangle) en las cuevas de esteros, pero las diferencias fueron solo estadísticamente significativas para la profundidad del cuerpo de agua y la longitud total (Tabla 3.3).

Tabla 3.4. Relación de los factores de carga en un análisis de componentes principales, con las 12 variables estructurales de las cuevas encontradas en esteros y en lagunas y cayos.

Variables		Factor I	Factor II
Profundidad del cuerpo de agua		-0,648	0,296
Túnel	Ancho	-0,777	-0,406
	Alto	-0,829*	-0,413
	Largo	-0,223	0,855
	Grosor del techo	0,478	0,248
Circunferencia mangle		-0,489	-0,561
Cámara	Largo	-0,766*	0,361
	Ancho	-0,592	-0,011
	Profundidad	-0,533	0,062
	Grosor del techo	-0,492	-0,127
Longitud total de la cueva		-0,627	0,752*
Largo total del ocupante		-0,928*	-0,048
Autovalor		4,95	2,25
% total		41,24	18,74
% acumulada		41,24	59,98

Por sus características, estas lagunas y los esteros que las conectan alcanzan temperaturas muy altas, cercanas a los 40o C en los meses de junio a septiembre, y ocasionalmente las primeras quedan prácticamente secas en mareas bajas. Sin embargo, durante los meses de invierno, el aire frío y fuerte del norte hace sentir la temperatura muy baja a los animales. Las cuevas que construyen protegen al cocodrilo juvenil de todos estos fenómenos extremos.

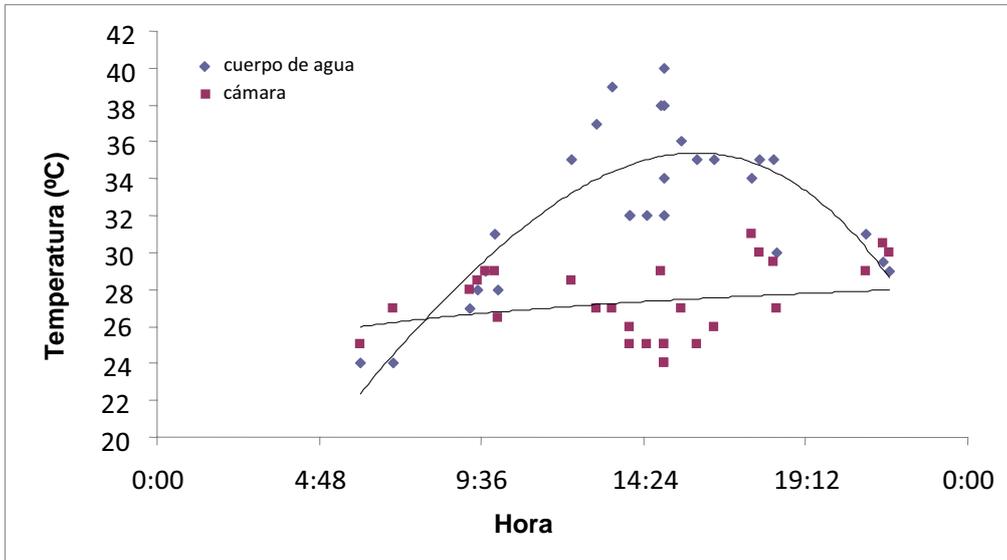
El análisis de componentes principales para las 12 variables que caracterizan las cuevas presentadas en la Tabla 3.3 proporciona dos factores (Tabla 3.4): el Factor I separa las cuevas de los esteros de las de las lagunas y cayos; en este primer componente, el tamaño del ocupante posee el mayor factor de carga y las dimensiones más fuertes asociadas a dicho tamaño fueron la altura del túnel y la longitud de la cámara (Tabla 3.4). El Factor II separa las cuevas sobre la base de la longitud total de la cueva (Tabla 3.4). Ambos factores explican el 60% de la variación.

3.3.5. Abundancia relativa de los tres tipos de cuevas utilizadas por el cocodrilo americano en el área de estudio.

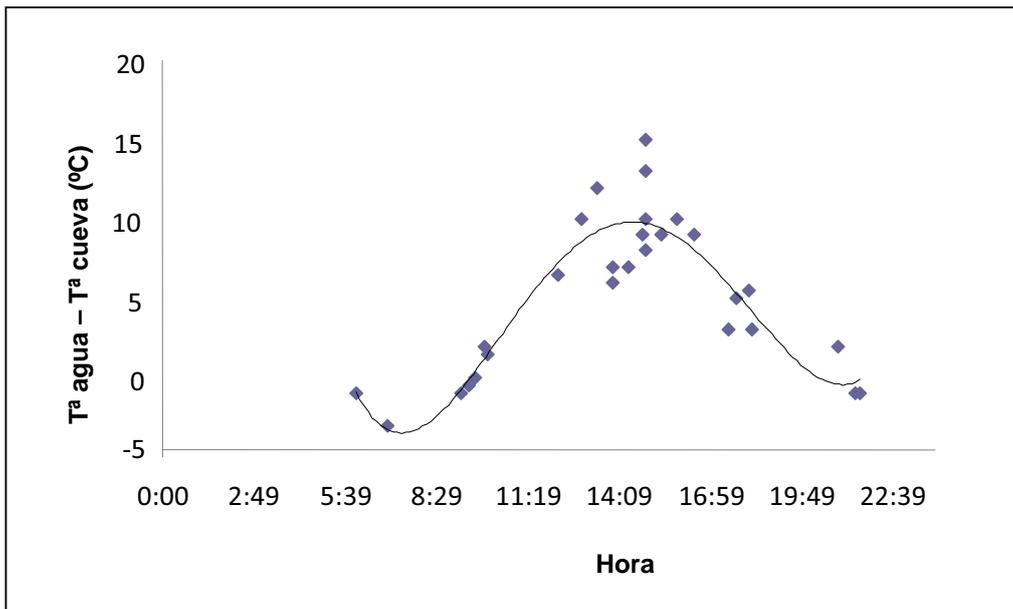
De forma general, las cuevas más abundantes son las de crecimiento y desarrollo de juveniles, seguidas de las cuevas permanentes, utilizadas por los machos adultos, y de las cuevas estacionales, utilizadas por las hembras adultas (Tabla 3.5). Las excepciones a esta observación se explican por los efectos de la localidad, la especie de mangle bajo la cual se hace el refugio y el *habitat* donde se encuentra la cueva (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Abundancia relativa (nº cuevas/100m) de los tres tipos de cuevas utilizadas por el cocodrilo americano en RFMC. Se señala la localidad dentro del área en que se encontró la cueva, el año, la especie de mangle predominante y el tipo de habitat de localización. Con un asterisco se indican los casos que se desvían del patrón general.

Tipo de cuevas	Localidad	Año	Mangle	Habitat	Abundancia relativa (nºcuevas/100m)
Crecimiento y desarrollo	Jobabito	2002	<i>Avicennia</i>	Estero	43,0
	Jobabito	2003	<i>Avicennia</i>	Laguna	44,5
	Jobabito	2005	<i>Avicennia</i>	Estero	39,5
	Jobabito	2005	<i>Rhizophora</i>	Estero	0,1*
	Coquitos	2006	<i>Avicennia y Rhizophora</i>	Estero	0,8*
Permanente	Jobabito	2005	<i>Avicennia</i>	Estero	0,5
	Coquitos	2006	<i>Avicennia</i>	Estero	0,2
	Verraco	2006	<i>Avicennia</i>	Estero	5,6
	Verraco	2006	<i>Laguncularia</i>	Estero	2,0
	Tunitas	2006	<i>Avicennia</i>	Estero	22,7*
Estacional	Jijira	2006	<i>Avicennia y Laguncularia</i>	Área de nidificación (Duna)	1,5
	Salinas	2006	<i>Avicennia</i>	Área de nidificación (Duna)	1,8
	Jobabito	2006	<i>Laguncularia</i>	Área de nidificación (Duna)	4,0
	Jobabito	2006	<i>Avicennia</i>	Área de nidificación (Duna)	2,7
	Robalos	2006	<i>Avicennia</i>	Área de nidificación (Duna)	3,0



(a)



(b)

Figura 3.7. Temperatura de la cámara y el cuerpo de agua (a) y diferencia entre ambos parámetros (b) en cuevas localizadas en lagunas, esteros y saladares asociada a playas de nidificación. Se indica la hora en que se tomó la medida (N=28).

□

3.3.6. Características térmicas de las cuevas

La temperatura del agua en la cámara de la cueva se mantiene en torno a los 28°C, con mínimas variaciones a lo largo de 24 horas, mientras que la temperatura del cuerpo de agua exterior más próximo a la cueva mostró variaciones entre los 24°C y los 40°C (Figura 3.7a). Por lo tanto, la diferencia de temperatura entre cuerpo de agua y cámara puede ser hasta de 16°C en las horas más cálidas del día (Figura 3.7b). Estas propiedades térmicas de las cuevas tienen importantes implicaciones para la termorregulación de los individuos.

3.4. Discusión

La construcción y el uso de las cuevas por *C. acutus* ha sido reportado en todo su rango de distribución, tal y como indica Thorbjarnarson (1989) en su trabajo de recopilación: Florida (Hornaday, 1904; Dimock y Dimock, 1908; Ogden, 1979), México (Álvarez del Toro, 1974; Casas y Guzmán, 1970), Honduras (Schmidt, 1924), Nicaragua (Camacho, 1983), Colombia (Meden, 1981), Venezuela (Donoso Barros, 1966), Jamaica (L. Garrick, com. pers.), Haití y República Dominicana (Thorbjarnarson, 1989). En Cuba, Varona (1987) aborda el tema explicando someramente las características de las cuevas. A pesar de estas referencias, la funcionalidad de las cuevas en la actividad del cocodrilo no se ha clarificado, justificando el objetivo de este trabajo. A continuación se discuten algunos de los aspectos que proporcionan los resultados de este trabajo sobre las cuevas.

Hábitat óptimo para las cuevas

No se conocen verdaderamente los factores que determinan los lugares para la construcción de cuevas. Platt (2000) comenta que Álvarez del Toro (1974) hacía referencia a que las cuevas de *C. moreletii* se localizan entre raíces de árboles, y que una asociación similar ha sido notada, además de en *C. acutus*, en otras especies. Las raíces de los árboles posiblemente brindan soporte estructural y estabilizan los túneles y cámaras.

Las lagunas o esteros que presentan orillas pobladas por mangle prieto (*Avicennia germinans*), y con sitios cercanos a la orilla de cierta altura que no cubra el nivel de marea, son las que tienen las mejores condiciones para la construcción de cuevas para animales de cualquier talla, ya que los neumatóforos constituyen un excelente sostén para evitar el derrumbe de la cueva. Les sigue las que se localizan debajo de patabanes (*Laguncularia recemosa*). El patabán resulta óptimo para la construcción de cuevas y los adultos las tienen dentro de sus preferencias, pero se trata de un árbol que no se localiza con igual frecuencia que el mangle prieto a la orilla de los esteros. Ocasionalmente se encuentra una cueva de un adulto con su entrada excavada bajo un mangle rojo (*Rhizophora mangle*); en estos casos, este tiene que tener los zancos separados o cortos, pues de no ser así, la entrada queda muy por debajo del nivel normal de agua y van cavando hacia arriba buscando el nivel de marea (McIlhenny, 1935; Chu-Chien, 1982; Varona, 1987; Chen *et al.*, 1990).

Existen esteros y lagunas u otros cuerpos de agua en que el número de cocodrilos es mucho mayor que el número de cuevas localizadas (Platt, 2000). Se piensa que la causa es la falta del sitio idóneo para la construcción y de una altura de orilla y vegetación apropiada que permita que la cámara cumpla con su función.

La cueva puede localizarse en distintos tipos de suelo. Varona (1987) solo las reporta para suelos arcillosos. El tipo de suelo parece ser importante, siendo las madrigueras construidas con mayor frecuencia en arcilla pesada que en arena (McIlhenny, 1935; Thorbjarnarson, 1989).

La cámara es la parte fundamental de la cueva, y puede construirse tanto sobre bancos de arena, tierra, turba o cualquier otro material, siempre que este cubierto y sostenido por material vegetal que la soporta, principalmente los neumatóforos del mangle prieto. Esto coincide con lo planteado por Medem (1981). En la cámara el animal puede descansar, termorregular (Thorbjarnarson, 1989), protegerse de sus depredadores, (McIlhenny, 1935; Pooley, 1969), mantenerse cerca de su nido, y todo ello con agua suficiente en caso de estar secos los cuerpos de agua que rodean las áreas de nidificación. Además, la cueva supone tener un sitio inicial donde trasladar las crías hasta recuperarse del esfuerzo de salir del huevo, cazar sus primeras presas (en ellas se concentran pequeños peces y cangrejos), protegerse de las altas temperaturas que

alcanzan los cuerpos de agua durante el día y ganar calor con las bajas temperaturas nocturnas. En el techo pueden encontrarse pequeños orificios hechos por el animal y ampliados por la erosión, que se asume permiten la entrada de aire (Chu-Chien, 1982; Varona, 1987).

Dimensiones, tipos de cuevas y su abundancia relativa

El análisis de las variables sobre dimensiones de las cuevas de crecimiento y desarrollo muestra que existe selección de la localización para la construcción de cuevas según la talla del animal: mientras mayor sea este, mayor será el área que ocupará su cueva.

Los animales mayores tienden a construir sus madrigueras o cuevas en los esteros; la principal causa es la disponibilidad de sitios idóneos para la construcción de las mismas por la altura del sustrato, vegetación propicia para sostener la cámara y profundidad del cuerpo de agua (que le permite camuflarse y escapar más fácilmente de sus rivales). Los individuos más pequeños necesitan estas condiciones, pero en un pequeño espacio. Las cuevas localizadas a orillas de lagunas o en sus cayos por lo general presentan pocos cm de profundidad. Estas lagunas poseen la parte más profunda en su canal, que está casi siempre retirado de las orillas y de los cayos. Por ello, en las mareas bajas, los animales para alcanzar su cueva tienen que desplazarse por escasos centímetros de agua. Esto para un animal pequeño no es difícil, pero para un animal de talla mayor es una dificultad. Las orillas de lagunas y sus cayos están solo unos pocos cm sobre el nivel máximo de marea y cuentan con una pequeña franja de mangle al que le sucede una zona pantanosa que permanece generalmente seca o con escaso nivel de agua. Estos sitios pueden resultar suficientes para que los pequeños animales tengan sus cuevas, pero insuficientes para los de tallas mayores.

Cuando las mareas son muy bajas o muy altas los pequeños se refugian dentro de los parches de mangles, aprovechando sus oquedades, troncos y ramas caídas, raíces, etc. que les proporcionan condiciones que se acercan a las brindadas por las cuevas.

La profundidad de la cueva (cámara) la determinará generalmente el nivel freático: debe nutrirse de agua tanto de este como del cuerpo de agua en cuya orilla ha sido excavada.

Los resultados sobre las dimensiones de las cuevas muestran que la altura del túnel, su longitud y el largo de la cámara varían con el tamaño del ocupante. Además, los casos

en que el tamaño del individuo es muy diferente al de la cueva pueden indicar la ocupación de una cueva abandonada.

Los tipos de cuevas se asocian a juveniles, hembras reproductoras y machos adultos. De forma general, las cuevas más abundantes son las de crecimiento y desarrollo de juveniles, seguidas de las cuevas permanentes, utilizadas por los machos adultos. Las cuevas de las hembras adultas no son consideradas permanentes por migrar a los sitios donde anidan; ellas custodian el nido durante el periodo reproductivo y se trasladan luego a las lagunas o esteros donde cuidan de la prole por algún tiempo. Cuando culmina la eclosión y las hembras remontan los esteros con sus crías, las llevan a una cueva donde permanecen con ellas hasta llegada la hora de abandonarlas.

Respecto a la abundancia relativa de los tipos de cuevas, en el caso de las cuevas de crecimiento y desarrollo de juveniles las observaciones muestran dos casos con una abundancia de estas cuevas notablemente menor:

1- Para las cuevas de crecimiento de juveniles en Jobabito, año 2005, los datos indican una abundancia relativa extremadamente baja cuando la especie de mangle predominante es el mangle rojo. Esta observación sorprende, porque parte de este estero se encuentra relativamente cerca de lagunas que son los sitios preferidos por los animales jóvenes para su desarrollo, donde suelen ser abundantes las cuevas de crecimiento, tal y como indican los datos. Las márgenes del estero están pobladas de mangle rojo. Las escasas observaciones de cuevas en este mangle sugieren que sólo deben ser utilizados cuando hay escasez de sitios con mangle prieto para construir las cuevas. Cuando el mangle rojo se localiza de forma continua en al orilla de un estero o laguna, sus raíces forman una barrera que dificulta y a veces impide la construcción de cuevas. Además, sus orillas están cortadas a pico, y carecen de abundancia de pendientes suaves, lo que dificulta la subida de los animales para solearse y calentarse cuando lo necesitan. Ocasionalmente, los juveniles logran construir cuevas aprovechando algún espacio entre raíces, teniendo siempre un sitio donde puedan tomar el sol. Este parece ser el caso del año 2005 en Jobabito.

2- En el caso de Coquitos 2006, la abundancia relativa de las cuevas de crecimiento se mantiene baja a pesar de tener sus orillas con abundante mangle prieto y orillas con pendientes suaves. Pero sus orillas no tienen altitud suficiente, por lo que son

anegadas por las mareas. Este fenómeno se mantiene en la actualidad; es el caso de la rama del estero que llega a la duna Salinas. En general, solamente se localizan algunas cuevas pertenecientes a crías o juveniles que, por diferentes causas, se han quedado sin la compañía de la madre en sus primeros días de vida. De estos, algunos logran alcanzar pronto las lagunas o veneros con condiciones necesarias para buscar lo que les falta en este sitio, abundante comida y protección. Otros se mantienen aquí por un periodo relativamente largo hasta que alcanzan la laguna. A estos pertenecen las cuevas localizadas en lugares puntuales. Como el número es pequeño, la comida es suficiente.



Figura 3.8. Vista de "Estero cocodrilo". Véase el ancho del estero provocado por la caída del mangle a causa de las cuevas y los agentes erosivos.

En el caso de las cuevas permanentes construidas por los machos adultos, se observa que Estero Las Tunitas ofrece una abundancia relativa notable respecto a las otras cuevas. Estero Tunitas presenta condiciones únicas dentro de la ciénaga para los adultos: el estero tiene profundidad (lo que proporciona sitios propicios para grandes cuevas), abundante alimento todo el año y orillas altas que no se inundan. En esta laguna se desarrollan juveniles de mojarra, tilapia y jaibas, por lo que la pesca arroja buenos resultados todo el año. Presenta una amplia y rica laguna en cada uno de sus extremos, y una de ellas presenta una vía de agua que se remonta hasta la parte más profunda, llegando a las lagunas ocasionalmente dulces donde se derrama el Río

Jobabo. Además, se comunica con el Estero Birama, la laguna Birama, la laguna Hoja de Maíz y otros cauces interiores que enlazan este complejo estuarino, proporcionando sitios donde los adultos, sobretodo hembras, tienen sus predios de engorde para prepararse para la reproducción. De esta forma, el estero constituye la vía por donde bajan las hembras preparadas para el evento reproductivo, por lo que la presencia de machos origina que este sea el sitio donde más harenes se forman, pasando las cuevas a ser construidas y ocupadas por las hembras que van a formar parte de los harenes.

En el caso de las cuevas estacionales, los datos muestran ligeras diferencias entre Jijira y Salinas con respecto a Jobabito y Robalos. Jijira es un área en que el número de hembras que anidan es menor, comparada con Salinas y Jobabito, y los sitios apropiados para cuevas están distantes de la duna: solo en una pequeña porción de estero y somera laguna se localizan algunas cuevas relativamente cercanas y no excavadas sobre la duna de nidificación. En Salina, el número de hembras reproductoras es grande, pero las vías de agua que la rodea son lagunas muy someras o saladares, y los sitios donde construir cuevas son escasos, por lo que muchas hembras tienen que mantenerse en los esteros algo alejados de la duna y desde allí realizar sus visitas a la misma, y regresar incluso en el momento de la eclosión. Al asistir a sus crías parten con ellos aguas arriba. Jobabito es un área donde el número de hembras que anidan es muy grande, pero cuenta con un estero que lo bordea con condiciones favorables para la construcción de cuevas, y el saladar que lo bordea por su otro extremo también permite la construcción de cuevas.

El Estero Robalos está en uno de los bordes del área Ojo de Agua; es el único sitio apropiado para la docena de hembras que anida. Al ser un estero corto las cuevas están más concentradas.

La cueva estacional se construye sobre la duna o muy cercana a ella por constituir estas el área de anidación. Con la cueva se custodia el sitio escogido para cuidar el nido durante la incubación, estar presente en el momento de la eclosión y tener donde concentrar las crías en las primeras horas o días después del nacimiento sin el peligro de que el sitio sea usurpado por otra hembra. Las hembras dominantes son siempre las primeras en ocupar estas cuevas. Por la escasez de sitios idóneos para la construcción de este tipo de cueva, se reconstruyen las mismas todos los años en el periodo reproductivo.

Las cuevas de este tipo son abundantes relativamente bajo el patabán, porque las dunas son sitios elevados, que es el idóneo para el desarrollo de esta especie vegetal. No es común en sitios que se inundan frecuentemente y por periodos largos, como es el caso de los mangles prieto y rojo.

La abundancia relativa de cuevas en juveniles es mayor que en adultos, como también lo es el número de individuos en estas categorías. La población de cocodrilos tiene forma piramidal: mientras más cerca de la base los animales son más pequeños y mayor es su número. Otra causa es también que los juveniles son mucho más gregarios y los adultos más territoriales: mientras aumenta la dominancia aumenta la lejanía entre cuevas.

Esta abundancia relativa también está determinada por los efectos de la localidad. Por ejemplo, en Jobabito hay lagunas y esteros localizados en el interior, con aguas someras, lugar donde se concentran los juveniles para crecer (por su *habitat* rico en alimentos y vegetación idónea para construir sus cuevas), y por el que solo cruzan los adultos en el momento de alcanzar las área de puesta. Está también el caso de Tunitas, donde mayormente vamos a encontrar adultos en el momento en que están en formación los harenes, por lo que las cuevas van a estar ocupadas por ellos (podemos encontrar subadultos y juveniles pero que no son abierto no puede construirse cuevas de este tipo).

Valor de supervivencia de las cuevas para las crías

Cuando culmina la eclosión y las dueños de cuevas, sino espectadores que estuvieran aprendiendo la formación de los harenes...). Este sitio presenta la vegetación requerida y una abundancia de alimentos extraordinaria en esta época del año; pasado este periodo baja la abundancia de adultos, al retirarse las hembras a los sitios donde anidan, y las cuevas pueden ser ocupadas con tallas menores de forma oportunista, no permanente.

Las cuevas estacionales están activas solamente en el periodo reproductivo. Se construyen por las hembras que van a realizar la puesta, y su abundancia depende de la vegetación existente en el área, de la dominancia (ya que en algunos casos las dominantes no permiten a las hembras pequeñas ni subir a la duna), de la profundidad de la vía de agua para alcanzar la duna y del acceso (si es mar

hembras remontan los esteros con sus crías, las llevan a una cueva donde permanece con ellas hasta que llegue la hora de abandonarlas. Se supone que habitar una cueva es de suma importancia para las crías durante su primer año de vida por la protección que le brinda. La madre, abandonadas las crías, irá a prepararse para un nuevo evento reproductivo o engordar, para lo que posiblemente habitará una nueva cueva.

Al separarse de la madre, las crías se vuelven secretivas hasta alcanzar una talla superior a los 60 cm, pues son extremadamente vulnerables. La mayoría de ellas perecen en esta etapa (en este periodo encontrarlos es difícil, es la razón por lo que en los resultados de conteos que se realizan esta categoría es muy escasa). Se esconden en pequeños esteros, casi siempre someros, que atraviesan el manglar, y se comunican con los esteros mayores y con las lagunas donde más tarde vivirán. En estos pequeños esteros o veneros, las orillas están pobladas fundamentalmente por el mangle prieto, aunque puede ser también rojo ya que, por su pequeño tamaño, pueden construir cuevas entre los zancos (raíces adventicias) de esta especie de mangle. Estas cuevas construidas en pequeños esteros de difícil acceso, pero con abundante alimento, los va a mantener a salvo.

En la etapa juvenil, ya en lagunas, por regla general construyen sus cuevas en el manglar que puebla las orillas y en pequeños islotes de mangle prieto que salpican las lagunas y los pequeños esteros que enlazan estos cuerpos de agua. Estos parches de mangle están socavados, al igual que los de la orilla, por las cuevas bajo sus raíces. Las excavaciones de los cocodrilos juveniles constituyen una de las razones por lo que es frecuente observar mangles de esta especie volcados y con las raíces al aire al ocurrir pequeñas tempestades.

En las cuevas muestreadas en sitios donde anidan, la diferencia de temperatura del cuerpo de agua, saladar o laguna somera, fue hasta 15°C superior a la de las cámaras de las cuevas durante el día; sin embargo, la cueva mantuvo hasta 3°C menos durante la noche y primeras horas de la mañana, lo que beneficia a la cría (Figura 3.7a). La temperatura de la cámara se mantiene por tanto prácticamente estable, tal y como comentaba Copul-Magaña *et al.*, (2004).

El cocodrilo como ingeniero del ecosistema

La construcción de cuevas por el cocodrilo influye en el nivel hídrico de la ciénaga y modifica la estructura de los cuerpos de agua. En la Figura 3.8 se aprecia cómo los cocodrilos cortan las franjas de mangle, que los agentes erosivos van a encargarse de ampliar, lo que motiva la formación de pequeños cayos de mangle. Estos pequeños parches de mangle en ocasiones crecen, formando pequeños cayos que siguen utilizando los cocodrilos para sus cuevas, pero también sirven de sitio de anidación o descanso para la gran variedad de especies de aves acuáticas que sostiene el área.

La actividad de construcción de cuevas también contribuye a mantener circulando el agua por los estuarios. Estos se cierran por los depósitos de sedimentos, bloqueados por el manglar al desarrollarse y por el derribo de árboles por las tormentas. Solo la actividad del cocodrilo es capaz de mantener el flujo de agua, con lo que beneficia todo el ecosistema. No cabe duda de que el cocodrilo remodela la fisonomía del ecosistema, por lo que se afirma que es el ingeniero del humedal.

3.5. Bibliografía

- Alonso, M., R. Rodríguez, V. Berovides y C. E. Hernández. 2000. Influencia de la geomorfología del *habitat* sobre la nidificación de *Crocodylus acutus* en el Refugio de Fauna Monte de Cabaniguán, Cuba. En: *Crocodilos. Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Pp. 42-58.
- Altman, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behavior*, 49: 227-265.
- Álvarez del Toro, M. 1974. *Los Crocodylia de México*. Mexico D.F.: Instituto Mexicano de Recursos Renovables.
- Brisbin, I.L., Jr., J.M. Benner, L.A. Brandt, R.A. Kennamer y T.M. Murphy. 1992. Long-term population studies of American alligators inhabiting a reservoir: Initial responses to water level drawdown. In: *Crocodyles: Proc. 11th Working Meeting of IUCN/SSC Crocodile Specialist Group*. Pp. 53-67. Gland Switzerland, IUCN Publ. 236 Short Notes.

- Camacho, M. G. 1983. *Notas de los crocodilia en Nicaragua*. Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente.
- Carboneau, D. A. 1987. Nesting ecology of an American alligator population in a freshwater coastal marsh. Masters Thesis, Louisiana State Univ., Baton Rouge.
- Casas, G. A. y M. A. Guzmán. 1970. Estado actual de las investigaciones sobre cocodrilos Mexicanos. Mexico. D.F., Inst. Nac. de Investigaciones Biológico Pesqueras.
- Chen B., W. Chaolin y L. Bacdang. 1990. Observations on the burrow of the Chinese Alligator. In: *Crocodyles: Proc. 11th Working Meeting of IUCN/SSC Crocodile Specialist Group*. P. 4-62. Morges. Switzerland. IUCN Publ.
- Christian, K., B. Green y R. Kennett. 1996. Some physiological consequences of aestivation by freshwater crocodiles, *Crocodylus johnstoni*. *J. Herpetol.* 30: 1-9.
- Chu-Chien, H. 1982. The ecology of the Chinese alligator and changes in its geographical distribution. In: *Crocodyles: Proc. 5th Working Meeting of IUCN/SSC Crocodile Specialist Group*, p. 54-62. Morges, Switzerland, IUCN Publ.
- Copul-Magaña, F., A. Rubio-Delgado, A. Reyes-Juárez y A. de Niz Villaseñor. 2004. Variación de la temperatura en una madriguera de *Crocodylus acutus* (*Crocodylia: Crocodylidae*) en el Estero Boca Negra, Jalisco, México. *Brenesia* 62:91-94.
- Dietz, D. C. y T. C. Hines. 1980. Alligator nesting in north-central Florida. *Copeia* 1980: 249-258.
- Dimock, A. W. y J. Dimock. 1908. *Florida Enchantments*. New York; Outing Pub. Co.
- Donoso Barros, R. 1966. Contribución al conocimiento de los cocodrilos de Venezuela. *Physis* 26:265-274.
- Figueres, S. y P. Gargallo. 2003. Análisis exploratorio de datos. <<http://www.5campus.com/leccues/ald>. Fecha de consulta: diciembre 2006.
- Hagan, J.M., P.C. Smithson, y P.D. Doer. 1983. Behavioral response of the American alligator to freezing weather. *J. Herpetol.* 17: 402-404.
- Hayes-Odum, L.A. y D. Jones. 1993. Effects of drought on American alligators (*Alligator mississippiensis*) in Texas. *Texas J. Sci.* 45: 182-185.

- Hornaday, W. T. 1904. *The American Natural History*. New York: Charles Scribner's Sons.
- Kushlan, J.A. 1974. Observations on the role of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) in the southern Florida wetlands. *Copeia* 1974: 993-996
- McIlhenny, E.A. 1935. *The Alligator's Life History*. Boston, Massachusetts, Christopher Publ. House.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Sur America. En: *Los Crocodylia de Colombia*. Bogota: Ed. Carrera 7a Ltd.
- Ogden, J.C. 1979. American Crocodile. En: *Rare and Endangered Biota of Florida*, Vol. 3, Amphibians and Reptiles. Gainesville; Univ. Presses of Florida.
- Platt, S. G. 2000. Dens and denning behavior of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*). Wildlife Conservation Society, P.O. Box 1620, Phnom Penh, Cambodia.
- Pooley, A.C. 1969. The burrowing behavior of crocodiles. *Lammergeyer* 10: 60-63.
- Rootes, W.L. y R.H. Chabreck. 1993. Reproductive status and movement of adult female alligators. *J. Herpetol.* 27: 121-126.
- Schmidt, K. 1924. Notes on Central American crocodiles. *Field Museum Natural History, Zoological Series* 12:79-92.
- Simmons, G. y L. Ogden. 1998. *Gladesmen: Gator hunters, Moonshiners, and Skiffers*. Gainesville, Florida, University Press of Florida.
- Thorbjarnarson, J.B. 1989. Reproductive Ecology of the American Crocodile, (*Crocodylus acutus*). In: *Crocodiles: their ecology, management, and conservation*, p. 228-258. Hall, P., Ed., Gland, Switzerland, IUCN Publ.
- Varona, L. S. 1987. The Status of *Crocodylus acutus* in Cuba. *Caribbean Journal of Sciences* 23:256-259.
- Walsh, B. 1989. Aestivation in the Australian freshwater crocodile? *Aust. Zool.* 25: 68-70.
- Whitaker, R. y Z. Whitaker. 1984. Reproductive biology of the mugger (*Crocodylus palustris*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 81: 297-316.

Capítulo IV. Conducta alimentaria del cocodrilo americano en el refugio de fauna Monte Cabaniguán

Capítulo 4. Conducta alimentaria del cocodrilo americano en el refugio de fauna Monte Cabaniguán.

4.1. Introducción

La información sobre la alimentación y las técnicas de captura de las presas de los cocodrilos no es extensa, dada la dificultad de obtener observaciones de caza o datos acerca de los contenidos estomacales. Los cocodrilos muestran claras preferencias por las proteínas animales, que cazan con sofisticadas técnicas. Los cocodrilos neonatos y juveniles se alimentan primariamente de invertebrados terrestres y acuáticos (Álvarez del Toro, 1974; Medem, 1981; Thorbjarnarson, 1984, 1988) o de pequeños peces (Álvarez del Toro, 1974; Schmidt, 1924), y tienen una clara preferencia por las presas vivas (Morpurgo *et al.*, 1991). Según la talla aumenta, los cocodrilos van alimentándose crecientemente de grandes vertebrados, y en general los peces son el componente dominante (Álvarez del Toro, 1974; Medem, 1981; Thorbjarnarson, 1984, 1988; Platt *et al.*, 2006, 2007).

Los cocodrilos adultos, aunque son primariamente piscívoros, se alimentan de una variedad de presas. Schmidt (1924) reporta que un cocodrilo de 3 m de longitud total en Honduras contenía el carapacho de una tortuga, los restos de un cocodrilo de 1,2 a 1,5 m y pezuñas de pécari. Junto a dos peces gatos marinos, Medem (1981) encontró fragmentos de caracoles *Pomacea* en el estómago de un cocodrilo americano de 3,17 m, en Colombia. Medem (1981) también menciona haber observado a un cocodrilo comerse una tortuga (*Podocnemis lewyani*). Álvarez del Toro (1974) menciona el problema, antiguamente muy extendido, de los cocodrilos comiéndose el ganado doméstico en México. Casas-Andreu y Barrios quiroz (2003) también reportan para *C. acutus* en México una mayor importancia de los mamíferos entre las presas. Thorbjarnarson (1984, 1988) comenta, basado en una pequeña muestra de cocodrilos adultos en Etang Saumatre (Haití), que los peces (primariamente los Cichlidae) y las aves fueron las presas más comunes de los mismos, aunque también fueron vistos comiendo tortugas y animales domésticos (perros, cabras). Los cocodrilos adultos en Etang Saumatre se observaron frecuentemente en áreas de aguas someras, donde se encontraban concentraciones de cíclidos (*Cichlasoma hatiensis*, *Tilapia mossambica*).

Se observó a los cocodrilos permanecer estacionarios en el fondo, haciendo lances laterales ocasionales a los peces que les pasaban por el lado. Los cocodrilos también se concentraban bajo un dormitorio de garzas durante el período de anidamiento de las aves, ostensiblemente con el propósito de capturar a los pichones que caían de los nidos (Thorbjarnarson, 1984, 1988). Medem (1981) menciona una técnica de pesca, no confirmada, usada por los cocodrilos en Colombia: flotando en la superficie, con la boca parcialmente abierta, el cocodrilo regurgita pequeñas cantidades de comida digerida que atrae a los peces a la vecindad de la boca del cocodrilo, donde éstos son capturados con rápidos lances laterales.

El objetivo de este capítulo es estudiar la alimentación del cocodrilo americano atendiendo a la categoría de los individuos y a la estación, y aportar datos sobre las técnicas de caza observadas en el área de estudio Monte Cabaniguán.

4.2. Materiales y métodos

El estudio sobre la alimentación de individuos adultos se realizó en animales cazados en el año 1980 y en animales atrapados accidentalmente por redes de pesca o encontrados muertos por otras causas durante el periodo de estudio. En el caso de los juveniles y subadultos, los individuos proceden de las capturas y recapturas realizadas en el periodo de estudio. El estudio comprende tanto la estación seca, que ocupa los meses de noviembre a abril, como la estación lluviosa, de mayo a octubre.

El método utilizado para extraer los artículos consumidos por los cocodrilos en los individuos vivos fue el lavado de los estómagos (Figura 4.1). Este método consiste en introducir por la boca una manguera lubricada hasta el estómago del animal, de un grosor adecuado a la talla del individuo. En el otro extremo de la manguera se coloca un embudo por el que se vierte agua hasta que se llene el estómago. Al mismo tiempo se aplica una especie de masaje en el estómago para que se desprenda lo que ha comido. Para el vaciado, se inclina la cabeza y cuerpo del ejemplar a la vez que se va sacando la manguera. El contenido se derrama dentro de un recipiente, se filtra, y se separan y clasifican los artículos que contenía el estómago (Figura 4.2). En los individuos muertos, los contenidos estomacales se sacaron por disección.



Figura 4.1. Método empleado para el lavado de estómagos.



Figura 4.2. Artículos encontrados en un estómago de adulto tras el filtrado de su contenido. Se aprecia el cangrejo marinera, peces pequeños y jaibas.

El análisis de los contenidos estomacales se basa en la frecuencia de aparición de los distintos tipos de presas, y no en el peso o tamaño de las mismas. Por ello, existe un sesgo hacia las presas que duran más tiempo dentro del estómago.

Las pruebas estadísticas utilizadas en el análisis de los datos fueron Análisis de Varianza no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis) para el número de presas por estómagos, Ji cuadrado para los cambios estacionales en el número de presas, y análisis de varianza de clasificación simple para la relación entre tamaño promedio de las presas y clases de tamaño de los cocodrilos.

4.3. Resultados

El número total de estómagos de cocodrilo analizados fue de 386. El total de estómagos de adultos analizados fue de 298. De ellos, sólo 189 contenían algún tipo de presa (63.4%) y los 109 restantes estaban vacíos. En el caso de los juveniles, un total de 88 estómagos fue analizado, de los cuales sólo 58 (65.9%) contenían alguna presa. Los Anexos 1 y 2 muestran el listado completo de individuos juveniles y adultos analizados, respectivamente. El total de estómagos con presencia de presas fue de 247, procedentes tanto de individuos vivos (mediante lavado de estómago) como de individuos muertos (mediante disección; Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Número de estómagos con presas procedentes de lavados o de individuos muertos, y talla de los individuos.

Clase de Tamaño	Lavados	Muertos	Total
> 50 cm.	18	-	18
50-100 cm.	10	-	10
101-250 cm.	63	88	151
251-351 cm.	7	59	66
>351 cm.	-	2	2
Total estómagos	98	149	247

Número de especies de presas

Cuando los estómagos contenían presas, en general contenían una sola especie de presa, tanto en el caso de los adultos como en el de los juveniles (Figura 4.3), que no difirieron en este comportamiento (Kruskal-Wallis test: $H = 0,85$; $p = 0,84$; $N = 247$).

Presas por estación y por edad del cocodrilo

En la Tabla 4.2 se puede observar la relación de presas encontradas en juveniles y adultos en las estaciones seca y lluviosa. En general, los cambios de la dieta cuando se pasa de juvenil a adulto fueron más marcados que los estacionales (Tabla 4.2).

Los contenidos estomacales de los 58 juveniles estudiados mostraron peces (tilapias y mojarras), crustáceos (jaibas, camarones y cangrejos), aves (garzas), huevos de gallinuela del manglar (*Rallus longirostris*) y mamíferos (jutia; Tabla 4.2). Estas presas muestran diferencias en cuanto a su importancia para la dieta. En general, los artículos alimentarios mayormente consumidos por los individuos juveniles y en crecimiento fueron la marinera y el camarón blanco, que representaron más del 30% de los estómagos estudiados. Alrededor del 10% de los estómagos contenían jaibas y garzas. El resto de los artículos se presentaron con una frecuencia menor del 10% (Tabla 4.2).

Este patrón muestra diferencias estacionales. En la estación lluviosa disminuyó la frecuencia de estómagos con camarón blanco (J_i cuadrado=4.22; $P < 0.05$), así como de tilapias, aunque en menor medida. En esa misma estación aumentó la frecuencia de estómagos con marineras, aunque este incremento no fue estadísticamente significativo (J_i cuadrado =0.41; $P > 0.05$), así como de jaibas y huevos de gallinuelas, aunque en menor cuantía. El resto de los artículos no cambiaron su frecuencia marcadamente (Tabla 4.2). Por tanto, las diferencias estacionales dentro de los juveniles indican que para los crustáceos no ocurrió un cambio apreciable de seca a lluvia, lo que es motivado por el cambio estacional del aumento del consumo de cangrejos marineras y su compensación con la disminución en lluvia del consumo de camarones y el aumento de jaibas. El consumo de peces si sufrió una disminución no compensada de seca a lluvia por la disminución del consumo de tilapias.

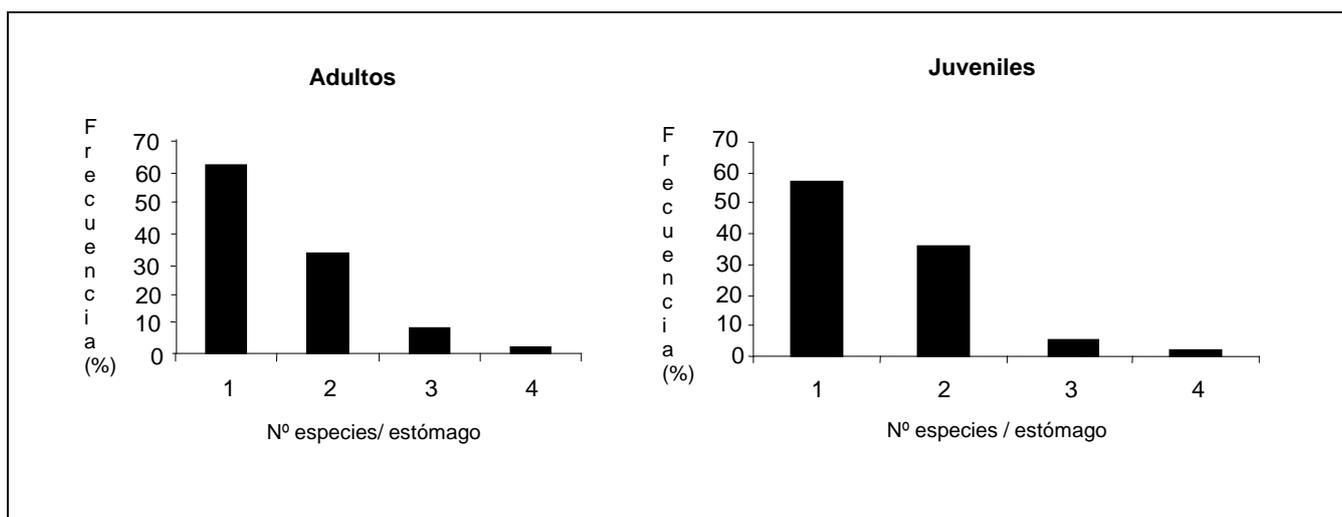


Figura 4.3. Frecuencia del nº de especies encontradas en los estómagos de individuos adultos (N=189 estómagos con presas) y juveniles (N=58 estómagos con presas).

En el caso de los adultos las presas consumidas fueron crustáceos (jaibas y camarones), peces (tilapias y mojarras), aves (garzas, flamencos, marbellas y corúas de mar), reptiles (jicotea) y mamíferos (jutia; Tabla 4.2). Los artículos mayormente consumidos fueron las mojarras (79.89%) seguidas de las jaibas (22.75%) y las garzas (17.46%). El resto de los artículos se presentaron con una frecuencia menor del 10% (Tabla 4.2).

Destaca la ausencia de marineras en los estómagos de los adultos y la presencia de las jicoteas, así como el aumento en la diversidad de aves consumidas (Tabla 4.2). El consumo de camarones decreció apreciablemente con la edad, tanto para la estación seca como para la lluviosa, mientras que el consumo de jaibas y peces, especialmente mojarra, aumenta en los individuos adultos, aunque en el caso de las jaibas solo en la estación seca (Tabla 4.2). El resto de artículos se consume de forma similar a los juveniles.

Los cambios estacionales para los individuos adultos se dieron tanto para crustáceos como para peces. En cuanto a los crustáceos, disminuyen apreciable los camarones y las jaibas cuando se pasa de seca a lluvia; en el caso de los peces, el paso de seca a lluvia implica el aumento de la mojarra y disminución de la tilapia (Tabla 4.2). El resto de los artículos se mantiene sin cambios importantes, si bien no se encontró ningún estómago con jutia en la estación lluviosa (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Relación de presas encontradas en juveniles (N=58) y adultos (N=189) de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) durante las estaciones seca y lluviosa en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán.

ARTÍCULOS ALIMENTARIOS		ESTACIÓN SECA		ESTACIÓN LLUVIOSA		TOTAL	
Nombre común	Nombre científico	N	%	N	%	N	%
Juveniles e individuos en desarrollo							
Mojarra	<i>Gerres cinereus</i>	1	3,30	1	3,60	2	3,40
Tilapia	<i>Tilapia sp.</i>	3	10,0	1	3,60	4	6,90
Jaiba azul	<i>Callinectes sapidus</i>	2	6,70	4	14,30	6	10,30
Camarón blanco	<i>Farfantepaeneus notialis</i>	14	46,70	5	17,80	19	32,80
Cangrejo marinera	<i>Aratus pisonii</i>	19	63,30	20	71,40	39	67,20
Gallinuela (huevos)	<i>Rallus longirostris</i>	0	0,00	4	14,30	4	6,90
Garzas	<i>Egretta, Bubulcus</i>	4	13,30	4	14,30	8	13,80
Jutía conga	<i>Capromys pilorides</i>	2	6,70	1	3,60	3	5,20
Total estómagos		30		28		58	
Adultos							
Jicotea	<i>Pseudeuimis decussata</i>	2	5,40	9	5,92	11	5,82
Mojarra	<i>Gerres cinereus</i>	16	43,24	135	88,80	151	79,89
Tilapia	<i>Tilapia sp</i>	14	37,83	1	0,65	15	7,93
Jaiba azul	<i>Callinectes sadidus</i>	22	59,45	21	13,80	43	22,75
Camarón blanco	<i>Farfantepaeneus notialis</i>	6	16,21	11	7,23	17	8,99
Corúa de mar	<i>Phalacrocarax auritus</i>	0	0	3	1,97	3	1,58
Marbella	<i>Anhinga anhinga</i>	1	2,70	2	1,31	3	1,58
Flamenco	<i>Phoenicopterus ruber</i>	1	2,70	1	0,65	2	1,05
Garzas	<i>Egretta, Bubulcus</i>	5	13,51	28	18,40	33	17,46
Jutía conga	<i>Capromys pilorides</i>	3	8,10	0	0,00	3	1,58
Total estómagos		37		152		189	

La presencia de algunas de las presas en los estómagos de los individuos estuvo relacionada con el tamaño de los individuos, como en el caso de las garzas ($F_{1,56}=10.00$, $p=0.002$) y de las jutías ($F_{1,56}=10.51$, $p=0.002$), que sólo estuvieron presentes en los individuos de mayor tamaño (Tabla 4.3). La presencia del resto de presas no estuvo relacionada con la talla del individuo ($p>0.05$ en todos los casos).

Tabla 4.3. Tamaño (cm) de los individuos en función de la presencia o ausencia de determinados tipos de presa. Se indica el error estándar y los tamaños muestrales.

Presa	Tamaño individuos (cm)	SE	N
<i>Jutías</i>			
Ausencia	94.9	6.57	55
Presencia	188.7	28.16	3
<i>Garzas</i>			
Ausencia	91.6	6.92	50
Presencia	150.6	17.31	8

Conductas de obtención de alimento en neonatos, juveniles y adultos.

Las conductas de obtención de alimento que se han podido observar varían desde más pasivas, como las esperas al acecho, hasta búsquedas activas del alimento, incluyendo algunas estrategias cuyo objetivo es poner en evidencia la presencia de determinadas presas. De esta forma, las conductas de obtención de alimento en el cocodrilo americano muestran una gran plasticidad.

Neonatos

Los cocodrilos recién nacidos pasan parte de sus primeros días de vida sobre las orillas del estero o lagunas, entre las raíces del mangle rojo o prieto. Este *habitat* les permite el camuflaje para evadir con más facilidad a los depredadores y para obtener alimento a partir de la caza al acecho, manteniéndose inmóviles entre las raíces del mangle, ya que aún no tienen la rapidez y precisión requerida para atrapar las presas. Allí es donde capturan sus primeras pequeñas presas.

Los pequeños cangrejos marineras (*Aratus pisonii*) se acercan e incluso tropiezan con ellos, y a la manera de los anólidos, mueven rápidamente la cabeza lateralmente, apresan al cangrejo de un mordisco, lo despedazan al tiempo que lo acomodan, y levantan la cabeza para tragarlo de un bocado. Sin embargo, no fueron encontrados como presas

cangrejos del género *Uca*, muy abundantes en el área. Esto se atribuye a que los animales muestreados se localizaron ciénaga adentro, sitio en que el nivel de marea cubre toda el área, y estos cangrejos necesitan de tierra firme.

Los peces encontrados, como *Gambusia sp*, los capturan como a continuación se describe: En las orillas de esteros y lagunas producto de la acción de las mareas puede darse una gran actividad de peces, cangrejos y de los propios cocodrilos, que coinciden allí. También en zonas que conforman diminutas depresiones, al bajar la marea, queda agua retenida, y en ella pequeños peces. Dentro de estas o a su alrededor puede verse a los neonatos alimentándose. Para obtener el alimento entran a la pequeña charca y se arquean, haciendo un dique con su cuerpo contra la orilla que deja allí atrapados a los peces y camarones, que devora al pasar cerca de sus fauces. Esta especie de “técnica” de pesca es empleada por otras especies de cocodrilianos. Otro método empleado por los animales pequeños es situarse en la línea misma entre agua y tierra. Allí permanecen muy quietos hasta que de repente se desplazan rápidamente. Ello hace que los camarones salten, y los que caen fuera del agua son devorados de inmediato. Esta última observación personal fue realizada durante el horario nocturno.

Juveniles

Si con pocos meses de vida como estrategia se separan para cazar, los animales de mayor talla suelen agruparse para la obtención de alimento. Una de las formas de agruparse es formando un abanico en los sitios (bocas) donde un estero desemboca a otro estero o laguna. Los cocodrilos se sitúan frente a la corriente de marea para atrapar sus presas: peces, jaibas, cangrejos, camarones, etc. que vienen hacia ellos, pues se mueven a favor de la marea. El flujo de marea es significativo; las aguas penetran y salen provocando una corriente constante de agua, y esto es aprovechado por los cocodrilos. Este tipo de comportamiento se hace patente durante los conteos nocturnos y otras actividades que se han realizado a lo largo de los esteros principales y las lagunas, donde se observa una distribución agrupada en que muchos de los grupos se encuentran precisamente en los lugares de confluencia de corrientes. Esto contribuye a la ingestión accidental de material vegetal. La presencia de materia vegetal en los tractos digestivos es común también en el caso del forrajeo en las orillas o aguas someras. Esta conducta ha sido descrita por Thorbjarnarson (1984, 1988) para atrapar insectos no acuáticos, y

fue observada en este estudio para capturar camarones entre el sedimento acumulado en el fondo de las lagunas.

Las jaibas (*C. sapidus*) son consumidas por animales de todas las tallas mayores de 80 cm. Las atrapan entre las algas, el lodo o la arena de lagunas o esteros, entre las raíces del mangle rojo o cuando nadan a favor la corriente. El momento preferido es en la época de muda, cuando el nuevo exoesqueleto de las jaibas todavía no se ha endurecido. Se supone que es el momento más vulnerable de estos artrópodos. Durante esta temporada abundan las observaciones a pleno día de jóvenes cocodrilos que sacan la cabeza del agua para tragar una jaiba de un bocado.

Para la obtención de aves y huevos, los cocodrilos acuden a las colonias de nidificación de estas aves. Por ejemplo, en el caso de las garzas, en las colonias de nidificación coexisten cocodrilos juveniles, subadultos y adultos, y cada rango de talla se mantiene por separado, facilitando la elección del menú. A los pequeños los capturan al caer, mientras que a los más grandes los atrapan de un salto. En el caso de las nidadas de gallinuelas del manglar, *Rallus longirostris*, que hacen su nido a pocos cm de altura, los nidos más bajos sirven de alimento a los cocodrilos.

Otro método para atrapar las aves consiste en mantenerse inmóvil en la orilla de las lagunas, fuera del agua, y esperar a que se acerquen pequeñas aves. En ese caso se desplazan a gran velocidad a la vez que realizan un rápido movimiento o lance lateral con sus fauces. El animal atrapado, muerto por la fuerte mordida, es acomodado en su boca y, o bien es engullido rápidamente, o bien si no hay otra posible presa cercana, es retenido en sus fauces por unos minutos antes de consumirlo. Este evento fue observado el 26 de febrero del 2007 a las 11:45 a.m. en Laguna Jobabito. La especie cazada fue una gallinuela del manglar, *Rallus longirostris*, y el cazador fue un ejemplar cuyo largo total estimado fue de 115 cm.

Adultos

Los adultos también utilizan el método de ubicarse contra corriente para capturar el alimento, aunque las presas obtenidas de esta forma van a ser de mayor tamaño: tilapias, mojarra, jaibas...

El método de capturar los peces empleado por los neonatos, utilizando su cuerpo como barrera, lo aplican también los juveniles, subadultos y adultos, pero lo hacen en las

oquedades que quedan en pequeños calveros dentro del manglar, donde también están protegidos del sol intenso y del aire frío del invierno, o en las orillas de lagunas al bajar la marea en las que quedan atrapados peces.

La jutia conga, *Capromis pirolides*, forma parte de la dieta de los adultos y subadultos, que la cazan bien saltando y capturándolas en las ramas cercanas al agua, o bien cuando estas cruzan los esteros, algo muy frecuente pues son excelentes nadadoras.

La caza de las tortugas se observó en septiembre del 2002 en Hoja de Maíz. Un cocodrilo de más de 2 metros de largo se acercó lentamente hacia la jicotea (*Pseudemys decussata*), que se encontraba cerca de la orilla, manteniendo solo fuera del agua sus ojos y la punta del hocico. Al estar cerca de su presa se movió rápidamente y lanceando su hocico la atrapó, levantó su cabeza y la trituró y la tragó de inmediato.

En enero de 2006 se pudo ver a un adulto atrapar una tilapia que estaba relativamente cerca de su boca. Esta se movió y con un lance de sus mandíbulas a un lado la atrapó con una velocidad asombrosa.

4.4. Discusión

Los artículos que componen la alimentación del cocodrilo americano en “Monte Cabaniguán” presentan la misma variedad descrita para *C. acutus* y otras especies de cocodrilos (Cott, 1961; Chabreck, 1971; Taylor, 1979; Webb *et al.*, 1982), pero no coinciden con los resultados del análisis de excretas realizado por Casas-Andreu y Barrios (2003), donde los mamíferos resultan el artículo de mayor presencia. Por tanto, el tipo de presa está relacionado con el *habitat*.

Los pequeños crustáceos componen la principal dieta de los juveniles por su abundancia y la facilidad con que los atrapan (Alvarez del Toro, 1974; Medem, 1981; Thorbjarnarson, 1984, 1988). El cangrejo marinera (*Aratus pisonii*) se encuentra todo el año en grandes cantidades en el manglar. El camarón blanco, sin embargo, solamente es abundante en el periodo de seca, que es cuando penetra en los esteros y lagunas para crecer. Más tarde, con las lluvias, retorna al mar. Por esa razón, la frecuencia es menor en la temporada lluviosa. Las demás presas en juveniles van a ser fortuitas, exceptuando las aves en periodo reproductivo. En este último caso, los cocodrilos se concentran en los sitios de nidificación para las capturas.

El cangrejo marinera es consumido durante todo el periodo juvenil. Es muy abundante en el manglar durante todo el año, y su alto consumo apoya las observaciones de otros autores sobre la alimentación de neonatos y juveniles, basada principalmente en invertebrados terrestres y acuáticos (Álvarez del Toro, 1974; Medem, 1981; Thorbjarnarson, 1984, 1988). La presencia de la marinera resulta vital para los cocodrilos de estas categorías en nuestra área de estudio, aunque hay que tener en cuenta que la permanencia del material quitinoso y los opérculos en los estómagos provoca sesgos en la apreciación del consumo de crustáceos y moluscos gasterópodos.

Entre los neonatos y juveniles de *C. acutus* las presas más comúnmente reportadas son los insectos acuáticos (Dyctisidae, Hydrophilidae, Belastomatidae), sus larvas (Libellulidae) y los caracoles (Álvarez del Toro, 1974; Medem, 1981).

Las observaciones sobre la conducta de alimentación en Etang Saumatre en Haití (Thorbjarnarson, 1984, 1988) indican que los cocodrilos usan modelos de forrajeo tanto activos como pasivos. Los cocodrilos juveniles fueron observados por la noche a lo largo de las orillas de aguas someras, haciendo rápidos barridos laterales con las mandíbulas, en las pequeñas turbulencias de la superficie. Este método de forrajeo probablemente sea el responsable del consumo del mayor porcentaje de invertebrados no acuáticos en su dieta. La presencia de larvas de odonatos en estómagos de cocodrilos sugiere que los juveniles pueden también forrajear activamente entre la vegetación sumergida y/o los sedimentos del fondo (Thorbjarnarson, 1984, 1988), pero las especies de presas no coinciden plenamente: no se han encontrado en ningún lavado de estómago insectos ni caracoles. Se asume que se debe al nivel de salinidad de las aguas en que vive el cocodrilo americano. Sin embargo, el camarón blanco (*Farfantepaeneus notialis*) es atrapado de esta forma, lo que afirma que el método o técnica de captura es similar.

El cangrejo violinista (*Uca punax*), a pesar de ser muy abundante, no se ha encontrado en ningún estómago en nuestra área de estudio. Esto se debe a que el mismo se localiza en lagunas, esteros y saladares conectados a tierra alta, es decir, sitios no inundables, y no en el interior de la ciénaga, que es donde abunda el cocodrilo en todas sus tallas. Este género fue reportado como parte importante de la dieta del *C. acutus* en Etang Saumatre, Haití, por Thorbjarnarson (1984, 1988), donde los componentes dominantes

de las presas obtenidas mediante lavado de estómago de cocodrilos neonatos (menor de 0.5 m de talla; N=8) en términos de biomasa fueron cangrejos violinistas (*Uca bergersii*, 33.5% de la masa de presas), Hymenoptera (25.0%), y Anfipodos (25.0%). Entre los juveniles (0.5-0.9 m de talla; N=28), las presas principales en Etang Saumatre fueron el cangrejo violinista (62.3% en masa), larvas de odonatos (10.3%) y Coleópteros (8.9%). Otras presas allí encontradas frecuentemente fueron: Arachnida, Lepidoptera, Scolopendera, Himenoptera, y Gerridae. En Etang Saumatre, los únicos remanentes de otros vertebrados encontrados en estómagos de juveniles, aparte de los peces, fueron una tortuga (*Pseudemys decorata*) y restos no identificados de aves (Thorbjarnarson 1984, 1988).

Alvarez del Toro (1974) reporta que en México los cocodrilos subadultos se alimentan de insectos (*Belastoma*, *Disticus*, *Hydrophilus*), peces, ranas, pequeñas tortugas, aves y pequeños mamíferos. Dos cocodrilos específicos mencionados (1,1 m. 1,2 m de LT) contuvieron pez gato, peces pequeños (*Mollinesia*), una paloma (*Zenaidura macroura*) y un marsupial (*Philander laniger*) en sus estómagos. Los cocodrilos subadultos en Etang Saumatre (0,9-1,8 m de LT; N=5) se alimentaron principalmente de invertebrados acuáticos, incluyendo larvas de odonatos (35,3% en masa), *Uca* (32.6%), y arañas (14.5%), pero también se comieron un número creciente de aves (17,7%) (Thorbjarnarson, 1984, 1988).

En nuestro caso de estudio no se encontraron tortugas en estómagos de juveniles, aunque sí otros vertebrados, como la jutia conga (*Capromys pilorides*) en el 5.2% de los casos, y entre las aves garzas (*Egrepta sp*; 13,8%) y huevos de *Rallus longirostris* (6,9% de los casos). La distribución de presencias se corresponde con la distribución de las especies en la naturaleza: por ejemplo, la tortuga terrestre o jicotea (*Pseudemys decussata*) es poco frecuente en los sectores de agua salobre y salada de esta área de estudio, y sólo está presente en períodos del año en que la salinidad de algunas lagunas y esteros baja drásticamente como resultado de las lluvias.

Los principales invertebrados que componen la dieta son los pequeños cangrejos que viven en el manglar y el camarón, que han sido encontrados en individuos hasta los 2 m de largo total; ya en los individuos cercanos a los 90 cm la jaiba azul comienza a aparecer en sus estómagos.

Los cocodrilos adultos, aunque son primariamente piscívoros, se alimentaron de una variedad de presas. Schmidt (1924) reporta que un cocodrilo de 3 m de LT, en Honduras, contenía el carapacho de una tortuga, los restos de un cocodrilo entre 1.2 a 1.5 m, y pezuñas de pécarí (*Tayassu sp.*). Junto a dos peces gatos marinos, Medem (1981) encontró fragmentos de caracoles *Pomacea* en el estómago de un cocodrilo de 3.17 m, en Colombia. Medem (1981) también menciona haber observado a un cocodrilo comerse una tortuga (*Podocnemis lewyani*); el artículo fundamental de alimentación encontrado en nuestro estudio lo constituyen los peces, resultado similar al de los autores mencionados anteriormente. La razón, como en el caso de los crustáceos para los juveniles, es su abundancia y la facilidad de captura que proporciona el hecho de que se reúnan en cardúmenes, por lo que cuando estos se mueven respondiendo a la marea (cuando llena o vacía) resulta posible para ellos atraparlos lanceando con sus fauces en los estrechos arroyos de marea. En las lagunas también suelen atraparlos. Las jaibas (*Callinectes sapidus*) fueron, después de los peces, la presa más encontrada (en el 22.75 % de los estómagos de adultos estudiados); también se encuentran en individuos de tallas menores, y en general es un alimento consumido por animales de tallas mayores de 90 cm.

Las aves resultan un artículo importante, por agruparse en sitios de reproducción que facilitan las grandes capturas, tal y como se comentara para el caso de los juveniles. Estas observaciones coinciden con lo planteado por Thorbjarnarson (1984, 1988). El resto de artículos se atrapan de manera oportunista, y su captura es más difícil.

Los cambios estacionales indican un aumento del consumo de peces y una disminución de invertebrados en la época seca. En la época de lluvia, los peces como las mojarras se reproducen, siendo los cardúmenes más abundantes y numerosos, evento que facilita la captura. La presencia de jaibas en lagunas y esteros es más abundante en el periodo seco que en el lluvioso; en esta época la jaiba realiza su muda haciéndola presa más fácil para los animales en desarrollo. No obstante, hay que comentar que la muestra mayor fue tomada en la época de lluvia.

Las jicoteas son capturadas por los adultos en muchas ocasiones. Se han encontrado ejemplares en las lagunas dulces con su carapacho fracturado por las mordidas de los cocodrilos, y trituradas completamente en sus estómagos. Existen reportes de otras

especies de tortugas consumidas por cocodrilos (Medem, 1981; Thorbjarnarson, 1984, 1988).

Según aumenta la talla de los cocodrilos, éstos van alimentándose de presas mayores, siendo los peces el artículo más abundante encontrado en sus estómagos, coincidiendo con lo reportado por Álvarez del Toro (1974), Medem (1981) y Thorbjarnarson (1984, 1988).

Álvarez del Toro (1974) comenta sobre el problema antiguamente muy extendido de los cocodrilos comiéndose el ganado doméstico en México. Basado en una pequeña muestra de cocodrilos en Etang Saumatre, los peces (primariamente los Cichlidae) y las aves fueron las presas más comunes. Los adultos fueron también vistos comiendo tortugas y animales domésticos (perros, cabras; Thorbjarnarson 1984, 1988).

El cocodrilo es oportunista, captura lo que puede atrapar en ese momento. Muestra de ello, y de acuerdo a lo planteado por Álvarez del Toro (1974) y Thorbjarnarson (1984, 1988), fue este caso acaecido en el área de estudio: en el Río Tana existe una casa de campo situada en un alto en la orilla del río, habitada por una familia que se dedica a la cría de ganado menor. Esta familia se quejaba de que los cocodrilos les estaban comiendo sus cabras y cerdos. Allí mismo en 2004 fue atrapado un animal de 3,90 m de largo en cuyo estómago fue encontrada parte de una oveja. Según la familia, el animal se había comido tres puercos y cuatro cabras en los últimos seis meses. Tras la captura de este animal no volvieron a tener pérdidas de animales.

Las conductas de obtención de alimento que se han podido observar varían desde más pasivas, como las esperas al acecho, hasta búsquedas activas del alimento, incluyendo algunas estrategias cuyo objetivo es poner en evidencia la presencia de determinadas presas. De esta forma, las conductas de obtención de alimento en el cocodrilo americano muestran una gran plasticidad.

4.5. Bibliografía

Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de Mexico. Mexico D.F. Inst. Mexicano de Recursos Renovables.

Casas-Andreu, G. y G. Barrios Quiroz. 2003. Hábitos alimenticios de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) determinados por el análisis de sus excretas en la

- costa de Jalisco, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74: 35-42.
- Cott, H.B. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (Crocodylus niloticus) in Uganda and Northern Rhodesia. Trans. Zool. Soc. London 29:211-356.
- Chabreck, R.H. 1971. The foods and feeding habits of alligators from fresh and saline environments in Louisiana. Proc. S. E. Assoc. Game Fish & Comm. 25:17-124.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Sur América. Vol. 1. Los Crocodylia de Colombia. Bogota: Ed. Carrera 7a Ltd.
- Morpurgo, B., G. Gvaryahu y B. Robinzon. 1991. Food preference, fish attractability and behavior manifested toward new feed in young Nile crocodiles, Crocodylus niloticus. Physiol. Behav. 50: 1-4.
- Platt, S. G., T.R. Rainwater, A.G. Finger, J.B. Thorbjarnarson, A.T. Anderson, y McMurry, S.T. 2006. Food habits, ontogenetic dietary partitioning and observations of foraging behaviour of Morelet's crocodile (Crocodylus moreletii) in northern Belize. Herpetological Journal 16: 281-290.
- Platt, S.G., T.R. Rainwater, S. Snider, A. Garel, T.A. Anderson y S. McMurry. 2007. Consumption of large mammals by Crocodylus moreletii: Field observations of necrophagy and interspecific kleptoparasitism. Southwestern Naturalist 52: 310-317.
- Schmidt, K.P. 1924. Notes on Central America Crocodiles. Field Mus. Nat. Hist. Publ. Zool. Ser. 12:79-92.
- Taylor, J. A. 1979. The food and feeding habits of subadult Crocodylus porosus in northern Australia. Aust. Wildl. Res. 6:347-360.
- Thorbjarnarson, J.B. 1984. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. Msc. Thesis. University of Florida, Gainesville.
- Thorbjarnarson, J. B. 1988. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. Bull. Fla. State Museum 33(1):1-86.

Webb, G.J.W., S.C., Manolis y R. Buckworth. 1982. Crocodylus johnstoni in the McKinlay River area, N.T. I. Variation in the diet, and a new method of assessing the relative importance of prey. Aust. J. Zool. 30:877-899.

Anexos

ANEXO 1

Anexo 1. Contenido estomacal de individuos juveniles y en desarrollo (según el largo total) de cocodrilo americano. N=88 estómagos (58 con presas, 28 sin presas).

AÑO	Lugar de captura	Largo Total (cm)	Tilapia	Mojarras	Indeter	Camarón	Marinera	Jaiba	Garzas	Huevos de aves	Jutias	N especies
1999	Jobabito	27,80	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	28,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,70	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	31,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	27,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1999	Jobabito	29,90	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2000	Jobabito	120,10	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
2000	Jobabito	141,50	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3
2001	Jobabito	166,50	0	0	0	0	1	1	0	1	1	4
2001	Jobabito	48,10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2003	Jobabito	38,20	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
2003	Jobabito	39,50	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2
2004	Jobabito	99,00	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	112,50	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	116,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	166,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Patabanes	131,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	147,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2004	Jobabito	140,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2004	Jobabito	174,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2004	La Iguanita	131,00	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
2004	Jobabito	142,00	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
2004	Jobabito	140,00	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
2004	Jobabito	71,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Salinas	47,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2004	Jobabito	67,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	107,00	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
2004	Jobabito	159,00	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
2004	Jobabito	45,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	Salinas	249,60	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
2005	Salinas	98,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	Salinas	93,50	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
2005	Jobabito	138,60	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	La Zanja	53,00	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2005	Jobabito	100,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	Jobabito	130,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	Jobabito	134,00	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
2005	Jobabito	137,20	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
2005	Jobabito	163,00	0	1	0	0	0	1	1	0	0	3
2005	Jobabito	146,50	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2
2005	Jobabito	113,00	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
2005	Jobabito	128,50	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2
2005	Jobabito	116,00	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
2005	Jobabito	118,50	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
2005	Jobabito	153,00	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3
2005	Jobabito	166,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2005	Jobabito	139,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2005	Jobabito	150,00	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
2005	Berraco	47,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2005	Berraco	50,5	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
2006	Jobabito	50,7	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2006	Jobabito	51,00	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2006	Jobabito	47,00	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1

ANEXO 2

Anexo 2. Contenido estomacal de individuos adultos y subadultos de cocodrilo americano. N=298 estómagos (189 con presas, 109 sin presas).

Mes	Año	Lugar captura	Largo Total (cm)	Tilapia	Mojarra	Jaibas	Camarón	Garzas	Flamenco	Corúa	Marbella	Jicotea	Jutia	Indeter	N. esp.
Mayo	1977	Birama	325		1									1	2
Mayo	1977	Birama	320		1	1	1								3
Mayo	1977	Birama	245		1			1							2
Mayo	1977	Birama	190		1										1
Mayo	1977	Birama	200			1	1								2
Mayo	1977	Birama	205			1	1	1						1	4
Mayo	1977	Birama	198		1			1							2
Mayo	1977	Birama	234		1	1									2
Mayo	1977	Birama	300		1	1	1								3
Mayo	1977	Birama	300		1		1	1							3
Mayo	1977	Birama	297		1			1							2
Mayo	1977	Birama	267		1			1							2
Mayo	1977	Birama	300		1			1							2
Mayo	1977	Birama	211		1									1	2
Mayo	1977	Birama	212		1			1							2
Mayo	1977	Birama	223		1										1
Mayo	1977	Birama	321		1										1
Mayo	1977	Birama	245		1			1							2
Mayo	1977	Birama	245		1									1	2
Mayo	1977	Birama	256		1			1							2
Mayo	1977	Birama	234		1										1
Mayo	1977	Birama	200		1										1
Mayo	1977	Tunitas	205		1										1
Mayo	1977	Tunitas	253		1			1							2
Mayo	1977	Tunitas	273		1										1
Mayo	1977	Tunitas	234		1										1
Mayo	1977	Tunitas	321		1			1							2
Mayo	1977	Tunitas	301		1									1	2
Mayo	1977	Tunitas	311		1										1
Mayo	1977	Tunitas	234		1			1							2
Mayo	1977	Tunitas	267		1										1
Mayo	1977	Tunitas	254		1										1
Mayo	1977	Tunitas	211		1										1
Mayo	1977	Tunitas	234		1										1
Mayo	1977	Tunitas	213		1			1							2
Mayo	1977	Tunitas	243		1										1
Mayo	1977	Tunitas	312		1							1			2
Mayo	1977	Tunitas	298		1										1
Mayo	1977	Tunitas	211		1	1	1					1			4
Mayo	1977	Tunitas	243		1									1	2
Mayo	1977	Tunitas	221		1		1								2
Mayo	1977	Tunitas	303		1										1
Mayo	1977	Tunitas	265		1	1	1								3
Mayo	1977	Tunitas	245		1	1									2
Mayo	1977	Tunitas	234		1	1									2
Mayo	1977	Tunitas	302		1							1			2
Mayo	1977	Tunitas	300		1										1
Mayo	1977	Tunitas	277		1										1
Mayo	1977	Tunitas	234		1										1
Mayo	1977	Tunitas	234,7		1										1
Mayo	1977	Tunitas	202		1							1			2
Mayo	1977	Tunitas	287		1										1
Mayo	1977	Tunitas	298		1										1
Mayo	1977	Jijira	209		1										1
Mayo	1977	Jijira	302		1										1
Mayo	1977	Tunitas	253		1							1			2
Mayo	1977	Tunitas	267		1										1
Mayo	1977	Tunitas	289		1										1
Mayo	1977	Tunitas	298		1							1			2
Mayo	1977	Tunitas	231		1							1			2

Mayo	1977	Maiz	245		1										1
Mayo	1977	Maiz	245		1										1
Mayo	1977	Maiz	311		1										1
Mayo	1977	Maiz	213		1	1									2
Mayo	1977	Birama	243		1										1
Mayo	1977	Birama	222		1	1									2
Mayo	1977	Birama	222		1	1									2
Mayo	1977	Birama	307		1	1									2
Mayo	1977	Tunitas	284			1		1	1						3
Mayo	1977	Tunitas	251					1		1					2
Mayo	1977	Tunitas	196					1		1					2
Mayo	1977	Tunitas	202			1		1		1					3
Mayo	1977	Tunitas	207					1			1				2
Mayo	1977	Tunitas	284					1			1				2
Mayo	1977	Tunitas	211					1							1
Nov	1990	Tunitas	305					1							1
Octubr	1994	Birama	321					1							1
Nov	1994	Birama	311			1		1							2
Nov	1994	Birama	211					1							1
Nov	1994	Birama	234		1										1
Nov	1994	Birama	245		1	1									2
Nov	1994	Birama	232					1							1
Nov	1994	Birama	231	1	1										2
Nov	1994	Birama	243			1		1							2
Nov	1994	Birama	251			1									1
Nov	1994	Tunitas	211							1					1
Nov	1994	Tunitas	231		1										1
Enero	1995	Tunitas	245		1	1									2
Enero	1995	Tunitas	234			1			1						2
Enero	1995	Tunitas	245		1										1
Enero	1995	Tunitas	234		1										1
Enero	1995	Tunitas	221			1	1								2
Enero	1995	Tunitas	234			1	1								2
Octubr	1996	Boca Jobabo	245			1	1								2
Feb	1996	E, del Medio	265		1										1
Feb	1996	Pataban	199	1		1					1				3
Octub	1996	Pataban	200	1	1										2
Nov	1996	Pataban	201			1	1								2
Nov	1996	Pataban	211	1	1										2
Nov	1996	Pataban	199,4	1		1									2
Nov	1996	Pataban	200		1	1									2
Nov	1996	Pataban	223	1		1	1								3
Nov	1996	Pataban	200			1									1
Nov	1996	Jijira	196	1	1										2
Nov	1996	Garzone	241	1	1	1									3
Nov	1996	Garzone	253			1									1
Nov	1996	Garzone	211	1	1	1									3
Nov	1996	Garzone	236			1	1								2
Nov	1996	Garzone	231	1	1										2
Nov	1996	Garzone	251			1	1								2
Nov	1997	Birama	200	1		1					1	1			4
Nov	1997	Jobabito	201	1	1										2
Nov	1997	Birama	201	1	1							1			3
Nov	1998	Garzane	198	1		1									2
Nov	2005	Tunitas	2,00	1		1							1		3
Total				15	151	43	17	33	2	3	3	11	3	6	

Capítulo V. Eventos de cortejo y cópula

Capítulo 5. Eventos de cortejo y cópula.

5.1 Introducción.

Los eventos de cortejo y cópula han sido tratados durante el pasado siglo XX por diferentes autores. Entre ellos resaltan los trabajos de Garrick *et al.* (1978) y Vliet (1987) sobre los Alligátor, con toda una descripción de lo que sucede en cada uno de estos eventos. Miguel Álvarez del Toro (1974) y Medem (1981) también abordan el tema, pero el trabajo más abarcador y preciso para el cocodrilo americano es el de Thorbjarnarson (1989), en el que cita y explica la principal información de otros autores y comenta los diversos aspectos del tema que se aborda en este capítulo.

Como a la mayoría de los crocodilianos, el cocodrilo americano se ha considerado por largo tiempo como una especie polígina, con machos adultos dominantes estableciendo territorios reproductivos y apareándose con una o más hembras. Esto ha estado basado en la observación de animales en cautividad (Lang, 1975; Garrick y Lang, 1977), y en observaciones realizadas sobre cocodrilos silvestres en México (Álvarez del Toro, 1974), la República Dominicana (Thorbjarnarson, 1989) y Haití (Thorbjarnarson, 1988). En la Ciénaga de Birama, en Cuba, antes del comienzo de la temporada de nidificación, se reporta la presencia de grandes cocodrilos, presumiblemente machos, que establecen territorios a lo largo de los esteros y arroyos de marea que las hembras utilizan para acceder a las playas de nidificación (pers. obs.). Se ha comprobado que los machos interrumpen las actividades de cortejo de otros machos cercanos más pequeños (Thorbjarnarson 1989). No obstante, un estudio más reciente sobre los sistemas reproductivos del caimán americano realizado por Davis *et al.* (2001) ha mostrado que las hembras se aparean con uno o más machos. La naturaleza del sistema de apareamiento puede depender del hábitat y de la densidad poblacional (Thorbjarnarson, 1989).

La defensa territorial por parte de los machos está compuesta de una serie de posturas estereotipadas, frecuentemente seguidas por combate real o ritualizado. Los machos utilizan un despliegue de advertencia consistente en una postura corporal caracterizada por mantener la cabeza elevada y la cola arqueada, chapotear en el agua con la cabeza y producir altos bramidos (Thorbjarnarson, 1991). Una serie de vibraciones de baja frecuencia, subauditivas, también son utilizadas por los machos

para la comunicación (Garrick y Lang, 1977). Frecuentemente, los machos se acercan a los individuos que irrumpen en su territorio, en una pose con la cabeza emergente y la cola arqueada, previa al combate. El combate puede incluir también arremetidas y persecuciones. Siguiendo a un encuentro agresivo, los machos dominantes comúnmente asumen una pose elevada, “inflada” (Garrick y Lang, 1977).

Álvarez del Toro (1974) reporta que, durante sus encuentros, los machos elevan el morro, resoplan sonoramente y proyectan agua a través de los orificios nasales ("narial geysering", Garrick y Lang, 1977).

En Etang Saumatre, Haití, también se halló evidencia indirecta de un sistema de apareamiento poliginio (Thorbjarnarson 1984, 1988). Veintisiete cocodrilos adultos fueron localizados en cuatro grupos diferenciados, junto a las principales playas de nidificación, un mes antes del periodo pico de oviposición. Los grupos se mantenían bien definidos durante el día, con una distancia media intergrupos de 4,7 km, pero durante la noche los grupos se desorganizaban y aparecían como individuos dispersos a lo largo de la línea de la orilla del lago. Se infirió que esos grupos eran reuniones para el cortejo y contenían un macho grande y varios adultos más pequeños (presumiblemente hembras, pero posiblemente incluyendo machos subdominantes). La proporción macho:hembra de los cocodrilos adultos capturados en la misma área poco después del período de oviposición fue de 1:3. Al mismo tiempo, la proporción de sexos correspondiente a otra sección del lago apartada de las playas de nidificación estuvo altamente sesgada hacia los machos (5 machos: 0 hembras) e indicaba que cierta fracción de los machos adultos pudiera estar excluida de la reproducción.

El cortejo y la cópula constituyen actividades exclusivamente acuáticas. El principal despliegue de anuncio del *C. acutus* macho consiste en una serie de uno a tres chapoteos con la cabeza (Garrick y Lang, 1977), seguidos de una serie de 1 a 5 rugidos audibles (Campbell, 1973; Thorbjarnarson 1991).

Según la descripción de Garrick y Lang 1977, el cortejo en *Alligátor mississippiensis* usualmente es iniciado por la hembra y típicamente consiste en una secuencia algo estereotipada de comportamientos, con levantamiento del morro, nado en círculos lentos alrededor del macho, o colocando la cabeza sobre el rostrum o la espalda del

macho. Los machos frecuentemente responden a esta actividad emitiendo los sonidos de frecuencia muy baja descritos anteriormente (vibración subaudible: SAV, Garrick y Lang, 1977). La SAV es emitida desde una típica postura “cabeza emergente cola arqueada” y provoca que el agua que cubre la espalda del macho salte hacia arriba en pequeñas gotas, en lo que ha sido denominado “danza del agua” (water dance) en el lagarto americano (Vliet, 1987). Siguiendo al SAV se sucede una serie adicional de comportamientos que incluyen elevación y frotamiento de los hocicos, burbujeo y sumersión temporal. La cópula se realiza en agua poco profunda y usualmente dura algunos minutos (Lang, 1975; Garrick y Lang, 1977).

El rol de las señales vocales en el establecimiento de territorios y en los cortejos en *C. acutus* no se comprende bien. Garrick y Lang (1977) no reportan bramidos en su estudio de individuos cautivos, pero Herzog (1974) anotó un ejemplo de un *C. acutus* cautivo bramando sobre el terrario. La producción de rugidos audibles por el macho ha sido anotada en *C. acutus* cautivos en Venezuela (Thorbjarnarson, 1991) y México (Martínez Ibarra, 1991). Álvarez del Toro (1974) describe bramidos en *C. acutus* en México, notando que “*los bramidos son primariamente escuchados durante el horario nocturno temprano o en las horas de la mañana y fueron más frecuentes durante la estación de cortejos. Se dice que los bramidos son contestados por otros machos en la vecindad*”. Un recuento similar es dado por Medem (1981) para *C. acutus*. Él también establece que los bramidos pueden a veces ser escuchados en la tarde y son audibles desde lejos.

Álvarez del Toro (1974) reportó que las hembras son territoriales entre sí, pero al aproximarse un macho adulto levantan el hocico y rugen de una manera inusual. Varona (1980) también indicó que en Cuba las hembras nidificantes de *C. acutus* son territoriales, y hasta 5 ó 6 de ellas competirían por un sitio de nido. En otras partes de su distribución, no obstante, las hembras de *C. acutus* son aparentemente menos territoriales alrededor del sitio del nido y pueden anidar de manera colonial o en pequeños grupos: Florida (Kushlan 1982), Haití (Thorbjarnarson 1984, 1988), República Dominicana (Thorbjarnarson, obs. pers.).

El lugar en que tienen lugar el cortejo y el apareamiento, en relación con las playas de nidificación, parece depender de la naturaleza del *habitat*. Las actividades del cortejo tienen lugar cerca del sitio de anidamiento si en la vecindad se encuentra

algún área adecuada y protegida de aguas tranquilas. Esto ha sido reportado tanto para el *habitat* lacustre (Lago Enriquillo: Inchaustegui *et al.*, 1980 ; Etang Saumâtre: Thorbjarnarson, 1988), como para áreas fluviales o de aguas que fluyen (Laguna Tacarigua, Venezuela: D. Álvarez, pers. comm.). En áreas donde la nidificación tiene lugar fuera de las áreas de actividad normal de los cocodrilos, el cortejo y el apareamiento pueden ocurrir a alguna distancia de las playas de nidificación. En los Everglades de la Florida (Kushlan and Mazzotti, 1989) ciertas hembras se mueven fuera de sus sitios favoritos de manglar para anidar en playas expuestas. Una situación similar ha sido reportada en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán, en Cuba (R. Rodríguez Soberón, pers. comm.).

El objetivo de este capítulo es estudiar el comportamiento de cortejo y cópula del cocodrilo americano en el área de estudio de Monte Cabaniguán.

5.2. Materiales y métodos

Las observaciones del comportamiento de cortejo y cópula se realizaron por recorridos en bote (cuatro metros con motor fuera de borda o a remo) en los esteros Patabanes, Verraco, Tunitas, Jobabito y Birama, principales esteros y lagunas donde conocíamos de la presencia histórica de reproductores. Los recorridos se efectuaron durante los meses de diciembre y enero, en días alternos, tanto de día como de noche. El horario diurno era a partir de las 7:00 a.m., y el nocturno, a partir de las 9:00 p.m. En el periodo nocturno nos auxiliamos de reflectores, y en el diurno de prismáticos, cámaras fotográficas y cámara de video.

Los cortejos se observaron de uno a dos por día, mientras que las cópulas fueron menos frecuentes observándose una por día con intervalos donde no se observaba ninguna. Dada la baja frecuencia de ocurrencia de ambas conductas las descripciones de las mismas se hicieron *ab libitum*.

Se determinaron las correlaciones lineales simples entre el tamaño de los machos el número de hembras y la profundidad del agua del sitio donde se realizaron los cortejos y las cópulas. Se utilizó la prueba de t para comparar los tamaños de los machos con y sin harén.

5.3. Resultados

Los harenes (grupos de un macho con dos o más hembras) se encontraron en las áreas de Coquitos, Jobabito y Patabanes (Figura 5.1).



Figura 5.1. Localización de harenes en el área de estudio “Monte Cabaniguán”, Delta del Cauto, Cuba.

Las primeras concentraciones de cocodrilos adultos se observaron en el mes de diciembre, si bien fue a partir de la última semana de diciembre y durante la primera quincena de enero cuando los harenes se localizaron con mayor facilidad. Un total de 25 machos se localizaron durante la búsqueda de harenes, de los cuales 17 (un 68%) se encontraban con hembras y 8 (32%) no poseían harén en ese momento (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Localización de harenes en el área de estudio. Se indica profundidad del área, tamaño del macho y nº de hembras encontradas por macho.

Localización	Sitio	Profundidad (cm)	Tamaño macho (cm)	Nº de hembras
Coquitos	Boca de Birama	200	290	2
Coquitos	Laguna Coquitos	279	315	3
Coquitos	Laguna Coquitos	100	260	0
Coquitos	Laguna Coquitos	100	245	0
Estero Jobabo	Estero Jobabo	120	280	0
Estero Jobabo	Laguna Jobabo	130	260	0
Jobabito	Estero Jobabito	150	275	0
Jobabito	Estero Laguna	327	385	4
Patabanes	Boca Tunita	325	315	3
Patabanes	Boca Tunita	325	395	3
Patabanes	Boca Jiiira	440	425	4
Patabanes	Boca Jiiira	490	460	4
Patabanes	Boca Laguna Garzones	450	290	4
Patabanes	Boca Laguna Garzones	450	329	4
Patabanes	Boca Verraco	300	315	3
Patabanes	Boca Verraco a Laq. Verraco	250	315	3
Patabanes	Estero Hoja de Maíz	130	285	2
Patabanes	Estero Jiiira	120	270	0
Patabanes	Estero patabanes	200	256	0
Patabanes	Estero Tunita	195	270	2
Patabanes	Estero Tunitas	195	250	0
Patabanes	Estero Tunitas	195	300	3
Patabanes	Estero Verraco	158	295	1
Patabanes	Garzones Final	158	279	2
Patabanes	Laguna Tunitas	125	335	3

El número de hembras encontradas por macho varió entre 1 y 4, siendo la proporción de 3 hembras por macho la predominante (un 41.2% de los casos de machos encontrados con hembras; Tabla 5.1). El número de hembras aumentó con el tamaño de los machos (Figura 5.2). La correlación entre el tamaño de los machos y el número de hembras por harén fue positiva y significativa, tanto considerando el total de casos ($r= 0.878$; $P< 0.001$; $n=25$), como solo los casos en que se detectó la presencia de hembras ($r=0,72$; $P=0.001$; $n=17$).

La media del tamaño de los machos sin harén ($X=262$, $SD=12,15$) fue significativamente inferior al tamaño de los machos con harenes ($X=329,29$, $SD=54,57$; $t=-3,41$, $p=0,0005$).

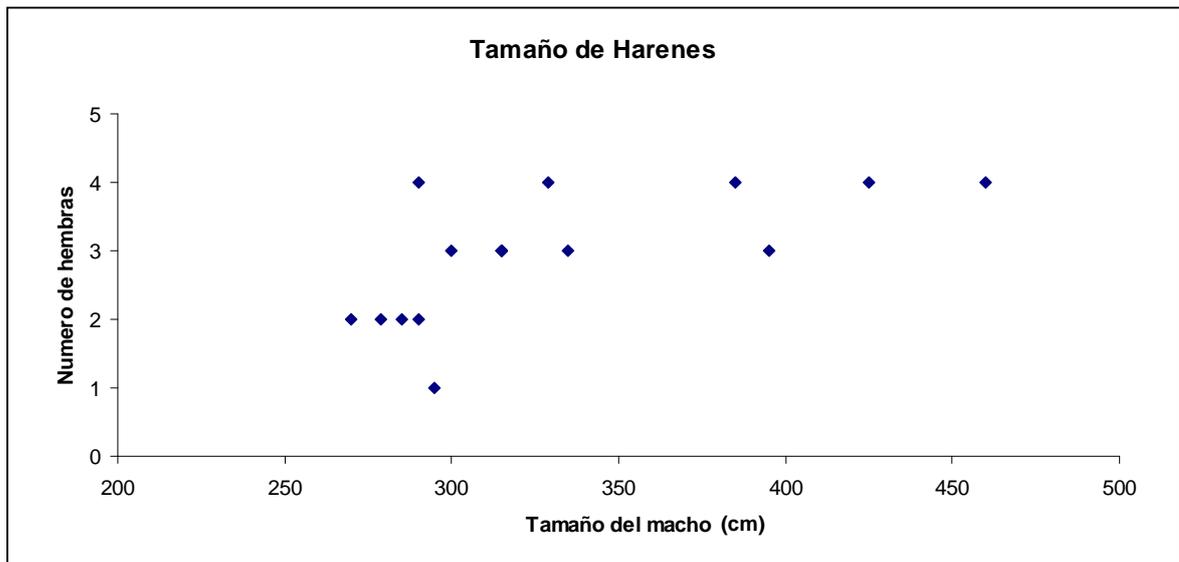


Figura 5.2. Diagrama de dispersión del nº de hembras que constituyen los harenes en función del tamaño del macho (cm) en el cocodrilo americano.

Tabla 5.2. Valores medios (\bar{X}) y desviaciones típicas (SD) de los tamaños estimados de machos de cocodrilo americano y la profundidad del agua en los sitios de contacto por localidad.

Localidades	N	Tamaño de los machos (cm)		Profundidad del agua (cm)	
		\bar{X}	SD	\bar{X}	SD
Coquitos	4	277,50	27,70	169,75	59,49
E. Jobabito	2	270,00	39,17	125,00	84,14
Jobabito	2	330,00	39,17	238,5	84,14
Patabanes	17	316,71	13,43	265,06	28,86

Los harenes se encontraron en áreas profundas, por lo que tanto el número de hembras ($r=0,83$, $p<0.005$, $n=25$) como el tamaño de los machos ($r=0,69$, $p<0,001$, $n=25$) estuvieron positivamente relacionados con la profundidad (Tabla 5.1).

Hubo diferencias entre las distintas localizaciones, con una tendencia de Jobabito y Patabanes a tener mayores valores de tamaño de machos y profundidad del agua que las otras dos localidades (Tabla 5.2), pero no se pudo hacer prueba estadística por los pequeños tamaños de muestras por localidad.

Formación de los harenes

Los machos se emplazan en sitios donde el encuentro con las hembras de paso desde los interiores de la ciénaga es frecuente. Las hembras van seleccionando los machos con los que van a aparearse, y tal como indica la relación entre número de hembras y tamaño del macho, cuanto mayor sea el macho más posibilidades de tomar hembras tendrá. Una vez en el harén el macho se mantiene vigilante, no permitiendo que otro macho se acerque; mantiene además a las hembras cerca de él, sin permitirles alejarse de su territorio. Las peleas por las hembras son frecuentes y extremadamente violentas, causando la muerte del más débil si este no se retira a tiempo. En caso de que se retire, será perseguido, aunque solo pocos minutos, porque lo que se defiende es el derecho a reproducirse y el territorio. Las observaciones sobre posibles combates entre machos fueron las siguientes:

1) El 27 de diciembre de 1993 se encontró en la Laguna Garzones un cocodrilo macho muerto, de 321,8 cm. de largo total, con signos de haber sostenido un violento combate; sus mandíbulas estaban desgarradas y perforadas, y por las características de las heridas se asume que fueron hechas por los colmillos de otro cocodrilo. Su cuello presentaba heridas similares, y una extremidad anterior estaba totalmente fracturada y desprendida del cuerpo.

2) El 5 de enero de 1996 a las 9:34 a.m. a 15 metros de la boca final del Estero Tunitas, que conduce al interior de la ciénaga, fue localizado un grupo de 4 individuos. Se asume que uno de ellos era macho, con un tamaño estimado de 297 cm. Este individuo se acercó a una hembra intentando montarla; del estero surgió un animal con la cola alzada cuerpo inflado y actitud amenazadora, con una talla estimada de 345cm, que se abalanzó sobre la hembra. El macho más pequeño se infló, elevó su cola por pocos segundos, huyó hacia la laguna y desapareció.

3) El 7 de enero de ese mismo año 1996 ocurrió algo similar a 150 metros aproximadamente de la boca del fondo de la Laguna Verraco, con la diferencia de

que solo eran 2 hembras y 1 macho con una talla estimada de 280 cm. El macho atacante no llegó de forma tan violenta como en el caso anterior, pero sí con su cuerpo inflado y postura muy amenazante; el otro animal se separó de las hembras desapareciendo en la laguna. La talla estimada del animal dominante fue 321 cm. Después de interrumpir al macho menor se retiró a la boca del estero donde tenía al que se supone su harén, formado por 3 hembras. La proximidad de los dos grupos facilita que el macho mayor invada el territorio del más pequeño en momentos puntuales.

4) El 27 de diciembre de 1996, bordeando a pie el manglar del Estero Jijira, se observó una breve pero violenta pelea. Se asume que fue entre 2 machos. Los animales estaban tomados por sus mandíbulas girando y lanzando golpes con sus colas. Al separarse el más pequeño huyó; su talla era aproximadamente de 250 cm (no se pudo observar bien). El otro animal, emitiendo rugidos por unos instantes, se mantuvo con el grupo, que asumimos era su harén, formado por 4 hembras. Su tamaño fue estimado en 367 cm.

El macho y semental va copulando con las hembras mayores, dejando para el final a las más pequeñas. Por ejemplo, el 6 de enero de 1997 a las 9:43 a.m, en la boca del Estero Patabanes, se localizó un macho con tamaño estimado de 310 cm realizando la monta a la mayor del grupo de presuntas hembras.

Cortejo

El 5 de enero del 2007 a las 9:21 a.m, en el Estero Patabanes, con temperatura ambiente de 28,3° y temperatura del agua de 30°C, y a una profundidad de 550m, se localizaron 47 adultos.

Algunos individuos se mantenían en sitios determinados en ambas orillas, rodeados de grupos de individuos que se asume eran hembras. Estas se movían de un sitio a otro pero sin cambiar de grupo. Se pudo observar con auxilio de los prismáticos a un macho mayor de 4m realizando un comportamiento que se interpretó como parte del cortejo: el macho lanzaba chorros de aire y agua por sus narices, burbujando al introducir su morro en el agua; la hembra y él se sumergían y emergían repetidas veces, uno junto a otro; la supuesta hembra colocaba al emerger su cabeza sobre la espalda y nuca del macho, y mantenía su cabeza siempre apuntando hacia arriba. Al

montarla el macho, se sumergieron, pero de inmediato vimos sus cabezas fuera del agua, estando el macho encima de la hembra. La posible monta ocurrió en apenas en 2,7 minutos, y se realizó con la mayor de las hembras. En los años 2005 y 2006 las montas que se han observado siempre han sido a las hembras de mayor talla. Algo similar se ha observado en cautiverio.

5.4. Discusión

Los resultados indican que los meses de diciembre y enero ocurre la formación de presuntos harenes y los eventos de cortejo y cópula. Estos últimos suceden durante la primera quincena de enero, según las observaciones. Los machos que esperan a las hembras que vienen de ciénaga adentro, van a hacerlo en sitios donde tienen su cueva y que es su territorio; además se trata de la ruta que siguen las hembras, por lo que el encuentro es obligatorio. Estos lugares se localizan en esteros conectados al interior de la ciénaga, lo que les permite el encuentro con las hembras que bajan por esos lugares. Se trata de sitios con una profundidad mayor de 1m y con orillas pobladas de mangle. Son de sitios tranquilos, con suficiente alimento, y relativamente cercanos a las playas de nidificación, lo que se ha reportado para los Everglades de la Florida (Kushlan y Mazzotti, 1989) y había sido observado en Cuba por Alonso y Rodríguez, citada su comunicación por Thorbjarnarson (1989).

Los sitios escogidos para mantener el harén albergan lugares propicios para el descanso y para solearse. Lo más común es encontrarse a todos sus integrantes en orillas de las lagunas donde desembocan los esteros, que quedan descubiertas al vaciar la marea. Si el harén es de un macho dominante, se localiza en la boca de una laguna desde donde pueda dominar un amplio espacio de la misma.

En esta época del año las lagunas donde se localizan los harenes están repletas de peces, principalmente mojarras (*Gerres cinereus*), tilapias (*Oreochromis aureus*) y lisetas (*Mugil curema*). Las jaibas azules (*Callinectes sapidus*) también son muy abundantes.

Los sitios de nidificación son escasos teniendo en cuenta el tamaño de la población que anida anualmente. La afirmación de Thorbjarnarson 1989 de que “donde tienen lugar el cortejo y el apareamiento, parece estar en función de la naturaleza del *habitat*, y no de la cercanía de playas de nidificación” se cumple en esta área de

trabajo, pues anidan tanto en lugares cercanos como retirados de los sitios donde se realiza el cortejo y la cópula.

Formado lo que se asume es un harén, el macho lo defiende de los intrusos, expulsándolos de su territorio, e interrumpen el cortejo o cópula de los machos más pequeños que están cerca o invaden su territorio (Thorbjarnarson, 1989). En ocasiones los combates no llegan a ocurrir, pero en otros, termina con la muerte o grandes heridas de uno de los contrincantes. Es el caso del animal encontrado en Laguna Garzones. Durante estos combates los machos demuestran ser dueños del territorio con las posturas estereotipadas, que consisten en elevar la cabeza, alzar la cola y emitir bramidos (Thorbjarnarson, 1991). Inflan el cuerpo, haciéndolo parecer más grande (Garrick y Lang, 1977). No se tiene evidencia de que emitan vibraciones de baja frecuencia, subaudible, para comunicación entre ellos (Garrick y Lang, 1977). Algo significativo es que cuando un macho dominante penetra en territorio de uno cercano, de menor talla, después de interrumpirlo e imponer su fortaleza regresa de inmediato a donde tiene sus hembras.

Los harenes se forman principalmente en esteros que conectan las lagunas interiores y que se comunican con el interior de la ciénaga; los machos dominantes se van a localizar en la boca de estos esteros, donde tienen su cueva y desde donde dominan gran parte del territorio. Lo que se interpreta como harenes fueron avistados desde las primeras horas de la mañana hasta el anochecer; sin embargo, durante la noche, es posible ver a todos los individuos mezclados en la boca de los esteros o borde de las lagunas. Esto puede evidenciar que en esta área los animales son poliginos, coincidiendo con los trabajos de Lang (1975), Garrick y Lang (1977), Álvarez del Toro (1974) y Thorbjarnarson (1989).

En el evento del cortejo se ha observado que la hembra nada bordeando al macho con la cabeza levantada, el hocico apuntando hacia arriba; no se ha visto pero sí oído los chapoteos que hace el macho con la cabeza (Garrick and Lang, 1977). Los rugidos audibles descritos por Thorbjarnarson (1991) se han podido escuchar pero sin saber el ejemplar que lo emite, por ser muy difícil acercarse a estos escurridizos animales. El resto del evento que se ha observado ha consistido en que el macho, lanzando chorros de aire y agua por la nariz, que al hundirse burbujea, se sumerge con la hembra. Ambos se sumergen y emergen continuamente; al emerger se frotan sus

cabezas, principalmente sus morros, manteniendo la hembra siempre su morro apuntando hacia arriba, y el macho con su cola levantada, cuerpo arqueado y cabeza erguida. No se ha logrado ver la “danza del agua” (“water dance”), descrita por Vliet (1987), provocada por la SAV (sub-audible vibration: SAV). Una de las respuestas de la hembra en *Alligator mississippiensis* para demostrar su aceptación del macho es la de apuntar con su cabeza hacia arriba poniendo su cuerpo en forma de arco, gesto que demuestra sumisión; este gesto también es empleado ante otros animales dominantes, fuera ya de este evento, por *C. acutus*.

La monta tiene una duración de pocos minutos coincidiendo con Lang (1975), Garrick y Lang (1977) y Thorbjarnarson (1989). Una vez culminada el animal se mezcla con el resto del grupo, no volviendo a intentarlo de nuevo con la misma hembra. Cada vez que se ha logrado observar una cópula, siempre ha sido con las hembras mayores, por lo que se interpreta que las hembras de menor tamaño son las últimas en copular.

Este evento se ha visto con auxilio de prismáticos. Los animales emiten bramidos (Herzog, 1974; Thorbjarnarson 1989; Martínez Ibarra, 1991). Álvarez del Toro (1974) comenta sobre el *C. acutus* en México que los bramidos son primariamente escuchados durante el horario nocturno temprano o en las horas de la mañana, y que fueron más frecuentes durante la estación de cortejos. Estos sonidos son bien audibles; en el área de estudio han sido escuchados en horas tempranas de la mañana, durante los meses de diciembre y enero, pero sin identificar al individuo que lo produjo ni la razón por la que se emitió, aunque se relaciona con estos eventos.

5.5. Bibliografía

Alonso, M., R. Rodríguez, V. Berovides y C. E. Hernández. 2000. Influencia de la geomorfología del *habitat* sobre la nidificación de *Crocodylus acutus* en el Refugio de Fauna Monte de Cabaniguan, Cuba. Pp. 42-58. En: *Crocodilos. Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*.

Álvarez del Toro, M. 1974. *Los Crocodylia de Mexico*. Mexico D.F.:Inst. Mexicano de Recursos Renovables.

- Campbell, H.W. 1973. Observations on the acoustic behavior of crocodilians. *Zoologica* 58:1-11.
- Davis, Lisa M., Travis Glenn, Ruth Elsey, Herbert Dessauer and Roger Sawyer. 2001. Multiple paternity and mating patterns in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Molecular Ecology* 10(4):1011-1024.
- Garrick , L.D.; J.W.. Lang y H.Herzog. 1978. Social signals of adult American alligators. *Bull. Amer .Mus. Nat. History*. 160(3):155-162
- Herzog, H.A. 1974. The vocal communication system and related behaviors of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and other crocodilians. Msc. Thesis, Univ. Tenn., Knoxville.
- Inchaustegui, S.J., J. A. Ottenwalder, C. Sanlle y D.G. Robinson. 1980. The reproductive biology of *Crocodylus acutus* in the Enriquillo lake, Dominican Republic. *Milwaukee Abstract*.
- Kushlan, J. A. y F. J. Mazzotti. 1989. Population biology of the American crocodile. *Journal of Herpetology* 23: 7-21.
- Lang, J.W. 1975. American crocodile courtship. *Am. Zool.* 16:197.
- Martínez Ibarra, J.A. 1991. Comportamiento sexual del *Crocodylus acutus*. (Cuvier, 1807) en cautiverio. Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara. 80 pp.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Sur América. Vol. 1. *Los Crocodylia de Colombia*. Bogota: Ed. Carrera 7a Ltd.
- Thorbjarnarson, J. 1984. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. Msc. Thesis. University of Florida, Gainesville.
- Thorbjarnarson, J. 1988. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. *Bull. Fla. State Museum* 33:1-86.
- Thorbjarnarson, J. 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). In: *Crocodiles: their ecology, management, and conservation*, p. 228-258. Hall, P., Ed., Gland, Switzerland, IUCN Pu.

- Thorbjarnarson, John (Comp.), H. Messel, F. Wayne King and J. Perran Ross (Eds.).
1991. Crocodiles. An Action Plan for their Conservation. IUCN/SSC Crocodile
Specialist Group. Gland, Switzerland.
- Varona, L.S. 1980. The status of *Crocodylus acutus* and *C. rhombifer* in Cuba.
Unpubl. Ms.
- Vliet, K.A. 1987. A Quantitative Analysis of the Courtship Behavior of the
American Alligator (*Alligator mississippiensis*). Ph.D Thesis. University of
Florida, Gainesville, FL. 199 pp.

Capítulo VI. La construcción del nido y la ovoposición: el efecto del comportamiento sobre el éxito de la nidificación

Capítulo 6. La construcción del nido y la ovoposición: el efecto del comportamiento sobre el éxito de la nidificación.

6.1. Introducción.

El refugio de fauna Delta del Cauto cuenta con una extensión de 622 km² aproximadamente. Sin embargo, las hembras de la población de cocodrilo americano del área se desplazan a desovar al sector de Monte Cabaniguán, único sitio que cuenta con playas que poseen características apropiadas para el evento de nidificación, tales como la elevación necesaria para enterrar sus huevos sin que se inunden. Los nidos que se construyen son de hoyos (Campbell, 1972; Orden, 1978; Thorbjarnarson, 1988; Varona, 1986). La suma de las superficies de las áreas para anidar es de 6,62 ha en sitios de nidificación permanentes; otras áreas que aparecen y desaparecen a causa de eventos climáticos (Alonso *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2002) o por la dinámica de las costas, suponen otras 2 ha. El número de nidos en toda el área fluctúa entre 140 y 300 nidos anualmente.

Varona (1987) describe cómo las hembras de *C. acutus* construyen sus nidos y las características de estos, pero la conducta que desarrollan las hembras en cuanto a la preparación del sitio y su selección no ha sido abordada en profundidad. Thorbjarnarson (1988) describe las excavaciones hechas por las hembras sobre el suelo en los sitios de nidificación antes del desove.

La nidificación se realiza de forma gregaria (Alonso *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2002). La falta de *habitat* para la nidificación parece ser la causa de la nidificación colonial (Thorbjarnarson, 1989).

El objetivo de este capítulo es documentar y ampliar la información sobre la conducta de las hembras reproductoras en el evento de la nidificación, en particular durante la construcción del nido y la ovoposición.

6.2. Materiales y métodos

El estudio se realizó en el periodo 1993 a 2006. El método de estudio incluyó recorridos diarios de las áreas colonizadas y hábitat potencial de nidificación a pie y en bote, la marcación de nidos, el rastreo visual de reproductoras y de indicios que

indicaran su presencia (madrigueras, soleaderos, rastros, etc.) y las observaciones de su conducta.

Las observaciones de ovoposiciones se realizaron en el área de nidificación Jobabito (20°40'22" N; 77°17'22" W). Se trata de un área aproximadamente rectangular, de 168 m x 54 m (dimensiones máximas), situada en el ángulo que forman la desembocadura del estero y la línea de la costa. Por el lado opuesto al estero limita con una somera laguna hipersalina. El substrato es arena gruesa de consistencia calcárea, con excelentes propiedades para el drenaje y la ventilación de los nidos.

Las diferentes conductas de las hembras se registraron en todas las áreas de nidificación y se asociaron con el número de nidos observados utilizando correlación lineal simple y prueba de Jiculado.

6.3. Resultados

El promedio anual de nidos en el área durante el periodo de estudio fue de 83 nidos, con una densidad promedio de 104 nidos/ha.

6.3.1. Observaciones generales sobre construcción de nidos y ovoposición.

El evento de nidificación ha comenzado cada año los últimos días de enero y primeros de febrero (ver Capítulo V), con la llegada de los reproductores (se asume que son hembras grávidas), a menudo acompañadas por algunos subadultos (individuos que se encuentran en rangos de tallas en que aún no se reproducen). El acceso a las áreas situadas en la costa se produce por los numerosos cauces estuarinos que comunican con el interior de la ciénaga.

La primera manifestación observada de actividad relacionada con la nidificación es la excavación de pequeños hoyos de 5 a 15 cm de profundidad (Figura 6.1), con perfil vertical o diagonal, en los parches de arena situados junto a las márgenes del estero o a la orilla del mar, siempre en lugares cercanos del área donde estarán los nidos definitivos. Estos hoyos, se cree, tienen la función de explorar la calidad del terreno ("test holes"). Esta actividad se irá trasladando gradualmente al área de puesta, que hasta ese momento se había mantenido completamente cubierta de hierba.

El inicio de las excavaciones en el área efectiva de puesta se mantuvo entre el 20 de febrero y el 5 de marzo en todo el periodo de estudio, aunque en años más fríos el inicio de las excavaciones fue más tardío.

Después de un número de días en que sólo aparecen hoyos de prueba dispersos, comenzará la verdadera preparación del terreno para los nidos: cada madre remueve profundamente el substrato, descompactándolo, y mezclando el suelo de diferentes profundidades y la hierba. El resultado es un parche aproximadamente circular, de 1 a 3 m de diámetro, libre de maleza, de suelo suelto y mezclado con restos de hierba (el nido como tal es de menor tamaño). Estos parches pueden superponerse en las áreas donde es muy alta la densidad de nidos.

Entre la preparación del sitio de nidificación y la construcción definitiva del nido pueden darse estos eventos:

- a) La madre, seguidamente, abre un nido definitivo y realiza la puesta (todo el mismo día).
- b) La madre abre un nido definitivo al cabo de 2 ó 6 días de estar seleccionando el sitio y trabajando la duna, y realiza la puesta inmediatamente después.
- c) La madre, ese mismo día o hasta cinco días después de estar trabajando el sitio, abre uno o varios “falsos nidos” con la misma forma y dimensiones de un nido normal, y lo abandona sin realizar la puesta.
- d) La madre permanece en un sitio acondicionándolo hasta seis días, construyendo falsos nidos (entre uno y cinco pudimos comprobar), hasta que construye su nido definitivo y realiza la puesta.
- e) El sitio es abandonado sin excavar el nido.
- f) El sitio es usurpado por otra reproductora.

En todos los casos observados, la ovoposición ha ocurrido el mismo día en que se excava el nido definitivo, siempre entre la puesta y la salida del sol (salvo los casos de dos hembras jóvenes que fueron vistas realizando la puesta entre las 9 y 10:35 AM).

Se han observado en esta área dos patrones de la distribución temporal de las puestas:

a) En años en que la actividad de frentes fríos ha sido alta en el mes de febrero (1992, 1993 y 1996), los desoves han comenzado de manera esporádica en la primera semana de marzo (una, dos o ninguna puesta por noche) y a partir de una fecha próxima al 21 de marzo ha ocurrido un súbito incremento (hasta 15 puestas en una noche). Este ritmo de puestas se mantiene alrededor de una semana y posteriormente va disminuyendo de forma gradual; se citan dos casos a manera de ejemplos:

1) El día 20 de marzo 1996 en Jobabito, a las 07:35h se contaron 32 individuos en el estero del mismo nombre y 29 en el saladar que bordea al área de nidificación por el este.

2) El 25 de marzo, a las 09:30h durante el recorrido por las áreas de nidificación se observó con más claridad hasta qué punto el gregarismo en el evento de la anidación se cumple: no sólo el número de hembras que anidan en un área determinada sino cuántas lo hacen a la vez. Al pasar frente al área de nidificación de Patabanes, área con 11,5 m. de largo x 5,25 m de ancho, se observaron 21 reproductoras en la orilla de la playa, una junto a otra, prácticamente encima del área de puesta, inmóviles aún ante la presencia humana. A las 18:30h aún se encontraban allí. Al amanecer del siguiente día, el lugar se encontraba completamente transformado: el terreno removido, libre de hierbas; en la orilla del mar había 5 nidadas sin enterrar y en el área de puestas detectamos 13 nidos. Parece imposible que en un espacio tan pequeño puedan construir el nido y desovar tantas hembras al mismo tiempo, suponiendo que no acudieran más al anochecer, lo que es muy probable.

b) En años en que la actividad de frentes fríos ha sido baja en el mes de febrero (1994, 1995 1997 y del 2000 al 2006) la puesta comienza en forma masiva a partir de la última semana de febrero o la primera de marzo y su frecuencia disminuye gradualmente.

Cuando se ha producido la puesta masiva o la presencia de hembras sobre la duna de forma sincronizada, toda la superficie efectiva de nidificación aparece completamente removida y limpia de malezas; hasta ese día sólo aparecían parches aislados, y el resto del área cubierta de hierbas. En todos los casos, el período completo de puesta ha durado alrededor de 25 días (ampliándose este rango a partir de año 2000 de 35 a 37 días). Durante esta etapa, se observan un gran número de

hembras reproductoras en el estero vecino y en el mar (hasta 200 m de la costa), tanto durante el día como por la noche. En las primeras horas de la mañana también se observan tomando el sol en la playa del área de nidificación.

Construir el nido en una arena seca, totalmente desgranada, con una caverna perfecta, ovopositar, cubrir el nido con arena extrayéndola del área que la rodea y todo ello sin que se derrumbe la caverna constituye, sin duda, algo prodigioso.

6.3.2. Conductas negativas durante el evento de la anidación.

No todas las madres son así de cuidadosas; se observaron casos en sitios aislados donde la presión de la dominancia no existe o no es significativa y las hembras pueden mostrar estos patrones de comportamiento que resultan negativos:

A- Excavan un nido, realizan la puesta, pero dejan N huevos fuera del mismo, que aparecen mezclados con la arena que los cubre o cerca de él (Jobabito 2005 y 2006).

B- Hacen una pequeña excavación sin forma de nido, ponen los huevos y tapan, y todo esto sin preparar el terreno (Jijira 2003,2004 y 2005, Salinas 2006).

C- Construyen el nido, ponen y no lo cubren o lo hacen con hierbas (Jijira 2003, 2004 y 2005, Salinas 2006, Jobabito 2006).

D- Ponen sus huevos sin construir nido (Ojo de Agua 1996, 1999, 2000, 2004, 2006). Esta conducta también se manifiesta en otros lugares pero se resalta el área de mayor incidencia.

La Tabla 6.1 muestra la frecuencia con que estas conductas se observaron en las distintas áreas de nidificación. Como se puede observar, las conductas A y D son las más frecuentes en tres de las localidades: Salinas, Jobabito y Ojo de Agua. En Jijira, sin embargo, predominan los patrones C y D.

Tabla 6.1. Frecuencia de observación de las conductas negativas de las hembras durante la ovoposición en función de las localidades. A=Hacen nidos y lo tapan, pero dejan huevos fuera; B=hacen pequeñas excavaciones que tapan, huevos superficiales; C= Hacen nido pero no lo tapan o lo hacen con hierbas; D= Ponen los huevos sin nido.

Localidades	Conductas negativas									
	A		B		C		D		Total	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Salinas	14	23,3	5	8,3	1	1,7	40	66,7	60	30,3
Jobabito	15	20,8	4	5,6	1	1,4	52	72,2	72	36,4
Ojo de agua	3	14,3	0	0	0	0	18	85,7	21	10,6
Jijira	0	0	6	13,3	22	48,9	17	37,8	45	22,7

En la Figura 6.2 se puede observar la frecuencia de cada una de las conductas por año. La conducta A se mantiene baja de 1993 hasta 1997, tiene un incremento notable en el 1998 y baja a partir de ese año; la conducta B tiene incidencia en los años 1995, 2001, 2003, 2005 y 2006, pero en bajo porcentaje; la conducta C está presente a partir del 2001 hasta el 2006, alcanzando en el 2003 el 50% de los casos. La conducta D se mantiene alta desde 1993 hasta 1996, vuelve a tener un pico alto en el 2002, y luego de nuevo aumenta desde el 2004 al 2006.



Figura 6.1. Detalle de una zona trabajada por una hembra de cocodrilo americano para construir su nido. Véanse los 4 falsos nidos que ha construido.

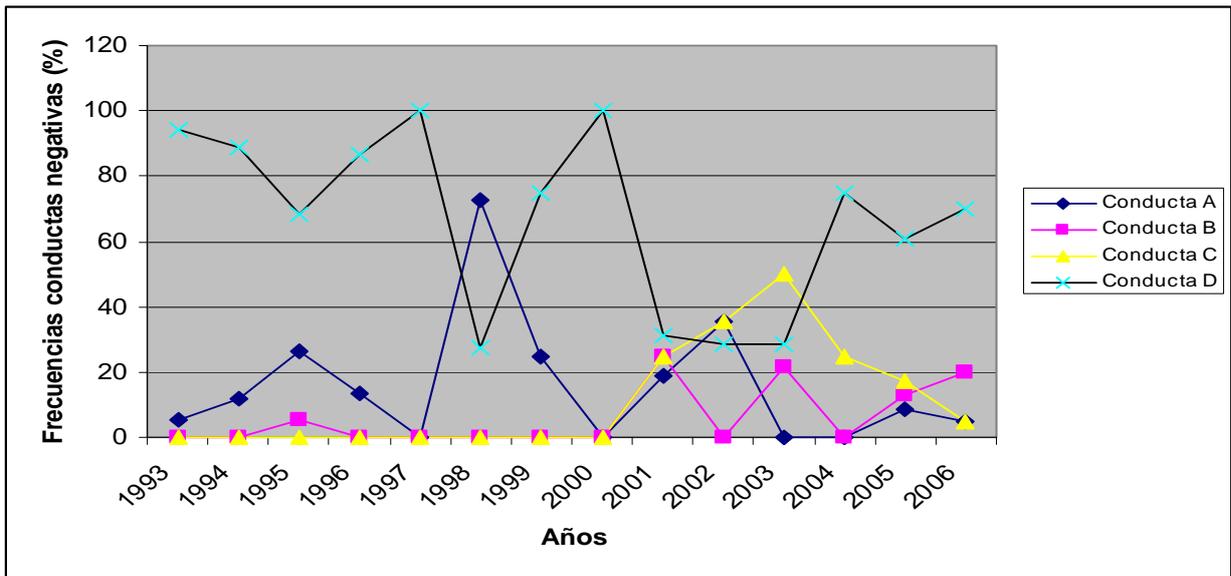


Figura 6.2. Frecuencia de observación de las conductas negativas por años mostradas por las hembras de cocodrilo americano en función del año de estudio. Simbología como en la Tabla 6.1.

La Tabla 6.2 muestra la proporción total de conductas negativas observadas por año respecto al total de nidificaciones observadas. No existe una correlación entre el número de nidos y el número de conductas negativas por año ($r=-0,43$; $N=14$; $p>0.05$). De 1993 a 1996 las frecuencias de conductas negativas fueron mayores del 10%, excepto en 1994. De 1997 hasta 2001, la frecuencia de estas conductas disminuye a menos del 10%. De 2002 a 2006, de nuevo la frecuencia pasa a ser de más del 10 %, excepto para el año 2003 (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Número y proporción de conductas negativas observadas en hembras de cocodrilo americano durante la ovoposición en el área de estudio.

Años	N	Nº Conductas negativas	%
1993	144	36	25
1994	196	9	4,6
1995	173	19	10,9
1996	167	30	17,9
1997	200	5	2,5
1998	300	11	3,7
1999	187	4	2,1
2000	175	2	1,1
2001	201	16	7,9
2002	139	14	10,1
2003	209	14	6,7
2004	117	12	10,2
2005	136	23	16,9
2006	140	20	14,3

Considerando tres periodos diferenciados, de 1993-1996 hubo un 13.8% de conductas negativas con relación al total; de 1997-2001 un 3.6% y 2002-2006 ocurrió un 11.2%. Estas diferencias fueron muy significativas (Ji cuadrado = 69.12; $P < 0.001$).

6.4. Discusión

Los resultados muestran que las hembras despliegan distintos comportamientos a la hora de construir el nido para realizar la puesta, lo que evidencia una gran plasticidad en esta conducta. Pueden subir a la duna, construir el nido definitivo y poner los huevos en un solo día o, por el contrario, pueden dedicar más de un día a la construcción del nido definitivo, al trabajar y acondicionar uno o más sitios, construir uno o varios falsos nidos y, finalmente, construir el definitivo y realizar la puesta. Por otro lado, algunas hembras que han acondicionado el sitio son desplazadas por las dominantes, teniendo que buscar otro emplazamiento, construir un nuevo nido y desovar o, sencillamente, dejar su nidada en la orilla del mar o laguna por estar la duna ocupada por las hembras dominantes. Por ello, en ocasiones las nidadas descartadas aparecen en lugares distantes al área de nidificación.

Las hembras son muy cuidadosas durante el evento de construcción del nido y la realización de la puesta, y son muy capaces de cuidar su nido y asistir a la cría. Sin embargo, como aquí se demuestra, existen algunas conductas que resultan negativas para el éxito de la nidificación. Las conductas B, C y D traen como consecuencia la pérdida de la nidada, mientras que la A solo produce pérdida de parte de la nidada. Estas conductas se manifiestan en hembras generalmente jóvenes, en base a los datos que se pudo tomar respecto a los tamaños de las hembras, lo que sugiere un alto componente de aprendizaje para las mismas.

En Jijira, a pesar de tener un área mayor que las demás y un número de nidos menor que Jobabito y Salinas, las conductas C y D se han repetido por todo el periodo. Lo más resaltante, al igual que en Salinas y Jobabito, en el caso de la conducta D, es que las nidadas se localizan fuera del área de nidificación (en esteros, playas y senderos que conducen al área, tal parece que no les da tiempo de llegar a las mismas).

En Jijira debe influir, además de la poca edad de las hembras, la naturaleza del substrato, que es compacto, por lo que resulta difícil de trabajar. Por ejemplo, en relación a la conducta C, las jóvenes no trabajan el terreno como en la demás áreas, solo se limitan a excavar el hoyo para depositar su nidada y dejarla sin cubrir, o usan hierbas para taparlas. En los años 2002 y 2003 se observó la conducta C en las nidadas que estaban en los senderos que cruzan el área, la parte limpia de malezas, sin trabajar nada el substrato. Aquí se evidencia de manera clara la plasticidad de la conducta de nidificación de la especie.

En el año 1996 el número de nidos de hembras jóvenes se incrementó notablemente (41 hembras). Ese año se manifestó en mayor medida la conducta D, se asume que causado por la combinación de continuos frentes fríos y sequía prolongada. Durante el 2002, y desde el 2004 al 2006, las frecuencias de las conductas negativas se incrementaron de nuevo.

No existe una relación entre la cantidad total de nidos por año y las conductas que se analizan (Tabla 6.2). Al parecer, las conductas están relacionadas con factores climatológicos y disponibilidad de sitios para anidar, además de la sincronización de las hembras trabajando la duna y la presencia dentro de ellas de dominantes por varios días, lo que obliga a las demás a trabajar otros sitios (por ejemplo en el borde del área) o adoptar unas de estas conductas.

Los años 1993 y 1996 sufrieron frentes fríos continuos que afectaron y retardaron el desove. La influencia de la relación entre frentes fríos y la puesta ha sido reportada por Casas-Andreu (2003) en México. El año 1993 fue extremadamente lluvioso: el periodo reproductivo sufrió la inundación causada por La Tormenta del Siglo; el año 1996, sin embargo, protagonizó una intensa sequía (Figura 6.3) que se heredó del año anterior, y las lluvias no se manifestaron en el área hasta septiembre. Por ello, gran parte de las crías nacieron deshidratadas. En el momento de la nidificación las lagunas estaban bajo el nivel normal de agua y los saladares estaban secos por la escasez de agua de los ríos que los nutren. Además, se dieron vientos del este y norte de forma constante, lo que disminuye los efectos de las mareas, tan importantes para los saladares. Para mantenerse con agua, las hembras excavaban cuevas en zonas aledañas a los sitios de nidificación.



Figura 6.3. Lagunas secas en el área de estudio a causa de la sequía, año 1996.

6.5. Bibliografía

- Alonso, M., R. Rodríguez, V. Berovides y C. E. Hernández. 2000. Influencia de la geomorfología del *habitat* sobre la nidificación de *Crocodylus acutus* en el Refugio de Fauna Monte de Cabaniguán, Cuba. En: *Crocodilos, Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Pp, 42-58.
- Campbell, H.W. 1972. Ecological or phylogenetic interpretations of crocodilian nesting habits. *Nature* 238:404-405.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (reptilia: crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México. *Acta Zoologica Mexicana* 89:111-128.
- Ogden, J.C. 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. *J. Herpetol.* 12:183-196.
- Rodríguez, R., M. Alonso y V. Berovides. 2002. Nidificación del Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna “Monte

Cabaniguan”, Cuba. *En: La conservación y manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina*, V,2, Ed, Por Luciano Verdade y Alejandro Larriera, Piracicaba: C,N, Editorial.

Thorbjarnarson, J.B. 1988. The Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. *Bull. of the Florida State Mus.* 33:1- 86.

Thorbjarnarson, J. 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *En: Crocodiles: their ecology, management, and conservation*, pp. 228-258. Hall, P. (Ed). Gland, Switzerland, IUCN.

Varona, L.S. 1986. Algunos datos sobre la etología del *Crocodylus rhombifer*. *Poeyana* 313. Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba.

Varona, L.S. 1987. The Status of *Crocodylus acutus* in Cuba, *Caribbean Journal of Sciences* 23:256-259.

Capítulo VII. Incubación, abandono de nidos y pérdida de huevos: comportamiento y éxito de la incubación y la eclosión

Capítulo 7. Incubación, abandono de nidos y pérdida de huevos: comportamiento y éxito de la incubación y la eclosión.

7.1. Introducción

La población local del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán, área en la que se enmarca el presente trabajo de tesis (Capítulo II), se estudia desde la década de los 70' del pasado siglo, destacando los trabajos de Ramos (1979). Desde 1987 se vienen realizando estudios de manera sistemática sobre la biología poblacional y la ecología de la reproducción en el área de estudio. La abundancia de la población, su estructura y dinámica, la ecología de la nidificación y su productividad en relación con factores edáficos, geomorfológicos, climáticos y con variables conductuales de las madres, han sido descritas anteriormente (Alonso y Rodríguez 1998, Alonso *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.* 2002). Los resultados generales muestran la presencia de una abundante y saludable población, con tendencia al crecimiento, que ha sido calificada como “la mejor conservada población local de la especie en toda su área de distribución geográfica (Ross pers.com).

Cada año, entre los últimos días de febrero y la primera decena de marzo, se inicia el proceso de nidificación y puesta del cocodrilo. Las eclosiones comienzan a fines de mayo o principios de junio y se extienden por todo ese mes, hasta los primeros días de julio. Estos eventos coinciden con los períodos de seca (puesta) y lluvias (eclosiones; Thorbjarnarson, 1989).

El cocodrilo americano hace preferentemente nidos de hoyo, aunque dependiendo de factores supuestamente relacionados con las condiciones del sitio de anidamiento, también puede hacer nidos de montículo (Campbell, 1972; Ogden, 1978; Mazzotti, 1983). En localidades donde el *habitat* adecuado para la nidificación es escaso, se ha reportado históricamente la migración de las hembras grávidas hacia áreas donde se reúnen a anidar de manera gregaria. En esos casos pueden alcanzar altas densidades, como se ha reportado para Lago Enriquillo, en la República Dominicana (Thorbjarnarson, 1989). Este fenómeno ha sido rara vez reportado durante las últimas décadas, pero la mayoría de los estudios han sido conducidos en áreas donde las poblaciones de cocodrilos han sido severamente mermadas por la sobre-explotación

comercial. No obstante, muchas poblaciones locales del cocodrilo americano están experimentando un proceso de recuperación y, como consecuencia, la nidificación gregaria pudiera hacerse menos rara en el futuro.

Las hembras de cocodrilo constituyen un caso interesante dentro de los reptiles, ya que durante la reproducción, las madres atienden tanto a su nido como a sus crías. Se ha reportado por diferentes autores que las hembras se mantienen en lugares cercanos al nido realizando visitas al mismo (Álvarez del Toro, 1974; Ogden, 1978; Kushlan y Mazzotti, 1989; Thorbjarnarson, 1988, 1989). Resulta fundamental el auxilio de la madre a la hora del nacimiento de las crías. No obstante, durante el curso de los estudios de esta tesis se ha observado con frecuencia que algunos neonatos logran emerger por esfuerzo propio del interior de nidos que han sido abandonados por las hembras.

Dentro del estudio de la ecología de la reproducción del cocodrilo americano, los aspectos relacionados con la incubación y los factores que influyen en que se lleve a término con éxito, proporcionando huevos sanos y neonatos funcionales, han sido escasamente abordados. Este capítulo tiene como finalidad mostrar las diferentes conductas de las hembras durante la incubación de sus nidadas y cómo estas conductas están relacionadas con el éxito de nidificación y el éxito de eclosión.

7.2. Material y métodos

7.2.1. Áreas de nidificación estudiadas

El estudio se realizó en el Refugio de Fauna Delta del Cauto (Figura 7.1), situado al Sur de las provincias de Las Tunas y Granma (municipios de Jobabo, Río Cauto, Yara y Manzanillo), con una superficie de 626 km². En el Capítulo II se puede consultar una descripción más profunda del área. Como base de operaciones sirvió la estación biológica D. Miguel Álvarez del Toro, ubicada en la desembocadura del estero Jobabo Norte (20° 40' 57.3" N; 77° 17' 43.1" W).

El refugio cuenta con cinco áreas de nidificación permanente (Figura 7.1): Jobabito, Salinas, Ojo de Agua, Jijira y Soloburén, de las cuales tienen una mayor densidad de nidos Jobabito y Salina (Tabla 7.1). Aunque el seguimiento de las poblaciones

abarca un número mayor de áreas de nidificación, los resultados de este capítulo corresponden a los datos de Jobabito y Salina.

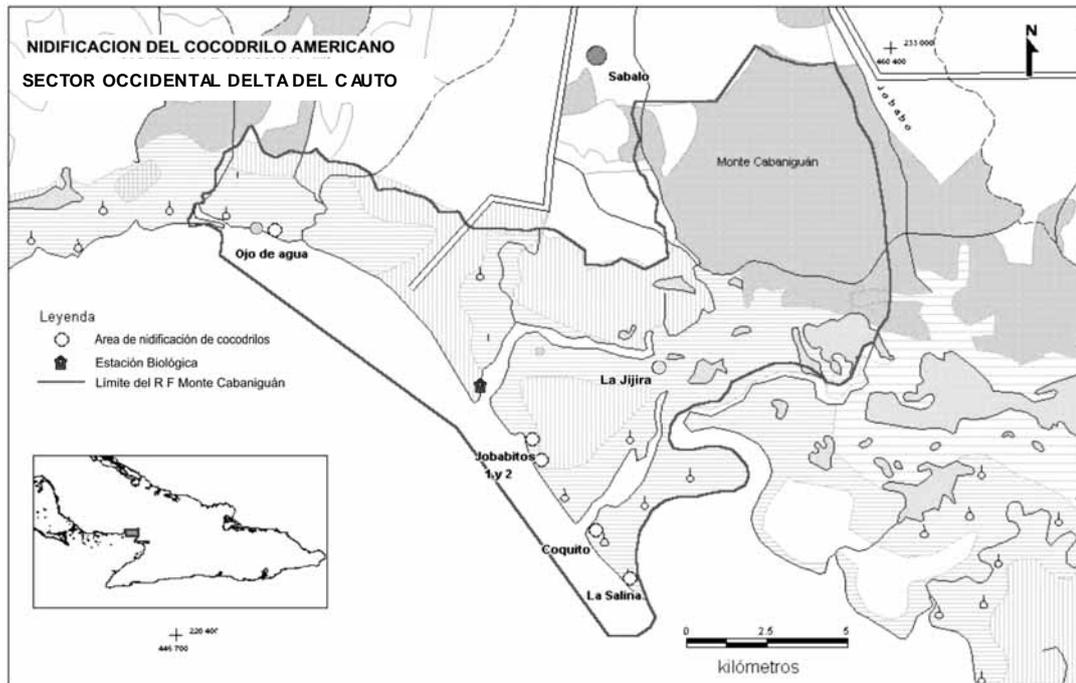


Figura 7.1. Áreas de nidificación permanentes del cocodrilo americano en el sector oeste del Refugio Delta de Cauto.

Jobabito y Salina se caracterizan por ser sitios elevados y protegidos de la acción del viento y el mar, con substratos de arena gruesa de material calcáreo fragmentado (fundamentalmente conchas marinas, y restos de coral), con características de buen drenaje y aireación (Alonso *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2002).

El área de nidificación de Jobabito tiene la forma de una pequeña lengüeta de 300 × 60 m aproximadamente, orientada de Norte a Sur a lo largo de la desembocadura del estero del mismo nombre, que lo limita por el Oeste y el Norte. Al este, el área colinda con un saladar estacionario que se nutre de las aguas pluviales, las mareas y el oleaje grueso. Por el sur, el área está bañada por las aguas del Golfo de Guacanayabo. El área efectiva de puesta dista del mar unos 140 m y ocupa 8000 m² (aprox. 168 x 50 m); una franja de mangle la protege de la exposición directa al mar. El mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y prieto (*Avicenia germinans*) domina los bordes del área de nidificación, y ofrece un efectivo refugio y abundante alimento a

las crías que nacen en el área durante sus primeras semanas de vida. El estuario continúa al norte y se divide en tres ramas que parten de un conjunto de lagunas someras.

El área de nidificación de La Salina muestra características peculiares: la duna costera está protegida contra la acción energética del mar por una barrera compacta de cactáceas (*Opuntia dilenii* y *Harrisia heliophora*). A lo largo de esta barrera, los cocodrilos sitúan sus nidos a intervalos, agrupados en pequeños parches. El mayor conglomerado de nidos se encuentra a aproximadamente 200 m tierra adentro, bordeado por una somera laguna que se nutre de las aguas del estero Los Coquitos, y un saladar con características similares a la de Jobabito. Los bordes del área de nidificación están poblados de yana (*Conocarpus erectus*) y mangle prieto. El estero Coquitos es rico en ramificaciones; su cauce principal es profundo y de corriente rápida en el vaciante de marea. Esto no sucede así en sus ramificaciones, que son la vía que utilizan las hembras reproductoras con sus crías para llegar a extensas lagunas de manglar situadas aguas arriba.

La nidificación de *C. acutus* en este humedal está concentrada en unas pocas playas dispersas a lo largo de la costa del golfo, así como en un área elevada de suelo firme, de aproximadamente 2 hectáreas de extensión, situada en medio de la ciénaga de manglar, a unos 2 km tierra adentro. Cinco de estas áreas de nidificación han permanecido activas durante todo el período de estudio, y otras cinco han estado activas sólo parte del tiempo. Las áreas de nidificación temporales y las permanentes cubren conjuntamente una superficie aproximada 9.8 ha (Tabla 7.1, Figura 7.1). Como consecuencia, la nidificación de los cocodrilos se realiza de manera gregaria, y en altas densidades.

7.2.2. Seguimiento de los nidos

El presente trabajo contiene datos recolectados durante los años 1993 al 2007, si bien los resultados de cada evento estudiado en este capítulo responden a intervalos concretos dentro de ese periodo de tiempo, y se indica cuando corresponde.

La actividad de nidificación de cocodrilos fue registrada durante visitas regulares, diarias o semanales, a las áreas de nidificación, realizadas durante el período reproductivo: en el periodo de puesta (febrero y marzo) y en el de las eclosiones

(abril a julio). Para la localización de los nidos se recorrieron diariamente a pie las áreas de nidificación, en horas de la mañana y, eventualmente, también por la tarde. Los nidos recientes fueron localizados y marcados con estacas individuales de madera numeradas.

Tabla 7.1. Áreas de nidificación gregarias del cocodrilo americano en el Refugio de fauna Monte Cabaniguán. Se señala con asterisco las áreas de nidificación permanentes.

Área	Superficie (hectáreas)	Número máximo de nidos	Densidad de nidos (nidos / hectárea)
Soloburen*	2,7	17	6,29
Ojo de Agua*	1,9	21	11,05
La Salina*	1,2	94	78,3
Alto de la Jijira*	2,0	28	14,0
Jobabito*	0,8	101	126,3
Jobabitoll	0,4	5	12,5
Jobabito III	0,2	8	40,0
Jobabito IV	0,2	3	15,0
Boca de Patabanes	0,2	15	75,0
Boca de Jobabo	0,2	4	20,0
TOTAL	9,8		

En los nidos encontrados fueron tomados el total de huevos y la distancia a los nidos más cercanos. En las visitas realizadas durante la temporada de eclosiones se registraba el número de nidos que eclosionó desde la visita previa, tomando como base las evidencias de excavación de nidos y los restos de cascarones de huevos dejados en el terreno. En cada nido se contabilizaron los remanentes de los huevos eclosionados y se anotó el número de huevos que no eclosionaron por muerte del embrión durante la incubación. Cuando se encontraron huevos que no tenían indicio de desarrollo embrionario, se consideraron como no viables o infértiles. Los nidos se consideraron exitosos si al menos una cría logró eclosionar y emerger del nido por ayuda de la madre o esfuerzo propio.

En el caso de nidos que no fueron encontrados y trabajados en el periodo de puesta, el estimado de huevos eclosionados se realizó a partir del conteo de cascarones encontrados en el nido y su entorno inmediato, complementado por el conteo de los grupos de neonatos. Este último método de estimación probablemente implique un sesgo por subestimado del número de eclosiones en los casos en que quedan cascarones sin contar, por haber sido arrastrados por las crías al no desprenderse el cordón umbilical y no encontrarse la camada.

Los nidos fueron clasificados como normales, abandonados, descartados o destruidos. La identificación de nidos abandonados se basó en una serie de indicios, fundamentalmente el reclamo de las crías en el interior del nido durante varios días consecutivos, principalmente en horarios de calor intenso. Cuando las vocalizaciones en esos nidos se mantenían por un período de más de 4 días, los nidos fueron considerados como abandonados por la hembra. Otros indicios fueron la presencia de huellas, rastros y otras evidencias de la actividad materna en la superficie, como son el substrato removido y humedecido por fluidos cloacales. Estos indicios resultan muy visibles durante toda la temporada de eclosiones en los nidos que son asistidos por sus madres. Estos nidos fueron marcados con estacas numeradas y estrechamente monitoreados. Para comprobar el posible nacimiento de crías sin asistencia por parte de las madres, los nidos fueron excavados por nosotros, y si encontramos que al menos una cría pudo emerger del nido (≥ 1 cascarón vacío dentro del nido aún enterrado y un pequeño agujero de salida a la superficie del suelo), ese nido fue considerado como exitoso. En ocasiones pudo observarse directamente la salida de neonatos de los nidos o se hallaron evidencias de que salieron por sus propios medios (agujero dejado en la superficie del nido, cascarones rotos y vacíos encontrados en el interior).

Cuando las hembras depositaron sus huevos directamente en la superficie del suelo, sin enterrarlos, se clasificaron esas nidadas como “descartadas”. En otras ocasiones se observaba que el nido había sido destruido, con presencia de huevos revueltos en el área. En una muestra de nidos de todas las categorías consideradas se realizó la medición (diámetro polar y ecuatorial) y pesaje de huevos.

También se realizaron mediciones (largo total, largo cabeza - tórax) y pesaje de muestras de neonatos tomadas de los grupos asociados a los nidos.

En algunos casos se recapturaron neonatos nacidos de nidadas abandonadas, y sus contenidos estomacales fueron analizados por el método del enjuague estomacal (más detalles del método en el Capítulo IV).

Para documentar el comportamiento de las hembras durante los eventos de nidificación, fueron situadas cuatro cámaras automáticas (Thorbjarnarson *et al.*, 2000) y activadas durante las noches en el área de nidificación de Jobabito.

Los análisis estadísticos empleados en este capítulo fueron prueba de t para los valores promedio de nidadas y masa de los huevos entre nidadas descartadas y nidadas normales, y análisis de regresión lineal simple de nidos abandonados, descartados y destruidos frente a la variable independiente densidad de nidos, para valorar el efecto de la densidad de nidos sobre los efectos negativos en los nidos

7.3. Resultados

Durante el periodo de estudio de 1993 a 2007 se analizaron un total de 2025 nidos de *C. acutus* en 5 áreas de nidificación permanente y 5 temporales. La Tabla 7.1 recoge el número de nidos observado y la densidad de nidos en cada una de las áreas de nidificación estudiadas.

7.3.1. Incubación

La Tabla 7.2 resume las observaciones realizadas durante el periodo de incubación de las visitas nocturnas de las madres a los nidos, reportadas a partir de las huellas encontradas durante la mañana siguiente. El tiempo de incubación osciló entre los 75 y 95 días durante el periodo de estudio (N= 15 estaciones reproductoras).

Durante el primer tercio del tiempo de incubación las visitas al nido por las madres fueron muy frecuentes (en algunos casos las visitas fueron diarias). Durante los recorridos diarios se observaron numerosos rastros procedentes del estero, de la laguna vecina o del mar, así como la silueta del cuerpo de la cocodrila sobre el nido o junto a éste. En esta etapa también se observó que las reproductoras realizan pequeñas excavaciones en el área ocupada por los nidos. En nueve nidos marcados se pudo determinar que estas excavaciones estaban practicadas alrededor del nido, orientadas de manera que la arena extraída se acumulaba sobre éste. Esto sugiere una

“intención” de agregar sustrato a la superficie del nido, tal vez como un medio de regular la temperatura y la humedad.

En áreas donde existen nidos aislados resulta más fácil documentar la presencia de las hembras en los nidos, ya que las posibles confusiones entre huellas de distintas hembras son menos probables que en áreas con muchos nidos, como es el caso de Jobabito, donde se han localizado entre 40 a 90 nidos al año y los rastros, huellas o acciones que se ven pueden ser atribuidas a otras hembras ajenas al nido en cuestión. En Soloburén, en un nido aislado localizado en 1997, 1998 y 2000, la hembra tenía hecho un sendero en el manglar con sus visitas casi a diario. Casos similares se encontraron en Jobabito en 2001 y en Salinas 2003, entre otros. En Salinas se documentaron dos hembras con nidos que se mantuvieron prácticamente todo el tiempo visitándolos constantemente en el año 2006.

Después de los primeros 30 días disminuyó bruscamente la frecuencia de visitas de las hembras a los nidos, pero cuando se acercaba la fecha de eclosión, últimos 25 a 30 días de incubación, volvieron a aparecer los rastros y los pequeños hoyos característicos de la presencia de las hembras, tanto en el área donde están los nidos, como en su periferia más cercana, como ocurría antes de comenzar la construcción de los nidos.

Tabla 7.2. Observaciones sobre el comportamiento de atención al nido en las hembras del cocodrilo americano en el sitio de nidificación “Soloburén” y “Jobabito” en el RFMC.

Fecha	Lugar	Observaciones
11/03/97	Soloburén	Huecos de tanteo en la orilla y en el sitio de nidificación (11 huecos en el sitio)
13/03/97	Soloburén	Sustrato revuelto y presencia de un falso nido
14/03/97	Soloburén	Lometa de arena de 43 cm de alto y presencia de otro falso nido
15/03/97	Soloburén	Sustrato revuelto y presencia de falsos nidos tapados
16/03/97	Soloburén	Se localiza un nido a un costado de la lometa, con una rama gruesa de mangle seco sobre el nido (disposición observada en otras ocasiones)
19/03/97	Soloburén	Hembra en la orilla; huellas sobre el nido
21/03/97	Soloburén	Hembra en la orilla; huellas sobre el nido
05/04/97	Soloburén	Huellas sobre el nido

Fecha	Lugar	Observaciones
11/04/97	Soloburén	Huellas sobre el nido
17/04/97	Soloburén	Ninguna evidencia
21/04/97	Soloburén	Ninguna evidencia
29/04/97	Soloburén	Ninguna evidencia
03/05/97	Soloburén	Ninguna evidencia
17/05/97	Soloburén	Ninguna evidencia
19/05/97	Soloburén	Rastro de hembra acostada sobre el nido y sendero hasta el nido; indicios de uso repetido por parte de la hembra (sitio utilizado en todo el periodo de nidificación)
23/05/97	Soloburén	Presencia de tres huecos de tanteo en la orilla y un hueco sobre el parche pero no sobre el nido
24/05/97	Soloburén	Hembra visible en la orilla y rastros de subida al nido; se observa un sendero de subida al nido
26/05/97	Soloburén	Hembra visible (pero no accede al nido)
28/05/97	Soloburén	Rastros sobre el nido
30/06/97	Soloburén	Nido eclosionado; 17 crías que la hembra lleva a la laguna que está detrás de la duna.
1998 y 2000	Soloburén	Se observa el nido en el mismo sitio y conducta de la hembra parecida a otras ocasiones.
2001	Soloburén	No se observan rastros de que la hembra haya nidificado en este sitio. Posteriormente el sitio fue ocupado por otras hembras, hasta que el sitio perdió condiciones y dejó de utilizarse
10/03/01	Jobabito	Nido localizado en el borde del parche principal que da al manglar que bordea el estero. Nido relativamente aislado. Se observan huellas sobre el nido y por el sendero que utilizaba para llegar a él. Se toman medidas de las huellas durante varios días. A los 37 días aún se observaron huellas frescas. 28 días antes de la eclosión se comprueba que la hembra había echado más tierra sobre el nido, excavando cerca de él. A los 8 días sacó tierra de encima del nido. A partir de este día solo se observan huellas y evidencias de haberse echado sobre el nido. Tras la eclosión llevó a sus crías a una cueva del saladar, permaneció con ellos durante tres días y luego los llevó aguas arriba

7.3.2. Eclosión

En los años de puesta temprana (1994, 1995 y 1997), la primera eclosión ocurrió entre el 5 y el 25 de mayo, y la última entre el 25 y el 30 de junio. En los años de puesta tardía (1992, 1993 y 1996), la primera eclosión ocurrió entre el 25 de mayo y el 9 de junio, y la última entre el 9 y el 16 de julio. El patrón temporal de periodo de

eclosiones guarda relativa correspondencia con el de las puestas. La duración de la temporada de eclosiones fue de 25 días en la mayoría de los años analizados, aunque a partir del año 2000 se amplía el rango entre 35 y 37 días.

7.3.2.1. Pérdida de huevos relacionada con la conducta de las hembras nidificantes.

Una fracción significativa de los huevos producidos anualmente por las hembras adultas se perdió en relación a tres formas de conducta de las hembras nidificantes:

- a) abandono de nidos,
- b) nidadas descartados (cuando las hembras depositan sus huevos sobre la superficie del suelo sin enterrarlos),
- c) excavación de nidos previamente construidos por otras hembras, alterándolos incluso hasta la destrucción total.

Durante los años que abarcó este estudio, un 31.1% de los nidos y un 26.1% de la producción estimada de huevos se perdió debido a la combinación de estos tres factores. En algunos años este valor estuvo por encima del 50%. A continuación se analiza cada una de estas conductas negativas para el éxito de la incubación y la eclosión:

a) Nidos abandonados:

Los nidos abandonados se registraron en el periodo 1993 a 2001, donde se siguieron 1724 nidos. Un total de 200 nidos (el 11.6 % de todos los nidos analizados) fueron abandonados (Tabla 7.5). El número de nidos abandonados por año fue variable, y las mayores cantidades de deserciones ocurrieron en los años 1993, 1994 y 1996 (Figura 7.2).

El número de nidos o la densidad de nidos no influyeron en la incidencia de nidos abandonados (ambas $p > 0.05$).

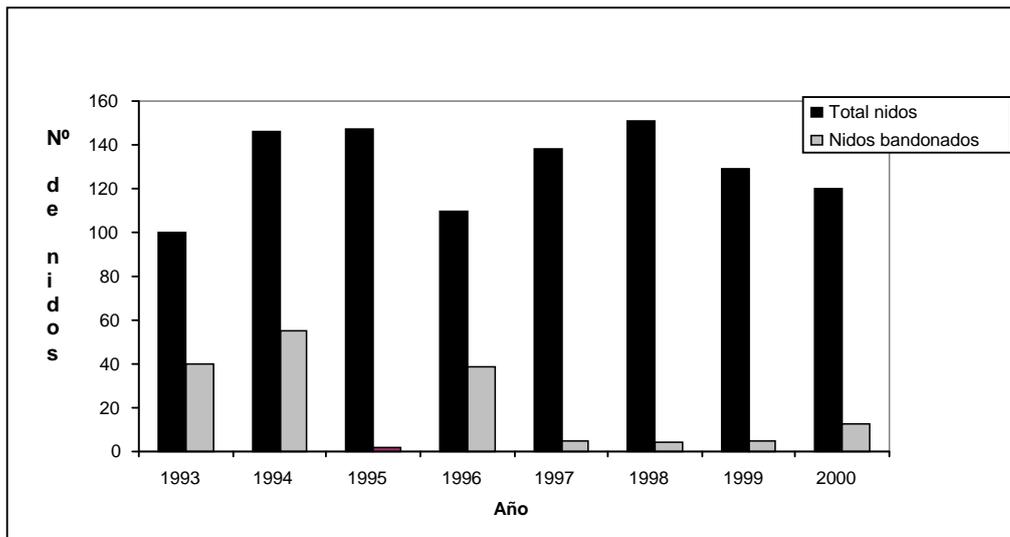


Figura 7.2. Número total de nidos y número de nidos abandonados por las hembras en el área de estudio entre los años 1993 y 2000.

De una muestra de 148 nidos abandonados examinados, se determinó que 122 neonatos pudieron escapar de los nidos por sus propios medios, representando el 5.3% del número total de huevos en esos nidos. En esos casos, los recién nacidos, al no contar con el auxilio de la madre para desenterrarlos y llevarlos al agua, comienzan a luchar por sus vidas tratando de alcanzar la superficie del nido. La lucha por no morir sepultados es tenaz; se abren paso cavando galerías con sus extremidades y cola, abren y cierran sus fauces para que la arena ruede y les permita avanzar. De esta forma, centímetro a centímetro, algunos triunfan y logran salir. Una vez ganada la superficie, extenuados, con la boca llena de arena hasta su garganta (Figuras 7.3 a 7.6), parten en busca del agua, protegiéndose del sol intenso y de sus enemigos entre la hierba. Llegar al agua es otra tarea difícil: el triunfo depende de la ubicación del nido, la dirección que tomen y la presencia de sus enemigos. Una vez alcanzado el estero se esconden entre las raíces del mangle, donde encuentran alimento fácil de capturar y abundante.

Es de destacar lo altamente agresivos que son estos animales que consiguen salir solos del nido: al tomarlos muerden los dedos y se atacan entre sí. La causa, se asume, es la alta temperatura que alcanza la arena al estar a pleno sol, el hambre y el inicio de deshidratación. Al sumergirlos en el agua y colocarlos a la sombra, su conducta se normaliza.

Tabla 7.3. Peso (g) de juveniles de cocodrilo americano el día de su captura, 1 de julio de 1996, y en su recaptura 13 días más tarde.

Individuo	Peso (g) a la captura	Peso (g) a la recaptura
10	70	90
2	55	95
3	66	88
14	77	85,9
5	56	75
16	56	80
6	61	75
7	72	90
20	71.5	85
9	79	75
13	60	85
11	63	90

El 1 de julio de 1996 se localizó un pequeño grupo de estos supervivientes en el estero Jobabito, a 250 m aprox. del lugar donde nacieron. Estos animales, fáciles de reconocer por su aspecto, fueron capturados y marcados (21 ejemplares). El día 13 de ese mismo mes se recapturaron, midieron y pesaron doce de ellos. Los resultados se muestran en la Tabla 7.3. Solamente en uno de los casos (individuo n° 9) se observó que no hubo un incremento del peso. El resto de los casos muestra claramente gran capacidad de obtención de alimento, a pesar de la falta de los cuidados postnatales de la madre. El contenido estomacal de seis de estos individuos examinados consistió en pequeños cangrejos que viven en las raíces del mangle, llamados comúnmente marineras (*Aratus pisonii*). Los estómagos estaban repletos de esta presa.



Figura 7.3. Detalle de un neonato logrando emerger de un nido abandonado.



Figura 7.4. Neonato emergiendo de nido abandonado. Obsérvese la boca llena de arena por el uso del hocico para abrirse paso. A su lado otro individuo se muestra agotado en el intento de emerger.



Figura 7.5. El primer individuo continúa con éxito mientras el otro se mantiene igual.



Figura 7.6. Uno de los individuos alcanzó la superficie; el otro no lo logró.

La Tabla 7.4 muestra las medidas de un individuo nacido sin asistencia de la madre el 29 de mayo de 1997 en Jobabito, que fue recapturado en noviembre de ese mismo año y luego también el 10 de julio del año 2000.

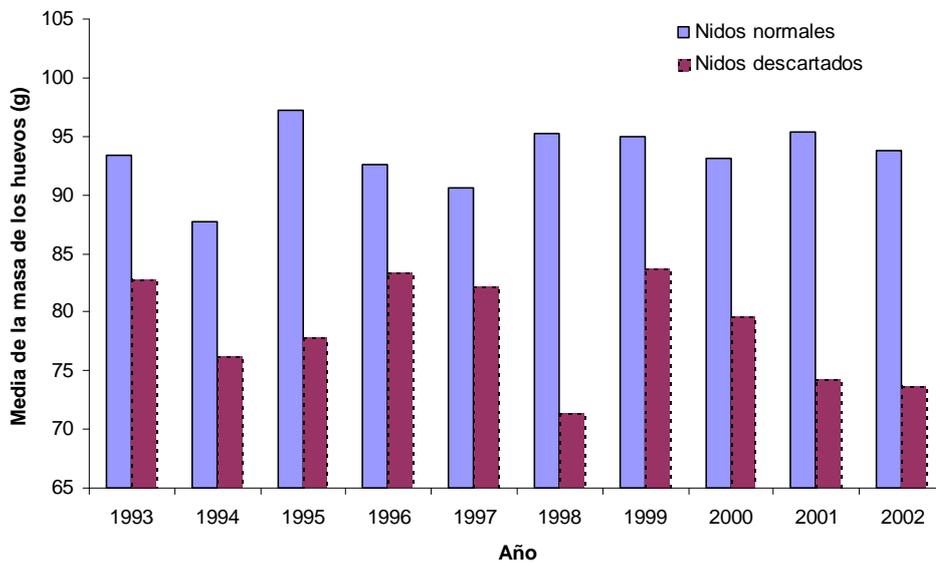
Tabla 7.4. Medidas morfométricas de un juvenil de cocodrilo americano nacido sin asistencia y recapturado dos veces. LT: Longitud total; LHC: Longitud cabeza-cloaca.

Nacimiento: 29-mayo-97			Captura: noviembre-97			Recaptura: julio-00		
LT (cm)	LHC (cm)	PESO (g)	LT (cm)	LHC (cm)	PESO (g)	LT (cm)	LHC (cm)	PESO (g)
27	13.2	56	50	24.9	511	120.1	63.5	5400

Tabla 7.5. Parámetros reproductores y éxito reproductor de nidos abandonados del cocodrilo americano en el RFMC en el periodo 1993 a 2003.

Año	Total Nidos abandonados	Promedio nidada (n° huevos)	Estimado del n° huevos en nidos abandonados	Nidos con eclosiones	Nidos exitosos	Total huevos eclosionados	Total crías emergentes	% de éxito de los nidos abandonados
1993	40	26,00	1040	33	9	401	15	22,5
1994	40	26,85	1074	40	3	811	10	7,5
1995	3	26,30	79	1	1	7	2	33,3
1996	43	28,98	1246	39	11	461	36	25,6
1997	9	28,87	260	5	3	111	11	33,3
1998	14	28,14	394	4	3	68	12	21,4
1999	10	31,62	316	5	3	48	14	30,0
2000	16	29,71	475	13	7	111	22	43,8
2001	25	28,48	712	14	10	98	31	40
2002	5	27,60	138	5	5	43	17	100
2003	6	26,70	160	6	6	39	24	100

a)



b)

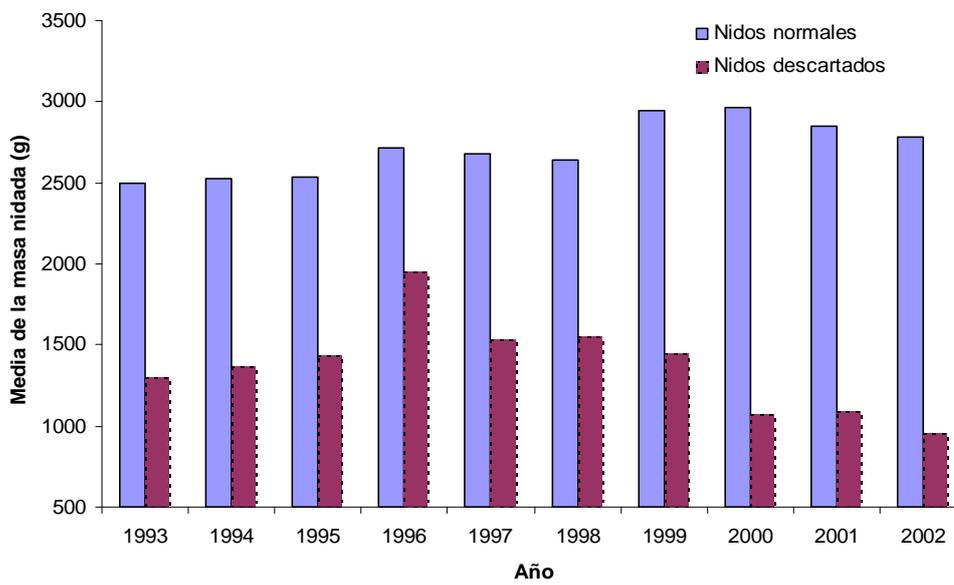


Figura 7.7. Masa promedio de un huevo (a) y de la nidada completa (b) en nidos normales y nidos descartados.

Por los datos de la tabla se puede apreciar que la recuperación del peso fue rápida y que son animales de buena talla, teniendo en cuenta la medida promedio con que nacen (27 cm).

El análisis de la dinámica del abandono de nidos muestra que el porcentaje de nidos abandonados exitosos se mantuvo estable durante el periodo 1993-2001 (con excepción del año 1994 donde hay un descenso), mientras que en 2002 y 2003, aunque la muestra fue pequeña, todos los nidos abandonados fueron exitosos (al menos una cría logró emerger del nido por sí sola; Tabla 7.5).

b) Nidos descartados:

Las nidadas descartadas (103 nidadas) representaron el 5.1 % del total de nidadas (2025 nidadas). El tamaño de las nidadas descartadas resultó significativamente menor que el de las nidadas normales ($t = - 16.51$; $p < 0.0001$; N de nidadas descartadas = 103, N de nidos normales = 369; Figura 7.7a). La masa de los huevos descartados fue también significativamente menor que la de los huevos depositados en nidos normales ($t = - 17.85$; $p < 0.0001$; N de huevos descartados = 497, N de huevos de nidos normales, donde se promedió la masa de los huevos = 370; Figura 7.7b). El análisis de regresión mostró una relación lineal positiva significativa entre el n° de nidadas descartadas y las densidades de nidos ($b=0,028$; $p = 0.016$; Figura 7.8).

c) Nidos alterados por excavación de otras hembras:

La excavación de nidos previamente hechos por otras hembras puede ocurrir durante la ovoposición, cuando una hembra extrae del nido la nidada de otra hembra, al abrir su propio nido para depositar su nidada, o durante el tiempo de las eclosiones, al excavar para ayudar a su progenie a emerger del nido (Figura 7.9).

La nidada afectada puede resultar totalmente destruida (todos los huevos son expuestos, eventualmente rotos, y resultan muertos), o parcialmente destruida (cuando algunos huevos permanecen viables en el terreno y eventualmente eclosionan). Los nidos parcialmente destruidos promediaron entre todos los años el 9.1% del total de nidos, mientras que los nidos totalmente destruidos representaron

para el total de los años de estudio el 10.4% del número total de nidos, con valores anuales que fueron del 1.6% al 21.8% (Figura 7.10).

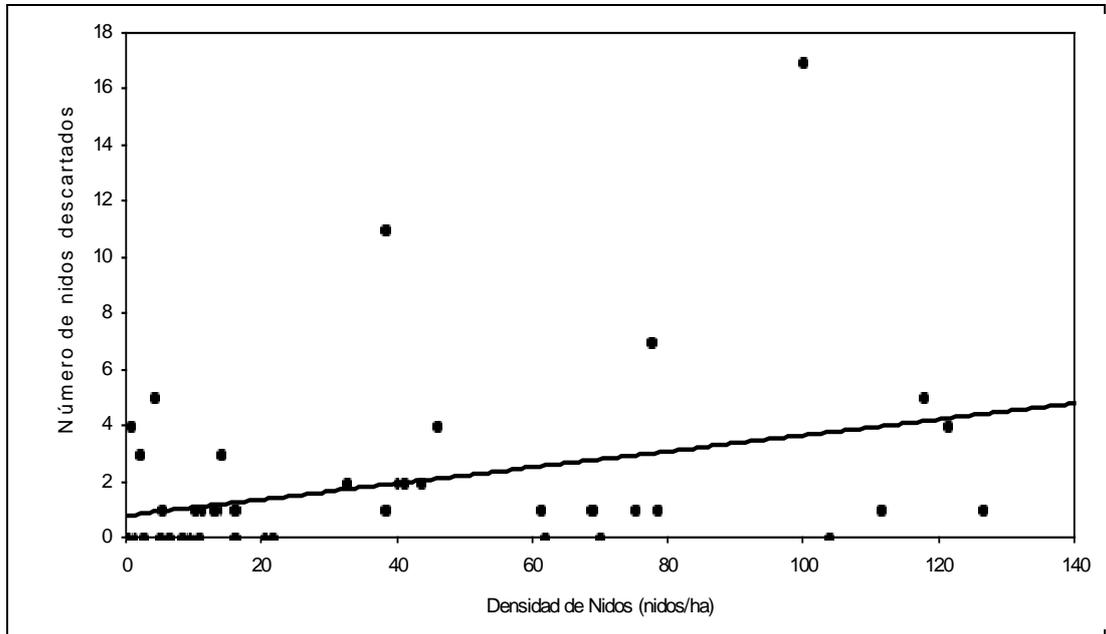


Figura 7.8. Línea de regresión entre nidadas descartadas y densidad de nidos. $y = 0.79 + 0.028x$; $R^2 = 0.12$



Figura 7.9. Nidadas con diferentes tiempos de incubación. Al ser asistido el primer nido que eclosione, los demás serán interferidos o destruidos por la hembra, al estar separados solo por unos centímetros. Jobabito, 2007.

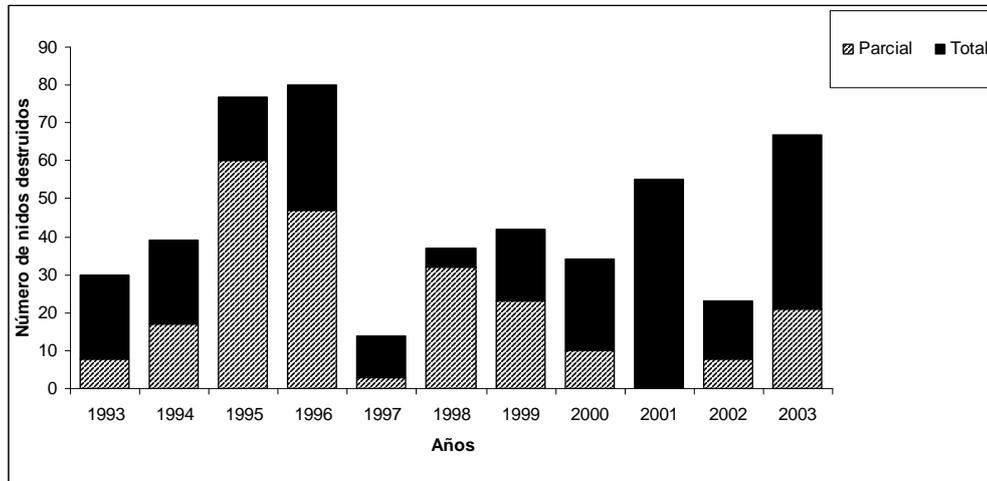


Figura 7.10. Número de nidos destruidos total o parcialmente entre 1993 y 2003.

El análisis de regresión de los nidos total y parcialmente destruidos también mostró una relación significativa con la densidad de nidos ($b=1.26$ para total y $b=1.03$ para parcial; $p < 0.05$ en ambos casos, Figura 7.11).

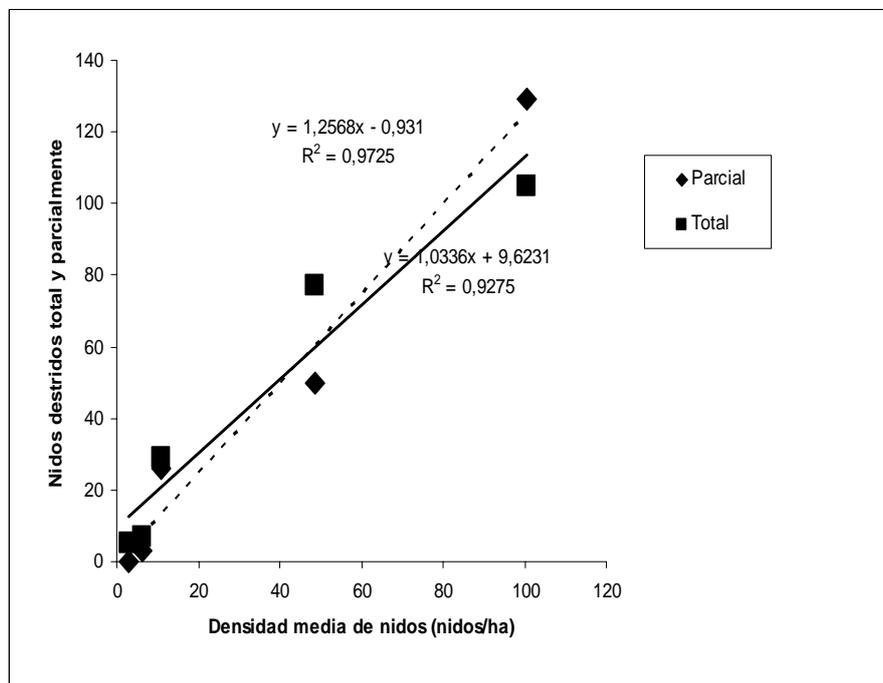


Figura 7.11. Relación entre densidad de nidos y nº de nidos destruidos total y parcialmente.



F
Figura 7.12. Fotos tomadas por cámaras trampa mostrando las relaciones antagónicas entre las hembras durante el evento de ovoposición en el área de nidificación Jobabito.

7.4. Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que las diferentes conductas de las hembras durante la incubación de sus nidadas influyen en el éxito de nidificación y el éxito de eclosión, determinando la proporción de huevos sanos y neonatos funcionales que finalmente logran integrarse en la población. Casas-Andréu (2003) plantea que el cocodrilo americano, aunque se mantiene cerca del nido, le brinda poca o ninguna protección. Sin embargo, en Monte Cabaniguan se ha comprobado que hay atención del nido. Para atender a los nidos en el momento de la eclosión, las hembras van aumentando la frecuencia de visitas a los mismos, de forma que los rastros de las madres acostadas sobre sus nidos se ven a diario hasta llegado el momento de asistir a las crías en la eclosión. Los sonidos emitidos por la crías desde el huevo son indicadores de que la eclosión está a punto de ocurrir (Vergne *et al.*, 2007; Vergne y Mathevon, 2008).

El evento de nidificación de *C. acutus* y su conducta de construcción de nidos de forma colonial cuando el *habitat* de nidificación es reducido ha sido reportado anteriormente (Thorbjarnarson, 1989). No así los efectos de este gregarismo tanto en la puesta como en la eclosión, que tal y como se reporta aquí pueden ocasionar grandes pérdidas, pues la escasez de *habitat* lleva a la excavación de nidos previamente construidos por parte de otras hembras.

Como se muestra en este estudio, otra de las conductas de las hembras con resultados negativos para el éxito de la eclosión es el abandono de los nidos. Las mayores cantidades de deserciones ocurrieron en los años 1993, 1994 y 1996. La relación con eventos climáticos que tuvieron lugar esos años indica una estrecha relación entre estos y el comportamiento de abandono. Estos no fueron años comunes: en 1993 y 1994 se produjeron torrenciales lluvias al inicio de la temporada de eclosiones, que provocaron inundaciones parciales en las dos áreas que integran la muestra (Jobabito y La Salina). Como resultado de estas inundaciones, muchos nidos quedaron completamente bajo el agua, y en otros el nivel del agua acumulada en el subsuelo alcanzó a la cámara de incubación (inundación crítica de nidos: Mazzotti *et al.*, 1983). En ambos casos se interrumpió el proceso de incubación de muchos huevos como resultado de la imposibilidad de realizar intercambio gaseoso con el medio. El año 1996 se caracterizó por una fuerte sequía entre los meses de febrero y julio,

correspondientes a las temporadas de incubación y eclosiones (Alonso *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2002). La intensa sequedad y altas temperaturas en los nidos provocaron una alta mortalidad embrionaria. Fenómenos naturales, como las inundaciones, ocasionan que las hembras abandonen el área de nidificación prematuramente (año 1993); frentes fríos y grandes sequías retardan la puesta y alargan el proceso de incubación (año 1996), por lo que de acuerdo a su reloj biológico, llegada la hora los cocodrilos se retiran ciénaga adentro no asistiendo al nido. En tiempos normales esto ocurre en menor magnitud y suele ser en las últimas hembras que ponen, las que, al igual que en los casos anteriores, su reloj biológico marca la hora de abandonar la zona y se retiran.

Otro factor aparentemente asociado a las deserciones maternas es la duración de la temporada de eclosiones más allá del mes de junio. De hecho, las mayores frecuencias anuales de deserción materna han estado asociadas a años con fecha tardía de puesta y eclosión, lo que podría indicar que se trate de hembras jóvenes o de hembras subdominantes que no consiguieron un buen sitio de nidificación. Durante las visitas a las áreas de nidificación en los años 1995 y del 1997 al 2000 (que no estuvieron afectados por fenómenos climáticos drásticos durante la temporada de incubación y eclosión) se observó que a partir de los últimos días de junio las evidencias de visitas de las hembras a los nidos (huellas, nidos humedecidos por fluidos cloacales, superficie del nido con señales de movimiento de tierra y observación directa de hembras en el área y su entorno inmediato) se hacían más escasas. Simultáneamente, a partir de esa fecha, se detectaban con mayor frecuencia nidos en los que el reclamo de las crías indicaba que se estaban produciendo eclosiones, sin que recibieran asistencia materna por varios días, hasta que en algunos de ellos comenzaban a emerger algunas crías por esfuerzo propio.

En los años 2002 y 2003, aunque la muestra fue pequeña, todos los nidos abandonados fueron exitosos (al menos una cría logró emerger del nido por sí sola; Tabla 7.5). Los nidos estaban localizados el Jobabito, Salinas y Ojo de Agua. En esta última área, dos nidos, uno en cada año, estaban situados en el parche No 4, que es el que se encuentra a mayor altura, por lo que la acción de las mareas no los afectó y no sufrieron por estos años condiciones ambientales adversas y las crías nacieron lo

suficientemente fuertes como para que 82 de ellos lograran salir del huevo y 31 de ellas emerger.

Respecto a la conducta de descarte, por el que las hembras realizan la puesta sin construcción previa de nido, con la consiguiente pérdida de huevos, los resultados sugieren que las nidadas descartadas son dejadas por hembras más pequeñas y jóvenes (nuevas reclutas en muchos casos) que ponen huevos más pequeños y nidadas menos numerosas que las hembras mayores y más viejas, y a las que pudiera faltarles la habilidad para encontrar sitios adecuados para nidificar, o que han resultado perdedoras en interacciones agonísticas con las hembras mayores (y dominantes) en las playas de nidificación. Esta interpretación está apoyada por claras evidencias de agresividad entre las hembras en las áreas de nidificación, obtenidas mediante las cámaras automáticas (Figura 7.12), y por el análisis e interpretación *in situ* de las huellas y rastros asociados a estos eventos.

La densidad de nidos respecto al área, la presencia de hembras dominantes y al parecer la estrategia de ahorro de energía, se asume sean las causas por las que algunas hembras en lugar de trabajar la duna para construir su nido interfieren en nidos ya plantados para hacer el suyo y efectuar la puesta. Esto trae como consecuencia la destrucción o interferencia parcial de un número importante de nidadas.

Entre los factores que influyen en la nidificación no asociados al comportamiento de las hembras cabe destacar las condiciones del sitio del nido, tales como la altitud, la composición del suelo y la exposición directa a la acción de las olas y las mareas, modulados por el efecto de los factores climáticos sobre la supervivencia y productividad de los nidos (Rodríguez *et al.*, 2002). Las condiciones de los sitios de nidificación y las densidades de nidos se comportan como factores interactuantes; e.g. las playas con mejores condiciones para la nidificación muestran mayores densidades que los sitios sub-óptimos, al tiempo que las altas densidades de nidos en los sitios óptimos forzarían a las hembras subdominantes (e.g. a través de encuentros agonísticos) a utilizar sitios de nidificación sub-óptimos, con un consiguiente incremento de la mortalidad embrionaria. También la conducta de las hembras y los factores relacionados con el clima parecen interactuar, como en el caso de los nidos abandonados, que siempre fueron más numerosos después de eventos de inundación

en los sitios de nidificación o de sequías severas durante el tiempo de incubación en todo el período de estudio.

7.5. Bibliografía

- Alonso, M. y R. Rodríguez. 1998. Observations of nesting behavior of *Crocodylus acutus*. Crocodile Specialist Group Newsletter 17: 11-13.
- Alonso, M., R. Rodríguez, V. Berovides y C.E. Hernández. 2000. Influencia de la geomorfología del *habitat* sobre la nidificación de *Crocodylus acutus* en el Refugio de Fauna Monte de Cabaniguan, Cuba. Pp. 42-58. En: Crocodilos. *Proceedings of the 15th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*.
- Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de Mexico. Mexico D.F.:Inst. Mexicano de Recursos Renovables.
- Campbell, H.W. 1972. Ecological or phylogenetic interpretations of crocodilian nesting habits. Nature 238:404-405.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (reptilia: crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México Acta Zoologica Mexicana (n.s.) 89: 111-128.
- Kushlan, J. A. y F. J., Mazzotti. 1989. Population biology of the American crocodile. Journal of Herpetology 23: 7-21.
- Mazzotti F.J. 1983. The Ecology of Crocodylus acutus in Florida. PhD. Thesis. Pennsylvania State University. University Park, Pa.
- Ogden, J.C. 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. J. Herpetol. 12:183-196.
- Ramos, R. 1979. Fenometría del Cocodrilo Americano, *Crocodylus acutus* Cuvier, en la Ciénaga de Virama. II Seminario Nacional de Acuicultura, Varadero, Matanzas. Ministerio de la Industria Pesquera, Ramal de Acuicultura.
- Rodríguez, R., M. Alonso y V. Berovides. 2002. Nidificación del Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna “Monte Cabaniguan”, Cuba. En: *La conservación y manejo de caimanes y cocodrilos de*

- América Latina*, V.2. Ed. Por Luciano Verdade y Alejandro Larriera. Piracicaba: C.N. Editoria, 2002.
- Thorbjarnarson, J.B. 1988. The Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. *Bull. of the Florida State Mus.* 33:1- 86.
- Thorbjarnarson, J. 1989. Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). In: *Crocodiles: their ecology, management, and conservation*, p. 228-258. Hall, P., Ed., Gland, Switzerland, IUCN.
- Thorbjarnarson, J.; R. Soberón; M. Alonso y R. Silveira. 2000. On the use of camera traps to study crocodilian nesting behavior. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 19: 17-18.
- Vergne, A.L., A. Avril, S. Martin and N. Mathevon. 2007. Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften* 94: 49-54
- Vergne, A.L. y N. Mathevon. 2008. Crocodile egg sounds signal hatching time. *Curr. Biol.* 18: R513-4.

Capítulo VIII. La atención postnatal en el cocodrilo americano

Capítulo 8. La atención postnatal en el cocodrilo americano

8.1. Introducción.

Los cocodrilos son los únicos reptiles que se caracterizan por cuidar su nido y su cría. La conducta maternal incluye atención y defensa del nido, apertura del nido, manipulación de los huevos para liberar a las crías, transporte en la boca de los jóvenes y cuidados postnatales. Los machos también pueden participar en todas esas conductas, pero responden principalmente a las llamadas de las crías y defienden a los jóvenes (Halliday y Adler, 2007). A diferencia de otros reptiles, como los quelonios, en los que las pérdidas en el trayecto entre el nido y el agua resultan sustanciales, los cuidados parentales de los cocodrilos hacen posible la supervivencia de una mayor cantidad de neonatos por ser librados de los depredadores en su primer recorrido para alcanzar el agua (Ogden y Singletary, 1973). Álvarez del Toro (1974) narra cómo al llegar a los nidos del cocodrilo americano identifica, por la forma en que estos habían sido abiertos, que era imposible que tal excavación fuese obra de las crías, por lo que resultaba evidente la intervención de la madre. Casas Andreu (2003) comenta que las hembras de *C. acutus* permanecen en los alrededores del nido durante la incubación de los huevos; sin embargo, no detecta un comportamiento de protección del nido ni el cuidado de las crías después del nacimiento o, al menos, ninguna forma activa del mismo.

El presente capítulo aborda las diferentes conductas detectadas en las madres inmediatamente después de la eclosión y durante los días posteriores a este evento. Asimismo, se describe el comportamiento de dispersión de los neonatos.

8.2. Materiales y métodos

Durante los años 1993 a 2005 se siguió la conducta reproductora de las hembras en los meses de mayo a julio. Se realizaron recorridos en días alternos en las áreas de nidificación para obtener fechas de eclosión. De cada nido estudiado se capturaron las crías eclosionadas para su marcaje (corte de los escudetes dorsales) y medida (peso y tamaño). Una vez localizadas las madres con sus crías se registró el sitio donde se encontró y sus características, y se anotaron además las reacciones de las madres ante nuestra presencia.

En las semanas posteriores a la eclosión se realizaron recorridos para localizar los grupos de neonatos con las madres. Una vez localizados se seguían, realizando de nuevo las anotaciones pertinentes acerca del comportamiento de la madre con sus crías y las características de los sitios donde se encontraba. En cada caso identificamos a las crías por sus marcas para saber con certeza de qué grupo familiar se trataba. Para todo ello nos auxiliamos de un bote de 4 m impulsado por un motor fuera de borda o a remo. Además, se consideraba la información proporcionada por las huellas y por las fotos tomadas por las cuatro cámaras trampa (Thorbjarnarson *et al.*, 2000) distribuidas por el área. Se realizaron además recorridos en horario nocturno para localizar los grupos de crías con el auxilio de linternas.

Para el análisis de las frecuencias de los diferentes tipos de cuidado post natales de las hembras por localidades, se utilizó la prueba de Ji cuadrado.

8.3. Resultados

8.3.1. Atención Postnatal

Tras la eclosión, la madre traslada a sus crías al agua. Las 636 observaciones realizadas indican que existe variabilidad respecto a las características de los sitios escogidos por las madres para llevar a las crías. En base a esta variabilidad, podemos describir una serie de patrones de conductas diferentes que se pudieron observar en las áreas de nidificación estudiadas y que demuestran la gran plasticidad de la especie en conducta materna:

A. Madres que dejan sus crías durante dos o tres días en lagunas o saladares adyacentes a las áreas de nidificación, y después las conducen estero arriba.

Sólo las madres que tienen su madriguera en la orilla de esas lagunas permanecen durante el día con sus crías (Figura 8.1). En tales casos se observan las camadas en la proximidad de la entrada de la guarida. Cuando existen otras camadas cercanas puede suceder:

- que sus crías se mezclen con otras camadas y en el momento de partir con sus crías estero adentro lleve al grupo mixto.

- que su prole sea llevada pronto a un sitio aislado para separarla de las otras camadas, por lo que a la hora de la partida no hay posibilidad de mezcla con otras crías.
- B. Madres que acompañan a sus crías por los esteros, aguas arriba, durante la madrugada inmediatamente después de la eclosión. Cuando esto ocurre, resulta casi imposible localizarlos.
- C. Madres que se quedan custodiando a sus crías al abrigo de las raíces del mangle, en el estero o en remansos, sin traslado de las crías. En estos casos es frecuente ver a las madres que, al notar la presencia humana, se alejan de las crías, se acercan, se sumergen, emergen y vuelven a mostrarse de manera llamativa, aparentemente tratando de desviar la atención hacia ella y no hacia la camada, como ocurre en algunas aves.
- D. Madres que tienen su guarida en las orillas del estero y conducen allí a sus crías, manteniéndose juntos dentro de ellas (Figura 8.2). Se ha podido observar este evento en momentos en que mareas particularmente bajas dejan al descubierto las entradas de las guaridas (15 de junio 1995 Salinas; Jobabito y Salinas segunda quincena de junio 1996; 11 de junio 2000 en Jobabito; Salinas 2007, entre otros)
- E. Madres que han conducido a sus camadas al interior del manglar, a sitios donde se retiene una lámina de agua sobre el suelo o hay pequeños escurrimientos u oquedades. Se han observado las crías en el interior del manglar, acompañadas o no por las madres. Por ejemplo, el 4 de Junio de 1997, en el manglar de la Ensenada de Birama, se observó una madre con 21 neonatos a 179 m del agua, 8 de ellos sobre su cabeza; otro caso se observó el 27 de junio de 1999 en el estero Jobabito a 201 m del agua, manglar adentro.
- F. Madres que conducen a sus camadas por la orilla del mar al abrigo del manglar, que protege del mar, en ocasiones muy fuerte. Allí las crías se refugian; prácticamente se incrustan en las raíces del mangle mientras las madres permanecen en el estero, hasta que vuelven a por ellos por la noche. Ocurre por ejemplo en el área de nidificación Ojo de Agua, donde los nidos

están alejados a más de 100 m de la boca del estero y la hembra los transporta hasta allá por la orilla gracias al abrigo del manglar. En algunos casos encontramos el grupo de recién nacidos dividido en dos o tres pequeños grupos a lo largo de la costa, y la madre nadando de un grupo al otro para ir transportándolos poco a poco. La madre reacciona de forma agresiva cuando alguien se le acerca. Cuando esto sucede la madre nunca se esconde, siempre los acompaña. En este caso los traslada divididos hasta llegar al estero, donde los agrupa; este fenómeno se puede ver a pleno sol (21 junio 1997, 11 junio 1998, 6 junio 2000, 9 de junio 2007; Figura 8.3).

G. Madres que esconden sus crías en las raíces del mangle rojo que puebla la orilla del estero. El mangle brinda un refugio provisional rico en alimentos para los recién nacidos. Por las noches la madre los acompaña, y al cabo de dos o tres días los traslada estero adentro. A diferencia de la conducta C, en este caso las madres no custodian todo el tiempo.

Estas conductas se observaron con distinta frecuencia en las áreas de nidificación (Tabla 8.1).

Tabla 8.1. Patrones conductuales de atención postnatal del cocodrilo americano en el RFMC, según los cuales la madre: A: lleva las crías a lagunas o saladares y luego la lleva a los esteros; B: lleva las crías aguas arriba y desaparece; C: protege las crías en el manglar y se mantiene custodiándolas; D: llevan sus crías a guaridas; E: llevan crías a lo profundo del manglar; F: transporta sus crías por la orilla del mar; G: dejan sus crías en las raíces del mangle y retornan por la noche. Se señala con asterisco los casos de frecuencias significativamente ($p < 0,05$) mayores o menores observadas en las tres áreas.

Localidad	N	Conductas (%)						
		A	B	C	D	E	F	G
Jobabito	400	54.0	29.0	1.3	0.5	0.2	0.0	15.0 *
Salinas	209	55.0	41.1 *	0.5	1.4	0.9	0.0	0.5
Ojo de Agua	27	37.0 *	37.0	0.0	3.7	0.0	22.2 *	0.0
Totales	636	342	212	6	6	3	6	61
%	100.0	53.8	33.3	0.9	0.9	0.5	0.9	9.6



Figura 8.1 .Crías dejadas en saladar Jobabito al abrigo del manglar.



Figura 8.2. Hembra que llevó a sus crías al interior de su cueva, que se detecta gracias a la marea baja. Corresponde al nido 8 de Salinas. La familia permaneció allí del 5 al 12 de junio del 2007. Nótese la densidad de peces juveniles que contiene la cueva, que sirvieron como primer alimento para las crías.



Figura 8.3. Crías resguardadas en el manglar a orillas del mar. Ojo de agua, 2007.

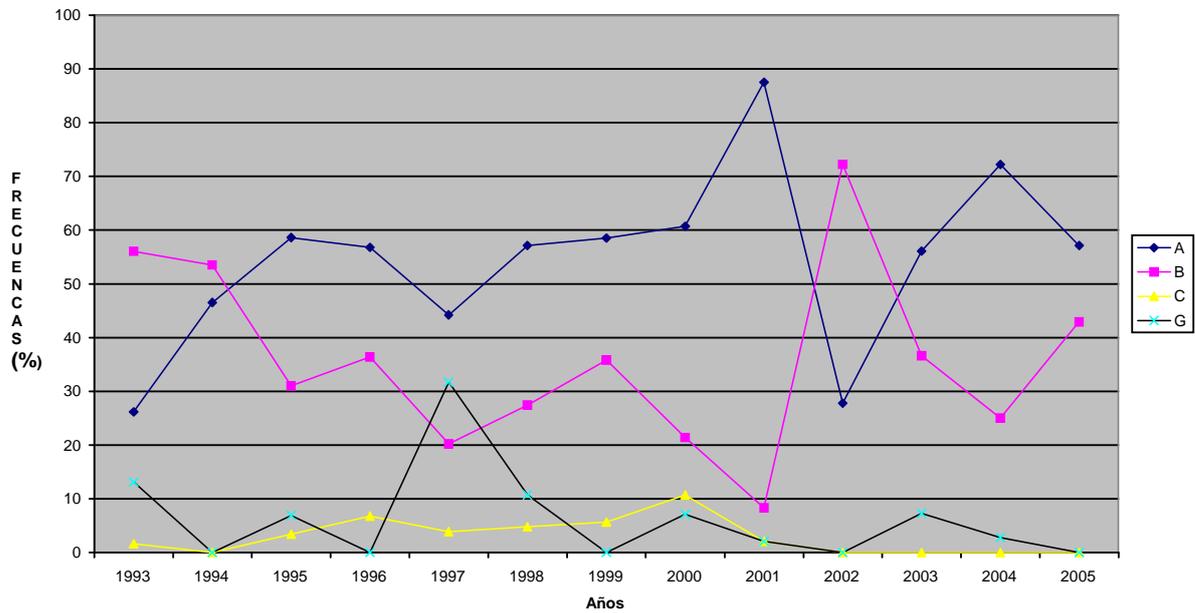


Figura 8.4. Frecuencias por años de las conductas de atención a la cría descritas en el cocodrilo americano. Simbología como en la Tabla 8.1. El caso C también engloba las conductas D, E y F (las conductas menos frecuentes).

En general la conducta más frecuente fue la A, seguida de la B y algo más baja la G; el resto presentó 1% o menos de frecuencia (Tabla 8.1). Por localidades, se observa una marcada y significativa heterogeneidad para las 7 conductas registradas (Ji-cuadrado=28.33; $P < 0.01$), destacando una alta frecuencia de la conducta G en Jobabito, un aumento apreciable de la conducta B en Salinas, y una disminución de la conductas A paralelo a un aumento de la conducta F en Ojo de Agua (Tabla 8.1).

Durante los años de estudio se ha observado una distinta frecuencia en las conductas de la madre hacia las crías por años (Figura 8.4). El patrón observado es el siguiente:

- Durante el período de estudio (13 años) las conductas A y B son las predominantes y fluctúan de forma alternativa, pero de 1995 al 2001 fue predominante la conducta B (Figura 8.4).
- El grupo de las conductas de muy baja frecuencia (CDE y F) se mantiene siempre con frecuencias de alrededor de un 10 % o menos.
- La conducta G mantiene el mismo patrón que las anteriores excepto para el año 1997, donde alcanza la frecuencia relativamente alta de 31.7 %.

8.3.2. Permanencia con las crías.

La atención a la cría, en algunos casos, se prolonga unos dos o tres meses. Así lo indican algunas observaciones realizadas en el área de estudio (Tabla 8.2), que muestran una permanencia media de la hembra con las crías de $151,67 \pm 37,37$ días (N=6). El 4 de septiembre de 2001 se localizó a una madre con su prole en el estero Jobabito; la hembra ocupaba una cueva localizada a 600 m del área donde eclosionó el nido y las crías o parte de ellas fueron marcadas el día 2 de Julio. La hembra, de 2,50 m (tamaño aproximado a partir del tamaño de su pata trasera), diariamente atravesaba una estrecha franja de manglar (esto se comprobó por el camino abierto en el manglar aplanado por la cocodrilo) que le permitía alcanzar una laguna que hay al final de la ramificación derecha de ese estero, donde existe comida abundante y donde nidifican aves acuáticas, para más tarde regresar con sus crías. Una semana después se localizó de nuevo a la hembra en el mismo sitio, pero tres días más tarde no existía rastro de ella ni de las crías.

Un caso similar se observó en Jijira el 21 de Octubre de 1996. La madre aún se encontraba con la cría, que había nacido en el mes de junio. Para poder observar este fenómeno, la hembra tiene que estar establecida en un sitio y debe dejar evidencias de su presencia. Otro caso se descubrió por casualidad el 29 de agosto de 1997 en Ojo de Agua. Se había detectado a un grupo de crías; al remar para acercarse a ellas se golpeó accidentalmente a la hembra, que estaba muy quieta en el fondo, con el remo, y esta se espantó. Ello reveló que las crías estaban todavía al amparo de la madre. De no haber ocurrido esa casualidad no se hubiera detectado la hembra, pues son demasiado escurridizas para dejarse ver.

En el mes de Noviembre es muy difícil localizar a una hembra con sus crías, salvo casos aislados (Tabla 8.2) que demuestran que algunas hembras permanecen más tiempo acompañándolas. En esta época ya las madres se encuentran en lo profundo de los esteros, bien alejadas de las áreas de nidificación. Los grupos de crías comienzan a separarse y cada uno escoge su territorio, ya sea en estero o en laguna. Siempre va a ser en un sitio cuya orilla tenga una pendiente suave, sin talud, que le permita camuflarse en el manglar, y con alimento abundante (marineras principalmente). Durante los meses de octubre y diciembre, cuando la talla de los juveniles es de 45 a 55 cm de longitud total, siempre se localizan en el borde de la marea o sobre la orilla, protegidos por el manglar si la marea es muy baja o bien adentro del manglar si es muy alta. Cuando alcanzan más de 70 cm, es posible localizarlos alejados de la orilla si se trata de lagunas y no de esteros estrechos.

8.3.3. Dispersión de las crías.

Cuando la madre parte con su prole desde el área donde nidificó se establece, bien en un estero o laguna que tenga una orilla con características propicias para la construcción de una cueva, bien en un sitio habitado anteriormente por ella donde tenía su cueva. Si no es molestada por el hombre u otro animal dominante, puede permanecer durante semanas o meses, y en caso de que se traslade con la cría, lo hará a un sitio similar.

La dispersión de los pequeños irá ocurriendo lentamente en el cursar de los días: uno a uno se irán apartando de la madre o de la cueva donde esta los dejó, e irán construyendo sus propios refugios, localizados al amparo de las raíces del mangle.

Sea cual sea la salinidad de las aguas, las animales no abandonan las lagunas y esteros hasta alcanzar más de 180 cm.

Tabla 8.2. Datos de dispersión y permanencia con la madre de crías de cocodrilo americano en el RFMC

Fecha	Lugar de observación	Lugar de nacimiento	Distancia al lugar de nacimiento (m)	Fecha nacimiento	Días transcurridos junto a la madre
21-oct-96	Estero Jijira	Jijira	723	02-jun-96	141
11-sep-97	Boca Laguna Ojo de Agua	Ojo de Agua	5321	29-may-97	105
23-dic-00	Patabanes	Jobabito	6000	11-jun-00	195
24-sep-01	Estero Jobabito	Jobabito	607	02-jun-01	114
03-dic-02	Garzario	Jobabito	3500	03-jun-02	183
28-nov-03	Estero Hoja Maíz	Jobabito	6300	09-jun-03	172

Es usual encontrar a los neonatos en grupos durante la noche. Esta asociación o gregarismo se mantiene hasta la adultez, y aún los adultos se reúnen entre ellos para cazar sus presas. También se puede ver con frecuencia la asociación de neonatos, que por diferentes razones no están con la madre, con animales de uno o dos años. Aunque a esta edad el alimento lo obtienen de forma independiente, los animales pequeños que logran escapar de sus depredadores naturales (aves, peces u otros cocodrilos mayores) van escogiendo nuevos sitios de acuerdo a sus necesidades alimentarias y construyendo nuevos refugios; en ocasiones se desplazan cientos de metros en un día, auxiliándose para eso de la marea.

El 13 de junio del año 2003, quince animales de una camada fueron marcados en el saladar que bordea el área de nidificación Jobabito. De estos animales, cinco fueron recapturados en la laguna de la rama derecha del estero del mismo nombre, a 2747

metros del sitio donde fueron marcados. La distancia media entre ellos era de 214 metros; aunque habitaban la misma laguna vivían en lugares diferentes.

Se han capturado ejemplares que años después se han recapturado en el mismo sitio (N=54). Por estas lagunas y pequeños cauces transitan los adultos en la época reproductiva, y éstos atacan a los juveniles. Como muestra de esto están los animales que se han capturado con heridas causadas por las fauces de animales de gran talla (animal marcado en Jobabito al nacer el 30 de marzo del 2003 y recapturado en cuatro ocasiones, la última el 10 de octubre del 2007 con una talla de 178 cm.).

En la parte de la ciénaga que ocasionalmente posee agua dulce, el número de animales en crecimiento que podemos encontrar es muy inferior al localizado en los tipos de lagunas saladas que se describen.

Al alcanzar tallas sobre los 50-60 cm los neonatos se tornan más confiados y son capaces de alejarse de su madriguera, empleando una nueva táctica defensiva y que a la vez le permite apoderarse de alimento: moverse junto al borde de la marea. Esto lo hacen principalmente en las lagunas (que son las áreas donde el cocodrilo crece hasta alcanzar la categoría de subadulto). Estas lagunas de crecimiento van a tener condiciones físicas similares: aguas someras, bordes rodeados de mangle prieto, pequeños islotes de este mismo mangle. Los individuos se mantienen en una zona que está entre agua y tierra; al subir la marea se desplazan con ella y para localizarlos hay que penetrar al manglar que bordea el cauce principal de la laguna. Allí aprovechan las depresiones del terreno para mantenerse dentro del agua. Esta conducta también protege del frío y del agua muy cálida que alcanza a tener la laguna por la combinación del intenso sol y bajas mareas. Cuando la marea retorna se siguen manteniendo en el borde, bajo la protección de su cueva y el mangle que nace alrededor de la misma.

Al continuar creciendo van a construir sus cuevas en el mismo complejo lagunar; las lagunas del área tienen la particularidad de comunicarse unas con otras por esteros o pequeños cauces o simplemente están separadas por franjas de mangle. Los lugares preferidos son los parches de mangle prieto que pueden estar en las orillas o en el centro de la laguna; en estos sitios resulta casi imposible localizarlos porque estas cuevas son verdaderos laberintos (cuando alcanzan mayor talla, hacen una nueva cueva en sitios más profundos, principalmente en los esteros que enlazan estas

lagunas). Los animales se mantienen en estas lagunas saladas hasta alcanzar la adultez. Resulta sorprendente la fidelidad hacia estos sitios por los animales, probablemente por el refugio que les brinda y el alimento de que allí disponen.

8.4. Discusión

Los resultados muestran que existen distintos patrones de conducta de atención postnatal a las crías, mostrando una gran plasticidad en este comportamiento por parte de las hembras. Los cuidados no se limitan a llevarlos al agua, sino que se trata de sitios escogidos previamente por la madre. El primer sitio generalmente lo escoge cercano al nido, donde mantiene a las crías entre uno y siete días. Si este primer sitio se trata de una cueva, la permanencia en él puede durar más tiempo. Las cuevas suelen alojar pequeños peces y cangrejos, que serán las primeras presas de las crías (Capítulo III). El segundo lugar que escoge para llevar a las crías se sitúa algo más alejado del área donde nacieron. Allí el neonato puede camuflarse y encontrar su alimento. La diversidad de sitios donde llevan sus crías y donde se despliegan las diferentes conductas de atención a las mismas (Alonso *et al.*, 1998) contribuye a la supervivencia de los neonatos, al reducir la probabilidad de ser depredados, y evita la concentración de crías de diferentes madres.

Las conductas C, D, E y F fueron las menos frecuentes. *C. acutus* es un animal escurridizo, y trata por todos los medios de esquivar al hombre. Pero existen hembras, principalmente de gran tamaño, que llevan sus crías a las raíces del mangle tanto rojo como prieto y se mantienen con ellos, mostrando entonces la conducta C. Los sitios cercanos a las áreas de nidificación con condiciones para la construcción de cuevas en esteros no son muy abundantes, como tampoco es fácil observar a la hembra con sus crías dentro de ellas. Para observarlas tienen que darse mareas lo suficientemente bajas, que dejen expuesta la entrada de la cueva. Cuando esto sucede es común que las crías se puedan ver. Si el agua se muestra agitada dentro de la cueva indica la presencia de la madre y, por tanto, el desarrollo de la conducta D. La conducta E es más rara. Como regla general, las hembras llevan a sus hijos al agua. Sin embargo, en el caso E los llevan al manglar. Hasta donde sabemos, este trayecto lo realizan por tierra, para acercarse con más rapidez y acortar el camino hacia su cueva. Esto se ha podido comprobar siguiendo el claro rastro que deja la madre con su paso por el manglar. La conducta F solo puede observarse en Ojo de Agua, sitio

localizado a orillas del mar. Se trata de un área con baja densidad de nidos. Las camadas numerosas no pueden trasladarse de una vez, por lo que las madres trasladan a las crías en distintas agrupaciones. Esto es posible gracias al avance siguiendo la orilla y utilizando el abrigo brindado por el mangle, que alberga a los grupos que esperan a la madre sin peligro de ser encontrados por depredadores.

Los factores que influyen en la alternancia entre las conductas A y B son, entre otros la sincronía de la eclosión y la presencia o no de dominantes. La conducta G se disparó en 1997 debido a un aumento del número de nidos exitosos en comparación con el año anterior, que fue un año con bajo éxito reproductivo (90 nidos 1996 / 176 nidos 1997), y a la sincronía en la eclosión.

Durante el periodo de estudio se pudo observar a las madres acompañando a las crías tanto durante el día como en horario nocturno. La concentración de crías en sitios específicos de saladares y lagunas se puede observar en las diferentes áreas de nidificación en momentos en que el pico de eclosión es alto, coincidiendo con lo que comenta Casas-Andreu (2003), entre otros autores. Sin embargo, esta concentración comienza a disminuir más tarde y luego se encuentran en pequeños grupos (animales marcados), en los esteros. Este traslado solo es posible con la ayuda de la madre.

Respecto a la duración de la permanencia de la madre con las crías en el cocodrilo americano, no se puede determinar con exactitud, dado lo escurridiza de la especie. Se asume que acompaña a las crías durante las primeras semanas, aunque pueden hacerlo por varios meses.

En la dispersión de las crías van a influir agentes externos, como altas mareas o grandes precipitaciones, que motivan corrientes fuertes que arrastran a los neonatos a sitios relativamente distantes del lugar donde estaba la cueva materna. Mazzotti (1983) comenta cómo los neonatos pueden desplazarse hasta 200 metros en varias semanas. Algo similar ocurre en Cabaniguán; las crías se desplazan con la madre, pero comienzan a dispersarse buscando los sitios donde establecerse. Por lo general la separación definitiva de la madre va a ocurrir en lagunas interiores ricas en alimentos, con orillas bajas y pobladas de mangles.

La influencia del cocodrilo de estas tallas (crías y desarrollo) sobre las características de la laguna y esteros que las conectan es importante. En el Capítulo III veámos

cómo los individuos adultos, en su actividad de construcción de cuevas, ejercen una importante función de ingenieros ecológicos del ecosistema. En este caso se ha podido comprobar que el efecto de los individuos de estas tallas es también importante. A la vez que crean condiciones para vivir, agrandan la laguna y crean bordes continuamente. Estos bordes aparecen al fraccionar los parches de mangle prieto para construir sus cuevas y pasadizos. Estos últimos, con la ayuda de la continua erosión, los van cubriendo las aguas, y ello provoca el crecimiento de las lagunas. Como ejemplo se pueden nombrar los parches que estaban localizados en la orilla y años más tarde se encuentran a varios metros alejados de la misma. En el caso de los esteros también se observa el trabajo del cocodrilo, principalmente donde está el mangle prieto ocupando la orilla. Al abrir sus cuevas debajo del mangle prieto, el árbol o arbusto queda prácticamente en el aire. En esta especie de mangle, las raíces forman una especie de plato y no penetran prácticamente en el suelo. Este fenómeno, combinado con la corriente del estero más el viento, provoca la caída del mismo, quedando entonces la cueva expuesta y convirtiéndose en una extensión del estero. Estos fenómenos ocurren continuamente, por lo que transforman constantemente el paisaje del humedal.

8.5. Bibliografía

- Alonso, M. y R. Rodríguez. 1998. Observations of nesting behavior of *Crocodylus acutus*. Crocodile Specialist Group Newsletter 17: 11-13.
- Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de Mexico. Mexico D.F.:Inst. Mexicano de Recursos Renovables.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (reptilia: crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitzmala, Jalisco, México. Acta Zoologica Mexicana 89: 111-128.
- Halliday, T y Adler, K. 2007. La gran Enciclopedia de los Anfibios y Reptiles. Editorial LIBSA.
- Mazzotti F. J. 1983. The Ecology of *Crocodylus acutus* in Florida. PhD. Thesis. Pennsylvania State University. University Park.
- Ogden J.C. y Singletary, C. 1973. Night of the crocodile. Audubon 75:32-37.

Thorbjarnarson, J.; R. Soberón; M. Alonso-Tabet y R. Silveira. 2000. On the use of camera traps to study crocodilian nesting behavior. Crocodile Specialist Group Newsletter 19: 17-18.

Capítulo IX. Capacidad de respuesta a los eventos climáticos: efecto de los cambios en la geomorfología sobre el comportamiento de nidificación

Capítulo 9. Capacidad de respuesta a los eventos climáticos: efecto de los cambios en la geomorfología sobre el comportamiento de nidificación

9.1. Introducción.

La ecología de la reproducción de *Crocodylus acutus* y, particularmente, el uso del *habitat* de nidificación en áreas de distribución de la especie al Sur de la Florida, ha sido documentada por Mazzotti (1983), Odgen (1978), Moler (1991), Gaby *et al.*, (1985), Kushlan y Mazzotti (1989), entre otros. Asimismo, Thorbjarnarson (1988) profundiza sobre las características de los sitios de nidificación en su estudio de la población de *C. acutus* en el lago Etang Saumatre, en Haití.

En Cuba, Rodríguez *et al.* (2002) analizan la importancia de tres variables geomorfológicas, la altitud, el tipo de suelo y la exposición al mar, en los sitios de nidificación de *C. acutus*. Los factores sedimentológicos externos que están actuando en el sustrato rocoso tienen su importancia en la reproducción de *C. acutus*, por estar presentes en las cámaras de incubación de sus nidos. Por ello, parámetros tales como la composición granulométrica, tipos de depósitos, grado de plasticidad, acidez del suelo y composición mineralógica intervienen no sólo durante el proceso de incubación, sino incluso en la propia elección de los sitios de nidificación.

Los eventos climáticos significativos tales como tormentas, paso de huracanes, marejadas, inundaciones y mareas excepcionalmente altas, pueden modificar estas condiciones del sustrato de las áreas de nidificación.

En el presente trabajo se documenta la respuesta de la población de hembras reproductoras de *C. acutus* del Refugio de Fauna Monte Cabaniguán a transformaciones drásticas en la geomorfología de algunas de las áreas de nidificación, provocadas por disturbios climáticos particularmente intensos.

9.2. Materiales y métodos

El estudio abarca el periodo comprendido entre los años 1990 y 1998. La Figura 1 muestra la situación de las áreas de nidificación estudiadas, que suponen un total de 9,8 has (Tabla 9.1). Estas áreas fueron visitadas regularmente a pie, con una

frecuencia mínima semanal, durante la temporada de nidificación, es decir, desde que empieza la construcción de los nidos y puesta de los huevos hasta la eclosión, en el período comprendido entre la tercera semana de febrero y la segunda semana de julio. Las áreas fueron también visitadas fuera de la temporada de nidificación, cada vez que ocurrieron eventos climáticos significativos como tormentas, paso de huracanes, marejadas, inundaciones y mareas excepcionalmente altas. La navegación hasta las áreas de nidificación se realizó en una lancha fiberglass de 16' de eslora, con motor diesel interno y un bote plástico auxiliar de remos de 12' de eslora. Como centro de operaciones se utilizó la estación biológica D. Miguel Álvarez del Toro, situada en la boca del estero Jobabo Norte (posición: 20°40'52"N; 77°17'47"W).

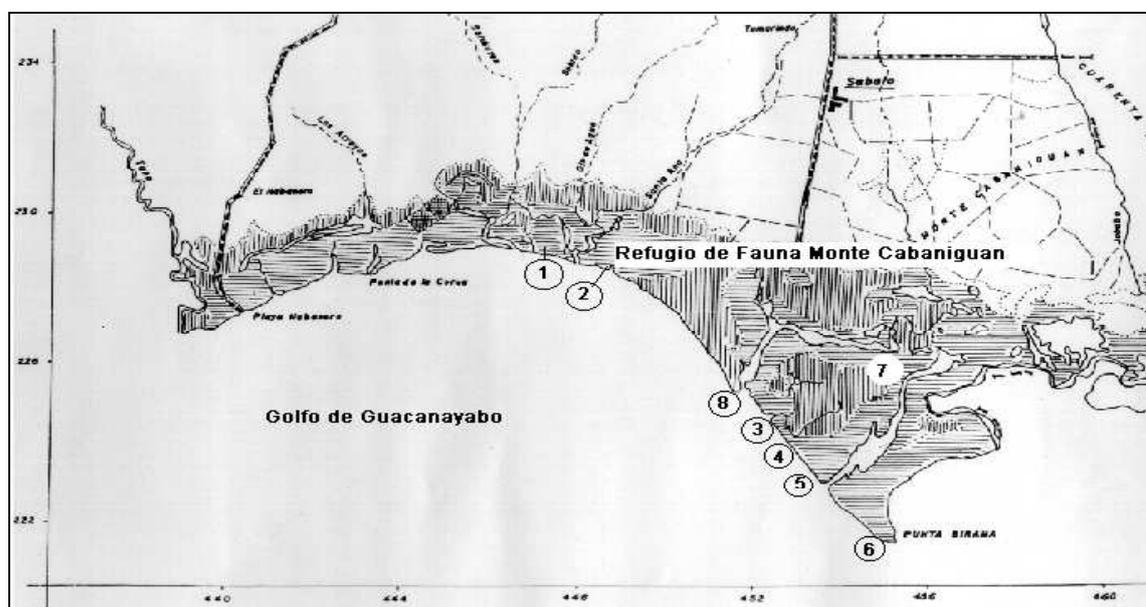


Figura 9.1. Áreas de nidificación gregaria de *C. acutus* en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán: 1.: Ojo de Agua; 2. Soloburén; 3. Jobabito; 4. Jobabito 3 y Jobabito 4; 5. Patabanes; 6. La Salina; 7. Alto de la Jjira; 8. Estación Biológica D. Miguel Álvarez del Toro.

En los recorridos se tomó nota de las áreas de nidificación que fueron utilizadas y la cantidad de nidos activos. En cada ocasión se contaron, además, los nidos que eclosionaron desde la última visita, y se estimó la cantidad de eclosiones a partir del conteo de cascarones rotos y de neonatos hallados en las inmediaciones, aunque se consideró un subestimado.

Tabla 9.1. Áreas de nidificación gregaria de *C. acutus* en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán.

Nombre del área	Posición geográfica	Superficie (has)
Soloburén	22°42'48"N - 77°21'20"W	2,7
Ojo de Agua	22°43'38"N - 77°19'45"W	1,9
Boca de Jobabo	20°40'55"N - 77°17'50"W	0,2
Alto de la Jijira	20°41'22"N - 77°16'37"W	2,0
Jobabito	20°40'22"N - 77°27'22"W	0,8
Jobabito II	20°40'22"N - 77°17'23"W	0,4
Jobabito III	20°40'12"N - 77°17'14"W	0,2
Jobabito IV	20°40'12"N - 77°17'08"W	0,2
Boca de Patabanes	20°39'23"N - 77°16'37"W	0,2
La Salina	20°38'36"N - 77°15'59"W	1,2
TOTAL		9,8

Para la caracterización de los sitios de nidificación se tomaron muestras de arena de los sitios de nidificación de Jobabito, La Jijira y Ojo de Agua. Estas muestras fueron caracterizadas en cuanto a tipos de sedimentos friables, color y grado de plasticidad.

Se consideraron tres variables principales para caracterizar los sitios de nidificación: altitud, sustrato y grado de exposición al mar. Se determinaron hasta cuatro categorías para cada una de estas variables, a las que se asignó un valor creciente (de 1 a 4) de acuerdo a la conveniencia para la reproducción del cocodrilo, a partir de la información disponible para el área (Rodríguez *et al.*, 2002). A cada área de nidificación se le asignó un valor cuantitativo resultante de la suma de las calificaciones de estas tres variables:

- A la variable altitud se le asignó una escala de 1 a 4: a) muy baja: < 40 cm s.n.m. = 1; b) menos baja: de 40 a 50 cm s.n.m. = 2; c) elevada: > 50 cm s.n.m., con relieve irregular = 3; d) elevada: > 50 cm s.n.m., con relieve regular = 4).
- A la variable sustrato se le asignaron 3 valores: a) arena muy fina, con alto contenido de arcilla y materia orgánica, plástica, con deficiente drenaje y aireación = 1; b) arena fina calcárea, con bajo contenido orgánico, buen drenaje y aireación = 2; c) gravilla mullida de material calcáreo, con excelente drenaje y ventilación = 3.
- A la variable grado de exposición se le asignaron 4 valores: a) nidos a no más de 15 m, directamente frente al mar, sin o con escasa protección por cortina de vegetación = 1; b) nidos situados a no más de 15 m directamente frente al mar, pero protegidos por la vegetación = 2; c) Área de nidificación retirada a 2.5 km tierra adentro, pero baja y expuesta a las avenidas de esteros vecinos = 3; d) Área retirada del mar a varias decenas de metros y/o bien protegido por vegetación densa = 4

Se tomó información sobre los eventos climáticos ocurridos en el área durante el periodo de estudio. El área de estudio no cuenta con una estación meteorológica, lo que imposibilitó el registro de datos climáticos locales. Por tal razón, la mayoría de las caracterizaciones de eventos climáticos constituyen apreciaciones empíricas, y los datos de precipitación que pudieron obtenerse son de carácter general para el municipio de Jobabo, al que pertenece el refugio de fauna (que está a unos 25 km). Durante estos años ocurrió la “Tormenta del Siglo” (1993), grandes tormentas tropicales (1994) y el huracán Lily (1996).

En las visitas posteriores a los eventos climáticos se confeccionó un historial de los cambios geomorfológicos ocurridos en cada área de nidificación, se tomaron de nuevo muestras de arena para caracterizar el sustrato tras los cambios producidos por inundaciones y penetraciones del mar, y se registró la respuesta a los cambios por parte de las hembras expresada en número de nidos activos.

Se utilizó el análisis de regresión simple para relacionar la categoría del área a partir de la calificación numérica otorgada (variable independiente) con cinco variables reproductivas: cantidad promedio de nidos/año, promedio de nidos exitosos/año,

éxito de la nidificación, éxito de la eclosión y probabilidad de eclosión (Hall y Johnson 1987), que se tomaron como variables dependientes.

Como resultado de la deposición de sedimentos asociada a inundaciones y penetraciones del mar ocurridas al paso del huracán Lily en octubre de 1996, las áreas de Ojo de Agua, Soloburén y Alto de la Jijira cambiaron su calificación. Para ver el efecto de este cambio se volvió a realizar el análisis de regresión incluyendo los datos correspondientes a los años 1997 y 1998 para esas áreas, considerando las variables cantidad de nidos/año, promedio de nidos/año, promedio de nidos exitosos/año y probabilidad de eclosión. Las variables dependientes mostraron una distribución normal, por lo que no fue necesario transformarlas.

Todas las observaciones se realizaron durante el horario diurno, preferentemente por la mañana. Las visitas a las áreas de nidificación fueron breves y se cuidó de no dejar ningún material extraño o sustancias olorosas que pudieran repercutir en el comportamiento de las reproductoras, los neonatos o los potenciales predadores.

9.3. Resultados

9.3.1. Características de las áreas de nidificación y la productividad con anterioridad a los eventos climáticos.

La Tabla 9.2 muestra la clasificación geomorfológica de las áreas de nidificación de acuerdo con tres factores principales: altitud, sustrato y grado de exposición al mar. La calificación numérica sigue el criterio expuesto en Materiales y métodos. Desde el punto de vista de la reproducción de *C. acutus* las áreas de mayor calificación fueron Jobabito y La Salina, que son áreas elevadas, con sustrato de gravilla calcárea y que se extienden tierra adentro (Tabla 9.2).

Respecto a los parámetros de productividad, las áreas con las calificaciones más altas en general mostraron los valores mayores de promedio de nidos/año, éxito de la nidificación, éxito de la eclosión y probabilidad de eclosión (Tabla 9.3, Caso A).

El análisis de regresión reveló que la categoría de las áreas de nidificación explica satisfactoriamente (coeficientes de determinación entre 0.59 y 0.87 %) tres de las cinco variables reproductivas analizadas: promedio de nidos/año, promedio de nidos

exitosos/año y probabilidad de eclosión, siendo la variable promedio de nidos/año la de mayor asociación (Tabla 9.4, caso A).

Tabla 9.2. Tipificación de las áreas de nidificación gregaria de *C. acutus* en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán, antes de octubre de 1996.

Área	Elevación (calificación)	Sustrato (calificación)	Exposición (calificación)	Calificación final
1. Playas				
1 a. Playas altamente expuestas, bajas, de arena fina con alto contenido arcilloso - orgánico				
Ojo de Agua	Bajo, menos de 40 cm s.n.m. (1)	Arena muy fina, con alto contenido de arcilla, plástica, deficiente drenaje y aireación. (1)	Los nidos están a menos de 15 m de la línea de la costa; algunos segmentos sólo están protegidos por una estrecha franja de mangles. (1)	3
Soloburén				3
1 b. Playas expuestas, menos bajas, arena gruesa (gravilla) de material calcáreo				
Jobabito 3 y Jobabito 4	Bajo, a menos de 40 cm s.n.m. (1)	Gravilla mullida, de material calcáreo, con excelente drenaje y ventilación (3)	Nidos altamente expuestos a la acción del mar (a menos de 15 m de la línea de la costa). (1)	5
1 c. Playas elevadas, de arena gruesa, mayormente protegidas por una franja de manglar				
Patabanes	Bajo, a de menos de 40 cm s.n.m. (1)	Gravilla mullida, de material calcáreo, con excelente drenaje y ventilación (3)	Nidos altamente expuestos a la acción del mar (1)	5
2. Áreas del interior de la ciénaga				
La Jijira	Bajo (menos de 40 cm s.n.m.), con relieve irregular. (1)	Arena muy fina, con alto contenido de arcilla, plástica, deficiente drenaje y aireación (1)	Retirada a 2 Km. tierra adentro, Protegida del mar, pero expuesta a las avenidas de los esteros vecinos (3)	5
3. Áreas elevadas, con sustrato de arena gruesa calcárea, que se extienden tierra adentro por varias decenas de metros a partir de la costa				
La Salina	Elevada a más de 45 cm s.n.m., aunque con algunas depresiones del relieve. (3)	Gravilla mullida, de material calcáreo, con excelente drenaje y ventilación (3)	Duna costera protegida por densa franja de cactáceas y un área interior totalmente protegida de la acción del mar. (4)	10
Jobabito	Elevado, a más de 45 m.s.n.m., con relieve uniformemente alto (4)	Gravilla mullida, de material calcáreo, con excelente drenaje y ventilación (3)	Retirada del mar, rodeada de manglar denso; bien protegida contra la acción del mar y el viento (4)	11

Tabla 9.3. Calificación de las áreas de nidificación gregaria y variables reproductivas de *C. acutus* asociadas a ellas, antes (Caso A) y después (Caso B) del huracán Lily, en el R. F. M. C. Caso A: n=7 años excepto Soloburén y Jijira (6 años), Jobabito 3 y 4 (3 años), Patabanes (2 años); Caso B: n=2 excepto Soloburén (1 año).

Caso	Área	Calificación	Total de nidos	Promedio de nidos/año	Promedio de nidos exitosos/año	Éxito de la nidificación	Éxito de la eclosión	Probabilidad de eclosión
Caso A: Período 1990-96	Ojo de Agua	3	48	6,9	3,4	0,55	0,55	0,30
	Soloburén	3	30	5,0	3,3	0,65	0,49	0,32
	Jobabito 3 y 4	5	23	7,7	1,0	0,13	0,49	0,06
	Patabanes	5	20	10,0	6,5	0,65	0,36	0,23
	Alto de la Jijira	5	103	17,2	9,4	0,64	0,36	0,23
	La Salina	10	373	53,3	43,8	0,93	0,71	0,66
	Jobabito	11	594	84,9	70,7	0,86	0,70	0,60
Caso B: Período 1997-98	Ojo de Agua	5	55	27,5	23,0	0,83	0,78	0,65
	Soloburén	5	17	17,0	17,0	1,00	-	-
	Alto de la Jijira	7	53	26,5	21,0	0,79	0,76	0,60

9.3.2. Los eventos climáticos y la respuesta de las hembras.

Tres disturbios meteorológicos acaecidos en el área entre 1993 y 1996 provocaron transformaciones significativas en la geomorfología de algunas de las áreas de nidificación. Estas transformaciones unas veces perjudicaron y otras mejoraron las condiciones de los sitios para la incubación, pero en todos los casos brindaron la oportunidad de observar las correspondientes respuestas por parte de la población nidificante de *C. acutus*. Estas transformaciones y las respuestas por parte de las hembras están documentadas de manera resumida en la Tabla 9.5.

En la referida tabla se pueden apreciar cuatro tipos fundamentales de transformaciones en el hábitat y respuestas de las hembras:

1. Ocupación de áreas nuevas de nidificación. La acción del mar depositó una capa de material útil como substrato de nidificación en segmentos de la costa donde previamente no lo había. Como respuesta, el segmento fue colonizado por parte de las hembras en la siguiente temporada de nidificación.
2. Desocupación total de áreas de nidificación. Posteriormente, cuando las marejadas asociadas a perturbaciones meteorológicas barrieron total o parcialmente el substrato de nidificación en las áreas que eran nuevas, el número de nidos se redujo o se suspendió del todo la nidificación. Tal es el caso de las áreas de Jobabito 3, Jobabito 4 y Patabanes.
3. Reducción del número de nidos en áreas ya ocupadas. Sucesivos disturbios y procesos climáticos (marejadas, inundaciones de origen pluvial, la acción del viento) fueron barriendo capas de substrato en las áreas más expuestas, sin desnudarlas completamente, pero reduciendo su altitud (Ojo de Agua, Soloburén y La Jijira en 1993 y 1994). Como respuesta, la cantidad de nidos en esas áreas fue decreciendo de un año a otro.
4. Aumento del número de nidos en áreas ya ocupadas. Substratos de nidificación con características subóptimas (mal drenaje, tendencia a la compactación) fueron cubiertos por capas de sedimentos arenosos más favorables, acarreados por penetraciones del mar y avenidas de los esteros, lo que provocó además una elevación de las áreas de nidificación. La respuesta fue un significativo incremento de la cantidad de nidos en años subsiguientes, acompañada por un aumento en la productividad de los nidos. Es el caso de La Jijira, Ojo de Agua y Soloburén, como resultado de las marejadas e inundaciones asociadas al Huracán Lily de 1996.

Tabla 9.4. Análisis de regresión de las cinco variables reproductivas con el índice de *habitat* para siete áreas de nidificación gregaria de *C. acutus* del Refugio de Fauna Monte Cabaniguán. Caso A = Valores de 1990 – 96; Caso B = Valores de 1990 – 98.

VARIABLES	Casos	F	r ²	Ecuación de regresión
Promedio nidos/año	A	35.36**	0.876	Y = 3.58 + 0.097 X
	B	44.09***	0.846	Y = 3.51 + 0.097 X
Promedio de nidos exitosos/año	A	32.17**	0.866	Y = 3.97 + 0.11 X
	B	36.90***	0.822	Y = 3.81 + 0.11 X
Éxito de la nidificación	A	2.99 n.s.	-	-
Éxito de la eclosión	A	5.55 n.s.	-	-
Probabilidad de eclosión	A	7.28*	0.593	Y = 2.21 + 11.46 X
	B	4.05 n.s.	-	-

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Tabla 9.5. Efectos de eventos climáticos drásticos en áreas de nidificación de *C. acutus* del refugio de fauna Monte Cabaniguán, años 1993, 1994 y 1996.

Año	Evento climático	Efecto en la geomorfología de los sitios de nidificación	Efecto en la reproducción de <i>C. acutus</i>
1993	"TORMENTA DEL SIGLO" 1º al 2 de junio (iniciando la temporada de eclosiones de <i>C. acutus</i>). Cayeron 410 mm. de lluvia en menos de 12 horas), fuertes vientos del Sur, en rachas de hasta 50 Kph.. Olas de hasta 3 m de altura. En el año cayeron en el municipio 1447 mm. de precipitaciones (252 mm. por	<i>JOBABITO</i>	
		Breve inundación que no provocó cambios en la geomorfología	25 nidos no exitosos de un total de 89. Dejó de eclosionar el 26.5 % de huevos fértiles en nidos exitosos.
		<i>LA SALINA</i>	
		El segmento retirado del mar se inundó sólo parcialmente y por poco tiempo, sin cambios aparentes en su geomorfología; la marejada depositó arena en el segmento de playa incrementando el área de nidificación, en extensión y altitud	La inundación del área de nidificación provocó la pérdida de 6 nidos y el 46 % de los huevos fértiles dejó de eclosionar en los nidos exitosos. Pero en el segmento costero aumenta en 11 el número de nidos en la temporada de 1994
		<i>LA JIJIRA</i>	

Año	Evento climático	Efecto en la geomorfología de los sitios de nidificación	Efecto en la reproducción de <i>C. acutus</i>
	precipitaciones (252 mm. por encima de la media anual histórica de 1195 mm.).	Avenida de esteros, inundación, el arrastre de suelo provoca depresión del área de nidificación	Pérdida de todos los nidos (n = 18) en 1993.
		OJO DE AGUA Y SOLOBUREN	
		Marejadas e inundación. Arrastre del sustrato de nidificación y depresión del área	Pérdida de todos los nidos en 1993; se reduce la cantidad de nidos en años subsiguientes (n = 11 en 1994; n = 5 en 1996).
		JOBABITO 3 Y JOBABITO 4	
		Marejadas. Depósito de gravilla calcárea en la playa: nueva duna	Colonización de estas áreas en la próxima temporada (1994): 11 nidos
1994	<p style="text-align: center;">TORMENTA TROPICAL</p> <p>Del 17 al 18 de junio (en plena temporada de eclosiones). Fuertes lluvias acompañadas de vientos del Sur y marejadas.</p> <p>En 1994 cayeron 1 210 mm. de lluvia en el municipio (15 mm. por encima del promedio histórico).</p>	JOBABITO	
		Breve inundación que no provocó cambios en la geomorfología	Dejaron de eclosionar 2 de 89 nidos; dejó de eclosionar el 26 % de los huevos fértiles en nidos exitosos.
		LA SALINA	
		La densa vegetación de cactáceas protegió la duna y los nidos en el sector costero, evitando que fueran barridos; el sector del interior sufrió inundación parcial sin cambios aparentes en su geomorfología	Dejaron de eclosionar 9 de 53 nidos; dejó de eclosionar el 28 % de los huevos fértiles en nidos exitosos.
		<i>LA JIJIRA</i>	
		Avenida de esteros, inundación, arrastre del sustrato de nidificación	Pérdida de todos los nidos (n = 23)
		OJO DE AGUA Y SOLOBUREN	
		Marejadas e inundación, arrastre del sustrato de nidificación	Pérdida de todos los nidos. Menos nidos en la próxima temporada (n = 3)
		JOBABITO 3 Y JOBABITO 4	
		Marejadas, arrastre del sustrato de nidificación	Pérdida de todos los nidos. Menos nidos en la próxima temporada (n = 9)
PATABANES			

Año	Evento climático	Efecto en la geomorfología de los sitios de nidificación	Efecto en la reproducción de <i>C. acutus</i>
		Marejadas, depósito de arena con formación de nueva duna.	Colonización del área al año siguiente (1995): 5 nidos
1996	<p>HURACAN LILY</p> <p>El huracán atravesó la isla de Cuba en el mes de octubre, con rumbo aproximado SW, a más de 500 Km. del área de estudio. Provocó un fuerte mar de leva y mareas excepcionalmente altas que se transmitieron por los cauces al interior del área provocando inundaciones en áreas de nidificación costeras e interiores. La temporada de nidificación se caracterizó por una intensa sequía.</p>	JOBABITO	
		No provocó efectos notables en el área de nidificación	El huracán ocurrió después de concluida la temporada de nidificación. La intensa sequía que lo precedió provocó bajo índice de eclosiones: éxito de eclosión de 0.64, contra un 0.70 para todo el período 1990 – 96.
		<i>LA SALINA</i>	
		La mar de leva asociada al paso del huracán depositó más arena en el sector costero del área de nidificación.	Ligero incremento del número de nidos en el sector costero en los años 1997 y 1998.
		<i>LA JIJIRA</i>	
		Avenida de cauces; depósito de sustrato con mejores cualidades para la nidificación; elevación del área	Aumento de la cantidad de nidos en años ulteriores; aumento de la productividad de los nidos. En 1996 el éxito de eclosión fue de 0.76, contra un 0.23 para el período completo 1990 – 96: este aumento se atribuye a la intensa sequía durante el período de incubación, que contrarrestó la excesiva humedad del sustrato.
OJO DE AGUA Y SOLOBUREN			

Año	Evento climático	Efecto en la geomorfología de los sitios de nidificación	Efecto en la reproducción de <i>C. acutus</i>
		Marejadas e inundación; depósito de arena con mejores cualidades para la nidificación; elevación de la duna	Aumento drástico de la cantidad de nidos a partir de 1997 (33 nidos en 1997 y 57 en 1998); aumento de la productividad de los nidos. En 1996 la sequía favoreció el índice de eclosiones en estas áreas particularmente húmedas (Éxito de eclosión de 1.0 en Soloburén y de 0.83 en Ojo de Agua, en contraste con 0.32 y 0.30 respectivamente, para el período 1990 – 96)
		<i>JOBABITO 3 Y JOBABITO 4</i>	
		Marejadas; arrastre total del sustrato de nidificación	Desaparición del área de nidificación
		PATABANES	
		Marejadas; arrastre de sustrato de nidificación	Reducción del 70 % del área efectiva de nidificación; menos nidos en años subsiguientes (n = 3).

Como resultado de la deposición de sedimentos asociada a inundaciones y penetraciones del mar ocurridas al paso del huracán Lily en octubre de 1996, las áreas de Ojo de Agua, Soloburén y Alto de la Jijira cambiaron su calificación de 3, 3 y 5 a 5, 5 y 7, respectivamente (Tabla 9.3, caso B).

Los cambios en estas áreas proporcionaron un mayor promedio de nidos por año y un mayor éxito de la nidificación, éxito de la eclosión y probabilidad de eclosión que en la situación anterior, cuando tenían una categoría menor en la escala de conveniencia para la reproducción del cocodrilo (Tabla 9.4, caso B). Al incluir estas áreas con sus nuevas calificaciones en el análisis de regresión se obtuvieron resultados similares a los anteriores a los cambios: el promedio de nidos/año y el promedio de nidos exitosos/año se asociaron con la calificación de las áreas (Tabla 9.4, caso B).

Para una mejor comprensión de estos procesos, conviene analizar detalladamente la evolución de dos de estas áreas de nidificación, considerando las características del suelo (Tabla 9.6).

Tabla 9.6. Caracterización de muestras de suelo de dos áreas de nidificación de *C. acutus* en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán antes y después del paso del huracán Lily de 1996. Caso A = Valores de 1990 – 96; Caso B = Valores de 1990 – 98.

Caso	Localidad	Ubicación geomorfológica	Tipos de sedimentos	Color	Grado de plasticidad	Evaluación para la nidificación
Caso A: periodo anterior a 1996	Ojo de Agua	Duna costera	Arena fina cienosa, con fragmentos de moluscos marinos, de color pardo-verdoso, plástica	Pardo - verdoso	Plástica	Mala
	Alto de la Jijira	Zona alta a modo de un cayo emergido	Arena media de cuarzo cienosa, con restos de vegetales y moluscos fragmentados, aproximadamente el 30%	Pardo oscuro	Plástica	Mala
Caso B: periodo posterior a 1996	Ojo de Agua	Duna costera	Arena fina de cuarzo con pocos restos de vegetales, esporádicamente, restos de moluscos marinos.	Beige - gris	Poco plástica	Regular
	Alto de la Jijira	Zona alta a modo de un cayo emergido	Arena fina de cuarzo con pocos restos de vegetales, esporádicamente, restos de moluscos marinos.	Gris	Poco plástica	Regular

Las muestras del área de nidificación Ojo de Agua fueron tomadas de una duna costera situada a 100 m aproximadamente del estero del mismo nombre, que se encuentra bajo el influjo de las mareas. Los depósitos más recientes están representados por una arena fina, cuarzosa, con más del 90 % de sílice y con restos de vegetales (hojas, fragmentos de ramas) y, esporádicamente, fragmentos de moluscos marinos de color beige - gris. El material es muy poco plástico y mejor aireado que los la arena fina cienosa que aparece en las muestras tomadas en esa área antes de octubre de 1996, pero sus tonos grises y más claros generan que reflejen más la energía solar, siendo depósitos generalmente fríos y ácidos, independientemente de que permiten mejor la eclosión de los huevos. Estos depósitos están bajo el efecto de las mareas, por lo que a pesar de permitir mejores

condiciones de aireación presentan, en ocasiones, excesiva humedad, considerándose desde el punto de vista físico-mecánico de regulares a malos para la nidificación.

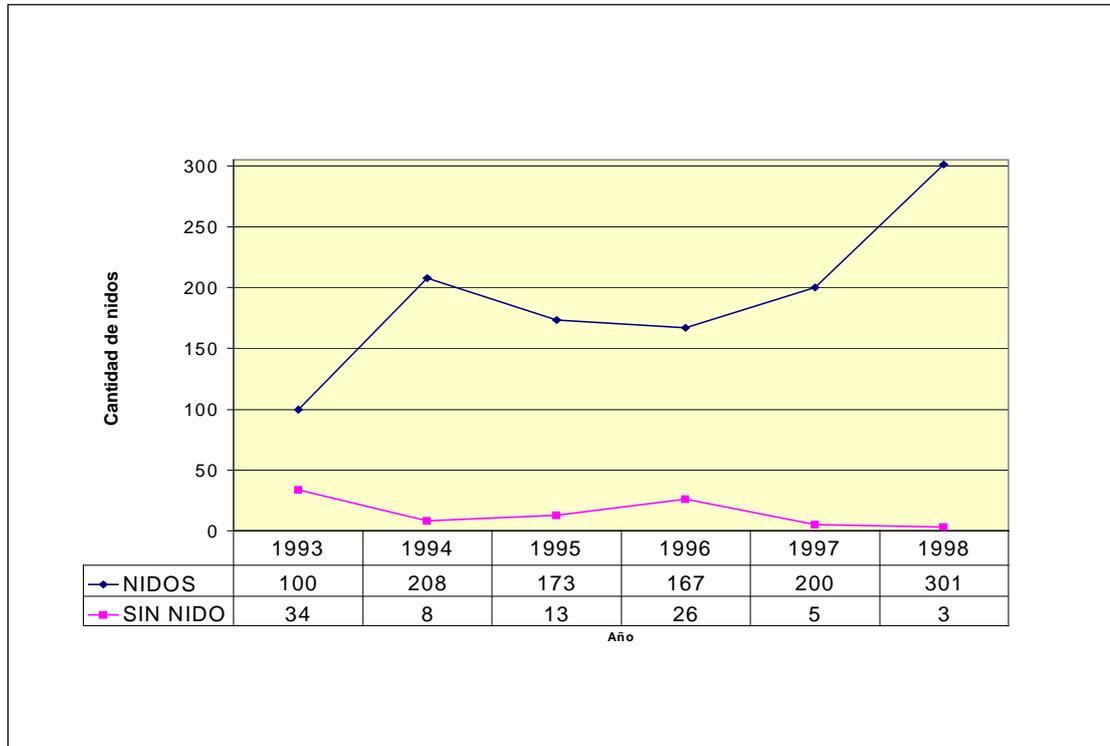


Figura 9.2. N° de nidos construidos y nidadas sin construcción de nido reportados en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán en el período 1993-1998.

En la Figura 9.2 se puede observar cómo la cantidad de nidadas dejadas sin construir nido ha variado de manera inversa a los incrementos de nidos asociados a cambios geomorfológicos acaecidos en las áreas de nidificación vinculados a eventos climáticos (1994, 1997 y 1998).

9.4. Discusión

Los resultados muestran la movilidad de los depósitos hologénicos que, frente a los eventos climáticos, pueden variar su extensión, incluso en una misma unidad geomorfológica, creando modificaciones sustanciales en las facies de los depósitos sueltos que conforman el suelo. Este cambio es percibido por las hembras reproductoras de *C. acutus* que, en la medida en que van ocurriendo estos cambios en el substrato, van migrando de un depósito a otro para llevar a efecto la nidificación,

“como seleccionando el material”. Ejemplo de esto es lo ocurrido en el área Ojo de Agua: en un inicio existía el substrato caracterizado por una arena fina cienosa, con fragmentos de moluscos marinos, de color pardo-verdoso, plástica, que fue utilizada por los cocodrilos en varias anidaciones; pero como efecto de fuertes marejadas asociadas al paso del huracán Lily, en octubre de 1996, sobre estas arenas se depositaron los materiales no arcillosos, de color beige – gris, más aireados y con mayor permeabilidad. Estos depósitos fueron rápidamente asimilados por las hembras de *C. acutus* para la nidificación, con mejores resultados, abandonando prácticamente los depósitos remanentes anteriores.

El Alto de la Jijira, a 2.5 Km. tierra adentro, constituye una zona alta, a modo de cayo emergido de los esteros Patabanes y Jobabo Norte, afectado frecuentemente por el aumento del nivel de las aguas de la localidad. El área de nidificación está conformada por una arena media de cuarzo, cienosa, con restos vegetales y fragmentos de moluscos que le ceden cierto grado de carbonatación, disminuyendo su acidez respecto a las arenas cuarzosas antes citadas, pudiendo clasificarse como medianamente plástica. En esta localidad, como resultado de los arrastres provocados por inundaciones asociadas al paso del huracán Lily, también se observaron cambios faciales del substrato, de arenas biogénicas plásticas a substratos más friables y aireados de arenas de cuarzo, que aun tienen cualidades plásticas, pero menores que las anteriores. En este caso también se observó un incremento del número de nidos en las temporadas de reproducción de 1997 y 1998, acompañado de un aumento de los índices de productividad.

En la localidad de Jobabito, en la zona costera, el substrato está compuesto por una grava media blanca, constituida únicamente por fragmentos triturados de conchas carbonatadas. La propia naturaleza marina y carbonática, no plástica, provee de un excelente drenaje y aireación y de un pH neutro. Esta área de nidificación y La Salina, son las más elevadas y mejor abrigadas contra la acción de las olas y penetraciones del mar; consecuentemente, los eventos meteorológicos no provocaron modificaciones substanciales de su geomorfología, y la cantidad de nidos se ha mantenido alta, con pocas variaciones durante el período de estudios. En ambas áreas las inundaciones ocurridas en 1993 y 1994 provocaron menos pérdidas de nidos y muertes embrionarias que en las otras áreas estudiadas; el éxito de la nidificación

(Hall y Johnson 1987) se ha mantenido alrededor del 86 % y el éxito de la eclosión alrededor del 70 %. La mayoría de las muertes embrionarias en nidos exitosos se debieron a inundación críptica del nido (Mazzotti 1983) pues la mayor parte de los nidos se encontraban suficientemente altos para que el agua no inundara completamente las cámaras de incubación y las excelentes propiedades de drenaje del suelo facilitaron su rápida infiltración.

Los efectos de la intensa sequía ocurrida durante la temporada de incubación de 1996 ejemplifica muy bien la manera en que la interacción entre los factores meteorológicos y las propiedades higroscópicas de los substratos de nidificación afecta a la productividad de los nidos. Ese año las áreas de nidificación más “favorecidas” por las excelentes propiedades de drenaje de sus suelos, es decir, Jobabito y La Salina, mostraron sus más bajos índices de eclosión durante el período de estudios. Sin embargo, las áreas de Soloburén, Ojo de Agua y Alto de la Jijira, caracterizadas hasta esa fecha por sus suelos de baja altitud, altamente plásticos y con alto índice de retención de la humedad, tuvieron ese año sus más altos índices de eclosión en todo el período que va de 1990 a 1996 (Tabla 9.3).

Un efecto concomitante en el fracaso de nidos en todas las áreas ha sido la falta de asistencia parental en el momento de la eclosión; en estos casos la deserción de las madres ha sido más frecuente después de producirse los referidos disturbios climáticos y puede atribuirse al efecto de dispersión y stress causado por tales fenómenos, o al retardo en la fecha de eclosión provocado por bajas temperaturas en los nidos sometidos a excesiva humedad. En el área de estudio se ha observado que las hembras reproductoras no permanecen en las áreas de nidificación más allá de una fecha determinada, independientemente de que los nidos bajo su cuidado hayan eclosionado o no.

La presencia de sitios poco adecuados, la alta densidad de nidos en las mejores áreas y la escasa extensión de presencia de áreas de nidificación respecto a la superficie total del área de estudio, señalan a la disponibilidad de *habitat* para la nidificación como un factor limitante del crecimiento poblacional. Esto se pone además de manifiesto al analizar la cantidad de nidadas depositadas directamente sobre el suelo (sin construcción de nidos) durante el período de estudio. En el gráfico de la Figura 2 se puede observar cómo la cantidad de nidadas abandonadas ha variado de manera

inversa a los incrementos de nidos asociados a los cambios geomorfológicos acaecidos en las áreas de nidificación. Esto se interpreta como resultado de un efecto de saturación territorial. En la mayoría de los casos, las nidadas abandonadas están compuestas por un número de 13 a 20 huevos de dimensiones pequeñas, lo que hace suponer que pertenecen a reproductoras de jóvenes o de nuevo reclutamiento a las que les es denegado el acceso a sitios de nidificación donde la densidad de nidos y la presión territorial son muy altas. Al incrementarse el *habitat* efectivo de nidificación como resultado de las transformaciones geomorfológicas, las nuevas reproductoras toman ventaja, ocupando nuevos sitios que no habían sido colonizados, no viéndose forzadas a desovar en el suelo raso.

Las hembras de *C. acutus* son capaces de responder de forma relativamente rápida ante la formación de sitios con condiciones para nidificar, como respuesta a su factor limitante, la carencia de áreas de nidificación en correspondencia al tamaño de la población.

9.5. Bibliografía

- Gaby, R., M. P. McMahon, F. J. Mazzotti, W. N. Gillies y J. R. Wilcox. 1985. Ecology of a Population of *Crocodylus acutus* at a Power Plant Site in Florida. *J. Herpetol.* 19:189-198.
- Hall, P. M. y D. R. Johnson. 1987. Nesting biology of *Crocodylus novaeguineae* in Lake Murray District, Papua New Guinea. *Herpetologica*, 43:249-258.
- Kushlan, J. A. y F. J. Mazzotti. 1989. Population Biology of the American Crocodile. *J. Herpetol.* 23:7-21.
- Mazzotti, F. J. 1983. The ecology of *Crocodylus acutus* in Florida. Ph.D. dissertation, Pennsylvania State Univ. 161 pp.
- Moler, P. E. 1991. *American Crocodile Nest Survey and Monitoring Bureau of Wildlife Research*. Florida Game and Fresh Water Fish Commission.
- Ogden, J.C. 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. *J. Herpetol.* 12:183-196.
- Rodríguez, R., M. Alonso y V. Berovides. 2002. Nidificación del Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus* Cuvier) en el Refugio de Fauna “Monte Cabaniguán”, Cuba. En: *La*

conservación y manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Luciano Verdade y Alejandro Barrera, eds. Piracicaba: C.N. Editorial.

Thorbjarnarson, J. B. 1988. Status and Ecology of the American Crocodile in Haiti. Bull. Fla. State Museum 33:1-86.

Capítulo X. Implicaciones de los resultados para la protección y el manejo del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán

Capítulo 10. Implicaciones de los resultados para la protección y el manejo del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán.

La información aportada por esta tesis sobre el comportamiento de alimentación, uso del *habitat* y reproducción del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán contribuye al conocimiento de la conducta del cocodrilo americano para fortalecer las medidas de gestión y conservación de la especie en el archipiélago cubano, objetivo general de este trabajo. Los resultados muestran que dada la gran heterogeneidad ambiental a que se enfrenta el cocodrilo americano tanto durante su desarrollo como en los distintos momentos de la reproducción, los comportamientos asociados a estas etapas de su ciclo de vida presentan una gran plasticidad fenotípica.

Se han identificado conductas relacionadas con la supervivencia y la reproducción del cocodrilo americano, que unidas a otros aspectos del conocimiento de su ecología y genética, sirven de plataforma cognoscitiva para establecer acciones para la conservación de la especie. Basado en los resultados de esta tesis, aquí se exponen algunas implicaciones de los resultados para la protección y el manejo del cocodrilo americano en el Refugio de Fauna Monte Cabaniguán:

1. Conocer las características de las cuevas asociadas a cada talla de individuos, tales como la vegetación, la profundidad y los lugares escogidos para su construcción, permite la localización de los ejemplares, algo vital para su monitoreo.
2. Los machos más grandes y fuertes son los que resultan escogidos con mayor frecuencia por las hembras para el apareamiento. Conocer las características de los lugares que estos individuos necesitan para realizar el cortejo y la cópula permite identificar los *habitats* actuales y potenciales para esta función, y protegerlos. A su vez, esta información resulta de utilidad para el manejo en cautiverio, donde se deben crear los corrales con características que se ajusten en lo posible a estas condiciones.
3. La selección de *habitat* de nidificación que realizan las hembras de la especie ha permitido conocer los sitios donde se construyen o pudieran construirse los nidos, lo que facilita su localización y monitoreo. Además, se trata de

información que permite ciertas actividades de manejo de la especie, por ejemplo, creando artificialmente, en las áreas naturales o en las granjas, sitios con condiciones para la reproducción.

4. La rapidez con que las hembras responden a las condiciones de las áreas de nidificación se ha comprobado tras la aparición de nuevas áreas susceptibles de ser ocupadas tras la acción de eventos naturales, tales como inundaciones, ciclones tropicales y tormentas severas. Estas áreas fueron ocupadas en las estaciones siguientes. Esta respuesta garantiza el éxito de las posibles acciones de creación artificial de condiciones para la nidificación. Esto se pudo comprobar el año 2006, en que se construyó un parche de nidificación artificial en el área de estudio. A las dos semanas de construido se localizaron dos nidadas, y el año siguiente se localizaron tres nidadas.
5. La presencia del hombre y su constante acecho a los cocodrilos desde los tiempos de la colonia han hecho variar la conducta de los cocodrilos ante el evento del cuidado del nido. Ahora el cuidado lo hacen de forma escurridiza, evitando siempre la presencia humana, y principalmente por la noche (es muy poco frecuente que lo hagan por el día). Probablemente se trata de un cambio en la conducta del cuidado que ha permitido la supervivencia de la especie. En cualquier caso, el conocimiento de esta conducta escurridiza obliga al investigador a auxiliarse de evidencias para localizar los nidos, y no sólo tener en cuenta la presencia de la hembra. Ahora bien, ¿Qué pasa cuando una hembra de esta población se encuentra cautiva, conviviendo día a día con el hombre y mostrándose dócil en apariencia, y llega el momento en que tiene su nido? Se ha comprobado que se convierte en un animal totalmente agresivo, atacando al hombre en todo momento, vigilando su nido de forma permanente y destrozando a cualquier otro individuo de su especie que se acerque a ella. Esta conducta debe ser resultado de la presión de amenaza que ha supuesto la presencia del hombre. Hay que tener en cuenta esta conducta agresiva de las hembras en cautiverio, por los posibles ataques al personal que maneja los nidos.
6. Conocer la conducta materna en cuanto al traslado de las crías (cuidados postnatales) ha permitido localizar con facilidad los neonatos de cada nido,

evaluar la supervivencia en los primeros días de vida y seguirlos hasta su dispersión. La diversificación de sitios para llevar a sus crías trae como resultado una menor mortalidad en los neonatos. Conocer los diferentes comportamientos que utiliza la población objeto de nuestro estudio para trasladar a su prole constituye una información importante para acciones de manejo, por ejemplo a la hora de diseñar reintroducciones, porque obliga a una profunda valoración del lugar escogido para ver si éste reúne sitios con características propicias para albergar a los recién nacidos.

7. La capacidad del recién nacido para buscar refugio y camuflarse hasta alcanzar la talla en que ya no es presa de las aves y peces que habitan lagunas y esteros constituye otro factor vital para la perpetuidad de la especie. La conducta de seleccionar lagunas someras y ricas en alimentos los mantiene alejados de los lugares preferidos por los adultos para alimentarse, por lo que evitan así ser atacados. Conocer los sitios que utilizan los individuos para su crecimiento y desarrollo nos permite evaluar el estado de la población joven, calcular la futura tendencia poblacional e implementar las acciones necesarias para su conservación.
8. El estudio de la conducta alimentaria y técnicas de caza ha permitido conocer la gran adaptabilidad de la especie al ecosistema en que se encuentra, lo que garantiza su supervivencia y salud de la población, y ha revelado la importancia de ciertos procesos de aprendizaje, bien a partir de la presencia de las madres, bien por los eventos de caza colectiva que se producen siempre que es necesario. Esta información ha sido de utilidad en el manejo de individuos en cautividad. Por ejemplo, se ha comprobado que cuando se liberan animales de talla mediana en adelante, su adaptación al medio y la efectividad de capturar alimento es mucho mayor cuando antes de liberarlos de los corrales donde tienen que atrapar el alimento vivo se ha llevado un animal silvestre. Al parecer ocurre cierto aprendizaje. Esta experiencia se practicó en 1992 y 1994 al liberar animales bajo las dos condiciones, en el refugio de fauna Monte Cabaniguán.
9. Las respuestas de la especie a los cambios de temperatura, tanto del ambiente como del agua, se basan en el uso de las cuevas y la internación en el

manglar ante frío o calor. Conocer estas respuestas resulta crucial a la hora de predecir el comportamiento de la especie en un escenario de cambio climático. En cautiverio, el control de la temperatura de corrales puede contribuir a su mejor desarrollo y, por tanto, a su mayor productividad.

Conclusiones

1. La conducta de construcción de cuevas o madrigueras se manifiesta en todas las etapas de la vida del cocodrilo americano, *Crocodylus acutus*, y responde a las necesidades del individuo en momentos determinados de su ciclo biológico.
2. Las cuevas pueden ser permanentes, estacionales o de crecimiento y desarrollo. El sitio para construirlas debe reunir determinadas características (vegetación, altura de orilla, profundidad del cuerpo de agua) en función de la talla del animal y el objetivo para el que se construyen.
3. La conducta de construcción de cuevas y el paso sistemático de estos animales por un mismo sitio motivan cambios continuos en el humedal, lo que contribuye a mantener el nivel hídrico de las ciénagas. Por ello, el cocodrilo puede considerarse como especie ingeniera del humedal.
4. Los cocodrilos son oportunistas a la hora de alimentarse; la conducta utilizada para atrapar las presas está relacionada con la edad, el hábitat, la disponibilidad del recurso y el tipo de presa.
5. El periodo reproductivo se inicia con la formación de harenes a principios de diciembre, seguido de los eventos de cortejo y cópula en la primera decena de enero.
6. Los machos de mayor talla son los que más probabilidades tienen de tener un harén y son los que además tienen harenes más numerosos.
7. En la construcción del nido, no todas las hembras despliegan la misma conducta; existen hembras que construyen el nido y realizan la puesta el mismo día, otras trabajan el sitio durante varios días, construyendo falsos nidos que dejan sin usar, y otras se apropian del trabajo de preparación del terreno hecho por otra hembra.
8. Durante el evento de la nidificación se despliegan otras conductas con consecuencias negativas para la reproducción: hembras que desovan sin construir el nido, no lo cubren o lo hacen con material vegetal, dejan huevos fuera o sólo hacen una excavación somera por lo que la temperatura alta los destruye. Estas conductas suelen estar asociadas a hembras jóvenes.

9. Las hembras de *C. acutus* dan atención al nido: agregan o sustraen el sustrato que cubre el nido y permanecen cercanas a él. En el momento de la eclosión acuden al nido para ayudar en el nacimiento.
10. Cuando ocurren eventos climáticos fuertes (ciclones, inundaciones por grandes tormentas, sequías, etc.), numerosas hembras abandonan su nido, siendo esta una de las causas de muerte de las nidadas, ya que para el cocodrilo es vital la asistencia de la madre a la hora de la eclosión.
11. De los nidos abandonados hay individuos que por sus propios medios logran salir de él. El que lo logra, si es capaz de llegar al agua, sobrevive. Estos animales resultan ser individuos vigorosos y de crecimiento rápido.
12. La nidificación ocurre de forma gregaria. Esta conducta trae como consecuencia que existan pérdidas de nidadas por interferencia de otras hembras, tanto en el periodo del desove como en el de eclosión.
13. La conducta de atención postnatal a la cría no se realiza de igual manera en todas las madres. Después de ayudarlos a salir del nido, los trasladan al agua, pero existe variación en cuanto a los sitios escogidos para el destino de las crías, si bien el objetivo es común: camuflar y cuidar de las crías.
14. La permanencia con la cría puede durar desde pocos días a periodos de casi cuatro meses de tiempo, hasta que ocurre la dispersión.
15. Las hembras muestran una gran capacidad de respuesta rápida a la disponibilidad de hábitat de nidificación. Este comportamiento, por otra parte, demuestra que en el área de estudio el hábitat constituye un factor limitante del desarrollo de la especie.

Recomendaciones

1. Realizar estudios similares a los expuestos en esta tesis sobre el comportamiento del cocodrilo americano en otros puntos del Archipiélago Cubano y de su distribución.
2. Complementar la información obtenida en este trabajo con otros estudios ecológicos y genéticos realizados sobre la misma población de cocodrilo americano del Refugio de Fauna Monte Cabaniguán.
3. Realizar estudios sobre otros tipos de conducta del cocodrilo americano, especialmente las conductas relacionadas con termorregulación, interacciones sociales y reacciones ante la presencia humana.
4. Aplicar los conocimientos aportados en esta tesis a las tomas de decisiones relacionadas con la gestión de las poblaciones de cocodrilo americano en el medio silvestre.
5. Aplicar la información obtenida en esta tesis en el diseño de las condiciones de los corrales de los centros de cría de cocodrilo americano, tanto en aspectos de su construcción como de condiciones de densidad poblacional, para responder a las necesidades del cortejo, la cópula y la ovoposición de la especie registradas en este estudio.

Reunido el Tribunal que suscribe en el día de la fecha acordó otorgar, por

a la

Tesis Doctoral de Don/Dña. _____ la calificación de

Alicante _____ de _____ de

El Secretario,

El Presidente,

UNIVERSIDAD DE ALICANTE
Comisión de Doctorado

La presente Tesis de D.

_____ ha sido

registrada con el nº _____ del registro de entrada correspondiente.

Alicante _____ de _____ de _____

El Encargado del Registro,



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universidad de Pinar del Río
"Hermanos Saiz Montes de Oca"
República de Cuba